ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Die internationale ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC) wurde 1952 gegründet. Sie hat die Aufgabe, wissenschaftliche Film- und Videodokumente zu sammeln und für Forschung und Lehre nutzbar zu machen. Über die Aufnahme der Dokumente in die ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA entscheidet unter Vorsitz des Editors der Redaktionsausschuß, ein internationales Gremium von Wissenschaftlern und Fachleuten für den wissenschaftlichen Film. EC-Archive in aller Welt machen die ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA der internationalen Wissenschaft verfügbar.

The international ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC), founded in 1952, has the task to collect scientific film and video documents, and to render them useful to research and teaching. Under the leadership of the editor the editorial board, an international committee of scientists and scientific film experts, decide about the acceptance of documents in order to make them available through EC-archives all over the world.

L'Encyclopédie internationale du film ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA (EC), fondée en 1952, a pour but de collectionner des documents scientifiques du film et de la vidéo et de les rendre utiles à la recherche et à l'enseignement. C'est sous la présidence de l'éditeur que le comité de rédaction, un cercle international de scientifiques et d'experts du film scientifique, décide l'acceptation des documents pour les rendre accessibles dans le monde entier par l'intermédiaire des archives de l'EC.

EC ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

IRENE LICHTSCHEIDL und WALTER G. URL

FILM E 2970

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen Protoplasmaquellung und Vakuolenzerklüftung Drosera

Publikation von IRENE LICHTSCHEIDL

Sonderdruck
Publ. Wiss. Film., Biol. 22 (1996), 305–318.
IRENE LICHTSCHEIDL: Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Protoplasmaquellung und Vakuolenzerklüftung. Drosera. Film E 2970 von IRENE LICHTSCHEIDL und WALTER G. URL. ISSN 0073–8417

GÖTTINGEN 1996

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Publ. Wiss. Film.
Biol. 22 (1996), 305–318

Irene Lichtscheidl

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen Protoplasmaquellung und Vakuolenzerklüftung Drosera

Film E 2970 von Irene Lichtscheidl und Walter G. Url

Mit 6 Abbildungen

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Arten der Gattung *Drosera* (Droseraceae) sind insektivor und besiedeln Hoch- und Zwischenmoore, wobei vor allem *Drosera rotundifolia* in vielen *Sphagnum*-Mooren zu finden ist.

Die Laubblätter von *Drosera rotundifolia* sind kreisrund oder queroval und stehen in dichter grundständiger Rosette. Die Spreite trägt an der Oberseite langgestreckte Emergenzen, die mehr oder weniger senkrecht zur Blattfläche stehen. In der Blattmitte sind sie am kleinsten, und gegen den Rand zu werden sie bis zu 6 mm lang. Es handelt sich dabei um Drüsententakel, welche die Aufgabe haben, Insekten anzulocken, festzuhalten, zu verdauen und die Verdauungsprodukte aufzunehmen (Abb. 1). Unsere Kenntnisse über Anatomie und Physiologie der Tentakel sind sehr gut bei Lloyd [8] und bei Juniper u. a. [7] dargestellt und zusammengefaßt. Im wesentlichen bestehen die Emergenzen aus einem vielzelligen haarförmigen Stiel, der sich nach oben zu verjüngt und eine eiförmige Sekretionsdrüse trägt. Der Stiel wird von einer Spiraltracheide durchzogen, die von einem ein- bis zweischichtigen Parenchymzylinder und einer einschichtigen Epidermis umgeben ist (Abb. 2). Im Drüsenköpfchen bildet die Epidermis eine zweischichtige Sekretionsscheibe, Drüsenzellen, welche durch Anthocyan im Zellsaft rot gefärbt sind. Sie sind durch eine Schicht von cutinisierten Endodermiszellen von dem zentralen Leitgewebebereich getrennt, der aus mehreren kurzen Spiraltracheiden besteht.

Zur Anlockung von Insekten wird von den Drüsenzellen ein Fangschleim sezerniert, ein saures, klebriges Polysaccharid, welches ein helles, viskoses Tröpfchen um das Drüsenköpfchen bildet und zart nach Honig oder nach Pilzen riecht. Es wirkt wie eine Leimrute, Insekten kleben daran fest. Durch das Zappeln der Tiere beim Versuch, sich zu befreien, wird noch mehr Fangschleim freigesetzt, so daß die Tiere damit ganz verklebt werden und schließlich darin ersticken. Durch den mechanischen Stimulus der strampelnden Tiere und durch tierische Proteine, die gleichzeitig dabei freigesetzt werden, kommt es in denselben Drüsenzellen zur Bildung und Ausscheidung von Verdauungsenzymen, im wesentlichen von sauren Phosphatasen. Die zerlegten tierischen organischen Substanzen werden in der Folge von den Drüsenzellen resorbiert. Gleichzeitig kommt es durch den mechanischen Reiz des strampelnden Tieres und durch den chemischen Reiz der Verdauungsenzyme und/oder der verdauten Proteine zu einer Krümmung der Tentakel und später des ganzen Blattes.

Im Laufe dieses Fang- und Verdauungsvorganges tritt in den Drüsenzellen und in den köpfchennahen Stielzellen eine merkwürdige zytologische Erscheinung auf, die von Charles Darwin im Zuge seiner Untersuchungen über insektenfressende Pflanzen beschrieben und als „Aggregation" (Zusammenballung) bezeichnet wurde (Darwin [3]). Dieser Begriff der Aggregation ist natürlich ein sehr allgemeiner, wurde jedoch in der Folge vielfach für die Beschreibung der hier diskutierten Phänomene verwendet (z. B. De Vries [5]; Akerman [1]), weshalb wir ihn bei der Besprechung des vorliegenden Films der Einfachheit halber auch beibehalten wollen. Darwins Beobachtungen bezogen sich zunächst auf die Tentakel von *Drosera rotundifolia,* spätere Analysen zeigten jedoch, daß diese Erscheinung bei den verschiedensten *Drosera*-Arten zu beobachten ist. Darwin beschreibt, daß der ursprünglich homogene rote Zellsaft, der nur an der Peripherie von einer dünnen Plasmaschicht umgeben wird, nach mechanischer oder chemischer Reizung zerfällt. Es bilden sich kleine, sehr verschieden geformte purpurne Massen, die in einer farblosen Flüssigkeit suspendiert sind. Sie verändern stets ihre Form und Stellung und sind niemals in Ruhe, können sich auch teilen und wieder miteinander verschmelzen. Nachdem die Wirkung des Reizes aufgehört hat, lösen sich auch die kleinen Massen nach einiger Zeit auf, und der Zellsaft wird wieder so homogen und durchsichtig wie zuvor.

Sowohl Charles Darwin als auch sein Sohn Francis, der 1876 eine Abhandlung über die Aggregation verfaßte, waren der Meinung, daß die beweglichen roten Massen aus Protoplasma bestünden. Dieser Auffassung trat Schimper entgegen, der erkannte, daß es sich dabei um Vakuolen handelt, die in einem stark gequollenen Plasma eingebettet liegen (Schimper [9]). Diese „roten

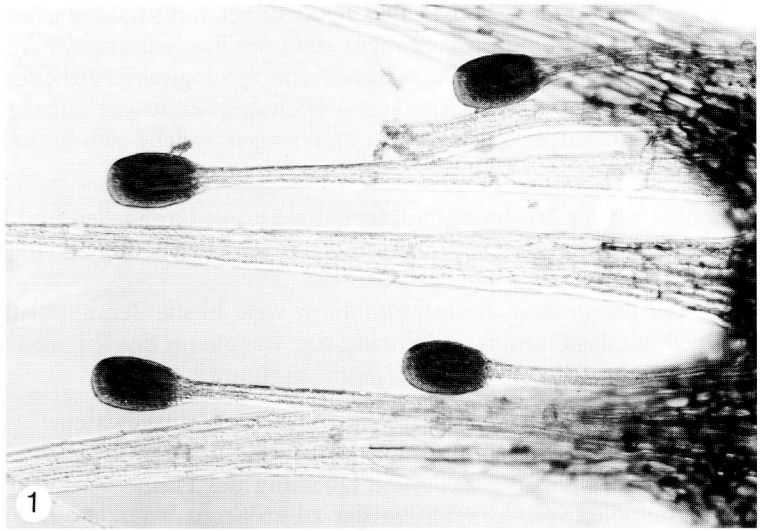


Abb. 1. Drüsententakel von *Drosera rotundifolia*. Die Emergenzen bestehen aus Haut-, Grund- und Stranggewebe. Ein langer Stiel trägt ein Drüsenköpfchen, dessen Zellen durch Anthocyan im Zellsaft rot gefärbt sind.

Massen" sind keineswegs immer rund, sondern nehmen äußerst unterschiedliche Gestalt an, wobei sich alles in fortwährender Bewegung und Formveränderung befindet. Die Bewegung des Plasmas und seiner Inhaltskörper wird im Laufe der Aggregation stark beschleunigt, wobei die ursprüngliche Rotationsströmung in eine Zirkulationsströmung übergeht (Gardiner [6]).

Die bis heute genauesten Studien über Auslösung, Verlauf und Zytologie der Aggregation stammen von Akerman [1]. Er hat bei W. Pfeffer im Botanischen Institut zu Leipzig das Phänomen der Aggregation genau studiert und in Pepsin einen hervorragend geeigneten Stoff zur Auslösung gefunden; in einer 0,5 %igen Lösung trat in den oberen und mittleren Zellen des Tentakelstieles innerhalb von wenigen Stunden eine starke Aggregation ein. Er schlug vor, die Dynamik dieses Vorganges mit Hilfe von Zeitraffung genauer zu untersuchen, eine Idee, die im Labor von Pfeffer, der ja den ersten Zeitrafferfilm überhaupt machte, nahelag. Akerman beschrieb auch den Rückgang der Aggregation, der wesentlich längere Zeit in Anspruch nimmt und mikroskopisch daher nur sehr schwer zu verfolgen ist. Akermans Vorschlag wurde jedoch unseres Wissens nach nie realisiert, zum einen wegen des 1. Weltkrieges, zum anderen, weil man sich mehr der reizphysiologischen und biochemi-

schen Seite zuwendete. So ist es bis heute unbekannt, warum es im Verlaufe des Fang- und Verdauungsvorganges zu dieser Erscheinung der Aggregation kommt, und mit wenigen Ausnahmen von zytologischen Arbeiten aus neuerer Zeit (Burian [2]) beschränken sich unsere Kenntnisse auf die Beobachtung der zytomorphologischen Veränderungen, welche sich in drei Bereiche gliedern lassen:

- Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit der Organellen und Übergang einer ursprünglich rotationsförmigen Plasmabewegung zu einer Zirkulationsströmung;
- Zerfall der großen Zentralvakuole in viele kleine Teilvakuolen;
- Quellung des Plasmas und Entzug von Wasser aus der Vakuole, wobei das osmotische Potential des Zellsaftes zunimmt.

Dieser Vorgang ist reversibel. Wenn das Pepsin ausgewaschen und durch Wasser ersetzt wird, kommt es zur Restitution des ursprünglichen zytomorphologischen Bildes der Zelle; die Quellung des Plasmas geht zurück, und die Teilvakuolen verschmelzen wieder zu größeren Vakuolen. Die ursprünglich einheitliche große Zentralvakuole wird allerdings meist nicht wieder hergestellt, sondern es bleiben einige transvakuoläre Plasmastränge, die den Zellsaftraum in mehrere unterschiedlich große Teilvakuolen untergliedern.

Aggregation findet in den Köpfchen-Drüsenzellen und in den Zellen des Tentakelstiels statt. Sie läßt sich am besten in den Epidermiszellen des Tentakelstiels beobachten, die deswegen für den hier besprochenen Film verwendet wurden (Abb. 3). Da die Vorgänge der Aggregation und der Restitution mehrere Stunden bis Tage dauern, waren für Darstellung und Analyse ihrer Dynamik Zeitrafferstudien erforderlich. Die Dynamik des Zellgeschehens war jedoch über lange Zeiträume (Stunden) recht heftig. Es war daher nicht möglich, mit einer zureichenden Raffung den gesamten Vorgang darzustellen, sondern es mußten entweder einzelne Abschnitte mit geeigneter Frequenz herausgenommen werden, oder es mußte zur Dokumentation des gesamten Vorganges eine zu starke Raffung in Kauf genommen werden. Bei der Auswertung des Films konnten einige neue Einsichten in den Verlauf der Aggregation gewonnen und einige bereits beschriebene Tatsachen bestätigt und dokumentiert werden.

Der Film gliedert sich in drei Abschnitte: In einem ersten Teil werden die Morphologie der Blätter, die Anatomie der Drüsententakel und die Zytologie der Stielepidermiszellen in der ungereizten Pflanze gezeigt. Ein zweiter Teil zeigt in Zeitraffung das zytomorphologische Erscheinungsbild der Aggregation in ihren verschiedenen Stadien nach Zugabe von Pepsin, und ein dritter

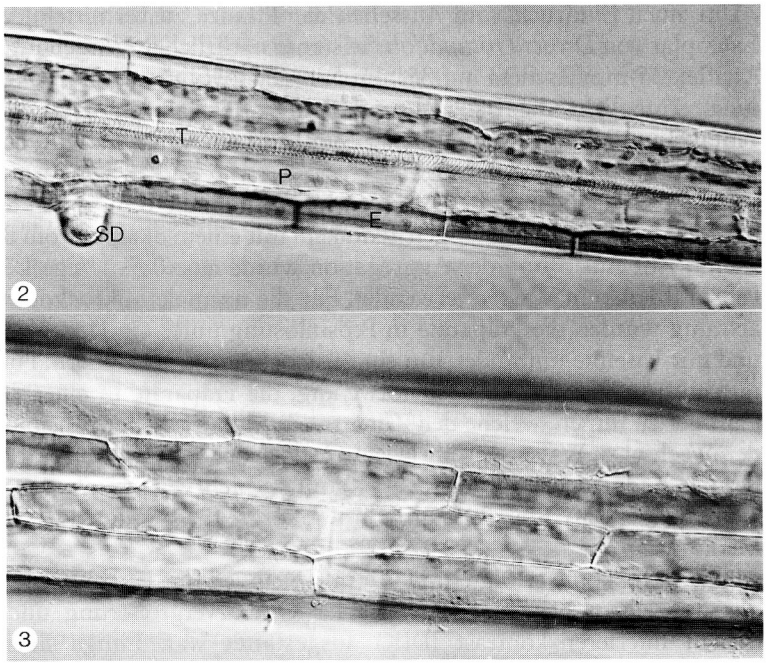


Abb. 2 und 3. Tentakelstiel von *Drosera rotundifolia* im differentiellen Interferenzkontrast. 2: Optischer Querschnitt. Der Tentakelstiel wird von einer zentralen Spiraltracheide (T) durchzogen, die von einer Schicht langer parenchymatischer Zellen (P) umgeben ist. Epidermiszellen (E) grenzen den Stiel nach außen ab. Sie können kleine, sitzende Drüsen (SD) ausbilden, die aus einer Stielzelle und ein bis zwei Drüsenzellen bestehen. 3: Die Epidermiszellen in Aufsicht.

Teil zeigt die Aggregation und anschließende Restitution des ursprünglichen Bildes nach Auswaschen des Pepsins durch Wasser.

Zur Entstehung des Films

Drosera rotundifolia und *Drosera anglica* wurden auf dem Schwingrasen des Egelsees (Kärnten/Österreich) und in Mooren im Harz (BRD) aufgesammelt. Zum Vergleich wurde *Drosera capensis,* eine südafrikanische Art, verwendet, die im Glashaus des Instituts für Pflanzenphysiologie gezogen wurde.

Um einen Eindruck vom Aussehen der Pflanze zu vermitteln, wurde ein Exemplar von *Drosera rotundifolia* in seiner natürlichen Umgebung mit einer Arriflex 35-mm-Kamera auf 35-mm-Farbnegativfilm aufgenommen. Zeitraffung ermöglicht die Beobachtung der Blattentfaltung. Die Analyse der Tentakel- und Blattbewegung nach dem Fang eines Insekts wird ebenfalls in Zeitraffung dargestellt.

Für die Untersuchung der Aggregation wurden die Randzonen der Blätter mit den daran sitzenden langen Tentakeln mit einem Skalpell vom Blatt abgetrennt. Zur Auslösung der Aggregation wurde eine 0,5–1 %ige Lösung von Pepsin (Merck) in Wasser verwendet. Für die normale mikroskopische Beobachtung wurden die Präparate in Pepsinlösung unter ein Deckglas gebracht und mit Vaseline umrandet, um ein Austrocknen zu verhindern. Für die Zeitrafferaufnahmen war es aber notwendig, die Präparate in einer Durchflußkammer zu filmen, welche den Zutritt von ständig frischer Pepsinlösung und den Wechsel zu Wasser gewährleistete. Wegen der verwendeten starken Vegrößerungen durfte der Boden der Kammer nicht dicker als ein normaler Objektträger sein. Eine Peristaltikpumpe sorgte für ständige Erneuerung des Mediums.

Die Mikroskopie erfolgte im IWF in Göttingen mit einem Zeiss WL-Stativ, das mit einem Neofluar 40, variabler Okularvergrößerung und differentiellem Interferenzkontrast (DIK) ausgestattet war. Einige Einstellungen wurden am Institut für Pflanzenphysiologie in Wien in einem Univar-Mikroskop von Reichert-Leica (Österreich) gemacht, das mit Planapochromaten 40 und 100 und immergierbarem Kondensor bestückt war und ebenfalls im Interferenzkontrast arbeitete. Der Film wurde auf 35-mm-Farbnegativfilm (Kodak) mit einer Arriflex 35-mm-Kamera aufgenommen.

Filmbeschreibung

Morphologie der Pflanze, der Blätter und der Drüsententakel im ungereizten Zustand

- *Drosera rotundifolia:* Übersichtsaufnahme der ganzen Pflanze in Zeitraffung. Die Laubblätter öffnen sich, und die Drüsententakel entfalten sich dabei.
- Insekten bleiben an den klebrigen Drüsenköpfchen hängen und zappeln noch eine Weile, bevor sie von dem dabei zusätzlich gebildeten Schleim erstickt werden.
- Blatt halbnah mit ansitzenden Drüsententakeln; randständige Tentakel haben die längsten Stiele, während die Tentakel zur Blattmitte hin recht kurz werden.

- Fangschleim um das Drüsenköpfchen
- Fahraufnahme entlang Drüsententakeln
- Tentakelköpfchen mit angrenzenden Hals- und Stielzellen
- Protoplasmaströmung in den ungereizten Epidermiszellen des Tentakelstiels

Aggregation des Plasmas und der Vakuolen durch Zugabe von Pepsinlösung

- Phasen der Aggregation
- Detailaufnahmen der aggregierten Zellen

Aggregation des Plasmas und der Vakuolen und Rückgang der Plasmaquellung und der Vakuolenzerklüftung bei Austausch von Pepsin gegen Wasser

- Phasen der Aggregation und Beginn der Restitution: erster Versuch
- Phasen der Aggregation und der Restitution: zweiter Versuch
- Darstellung der Restitution in kontinuierlicher Zeitraffung: dritter Versuch

Wortlaut des gesprochenen Kommentars[1]

[8 cm, 7,5 B/h]
Die Gattung Drosera – hier die Art rotundifolia – wächst auf sauren Hoch- und Zwischenmooren.

Ein einzelnes Blatt entfaltet sich bei Zimmertemperatur innerhalb von 4 Tagen.

[38 mm, 24 B/s]
Die in einer Rosette angeordneten Blätter tragen Tentakel, die dem Fang und der Verdauung kleiner Insekten dienen.

[14 mm, 24 B/s]
Jeder Tentakel trägt an der Spitze einen dicken Tropfen Fangschleim.

[9 mm, 24 B/s]
Dieser klebrige Schleim wird von den äußeren Zellschichten des Tentakelköpfchens abgesondert.

[1] Die Angaben in eckigen Klammern beziehen sich auf die Art der Aufnahme, die Objektfeldbreite und die Aufnahmefrequenz. Die *kursiv* gesetzten Textteile geben Einblendungen im Film wieder.

[Hellfeld, 2,3 mm, 24 B/s]
Ein Tentakel besteht aus einem langen vielzelligen Stiel, der in dem ovalen Drüsenköpfchen endet. Alle Zellen enthalten Anthocyan.

[Hellfeld, 400 µm, 24 B/s]
In den köpfchennahen Stielzellen erkennt man Protoplasmaströmung.

[DIK, 100 µm, dann 70 µm, 24 B/s]
Im ungereizten Zustand umschließt das wandständige Protoplasma jeder Zelle eine ungeteilte Zentralvakuole.

Das Protoplasma rotiert – kenntlich an den mitgeführten Zellorganellen – in Strömungsbahnen entlang der Zellwände. Es handelt sich also um Rotationsströmung, die hier in natürlicher Geschwindigkeit zu sehen ist.

Das zytomorphologische Bild wird nach dem Fang eines Insekts eine starke Änderung erfahren, die in den folgenden Versuchen durch Zugabe von Pepsin ausgelöst wird.

Reaktion in Pepsin-Lösung (0,5 und 1%)
2 Versuche, Details / Zeitraffung: 2 B/s – 6 B/min

[DIK, 120 µm]
6 B/min – Etwa 30 Minuten nach Zugabe von Pepsin. Die Rotationsströmung beginnt in eine Zirkulationsströmung überzugehen.

3 B/min – Der Versuch ist in starker Zeitraffung dargestellt. Auffällig ist, daß die randständigen Chloroplasten in Ruhe verbleiben. Die Vakuole wird durch Plasmalamellen zunehmend geteilt und zerklüftet.

1,5 B/min – Gleichzeitig verlieren die Teilvakuolen an Volumen. Das Protoplasma quillt auf. Schließlich ist nach 8 Stunden die Vakuole in viele kleine Bläschen und Schläuche aufgeteilt.

1 B/min – Die Gesamtdauer dieses Versuchs beträgt 15 Stunden. Es folgt nun ein Versuch an anderen Tentakelzellen, die das Reaktionsmuster schneller zeigen.

2 B/s – Ausgangssituation vor Zugabe von Pepsin. – ½ Stunde nach Zugabe von Pepsin. – 2½ Stunden nach Zugabe von Pepsin.

[DIK, 80 µm]
2 B/s – Bei starker Vergrößerung wird deutlich, wie die Teilvakuolen durch das mächtig gequollene und stark strömende Protoplasma mitbewegt werden.

6 B/min – Bei den Zellen dieses Tentakels ist bei stärkerer Zeitraffung zu erkennen, wie der Vakuole eine oft langgestreckte strang- oder röhrenförmige Gestalt aufgezwungen wird, die in ständiger Veränderung begriffen ist.

Reaktion in Pepsin-Lösung / Restitution im Wasser
3 Versuche / Zeitraffung: 2 B/s – 30 B/h

[DIK, 140 µm]
15 B/min – Unmittelbar nach Zugabe von Pepsin ist die Vakuole noch weitgehend ungeteilt. Das Protoplasma bewegt sich hauptsächlich in einer starken Rotation im Wandbelag.

15 B/min – 2 Stunden später treten Plasmasegel und -stränge auf, die Strömung nimmt einen deutlich zirkulationsartigen Charakter an.

15 B/min – Nach weiteren 5 Stunden hat die Vakuolenzerklüftung begonnen. – Nochmals 6 Stunden später ist die Zerklüftung der Vakuolen weit fortgeschritten.

15 B/min – 24 Stunden nach Zugabe von Pepsin ist die Plasmaströmung zum Stillstand gekommen und das Endstadium der Reaktion erreicht.

15 B/min – Jetzt wird Wasser zugefügt. Es tritt wieder Protoplasmaströmung ein, und die Teilvakuolen beginnen zu verschmelzen.

[DIK, 120 µm]
2 B/s – Der zweite Versuch beginnt wiederum mit dem ungereizten Zustand der Tentakelzellen.

2 B/s – 12 Minuten nach Zugabe von Pepsin. – 2 Stunden nach Zugabe von Pepsin. – 1 Stunde später.

2 B/s – 7 Stunden nach Zugabe von Pepsin. In diesem Stadium der Reaktion wird Wasser zugefügt.

2 B/s – 3 Stunden danach hat sich das Bild der Zelle noch wenig geändert. – 12 Stunden nach Wasserzugabe ist die Strömung wieder in Gang gesetzt.

2 B/s – 2 Stunden später beginnen die Vakuolen zu verschmelzen. Das Protoplasma ist aber noch gequollen. – 17 Stunden nach Wasserzugabe hat sich die Quellung des Protoplasmas vermindert.

2 B/s – Nach weiteren 2 Stunden nimmt die Strömung wieder einen rotationsförmigen Charakter an. – 30 Stunden nach Zugabe von Wasser haben die Zellen wieder große Zentralvakuolen.

2 B/s – Der dritte Versuch beginnt 10 Minuten nach Zugabe von Wasser. Der Vorgang der Restitution ist kontinuierlich aufgezeichnet, zunächst 6 Stunden lang mit 2 Bildern pro Minute.

30 B/h – Nach einem Frequenzwechsel auf 30 Bilder pro Stunde wird die Restitution noch weitere 33 Stunden verfolgt. – Selbst nach diesem langen Zeitraum wird das zytomorphologische Bild der ungereizten Zelle noch nicht völlig erreicht.

Ergänzungen zum gesprochenen Kommentar

Diskussion der wichtigsten Analysenergebnisse des Films

Durch Zugabe von Pepsin kommt es in den Drüsenzellen des Tentakelköpfchens und in den Epidermiszellen des Tentakelstiels von *Drosera* zu auffallenden Veränderungen des zytomorphologischen Bildes, der sogenannten „Aggregation". Gleichzeitig biegen sich die Tentakelstiele in Richtung Blattmitte, was allerdings mit der hier beschriebenen Erscheinung nicht in unmittelbarem ursächlichem Zusammenhang stehen dürfte. Die Bewegung der Tentakel verursachte allerdings während des Filmens größte Schwierigkeiten, da die eingestellten Zellen dadurch sehr häufig aus dem Bildfeld wanderten und der Versuch abgebrochen werden mußte. Der hier besprochene Film zeigt die Erscheinung der Aggregation in den Epidermiszellen des Tentakelstiels. Es sind im wesentlichen drei Parameter, deren Analyse durch die Zeitrafferdarstellung im Film ermöglicht wurde:

a) Die Plasmaströmung wurde bis dato als Rotationsströmung bezeichnet, welche während der Aggregation in eine Zirkulationsströmung übergeht. Tatsächlich konnten wir durch Auswertung der Zeitrafferbilder zeigen, daß sich die verschiedenen Organellen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit bewegen, sowohl in den ungereizten als auch in den aggregierten Zellen. Das schließt zwar nicht unbedingt aus, daß sich das Zytoplasma als Ganzes auch bewegt, zusammen mit den Organellen, bedeutet aber jedenfalls, daß sich die Organellen aktiv in der Zytoplasmamatrix fortbewegen, und zwar mit individueller Geschwindigkeit und zum Teil auch in unterschiedlicher Richtung. Dies wird besonders deutlich durch die Beobachtung, daß Chloroplasten meistens ruhig im kortikalen Plasma an der Peripherie der Zelle stationiert bleiben, und auch Mitochondrien in dieser kortikalen Region bleiben oft über relativ lange Zeit stationär oder bewegen sich sogar gegen den Strom (Lichtscheidl, pers. Beobachtung im Videomikroskop), während andere Organellen und kleine Teilvakuolen sehr rasch durch das Plasma ziehen. Zu Beginn der

Aggregation nimmt die Bewegungsgeschwindigkeit sehr stark zu. Mit zunehmender Plasmaquellung und Vakuolenzerklüftung kommt es allerdings zu einer Verlangsamung, und schließlich bleiben die Teilvakuolen beinahe starr und ruhig im gequollenen Zytoplasma liegen, nur die kleinen Organellen befinden sich noch in zitternder Bewegung ähnlich einer Brownschen Molekularbewegung. Zu diesem Zeitpunkt macht die Zelle einen fast nekrotischen Eindruck. Dem ist aber keineswegs so, denn wenn das Pepsin durch Wasser ersetzt wird und es zu einer Rückbildung der Aggregationserscheinungen kommt, setzt die Organellenbewegung wieder ein; bis auf die stationären Chloroplasten im kortikalen Plasma bewegen sich alle Organellen inklusive Kern und Teilvakuolen in den Plasmasträngen und im Plasmawandbelag, und das ursprüngliche Bild der Zelle wird beinahe wieder hergestellt.

b) Die große zentrale Vakuole der ungereizten Zelle zerfällt durch die Ausbildung von transvakuolären Plasmasträngen in viele kleine Teilvakuolen, indem sich aus dem wandständigen Plasma Stränge vorwölben und die Vakuole schließlich durchziehen. Die Teilvakuolen befinden sich zunächst in ständiger Bewegung und Verformung, liegen mit fortschreitender Aggregation jedoch relativ still im Plasma. Die Vakuolen sind dabei keineswegs rund und kugelig, sondern nehmen die unterschiedlichsten Formen an, und es bleibt zu untersuchen, wodurch diese Formen zustande kommen und welchen Einfluß die Viskosität der Plasmamatrix und/oder die Elemente des Zytoskeletts wie Aktinfilamente und Mikrotubuli auf die Form und Bewegung der Vakuolen haben (Abb. 4, 5, 6).

c) Gleichzeitig mit der Beschleunigung der Organellen quillt das Zytoplasma, das zunächst nur eine dünne Schicht an der Peripherie der Zelle, angrenzend an die Zellwand, ist, zu einem Vielfachen seines ursprünglichen Volumens. Dabei wird offenbar den Vakuolen Wasser entzogen, wodurch die Konzentration ihrer Inhaltsstoffe ansteigt, kenntlich an einer häufig dunkleren Färbung des durch Anthocyan rötlich gefärbten Zellsaftes. Auch das osmotische Potential des Zellsaftes soll dabei ansteigen.

Diese zytomorphologischen Veränderungen der Aggregation sind reversibel, nach Auswaschen der Pepsinlösung durch Wasser kommt es zur Restitution des ursprünglichen Bildes der Zelle. Die Organellen beginnen sich wieder zu bewegen und erreichen eine ähnlich hohe Geschwindigkeit wie zu Beginn der Aggregation. Auch hier ist es fraglich, ob sich nur die Organellen in einer stationären Plasmamatrix bewegen oder ob das ganze Plasma strömt. Die Vakuolen bewegen sich ebenfalls wieder durch die Zelle, und ihre Membranen verschmelzen mit zunehmender Restitutionsdauer immer häufiger, so daß sich größere Teilvakuolen und schließlich eine fast einheit-

liche Zentralvakuole bilden. Die Quellung des Plasmas geht dabei zurück, und die Vakuole erreicht beinahe ihr ursprüngliches Volumen. Das Plasma bildet einen einheitlichen peripheren Bereich innerhalb der Zellwand, aus dem höchstens vereinzelt Stränge in den Zellsaftraum hineinragen und die Vakuole durchziehen.

Der Vorgang der Aggregation ist wiederholbar, auch eine restituierte Zelle kann durch neuerliche Zugabe von Pepsin wieder zur Aggregation gebracht werden. In diesem Fall ist die Restitution allerdings nur sehr unvollständig.

Bibliographie

[1] Akerman, A.: Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von Drosera rotundifolia. Bot. Not. 1917, 145–192.

[2] Burian, K.: Zur Kenntnis vital gequollenen Plasmas in Drosera-Tentakeln. Protoplasma 61 (1966), 244–256.

[3] Darwin, C.: Insectivorous Plants. London 1875.

[4] Darwin, F.: The Process of Aggregation in the Tentacles of Drosera rotundifolia. Quaterly Journal of Microscopical Science (new ser.) 16 (1876), 309.

[5] De Vries, H.: Über die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Bot. Z. 44 (1889), 1–57.

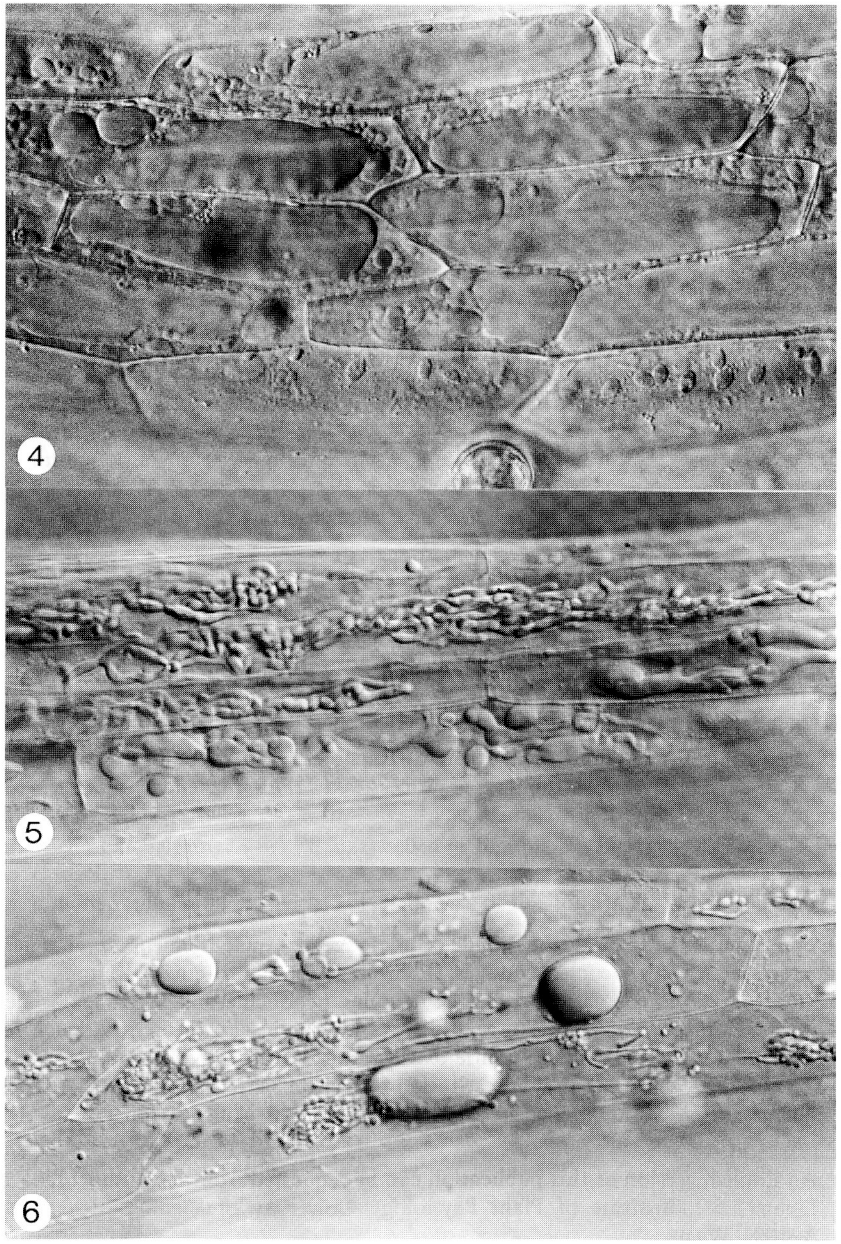
[6] Gardiner, W.: On the Phenomena Accompanying Stimulation of the Gland-Cells in the Tentacles of Drosera dichotoma. Proceedings of the Royal Society of London. Bd. 39 (1885).

[7] Juniper, B. E., R. J. Robins und D. M. Joel: The Carnivorous Plants. London 1989.

[8] Lloyd, F. E.: The Carnivorous Plants. Mass., USA, 1942.

[9] Schimper, W.: Notizen über insektenfressende Pflanzen. Botan. Ztg. 40 (1882), 225–234.

Abb. 4, 5 und 6. Epidermiszellen des Tentakelstiels von *Drosera rotundifolia* in verschiedenen Stadien der Aggregation nach Einwirkung von 0,5 % Pepsin. 4: 10 Minuten nach Zugabe von Pepsin wird die große Zentralvakuole durch einige Plasmastränge durchzogen, so daß sich Teilvakuolen bilden. Das periphere Zytoplasma ist etwas gequollen. 5: 2 Stunden später hat das Volumen des Zytoplasmas um ein Vielfaches zugenommen. Die kleinen Teilvakuolen nehmen die unterschiedlichsten ihren Bewegungen entsprechenden Formen an. 6: 12 Stunden nach Beginn der Aggregation ist das Volumen des Plasmas wesentlich größer als das der kleinen Teilvakuolen, die sich in diesem Stadium kaum mehr bewegen.



Angaben zum Film

Tonfilm (Komm., deutsch), 16 mm, farbig, 111 m, 10½ min (24 B/s). Hergestellt 1984/85, veröffentlicht 1992.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Die Aufnahmen entstanden in Zusammenarbeit mit Dr. I. Lichtscheidl[1] und Prof. Dr. W. G. Url, Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. Hard; Kamera und Schnitt: E. Poloczek.

Inhalt des Films

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Protoplasmaquellung und Vakuolenzerklüftung. Drosera. Mikrokinematographische Dokumentation der protoplasmatischen Reaktion in den Stielzellen des Drosera-Tentakels. Die Reaktion tritt nach dem Fang eines Insektes auf oder erfolgt im Experiment. Im gereizten Zustand quillt das Protoplasma und entzieht der Vakuole Wasser. Der Vorgang ist reversibel. Er dauert wie die Restitution etwa 24 Stunden. Interferenzkontrast mit Zeitraffung.

Film Summary

Osmotic Phenomena in Plant Cells – Swelling of Protoplasm and Cleaving of Vacuole. Drosera. Microcinematographic documentation of the protoplasmic reaction in the stalk cells of the Drosera tentacle. The reaction occurs after an insect has been captured, or is induced under experimental conditions. When stimulated, the protoplasma swells up and draws water from the vacuole. The process lasts approximately 24 hours and is reversible; the reverse process takes the same length of time. Interference contrast, time-lapse sequences.

Résumé du Film

Des phénomènes osmotiques auprès de cellules végétales – Gonflement du protoplasme et crevassement des vacuoles. Drosères. Documentation micro-cinématographique de la réaction protoplasmatique dans les cellules pédonculées des tentacules de la Drosère. La réaction se manifeste après la capture d'un insecte ou en expérience. Sous l'excitement le protoplasme se gonfle extrayant de l'eau de la vacuole. Le procès est réversible et dure – ainsi que la restitution – environ 24 heures. Contraste d'interférence, des prises de vue accélérées.

---

[1] An English version of this publication can be requested from the author: Dr. Irene Lichtscheidl, Institute of Plant Physiology, University of Vienna, Althanstr. 14, A–1091 Wien.

Filmhinweise

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Plasmolyse. Allium cepa (Liliaceae)
Osmotic Phenomena in Plant Cells – Plasmolysis. Allium cepa (Liliaceae)
Walter G. Url
Stummfilm, 16 mm, farbig, 48 m, 4½ min (24 B/s). Hergestellt 1972, veröffentlicht 1973.

Küchenzwiebel. Abhebung des lebenden Protoplasten von der Zellwand unter der Einwirkung wasserentziehender (hypertonischer) Lösungen an der Innen- und Außenepidermis. Deplasmolyse, Wiederplasmolyse, verschiedene Plasmolysebilder (konkav, konvex) in unterschiedlichen Lösungen; Bildung von Hechtschen Fäden.

Begleitpublikation von Walter G. Url, 1973, 8 S.
Best.-Nr.: E 1911

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Plasmolyse; Zytorrhyse. Hookeria lucens (Musci)
Osmotic Phenomena in Plant Cells – Plasmolysis; Cythorrysis. Hookeria lucens (Musci)
Walter G. Url
Stummfilm, 16 mm, farbig, 37 m, 3½ min (24 B/s). Hergestellt 1972, veröffentlicht 1973.

Laubmoos. Die Zellwand wirkt als semipermeable Membran für größere Moleküle. Im hypertonischen Milieu wird der Zelle Wasser entzogen. Bei der Zytorrhyse bleibt der Protoplast der Zellwand angelagert, die sich eindellt; in kleinmolekularer, hypertonischer Lösung setzt Plasmolyse ein.

Begleitpublikation von Walter G. Url, 1973, 10 S.
Best.-Nr.: E 1912

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Tonoplasten-Plasmolyse. Hookeria lucens (Musci)
Osmotic Phenomena in Plant Cells – Plasmolysis of the Tonoplasts. Hookeria lucens (Musci)
Dankward G. Burkert und Walter G. Url
Stummfilm, 16 mm, farbig, 79 m, 7½ min (24 B/s). Hergestellt 1970–72, veröffentlicht 1974.

Laubmoos. Versuche zur Bildung von Plasmolyse-Tonoplasten: Zunächst normale Plasmolyse mit Deplasmolyse. In hypertonischer Kaliumrhodanidlösung wird das Plasmalemma geschädigt, und es kommt zur Tonoplasten-Plasmolyse. In schwächeren Lösungen treten Mischformen der Plasmolyse auf (sekundäre Tonoplasten-Plasmolyse). Mit Zeitraffung.

Begleitpublikation von Walter G. Url, 1974, 15 S.
Best.-Nr.: E 1940

Osmotic Phenomena in Plant Cells – Rosette Systrophy Formation; Allium cepa (Liliaceae)

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Rosetten-Systrophe-Bildung; Allium cepa (Liliaceae)

A. Virginia Pedelski

Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 42 m, 4 min (24 B/s). Hergestellt 1971, veröffentlicht 1973.

Systrophe bedeutet die Zusammenlagerung von Zellplasma und -organellen um den Zellkern. Dies wird erreicht in EDTA-Glukose-Mischungen oder Thioharnstoff-Glukose-Mischungen. Am Beispiel von Epidermiszellen der Küchenzwiebel werden Systrophebildungsstadien gezeigt; Meniskusbildung, Segelbildung und Rosettensystrophe. Mit Zeitraffung.

Begleitpublikation von A. Virginia Pedelski, 1973, 12 S.
Best.-Nr.: E 1939

Osmotische Erscheinungen bei Pflanzenzellen – Kappenplasmolyse; Allium cepa (Liliaceae)

Osmotic Phenomena in Plant Cells – Cap Plasmolysis; Allium cepa (Liliaceae)

Walter G. Url und Waltraud Gerdenitsch

Stummfilm, 16 mm, farbig, 91 m, 8½ min (24 B/s). Hergestellt 1979–80, veröffentlicht 1981.

Küchenzwiebel (Neusiedler Rote). Nach anfänglicher Konkav- und anschließender Konvexplasmolyse in 0,65 mol KNO_3 (6 Versuche) und 0,5 mol LiCl (1 Versuch) quillt das Protoplasma der Außenepidermis durch Eintritt von Ionen kappenartig auf. Der Kappenbildung geht häufig eine Ansammlung des Protoplasmas um den Zellkern voraus (Systrophe). Zeitraffung.

Begleitpublikation von Walter G. Url und Waltraud Gerdenitsch, Publ. Wiss. Film., Biol. 15, 6/E 2620 (1982), 16 S.
Best.-Nr.: E 2620