

Plasmolyseverhalten von *Oospora lactis*.

Von K. W. Kuchar (Wien).

Mit 1 Tafel.

In der älteren zytologischen Literatur stand der tote fixierte Zellinhalt im Vordergrund des Interesses. Die Vitalfärbungsversuche, besonders französischer Autoren, leiteten die Lebenduntersuchung des Plasmakörpers der Pilzzellen ein. Bevorzugte Objekte waren in erster Linie niedere Pilze, *Saccharomyces*, *Ashbya Gossypii*, *Oidium lactis*, *Mycoderma cerevisiae*, *Penicillium glaucum*, *Mortierella*, *Mucor fragilis*, *Pilobolus* u. a., vor allem aber *Saprolegnia* (vgl. vor allem Guilliermond 1941, 1930, 1934, dann auch Bünning 1936, Cassaigne 1931, Dangeard P.-A., 1916, 1931, Küster 1899). Bald darauf wurde eine zweite Arbeitsmethode der Plasmaforschung, die plasmolytische, zur Klärung von Wachstumserscheinungen von Reinhardt (1899) herangezogen. In der Folge wurde aber diese Methodik bei Pilzen — im Gegensatz zu höheren Pflanzen und Algen — nur vereinzelt in Anwendung gebracht. In den letzten Jahren hat man den modernsten Zweig zellphysiologischer Methodik, die Fluoreszenzmikroskopie, in den Dienst mykologischer Zelluntersuchung gestellt (Johannes 1939, 1941, Brand 1941, Strugger 1943, Höfler und Pecksieder 1947). Von den eben nicht zahlreichen Arbeiten, die sich dem lebenden Protoplasten der Pilze zuwenden, seien ferner genannt: Balbach (1937), Becker (1937), Behrens (1931), Degen (1905), Grohrock (1935), Kirchheimer (1933), Klebs (1896), Mäckel (1928), Mücke (1908), Raciborski (1896, 1907), Ritter (1913), Schröter (1905), Stevens (1899), Uehla (1939), Wager (1896, 1900), Weide (1939).

Teilung und Zerklüftung des Plasmakörpers.

Der plasmolytische Eingriff führt naturgemäss zu weitgehenden Änderungen der Plasmakonfiguration. Hypertonische Lösungen, also Lösungen, deren osmotische Kraft diejenige des Zellsaftes übersteigt, bedingen den osmotischen Wasseraustritt aus der Zelle. Damit sind tiefgreifende zytomorphologische Änderungen verbunden. Einmal löst sich das Plasma von den Wänden, wenn auch nicht überall zugleich und in derselben Weise. Zum anderen streben die losgelösten

Protoplasten, den Gesetzen der Oberflächenspannung folgend, kugelig-konvexen Oberflächenformen zu. Dies aber ist wieder eng an den physiko-chemischen Zustand des Plasmas und seiner Einschlüsse, auch Vakuolen, gebunden. Viskosität, Adhäsion, Quellungszustand, spielen auch eine grosse Rolle. Durch das Zusammenwirken all dieser Faktoren ergeben sich mannigfaltige Plasmakonfigurationen, oft kompliziertester Natur, die in der protoplasmatischen Pflanzenanatomie (Weber 1929) und vergleichenden Protoplasmatik (Höfler 1932) eine immer grössere Bedeutung gewinnen.

Wie verläuft nun die Plasmolyse bei Hyphen mit solidem Plasmakörper? Es soll vorweggenommen werden, dass der Plasmaleib durch den plasmolytischen Eingriff mit molaren Lösungen von Traubenzucker, K_2HPO_4 oder KJ in mehrere Teilstücke zerlegt werden kann. Ein ähnlicher Vorgang ist übrigens auch bei den langgestreckten Vakuolen zu sehen. Allerdings vollzieht sich die Teilung des kompakten Plasmas deutlich in anderer Weise als dies bei der später zu beschreibenden Vakuole der Fall ist.

Soll Plasmolyse eintreten, so hat die Konzentrationssteigerung allmählich, am besten durch seitliches Zufließen des Plasmolytikums, zu erfolgen.

Zunächst löst sich der Protoplast (KJ) konvex oder schwach konvex an den Hyphenenden und zwar beginnt die Abhebung — im optischen Querschnitt — zuerst an einer Seite der Rundung (Fig. 1), pflanzt sich über den Scheitel zur anderen Seite fort; dann tritt der Protoplast in breiter Front gleichmässig konvex vom Hyphenende zurück. Das Plasma kann sich auch von beiden Seiten zugleich oder kurz hintereinander abheben, der Kontakt mit dem Scheitel hingegen wird später aufgehoben, was zuweilen zu Fadenbildung führt. Bei sehr langsamer Konzentrationssteigerung entsteht zunächst konkave Abhebung, die alsbald in Konvexplasmolyse übergeht.

Bald nach der Abhebung an den Hyphenenden, manchmal fast zugleich, löst sich das Plasma von den Längswänden an einigen Stellen, meist in ziemlich breiter Front. Die entstandenen Buchten können sich allmählich vergrössern; wenn der Scheitel die gegenüberliegende Hyphenwand erreicht hat, runden sich die so entstandenen Teilstücke des Plasmakörpers glatt ab (Fig. 2). So spielt sich der Vorgang ab, wenn die Einbuchtung die Form einer geometrischen Wölbung hat. Sonst legt sich nämlich, nachdem der Scheitel die Wand erreicht hat, ein dünner Plasmabelag an die Wand, reisst schliesslich und es bleibt ein vom Plasmolytikum erfüllter, plasma-leerer Raum zwischen den beiden neuen Plasmastücken. Die Zer-reissungsstelle liegt meist in unmittelbarer Nähe eines abgeschnür-

ten Plasmastückes. Dieses rundet sich ab, während der abgerissene, mit dem anderen Plasmateilstück verbundene Plasmastrang nach diesen hin eingezogen wird (Fig. 3). Die Abrundung und das Einziehen der abgerissenen Plasmastränge geht recht langsam vor sich, wird aber doch etwa binnen 10—15 Minuten perfekt. Ebenso kann die Einschnürung ringförmig den Protoplasten abschnüren, so zwar, dass dadurch Teilstücke entstehen, diese aber meist durch einen feinen, in der Mitte oft knopfig verdickten Plasmastrang miteinander in Verbindung bleiben. Ähnliches kann an mehreren Stellen zugleich erfolgen (Fig. 4). Nicht immer muss es zur Plasmateilung kommen. Oft bleiben die Menisken stecken; dann wird, weil sie meist zahlreich und verschieden weit vorgedrungen sind, der Protoplast mehr oder minder stark zerklüftet. Das in die Buchten eingedrungene Plasmolytikum kann durch zurückfliessendes Plasma eingeschlossen werden, ein Vorgang, der auch bei der Vakuolenzerklüftung stattfindet.

Im Plasma sind z. T. mit Neutralrot vital färbbare Granula eingebettet. Ausserdem enthält der Plasmakörper meist mehrere runde Vakuolen. Doch nehmen sie, und das ist wesentlich, nicht die ganze Hyphenbreite ein, sondern haben weit kleinere Durchmesser. Ihre Lage kann sehr verschieden sein. Bald sind sie mehr an die Zellwand gedrängt, bald im Inneren des Plasmaleibes. Aber meist so, dass sie wenigstens von einer Hyphenflanke her durch einen dickeren Plasmabelag abgegrenzt sind. In extremen Fällen rücken sie vollends an die Zellwand. Solche wandständige Vakuolen findet man bei Pilzen öfters. Buller (1933), dessen Originalarbeit mir unzugänglich ist, aus der aber Küster (1935, S. 10) eine Abbildung bringt, beschreibt wandständige Vakuolen bei *Pyronema confluens*. Allerdings ist auf Grund dieser Abbildung nicht eindeutig feststellbar, ob hier dieselben Verhältnisse walten wie bei *Oospora*, namentlich deshalb, weil die freilich nicht sehr wahrscheinliche Möglichkeit besteht, dass bei *Pyronema* die Randvakuolen von der Membranseite her keine Plasmawand besitzen, also gar keine Vakuolen sind, sondern Plasmabuchten darstellen.

Die Plasmolyse ruft mannigfache Formveränderungen der Vakuolen hervor. Bei den wandständigen buchtet sich das Plasma ein oder die Vakuolenwände zerreißen (Fig. 5). Bei den tiefer liegenden, besonders den kleineren Vakuolen, verdicken sich die dünneren Plasmastellen während des Abrückens des Protoplasten, die Vakuolen werden winzig klein und liegen nun in dicken Plasmamassen eingebettet, dann meist nicht mehr kugelrund, sondern deformiert, polygonale Gestalt annehmend. Die Formveränderung der Vakuolen bei fortschreitender Plasmolyse, also der Übergang von der kugeligen Gestalt in die zunächst polygonale, unregelmässige, könnte die Vor-

stellung erwecken, dass durch die weitgehende Eindickung des Zellsaftes, eine Änderung des physiko-chemischen Zustandes, der Übergang von Sol zu Gel bewirkt wird. Die Veränderungen jedoch, die die Vakuolen erleiden können, sind oft noch weit tiefgreifenderer Natur, indem sie nämlich ihre Selbständigkeit verlieren und im Plasma aufgehen, aber nicht durch fortgesetzte Volumverkleinerung, sondern dadurch, dass von einem bestimmten Punkt an, in stark kollabiertem und plasmolysiertem Zustand der Hyphen, die Vakuolenkonturen zunächst ihre Schärfe einbüßen, um schliesslich ganz zu verschwimmen. Die Stelle, an der sich die Vakuole befand, wird dann nur durch einen regellosen, formlosen, verschwommenen Fleck markiert. Die verschwimmenden Konturen und das Verschwinden jeglicher Form, die Unmöglichkeit also, den gefärbten Zellsaft vom Plasma zu unterscheiden, dürfte zur Annahme einer Durchmischung des Plasmas und des eingedickten Zellsaftes, berechtigen. Wenn es auch — am vital gefärbten Objekt — nicht zu einer vollkommenen Durchmischung kommt, so scheinen wenigstens die Ansätze für eine solche gegeben zu sein. Eine vollkommene Vermischung ist ja auch vom eingedickten Zellsaft wohl kaum zu erwarten. Hier wäre daran zu erinnern, dass nach Gu ill i e r m o n d's Beobachtungen an neutralrot gefärbten Pilzzellen im Protoplasma kleine Körperchen entstehen, deren Fähigkeit, durch Wasseraufnahme stark zu quellen, die Grundlage zur Vakuolenbildung darstellt. Darüber hinaus kommt ihnen starkes Farbstoffspeichervermögen zu. Damit lassen sich vielleicht auch die Verhältnisse bei *Oospora* vergleichen: Der im Plasma liegende formlose „Vakuolenrest“ entzieht bei Aussüssung dem Plasma Wasser und führt zur Neubildung der Vakuole.

Länger anhaltende Plasmolyse führt wohl zur Vereinfachung der Plasmakonfiguration, doch bleibt nach wie vor der Protoplast von den Wänden gelöst.

Teilung und Zerklüftung der Vakuolen.

Neben den, von einem kompakten Plasmakörper erfüllten Hyphen, gibt es solche, die mit einem dünnen Plasmaschlauch ausgestattet sind, der oft eine einzige, ausgedehnte Vakuole einschliesst. Er ist nicht überall gleichmässig dick, sondern weist da und dort kleine Höcker auf, Verdickungen, die in den Vakuolenraum hineinragen. Gegen das Hyphenende ist die Vakuole oft von einer stärkeren Plasmamasse abgeschlossen.

Mit molaren Lösungen von Glukose, K_2HPO_4 oder KJ kann leicht Plasmolyse hervorgerufen werden und eine Vorfärbung mit Neutralrot erleichtert die Beobachtung wesentlich. Typische Bilder zeigen zunächst an den Hyphenenden Konkavplasmolyse, die aber alsbald in Konvexplasmolyse übergeht. Gleichzeitig oder etwas später löst

sich das Plasma an mehreren Stellen von den Längswänden und die Plasmahöcker werden oft grösser. In gleichmässigem, deutlich rascherem Tempo als bei den plasmaerfüllten Hyphen schreitet die Plasmolyse weiter, die Buchten dringen tiefer in die Vakuole ein, sie nehmen im optischen Querschnitt Hyperbelform an und drängen zur gegenüberliegenden Zellwand vor. Die lange Vakuole wird so allmählich zerteilt. Wenn der Scheitel des Kurvenbogens die gegenüberliegende Zellwand erreicht hat zerreißt er, die beiden Protoplastenkonturen, links und rechts, runden sich fast augenblicklich konvex ab und bilden die Wände der neuen Teilvakuolen. Die Plasmamembranen müssen aber keineswegs immer die korrespondierende Hyphenwand erreichen und zur Vakuolenteilung führen. Vielfach bleiben sie stecken und können auch wieder eingezogen werden.

Neben diesem einfachen Vorgang kommen andere, verwickeltere vor. So können sich zwei gegenüberstehende Plasmabögen entgegenwölben. Wenn sie mit ihren vorausseilenden Scheiteln zusammentreffen, vereinigen sie sich; unmittelbar darauf reissen sie an der Berührungsstelle auf, doch so, dass die — im Querschnittsbild — korrespondierenden Kurvenäste kontinuierliche Plasmalamellen bilden, die sich sofort konvex abrunden und die neuen Vakuolenwände, rechts und links, darstellen. Die Abrundung der neu entstandenen Teilvakuolen geht also weit rascher vor sich als bei den kompakten Plasmaleibern. Auch gibt es hier keinerlei Verbindungsstränge.

Wenn die zueinander strebenden Plasmabögen sehr breit und flach sind, dann kann zuweilen eine kleine Vakuole abgeschnürt werden. Der Vorgang verläuft im skizzierten Versuch (Fig. 6) zunächst so wie der soeben geschilderte. Die beiden Plasmabögen nähern sich, doch so, dass jene Partien der Bogenäste, die sich in unmittelbarer Nähe der Scheitel befinden — nicht die Scheitel selbst — etwas vorausseilen. Die Scheitel bleiben etwas zurück und bilden jetzt kleine Einbuchtungen. Dadurch tritt die Berührung etwas seitlich von ihnen ein und zwischen den Berührungsstellen bleibt eingeschlossener Zellsaft. An den Berührungsstellen reissen nun die Plasmalamellen und bilden rechts und links die neuen Vakuolenwände. Dazwischen liegt eine kleine Vakuole, eingeschlossen von jenem Plasmateil, der vorher den Scheiteln angehört hat. Auch auf andere Art können kleinste Teilvakuolen entstehen, so etwa dadurch, dass die nebeneinander liegenden Äste zweier benachbarter Plasmabögen sich durch seitliche Ausbuchtung vereinigen und an der Berührungsstelle so auseinander reissen, dass ihr basaler Teil sich abrundet und eine kleine isoliert liegende Vakuole einschliesst. Die restlichen Anteile, nun vereinigt, bilden einen einzigen grossen Me-

niskus (Fig. 7); zuweilen unterbleibt die Zerreißung und der Prozess bleibt stecken. Dieser Vorgang spielt sich oft und an mehreren Stellen zu gleicher Zeit ab.

Dicht nebeneinander liegende, grössere und kleinere, mehr minder tief in die Vakuole eindringende Einbuchtungen führen zu weitgehender Teilung und Zerklüftung der Vakuole. Gleichzeitig mit der Bildung neuer Vakuolenwände reißen oft benachbarte Lamellen, die dann vom wandständigen Plasma eingezogen werden. Die Mannigfaltigkeit der erörterten Vorgänge erfährt weitere Steigerung durch Verschmelzung eng benachbarter Plasmabögen, deren gemeinsame Lamellen erhalten bleiben oder zerreißen und eingezogen werden (Fig. 8). Besonders KJ bewirkt starke Zerklüftung.

Nicht selten werden kleine Plasmahohlkugeln abgeschnürt, die das Plasmolytikum enthalten. Das geschieht dann, wenn der in die Vakuole vordringende Plasmabogen im basalen Teil sich verengt und blasenförmig das Plasmolytikum umschliesst. Im weiteren Verlauf stossen die zueinander strebenden Bogenteile aufeinander, die Lamelle rundet sich vollends ab, was zur Abschnürung einer Hohlkugel führt, die nun in der Vakuole liegt und mit dem Plasmolytikum gefüllt ist (Fig. 9).

Über ähnliche Vakuolenzerklüftung bei *Phycomyces nitens*, durch Belichtung hervorgerufen, berichtet Raybaud (1911). Dubitzky (1934) erzielte bei *Saprolegnia* Vakuolenteilung durch Einwirkung mit Kampfer.

Bei länger fortdauernder Plasmolyse tritt deutliche Vereinfachung der Plasmakonfiguration ein. Die Konkavformen gehen meist in Konvexplasmolyse über, die Vakuolen, es sind meist mehrere kleinere, von den Wänden losgelöst, nehmen weichere Konturen an. Die Abrundung spielt sich innerhalb kurzer Zeit ab. Die Rundungszeit (Höfler z. B. 1930) bzw. Plasmolysezeit (Weber 1929), das ist die Zeit, die vom Einlegen ins Plasmolytikum bis zur Konvextrundung vergeht, beträgt höchstens einige Minuten.

Ein Vorgang, gekennzeichnet durch seinen heftigen Verlauf, sei noch angeführt. Namentlich an Hyphenenden tritt an Stelle der progressiven, relativ langsamen Vakuolenwandbildung eine plötzliche Abschnürung in Erscheinung, nach welcher die Hauptvakuole ihr krampfartiges Aussehen verliert und weichere, rundliche Formen annimmt (Fig. 10).

Die Vakuole jener Hyphen, die etwa zur Hälfte ein kompakter Plasmaleib ausfüllt, plasmolysiert zunächst konkav am Hyphenende und meist zugleich mit dem sich konvex abhebenden Plasmapol. Anschliessend oder fast zugleich mit der Ablösung von den Querwänden erfolgt Plasmolyse an den Längswänden des Vakuolenteiles, und kurz darauf des Plasmateiles. Von den Haftpunkten, d. h.

den negativen Plasmolyseorten (vgl. Weber 1929), die im Vakuolenteil sehr zahlreich, punktförmig und durch kurze positive Orte getrennt sind, können sich die Plasmalamellen losreissen, was zur Bildung grösserer Ausbuchtungen führt, und auch eine Voraussetzung zur starken, bereits geschilderten Zerklüftung darstellt. Dem gegenüber ist der Plasmateil durch lange Strecken negativer Plasmolyseorte, abgelöst durch lange Strecken positiver Orte, gekennzeichnet.

Zuweilen plasmolysiert der Vakuolenteil überhaupt nicht, sondern löst sich, ohne Ausbildung der für den Plasmakörper charakteristischen Fadenbildung, vom Plasmaleib (Fig. 12). Solche Bilder wecken die Vorstellung, als wäre das an der Vakuole grenzende Plasma weniger viskos.

Neben den beschriebenen Plasmolysevorgängen treten andere, für diese Art Hyphen kennzeichnende in Erscheinung, die Plasmasverschiebungen. Beim langsamen Zufließen des Plasmolytikums (K_2HPO_4) bleibt die Plasmolyse an den Längswänden zuweilen aus, es kommt nur am Plasmapol zur Abhebung und nun bewegt sich der gesamte Plasmakörper ruckartig zur Vakuole hin, wobei die Plasmalamellen, welche die Vakuole manchmal teilen, reissen.

In kurzen Hyphen und Oidien sind die Vakuolen entweder klein, kugelig, zuweilen ziemlich unregelmässig begrenzt und regellos in der Zelle verteilt oder, und dies ist besonders in etwas längeren Zellen der Fall, sie sind grösser und nur zwei in jeder Zelle: an jedem Pol eine. Auch neu abgeschnürte kurze Hyphenstücke haben an den Spitzen je eine Vakuole, die durch eine Plasmabrücke voneinander getrennt sind; diese Vakuolen entstehen meist nicht sekundär, sondern die neue abschnürende Querwand bildet sich an jenen Stellen, die von einer Plasmabrücke eingenommen werden.

Die Plasmolyse entwickelt sich von einem oder beiden Polen her und zwar meist konvex. Nur bei etwas längeren Zellen tritt gelegentlich, dann oft zugleich mit der Konvexplasmolyse, Abhebung von den Längswänden ein.

Deplasmolyse.

Die Volumenzunahme, welche einer Plasmolyse (ev. durch Aus-süssung) folgt und durch osmotische Wasseraufnahme hervorgerufen wird, nennt man Deplasmolyse. Sie verläuft in Hyphen mit ausgedehnten Vakuolen anders als in jenen mit kompaktem Plasma. In den letzteren, mit Glukose plasmolysierten Hyphen, erfolgt die Deplasmolyse bei Aussüssung innerhalb weniger Sekunden. Das Plasma gewinnt zuerst die Längswände, erreicht aber zunächst noch nicht die volle Hyphenlänge, erscheint fein granuliert und weist nur sehr kleine Vakuolen auf. Schliesslich geht auch die Konvexplas-

molyse völlig zurück. In Hyphen, deren Plasmakörper in mehrere Stücke geteilt worden ist, schießen diese bei Wasserzusatz plötzlich, aber nicht alle zugleich, sondern nacheinander in einer Richtung hin und vereinigen sich zu einem Stück. Die Teilprotoplasten behalten also ihre Fusionsfähigkeit sehr wohl. Dies verdient deshalb festgehalten zu werden, weil Lorey 1929 zeigen konnte, dass die Fusionsfähigkeit keineswegs immer erhalten bleiben muss. Einerseits hängt dies vom Objekt, andererseits aber auch vom verwendeten Plasmolytikum ab.

Nach der Deplasmolyse, die keineswegs immer zum vollständigen Rückgang der Zerklüftung führen muss, ist das Plasma meist tot, granuliert, mit nur sehr wenigen Vakuolen und zeigt natürlich keine neuerliche Plasmolyse mehr. Doch gibt es auch resistenteren Zellen, welche während und nach erfolgter Deplasmolyse ihre Vakuolen wieder vergrößern und neuerdings plasmolysierbar sind. Dies ist vor allem bei kürzeren Zellen der Fall, bei denen die Deplasmolyse durch rasches Zurückfließen des Plasmas in die ursprüngliche Lage erfolgt.

Hyphen mit ausgedehnten Vakuolen, die mit Glukose oder KJ behandelt worden waren, zeigen bei der Deplasmolyse folgendes: Die kleinen, bei der Plasmolyse durch Teilung und Zerklüftung (KJ) der ausgedehnten Vakuole entstandenen Teilvakuolen, die durch andauernde Einwirkung des Plasmolytikums ihre zuerst runde Form meist sehr bald verlieren und kantiges Aussehen annehmen, runden sich im Verlauf der Deplasmolyse wieder ab, vergrößern sich, stoßen der Reihe nach zusammen und vereinigen sich. Meist geht die Rückdehnung so schnell vor sich, dass die Vakuolenwände, dem rasch ansteigenden osmotischen Druck nicht gewachsen, platzen und absterben, der Zellsaft aber ausfließt (vgl. auch Küster 1941).

Während die Plasmolyse mit K_2HPO_4 innerhalb kürzester Zeit verläuft, geht die Deplasmolyse bei Aussüßung viel langsamer vor sich.

Kollaps.

Die Geschwindigkeit der Konzentrationsänderung ist für die Plasmolyse von größter Bedeutung. Dies zeigt sich beim raschen Zufluss des Plasmolytikums (etwa K_2HPO_4). Dann bleibt nämlich in den meisten Hyphen die Plasmolyse aus, sie kollabieren, d. h. die Hyphenwände folgen dem sich verkleinernden Protoplasten und dellen sich ein (Küster 1929). Lediglich von den Querwänden löst sich das Plasma öfters (KJ, Traubenzucker). Direktes Einlegen ins Plasmolytikum bewirkt weder Kollaps noch Plasmolyse. Manche Hyphen sind nicht in ihrer ganzen Länge kollabiert, besonders

dann, wenn sie nur zum Teil von einer langen Vakuole ausgefüllt sind. Es kollabiert nämlich die Hyphe entweder im Vakuolenteil oder, und das ist der häufigere Fall, nur im Plasmateil. Mit dem plötzlich eintretenden Kollaps (KJ) kann Vakuolenzerklüftung und Zerreissung der Vakuolenwände einhergehen, was besonders an vital gefärbten Zellen durch das rasche Ausfliessen des Zellsaftes deutlich hervortritt.

Manchmal kollabieren die Zellen nicht sofort. In langen Hyphen mit mehreren kleineren Vakuolen erfolgt bei raschem Anstieg der Konzentration der Zuckerlösung eine Verschiebung der Vakuolen und des gesamten Zellinhaltes in einer Richtung. Dabei verschmelzen die kleineren Vakuolen häufig und es bleiben einige wenige, nunmehr grössere, getrennt durch kurze Plasmabrücken übrig. Nun kollabieren die Hyphen, aber meist nicht im Bereich der Vakuolen. Bei Aussüssung nehmen die Vakuolen an Volumen zu, wieder ist eine Verschiebung zu bemerken, diesmal in umgekehrter Richtung; es schnüren sich Teilvakuolen ab. Diese können sich im nächsten Augenblick wieder zu einer einzigen langgestreckten Vakuole vereinigen; doch auch hier reissen die Vakuolenwände oft. Wenn die Hyphen nach wiederholtem Kollaps am Leben bleiben, dann kollabieren sie bei weiterem Plasmolytikumzusatz nicht mehr, sondern reagieren mit Plasmolyse an den Längswänden. Schliesslich sei noch bemerkt, dass ein und dieselbe Hyphe zum Teil kollabiert, zum Teil plasmolysiert sein kann (Glukose). Und zwar erfolgt meist die Plasmolyse erst dann, wenn ein Hyphenteil bereits kollabiert ist.

Die kurzen Zellen, die beim raschen Zutritt des Plasmolytikums ebenfalls in den meisten Fällen kollabieren, zeigen ein typisches Bild. Mit K_2HPO_4 behandelt, kollabiert stets nur der mittlere, also vakuolenfreie Teil der Zelle, wodurch sanduhrähnliche Formen entstehen. Dabei ist aber wohl zu erwarten, dass schon aus rein mechanischen Gründen die Querwände den deformierenden Kräften nicht folgen. Bei Wasserzusatz geht der Kollaps meist zurück, ohne dass die kurzen Hyphen und Oidien getötet werden. Nur erscheinen jetzt die beiden endständigen Vakuolen etwas vergrössert.

Rückblick und Zusammenfassung.

Allgemeine Gesetzmässigkeit bei Kormophytenzellen ist, dass dort, wo die Zellwände im Wachstum begriffen sind, das Plasma stärker an ihnen haftet, was bei Plasmolyse zu konkaven oder krampfartigen Plasmolyseformen führt. Damit im Zusammenhang steht, dass — wie seit Nägeli (1855) und Hofmeister (1867) bekannt — in langgestreckten Zellen vielfach zuerst die Längswände und später erst die Querwände Plasmaabhebungen zeigen. Auch die an Pilzen gemachten Erfahrungen stimmen damit überein.

Reinhardt (1899) fand entweder keine Abhebung an den Spitzen lebhaft wachsender Hyphen (*Peziza Sclerotiorum*) oder aber die Abhebung erfolgte später als die Längsplasmolyse (*Saprolegnia*, Mucoreen auch *Peziza* nach Wachstumsstillstand).

Oospora verhält sich nach meinen Befunden umgekehrt. Die leichtere Abhebung an den Spitzen und Querwänden scheint einerseits mit der relativ leichten Verschiebbarkeit des Protoplasten in der Längsrichtung im Zusammenhang zu stehen. Bei sehr langsamer Konzentrationssteigerung löst sich der Protoplast von der Spitze, dann erfolgt die Verschiebung zur Vakuole, die Plasmolyse an den Längswänden hingegen bleibt aus. Andererseits scheint auch eine Beziehung zwischen der Ausdehnung in der Längsrichtung und dem Wassergehalt der kleinen, in der Plasmamasse eingebetteten Vakuolen oder des Plasmas selbst zu bestehen. In Hyphen, die einer ausgedehnten Vakuole entbehren, wird die Plasmolyse durch die Abhebung an den Spitzen eingeleitet. Erst bei weiter anhaltendem Wasserentzug erfolgt die Längsabhebung.

Führt man den plasmolysierten Zellen verdünntere Lösung zu, so nimmt bei Aussüßung der Plasmaleib Wasser auf; dann erfolgt zuerst der Rückgang der Plasmolyse an den Längswänden und den Abschluss bildet die Rückdehnung der Protoplasten in der Längsrichtung.

Interessant ist das Schicksal der kleinen, im Plasmakörper eingebetteten Vakuolen bei der Plasmolyse. Sie werden kleiner, verschwinden und gehen teilweise im Protoplasma auf, um bei der Deplasmolyse wieder in ihrer alten Form zu erscheinen. Ihre Lage ist, wenn man die Zellen zuvor mit Neutralrot angefärbt hat, durch den gespeicherten Farbstoff im plasmolytierten Plasmaleib gekennzeichnet. Saugt man nachher Wasser durch, so geht die Plasmolyse in bekannter Weise durch Vergrößerung des Protoplasten zurück. Dabei kommt es zur neuerlichen Bildung von Vakuolen im Plasma. Diese Vorgänge erinnern an die von Guilliermond beschriebenen Beobachtungen über Vakuolenneubildung.

Durch die Plasmolyse wird wohl die Teilung des Plasmaleibes erreicht; ein Zerfall in kleine oder gar winzige Tröpfchen wie sie etwa in den Hecht'schen Fäden in plasmolysierten Zwiebelzellen erscheinen, tritt jedoch niemals ein. Die Protoplasten teilen sich glatt, die Teilstücke aber bleiben oft durch Stränge miteinander in Verbindung. Diese können in der Mitte knopfig verdickt sein. Sie sind häufig beschrieben worden, so etwa bei *Spirogyra* (Cholnoky 1931, Eibl 1939).

In Hyphen, die etwa zur Hälfte vom kompakten Plasmaleib ausgefüllt sind, deren andere Hälfte aber eine ausgedehnte Vakuole einnimmt, bewahren beide Teile, sowohl der Plasmakörper als auch

die Vakuole ihre plasmolytische Eigenart. Ersterer hebt sich an einigen breiten Stellen, an der Spitze konvex, ab, die Vakuole an zahlreichen, kurzen, positiven Plasmolyseorten, an der Spitze zunächst konkav, später folgt in bekannter Weise die konvexe Ab-
rundung. Zuweilen — und dieses Verhalten allein würde die Heranziehung des Objektes zu plasmolytischen Studien rechtfertigen — tritt Trennung des Vakuolenanteiles vom kompakten Plasmakörper ein.

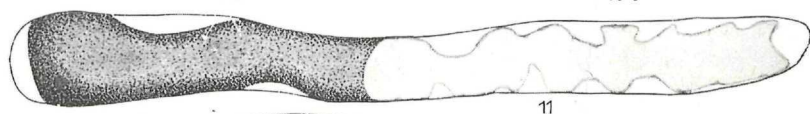
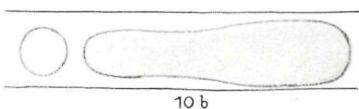
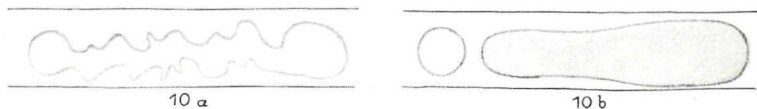
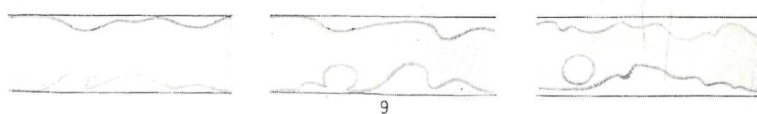
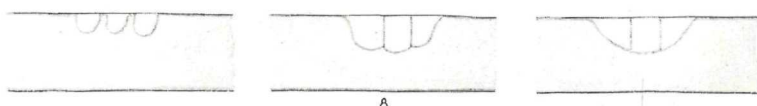
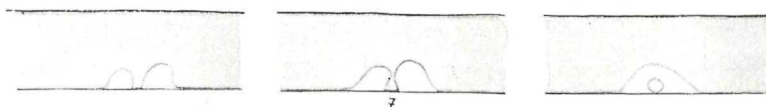
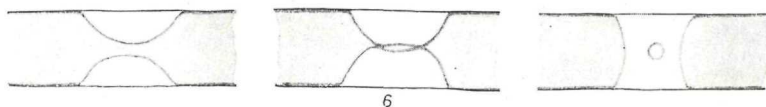
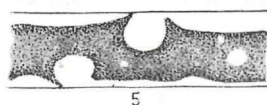
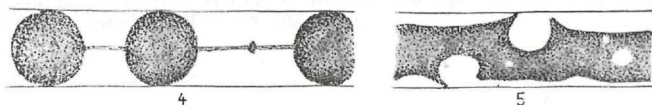
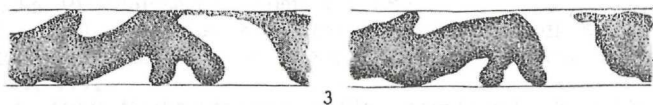
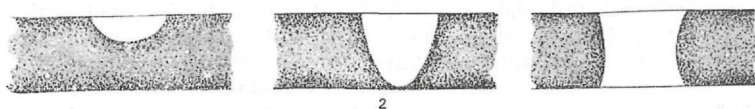
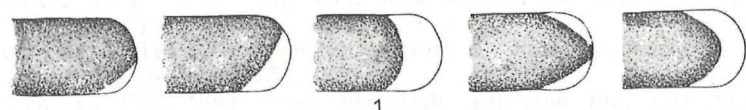
Die Plasmolyse, die von Oidien und kurzen Hyphen weit besser vertragen wird, als von langen, ruft einen Formwandel am Protoplasten hervor, der dauernden Änderungen unterworfen ist, begonnen von der Abhebung bis zur Teilung und Zerklüftung im Sinne einer Erhöhung der Formenmannigfaltigkeit; von da an tritt, ohne aber zur Restitution zu führen, deutliche Formvereinfachung ein. Letztere kann plötzlich, durch ruckartige Abschnürung einer Endvakuole erfolgen.

Um Plasmolyse an *Oospora* zu erzielen, geht man am besten so vor, dass die Aussenkonzentration allmählich gesteigert wird. Bei langsamem Zufließen des Plasmolytikums löst sich der Protoplast in der beschriebenen Weise von den Wänden. Rasch ansteigende Konzentration lässt die Hyphen kollabieren und direktes Einlegen in die molare Lösung ruft weder Plasmolyse noch Kollaps hervor. Auf die theoretische Erörterung der beim „osmotischen Kollaps“ (vgl. Küster 1929, Weber 1933) mitwirkenden Faktoren, soll im Rahmen dieser Arbeit nicht näher eingegangen werden.

Literatur.

- Balbach, H., 1937. Über Quellung und Systrophe des Protoplasmas (Untersuchungen am Gametenapparat von *Phycomyces*). Protoplasma **28**, 86.
Becker, W. A., 1937. Über die Entstehung der Vernarbungsmembranen. Protoplasma **27**, 341.
Behrens, A., 1931. Zytologische Untersuchungen an *Rhipidium europaeum* (Cornu) v. Minden. Planta **13**, 745.
Buller, A. H. R., 1933. Researches on Fungi **5**. London.
Bünning, E., 1936. Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei *Aspergillus niger*. Flora N. F. **31**, 87.
Cassaigne, Y., 1931. Origine et évolution du vacuome chez quelques Champignons. Rev. gén. de bot. **43**, 140.
Cholnoky, B. v., 1931. Untersuchungen über den Plasmolyse-Ort der Algenzellen. III. Die Plasmolyse der ruhenden Zellen der fadenbildenden Konjugaten. Protoplasma **12**, 321.
Dangeard, P. A., 1916. Observations sur le chondriome des *Saprolegnia*, sa nature, son origine et ses propriétés. Bull. Soc. mycol. de France **32**, 87.
— 1934. Mémoire sur la terminologie des éléments cellulaires et son application dans l'étude des champignons. Le Botaniste **22**, 325.

- Degen, A., 1905. Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Ztg. **63**, 163.
- Dubitzky, J., 1934. Protoplasma- und Vakuolenkonfiguration bei *Saprolegnia*. Ztschr. f. wiss. Mikr. **51**, 213.
- Eibl, K., 1939. Das Verhalten der *Spirogyra*-Chloroplasten bei Zentrifugierung. Protoplasma **33**, 73.
- Grohrock, E., 1935. Über die Umhütung isolierter Protoplaststücke. Untersuchungen an *Saprolegnia*. Planta **23**, 313.
- Guilliermond, A., 1941. The cytoplasm of the plant cell. (engl. Übers. v. Lenette Rogers Atkinson. Waltham, Mass., USA.).
- 1930. Le vacuome des cellules végétales. Protoplasma **9**, 133.
- 1934. Sur la nature du vacuome. Ztschr. f. wiss. Mikr. **51**, 203.
- Höfler, K., 1932. Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. D. Bot. Ges. **50**, 53.
- und Pecksieder, Erika, 1947. Fluoreszenzmikroskopische Beobachtungen an höheren Pilzen. Österr. Bot. Ztschr. **94**, 99.
- und Stiegler, A., 1930. Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben einer Pflanze. Protoplasma **9**, 469.
- Hofmeister, W., 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.
- Johannes, H., 1939. Beiträge zur Vitalfärbung von Pilzmycelien I. Flora **134**, 58.
- 1941. Beiträge zur Vitalfärbung von Pilzmycelien II. Die Inturbanz der Färbungen mit Rhodaminen. Protopl. **36**, 181.
- Kirchheimer, F., 1933. Protoplasma und Wundheilung bei *Phycomyces*. Planta **19**, 574.
- Klebs, G., 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- Küster, E., 1898. Zur Kenntnis der Bierhefe. Biol. Zbl. **18**, 305.
- 1925. Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena.
- 1929. Pathologie der Pflanzenzelle I. Protoplasma-Monographien, Bd. 3.
- 1935. Die Pflanzenzelle. Jena.
- 1941. Beiträge zur Cytogenese des *Basidiobolus*. Protoplasma **36**, 169.
- Lorey, E., 1929. Mikrochirurgische Untersuchungen über die Viskosität des Protoplasmas. Protoplasma **7**, 171.
- Mäckel, H. G., 1928. Zur Zytologie einiger Saprolegniaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. **69**, 517.
- Mücke, M., 1908. Zur Kenntnis der Eientwicklung und Befruchtung von *Achlya polyandra* De Bary. Ber. d. D. Bot. Ges. **26**, 367.
- Nägeli, C. v., und Cramer, H., 1855. Pflanzenphysiologische Untersuchungen I. Zürich.
- Raciborski, M., 1896. Über den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora **82**, 113.
- 1907. Über Schrittwachstum der Zelle. Bull. Acad. Sc. Cracovie. Cl. mat. sc. et nat. 898.
- Raybaud, L., 1911. Influence du milieu sur les Mucorinées. Ann. Fac. Sc. Marseille, **20**, 1.
- Reinhardt, M. O., 1899. Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Schwendener-Festschrift, Berlin.
- Ritter, G. E., 1913. Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucoraceen und ihre Beziehung zur Mucorhefebildung. Jahrb. f. wiss. Bot. **52**, 351.



- Schröter, A., 1905. Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. *Flora* **95**, 1.
- Stevens, F. L., 1899. The compound oospore of *Albugo bliti*. *Bot. Gaz.* **28**, 149.
- Strugger, S., 1943. Untersuchungen über die vitale Fluorochromierung der Hefezelle. *Flora* **137**, 73.
- Ulehla, v., 1939. Über einen natürlich isolierten und überlebenden Ektoplasten in den „leeren“ Zellen von *Basidiobolus ranarum* und seine Semipermeabilität. *Arch. f. exp. Zellforsch.* **22**, 501.
- Wager, H., 1896. On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lev. *Ann. of botan.* **10**, 295.
- 1900. On the fertilization of *Peronospora parasitica*. *Ebenda* **14**, 263.
- Weber, F., 1929. Plasmolyse-Zeit-Methode. *Protoplasma* **5**, 622.
- 1929 a. Plasmolyse-Ort. *Ebenda* **7**, 583.
- 1930. Protoplasmatische Pflanzenanatomie. *Ebenda* **8**, 291.
- 1933. Aluminiumsalz-Wirkung und Plasmolyse-Permeabilität. *Ebenda* **17**, 471.
- Weide, A., 1939. Beobachtungen an Plasmaexplantaten von *Phycomyces*. *Arch. f. exper. Zellforsch.* **23**, 299.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Kuchar Karl Wilhelm

Artikel/Article: [Plasmolyseverhalten von Oospora lactis. 53-65](#)