

Aus dem Botanischen Institut und dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik
der Universität Bonn

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FEINSTRUKTUR
UND DIE FUNKTION DER PLASMODESMEN
VON *VOLVOX AUREUS*

Von

RETA DOLZMANN und PETER DOLZMANN

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. Februar 1964)

Einleitung

Über die Bedeutung der Plasmodesmen für den mehrzelligen pflanzlichen Organismus schreibt PFEFFER (1897) in seiner Pflanzenphysiologie: „Allgemeine physiologische Erwägungen lassen für Erreichung und Unterhaltung des harmonischen Zusammenwirkens, sagen wir kurz für die Reizverkettung, eine Continuität der lebendigen Substanz so notwendig erscheinen, daß man dieselbe fordern müßte, wenn sie nicht schon entdeckt wäre. Damit ist aber wohl verträglich, daß die Verbindungen außerdem noch zum Stofftransport benutzt werden, ja daß sie in concreten Fällen diesem Zwecke vorwiegend oder gar ausschließlich dienstbar gemacht sind.“

So unbestritten PFEFFER'S Deutung der Plasmodesmenfunktion auch heute noch ist, so wenig ist es seither gelungen, sie experimentell zu untermauern: einen direkten Beweis für die Beteiligung der Plasmodesmen an der Reizleitung einerseits oder dem Stofftransport andererseits gibt es bisher nicht. Allen älteren Arbeiten (Literatur bei KRULL 1960) über Bau und Funktion der Plasmodesmen wurde sehr bald eine Grenze dadurch gesetzt, daß diese Plasmabrücken ihrer Größe nach nahe an dem Auflösungsvermögen normaler Lichtmikroskope liegen und überhaupt nur nach einer strukturverändernden Vorbehandlung (Quellung der Wand und Färbung) sichtbar gemacht werden konnten. Einen Wandel dieser Verhältnisse brachte erst die allgemeine Einführung der Elektronenmikroskopie; und so nimmt es nicht wunder, daß diesen Strukturen bei allen elektronenmikroskopischen Untersuchungen an pflanzlichen Zellen besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Heute wissen wir daher über Bau und Feinstruktur der Plasmodesmen recht gut Bescheid (BUVAT 1957, 1958, 1960a und b, HODGE, MARTIN und MORTON 1957, STRUGGER 1957, SITTE 1958, 1961, WHALEY, MOLLENHAUER und KEPHART 1959, WHALEY, MOLLENHAUER und LEECH 1960a und b, KRULL 1960, PORTER und MACHADO 1960, SCHNEPF 1960, KOLL-

MANN und SCHUMACHER 1962a, FALK und SITTE 1963), jedoch auf dem Wege zu einem fundierten Verständnis ihrer Funktion haben uns diese Arbeiten nur wenig weitergebracht. Ein erster, vorsichtiger Versuch, auf diesem Wege einen, wenn auch nur kleinen Schritt weiterzukommen, soll die folgende Arbeit sein.

Material und Methode

Für die geplanten Untersuchungen schien *Volvox* ein recht günstiges Objekt zu sein, jene kugelförmige Grünalge, bei der sich zum ersten Male im Pflanzenreich der Übergang von der Zellkolonie aus vielen selbständigen Individuen zu einem vielzelligen Organismus mit einheitlicher Reaktion beobachten läßt, eine Entwicklung, mit der bezeichnenderweise die erstmalige Ausbildung von Plasmabrücken zwischen den einzelnen Zellen einhergeht. Man darf daher wohl mit PFEFFER (1897) annehmen, daß es gerade diese Plasmaverbindungen sind, die eine Reizverkettung der einzelnen Zellen bewirken und damit ihr harmonisches Zusammenleben überhaupt erst ermöglichen.

Relativ einfach sollte sich bei *Volvox* auch die Entwicklung dieser Plasmabrücken bei verschiedenen, wohl umschriebenen ontogenetischen Entwicklungsstadien verfolgen lassen; führt doch seine vegetative Entwicklung innerhalb eines Mutterorganismus von einer präformierten Einzelzelle (Gonidium) über einen dichtgepackten, noch völlig funktionslosen Zellhaufen — der in Analogie mit der tierischen Keimesentwicklung hier als Morulastadium bezeichnet werden soll — zu einer der tierischen Blastula vergleichbaren Hohlkugel, die noch in der Mutterkugel ihre Geißeln ausbildet. Die ausgewachsene Kugel zeigt dann eine deutliche Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellen, die ihren Ausdruck in der Differenzierung in eine sensitive und eine generative Hemisphäre findet, und sie ist befähigt, in Abhängigkeit von Außenreizen (z. B. Licht) gerichtete Bewegungen auszuführen. Zu diesen Funktionen des kugelförmigen Organismus ist eine sinnvolle Koordination der Leistung aller Einzelzellen Voraussetzung; es muß also eine Reizleitung von Zelle zu Zelle möglich sein, wobei die Notwendigkeit einer solchen Reizleitung mit der fortschreitenden Entwicklung der Kugel wächst oder aber überhaupt erst von einem gewissen Entwicklungszustand ab neu entsteht. Ein Reizleitungssystem, wenn es überhaupt sichtbar ausgebildet wird, müßte also eine der fortschreitenden Entwicklung des Organismus parallele Ausbildung zeigen. Da für die Plasmodesmen eine Beteiligung an diesen Aufgaben angenommen wird, schien es für eine Deutung ihrer Funktion von Interesse, festzustellen, zu welchem Zeitpunkt bei der Entwicklung des Organismus sie überhaupt entstehen und wie sich ihre Ausbildung hinsichtlich ihrer Feinstruktur bei der Entwicklung der Tochterkugeln zu immer größerer Selbständigkeit darstellt.

Für die Untersuchungen wurden Kulturen von *Volvox aureus* verwendet, die einem Wasserbecken des Bonner Botanischen Gartens entstammten und im Klimaschrank bei 15—18° C und 16stündiger täglicher Beleuchtung unter nicht sterilen Bedingungen gehalten wurden. Um Einheitlichkeit des Materials sicherzustellen, fanden nur Stämme Verwendung, die durch vegetative Vermehrung aus einem einzelnen Individuum hervorgegangen waren (Klone).

Als Kulturmedium bewährte sich besonders eine vom Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen (Sammlung von Algenkulturen) empfohlene Mischung folgender Zusammensetzung:

MgSO ₄	0,002 g-%
K ₂ HPO ₄	0,002 g-%
KNO ₃	0,02 g-%
Erddekokt	5 ml/100 ml
Spurenelementlösung	2—3 Tropfen.

Es wurde die Spurenelementlösung von PRINGSHEIM und PRINGSHEIM (1959) verwendet.

Für die elektronenmikroskopische Präparation wurden die Algen nach WOHLFARTH-BOTTERMANN (1957) in Chrom-Osmiumsäure fixiert, mit Uranylacetat und Phosphorwolframsäure kontrastiert und über Alkohol- oder Acetonentwässerungsreihen in Methacrylat oder Vestopal W eingebettet. Die Schnitte wurden mit einem Porter-Blum-Mikrotom oder einem LKB-Ultratome angefertigt und in einem Akashi-Tronscope TRS 50, einem Siemens ÜM 100 d oder einem Zeiss EM 9 mikroskopiert.

Die erstgenannte Autorin dankt besonders herzlich Herrn Professor Dr. W. SCHUMACHER für seine vielseitige Unterstützung und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeiten. Die Untersuchungen wurden ihr durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Dafür sowie für weitere Sach- und Personalbeihilfen sei ihr gedankt. Herrn Professor Dr. K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN gilt unser Dank für die Erlaubnis, im Institut für angewandte Übermikroskopie der Universität Bonn das Siemens-Mikroskop ÜM 100 d benutzen zu dürfen, Frau K. JOPPEN für die Aufnahmen an diesem Gerät und Fräulein I. NETZBANDT für technische Mithilfe.

Die Entwicklung der Zellen und der Plasmaverbindungen

von *Volvox aureus*

1. Junge Kugeln im Morulastadium. Die Zellen junger Kugeln im Morulastadium (Abb. 1 und 2) sind von einem zarten Plasmalemma (*PL*) umschlossen und von einem verhältnismäßig dichten, homogenen Grundplasma (*G*) erfüllt. Dieses erscheint bei Vestopaleinbettung (vgl. Abb. 1) gleichförmig granulär, bei Methacrylateinbettung (vgl. Abb. 2) dagegen macht es einen mehr flockigen und vacuolisierten Eindruck. In dieses Grundplasma sind die verschiedenen Zellorganelle eingebettet:

Der große Zellkern (*N*) ist durch eine stellenweise von Poren durchbrochene doppelte Kernmembran (*NM*) gegen das Cytoplasma abgegrenzt. Er zeigt in einem locker-granulären Karyoplasma einen dichteren, stärker kontrastierten Nukleolus (*Nc*).

Den Hauptteil der Zelle nimmt der becherförmige, vielfach gelappte Chloroplast (*Chl*) ein. An Einschlüssen finden sich regelmäßige Lipoid-

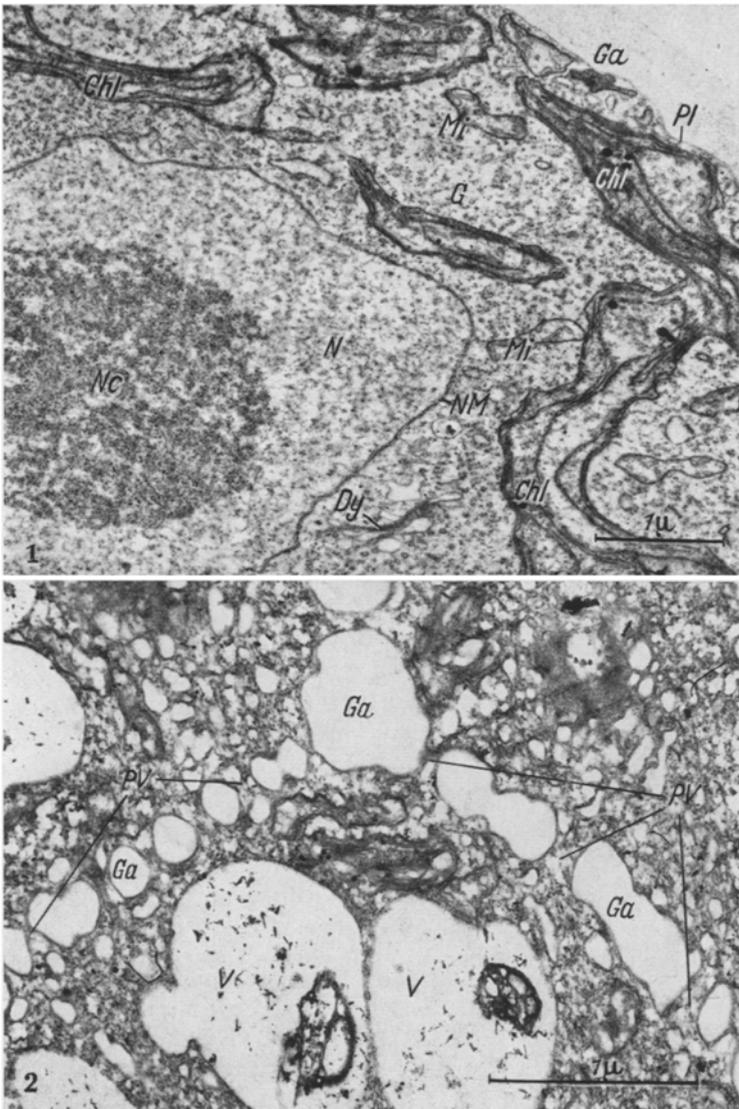


Abb. 1. Ausschnitt aus einer Zelle einer jungen Tochterkugel von *Volvox aureus* im Morulastadium. Vestopal, 16000 ×, Akashi Tronscope TRS 50

Abb. 2. Tangentialschnitt durch drei benachbarte Zellen einer jungen Tochterkugel von *Volvox aureus* im Morulastadium mit zahlreichen Plasmabrücken. Methacrylat, 28000 ×, Akashi Tronscope TRS 50.

<i>Chl</i>	Chloroplast	<i>NM</i>	Kernmembran
<i>Dy</i>	Dictyosomen	<i>Mi</i>	Mitochondrien
<i>G</i>	Grundplasma	<i>PL</i>	Plasmalemma
<i>Ga</i>	intercellulare Gallerte	<i>PV</i>	Plasmaverbindungen
<i>N</i>	Kern	<i>V</i>	Vacuole mit unbekanntem Inhalt
<i>Nc</i>	Nucleolus		

tropfen, Stärkekörner und Pyrenoide. Mitochondrien (*Mi*) vom tubulären Typ mit spärlichen Innenstrukturen sowie gut ausgebildete Dictyosomen (*Dy*) sind stets zu finden. Ferner fallen große Vacuolen (*V*) auf, die verschieden geformte, stark kontrastierte Einschlüsse enthalten. Ihre Bedeutung ist vorerst noch unbekannt, vielleicht sind sie mit den lichtmikroskopisch beschriebenen Reservevacuolen identisch (vgl. LANG 1963, nach der sie möglicherweise Polyphosphate enthalten).

Besonders bemerkenswert ist es, daß in den Zellen dieses Altersstadiums das endoplasmatische Reticulum — wenn überhaupt — nur sehr spärlich ausgebildet wird, obwohl es doch sonst im allgemeinen für junge Pflanzenzellen typisch ist. Insbesondere konnten trotz mehrerer Fixierungen und zahlreicher durchmusterter Schnitte niemals die bekannten langgestreckten Lamellenzüge des endoplasmatischen Reticulums beobachtet werden. Der Strukturaspekt des Cytoplasmas, wie ihn die Abb. 2 wiedergibt, ist nur auf eine Vacuolisierung infolge der Methacrylateinbettung zurückzuführen, es handelt sich nicht um bei der Fixierung vesikulär zerfallene Elemente des endoplasmatischen Reticulums. Ein Vergleich mit der Strukturhaltung des gleichen Altersstadiums bei Vestopaleinbettung (Abb. 1) mag diese Aussage verdeutlichen.

Die einzelnen Zellen sind untereinander durch zahlreiche Plasmodesmen (*PV*) verbunden. Diese erscheinen als kurze, breite Kanäle, die vom Plasmalemma umschlossen und vom Grundplasma, wie es sich auch in den Zellen selbst findet, erfüllt sind. Somit bildet das Cytoplasma der einzelnen Zellen durch die Plasmodesmen hindurch ein zusammenhängendes Ganzes. Der Organismus erhält dadurch den Charakter eines Syncytiums (SCHNEFF 1960).

Plasmabrücken in der geschilderten Ausbildung finden sich schon zwischen den Zellen der jüngsten, noch wenigzelligen Morulastadien; man darf daher wohl annehmen, daß die Plasmodesmen bereits bei der Zellteilung entstehen, indem stellenweise die Durchschnürung des Protoplasten unterbleibt (BUVAT und PUISSANT 1958, WHALEY, MOLLENHAUER und LEECH 1960a).

2. Ältere Kugeln im Blastulastadium. Die Zellen älterer Kugeln im Blastulastadium weisen prinzipiell die gleichen Zellbestandteile auf, wie sie für das Morulastadium bereits beschrieben wurden, jedoch stets in der bekannten, für die Volvocalenzelle typischen Anordnung (LANG 1963). Als neues Organell kommen in diesem Stadium die Geißeln hinzu. Sie entsprechen hinsichtlich ihrer Feinstruktur und ihrer Verankerung im Plasma (Geißelbasis) dem von LANG (1963) für andere Volvocalen beschriebenen Bau.

Das Grundplasma (Abb. 3 und 4, *G*) zeigt überwiegend noch den gleichen granulären Aspekt wie im Morulastadium, jedoch treten jetzt regelmäßig einzelne Membranen des endoplasmatischen Reticulums auf (Abb. 3 und 4, *ER*). Dabei handelt es sich meist um die „rough-surfaced“-

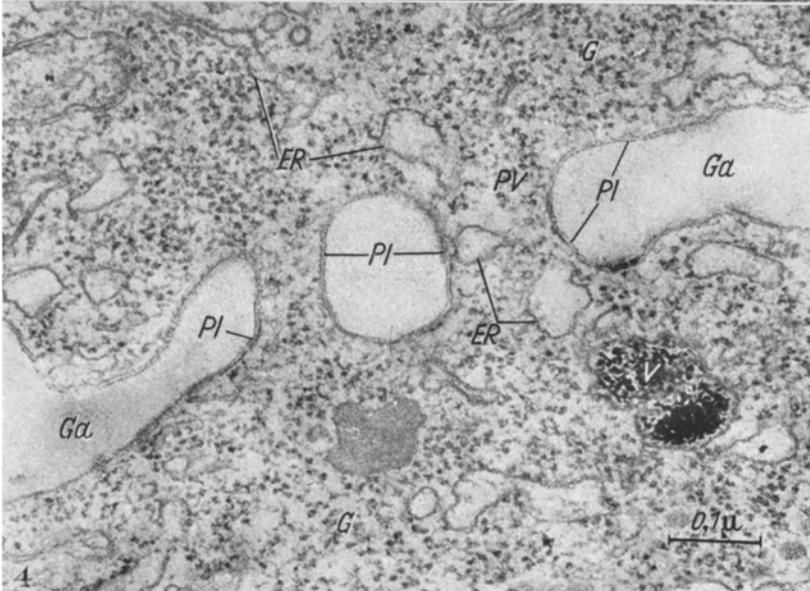
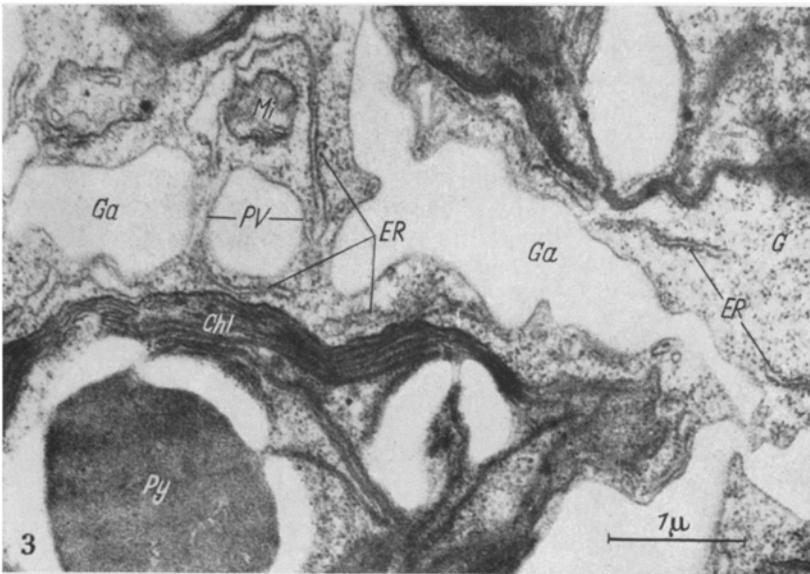


Abb. 3. Tangentialschnitt durch drei benachbarte Zellen einer älteren Tochterkugel von *Volvox aureus* im Blastulastadium. Eintreten von Elementen des endoplasmatischen Reticulums in die Plasmodesmen. Vestopal 18000 \times , Akashi Tronscope TRS 50

Abb. 4. Plasmabrücken mit Vesikeln des endoplasmatischen Reticulums zwischen zwei benachbarten Zellen einer älteren Tochterkugel von *Volvox aureus* im Blastulastadium. Vestopal, 117000 \times , Zeiss EM 9

<i>Chl</i>	Chloroplast	<i>Mi</i>	Mitochondrien
<i>ER</i>	endoplasmatisches Reticulum	<i>PV</i>	Plasmaverbindungen
<i>G</i>	Grundplasma	<i>Py</i>	Pyrenoid
<i>Ga</i>	intercellulare Gallerte	<i>V</i>	Vacuole mit unbekanntem Inhalt

Form, also um Membranen mit Ribosomenbesatz. Ebenso wie die Zellen der Morulastadien sind auch die der Blastulastadien untereinander durch Plasmodesmen (Abb. 3 und 4, *PV*) verbunden, doch hat sich die anfangs große Zahl der Plasmabrücken durch Zellteilungen auf jeweils etwa zwei bis drei zwischen zwei benachbarten Zellen vermindert. Sie erscheinen auch hier als große offene Verbindungen, die vom Plasmalemma umschlossen werden (Abb. 4, *Pl*). Bemerkenswerterweise sind die Plasmodesmen in diesem Stadium nicht allein vom Grundplasma erfüllt, sondern es treten häufig Membranen des endoplasmatischen

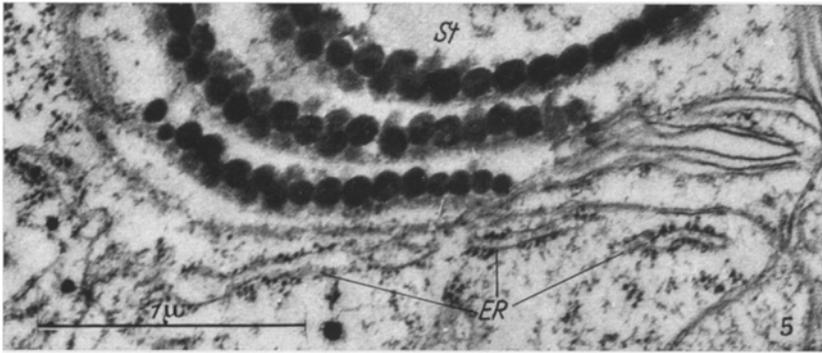


Abb. 5. *Volvox aureus*. Membranen des endoplasmatischen Reticulums in unmittelbarer Nähe des Stigmas. Vestopal, 36 000 \times , Siemens UM 100 d. *ER* endoplasmatisches Reticulum; *St* Stigma

Reticulums in sie ein, die sich dann von einer Zelle durch die Plasmodesmen hindurch bis in die Nachbarzelle verfolgen lassen (Abb. 3 und 4). Auch dabei handelt es sich vielfach um Membranen der „rough-surfaced“-Form, ein Befund, der um so erstaunlicher ist, als eine Passage des endoplasmatischen Reticulums durch die Plasmodesmen schon mehrfach bei höheren Pflanzen beschrieben wurde (besonders bei WHALEY, MOLLENHAUER und KEPHART 1959, WHALEY, MOLLENHAUER und LEECH 1960, und KOLLMANN und SCHUMACHER 1962), jedoch immer nur für die „smooth-surfaced“-Form, also für Membranen ohne Ribosomenbesatz.

3. Erwachsene Volvoxorganismen. Die ausgewachsenen Kugeln unterscheiden sich von den Blastulastadien, abgesehen von der Größenzunahme, die im wesentlichen durch die mächtige Entwicklung der Gallerte bedingt ist, hauptsächlich durch das stark aufgelockerte Grundplasma ihrer Einzelzellen (vgl. Abb. 6 und 7). Dabei fällt vor allem die ungemein reiche Entfaltung des endoplasmatischen Reticulums auf, das in vielgestaltigen Membranen und Vesikeln die Zellen dicht erfüllt (Abb. 6 und 7, *ER*). Auch hier handelt es sich meist um Membranen mit Ribosomenbesatz.

Eine starke Vermehrung erfahren auch die Dictyosomen, sowohl ihrer Anzahl in einer Zelle nach, als auch hinsichtlich der Zahl und Größe der abgeschnürten Vesikel (Abb. 7, *Dy*). Es erscheint möglich, daß diese Tatsache mit der Ausbildung der Gallerte im Zusammenhang

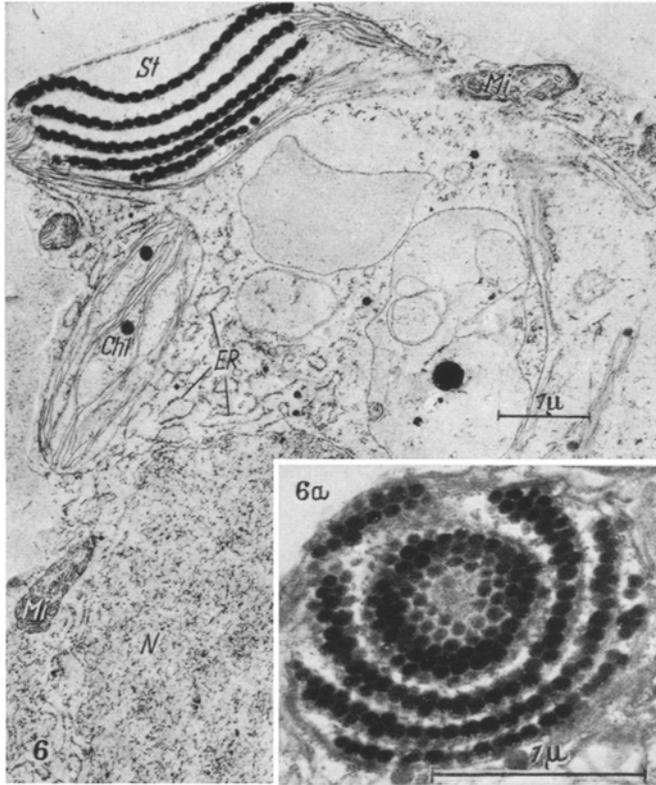


Abb. 6. *Volvox aureus*. Längsschnitt durch eine Zelle eines erwachsenen Organismus. Vestopal, 11210 \times , Siemens UM 100 d. a: *Volvox aureus*. Schrägschnitt durch den Augenfleck. Methacrylat 27000 \times , Akashi Tronscope TRS 50.

<i>Chl</i>	Chloroplast	<i>Mi</i>	Mitochondrien
<i>ER</i>	Endoplasmatisches Reticulum	<i>N</i>	Kern
		<i>St</i>	Stigma

steht, haben sich doch in der letzten Zeit die Befunde gemehrt, wonach die Dictyosomen an der Produktion von Wandsubstanzen und Schleimen beteiligt sind (MOLLENHAUER, WHALEY und LEECH 1961, DRAWERT und MIX 1962, SCHNEPF 1963a und b, SIEVERS 1963). Auch finden sich häufig Vesikel am Außenrande der Zellen, die den Eindruck erwecken, als würden von ihnen Substanzen nach außen abgegeben. Sichereres kann aber hierüber noch nicht ausgesagt werden.

Neu ist in diesem Stadium auch die starke Entwicklung der Augenflecke, besonders in den Zellen der sensitiven Hemisphäre (Abb. 6

und 6a, *St*). Diese Stigmen erscheinen als umgewandelte und weiter differenzierte Teile des Chloroplasten von schwach napf- bis linsenförmiger Gestalt. Sie bauen sich aus parallel zur Oberfläche geschichteten Doppellamellen auf, die mit dem Lamellensystem des Chloroplasten in direkter Verbindung stehen, und denen, zur Außenseite orientiert,

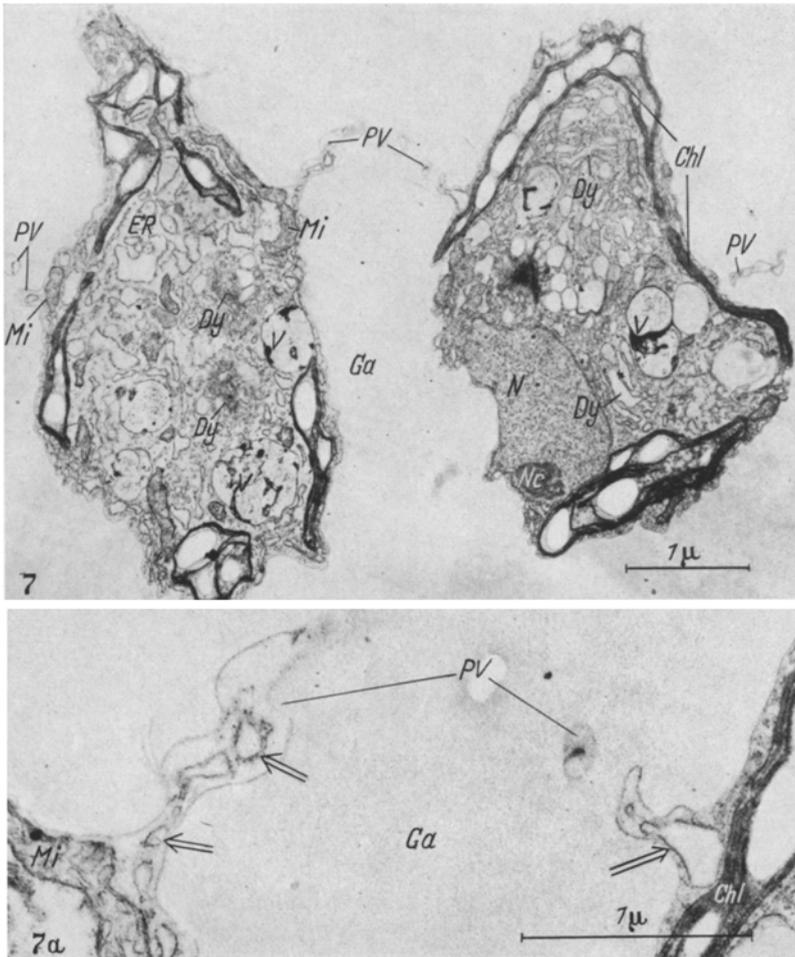


Abb. 7. *Volvox aureus*. Zwei benachbarte Zellen eines erwachsenen Organismus mit Plasmaverbindungen. Vestopal 15750 \times , Akashi Tronscope TRS 50. a: Detailvergrößerung aus Abb. 7. Die Doppelpfeile weisen auf Vesikel des endoplasmatischen Reticulums in den Plasmodesmen hin. 30000 \times .

<i>Chl</i>	Chloroplast	<i>N</i>	Kern
<i>Dy</i>	Dictyosomen	<i>Nc</i>	Nucleolus
<i>ER</i>	Endoplasmatisches Reticulum	<i>PV</i>	Plasmaverbindungen
<i>Ga</i>	intercellulare Gallerte	<i>V</i>	Vacuolen mit unbekanntem Inhalt
<i>Mi</i>	Mitochondrien		

jeweils eine Schicht dicht gepackter, stark kontrastierter Globuli aufliegt. Dieser Bau entspricht damit weitgehend demjenigen, den LANG (1963) für die Augenflecke anderer *Volvocales* beschrieben hat. Bemerkenswert scheint hier das häufige Auftreten von ausgedehnten Vesikeln des endoplasmatischen Reticulums in unmittelbarer Nähe des Augenflecks zu sein. Oft ordnen sich diese entlang der Begrenzung des Augenflecks an (Abb. 5, *ER*). In der Diskussion soll auf diese Erscheinung und ihre mögliche Bedeutung noch näher eingegangen werden.

Die Plasmodesmen der erwachsenen *Volvox*-Kugeln sind bei der mächtigen Entwicklung der intercellularen Gallerte beträchtlich verlängert worden (Abb. 7, *PV*). Auch in ihnen ist — wie in den Zellen selbst — das Plasma stark aufgelockert. Regelmäßig lassen sich in ihnen die ribosomenbesetzten Membranen des endoplasmatischen Reticulums nachweisen (Abb. 7a, Doppelpfeile).

Erwähnung verdient an dieser Stelle auch die auffällige Lokalisierung von Mitochondrien an der Basis der Plasmodesmen (vgl. Abb. 7 und 7a, *Mi*), eine Erscheinung, die sich immer wieder beobachten läßt und für die Funktion der Plasmodesmen sicher von Bedeutung ist.

Diskussion

Wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, treten bei *Volvox aureus* im Laufe der ontogenetischen Entwicklung charakteristische Veränderungen in der Plasmodesmenfeinstruktur auf:

Die jüngsten Morulastadien, die noch völlig undifferenzierte Zellhaufen darstellen, besitzen nur von Grundplasma erfüllte Plasmabrücken. Bei den älteren Blastulastadien, die bereits Hohlkugelgestalt angenommen haben, erscheinen gleichzeitig mit der Anlage der Geißeln in den Plasmaverbindungen Membranen des endoplasmatischen Reticulums. Die Plasmodesmen der fertig ausgebildeten, frei schwimmenden Kugeln sind schließlich beinahe nur noch von Reticulumbestandteilen erfüllt.

Es fragt sich, wie diese Änderung der Plasmodesmenfeinstruktur im Hinblick auf die Funktion der Zellbrücken zu deuten sind. Leider ist die Rolle, die das endoplasmatische Reticulum im physiologischen Geschehen der Zelle spielt, bis heute noch weitgehend unbekannt. Es ist also nicht möglich, aus dem Fehlen bzw. Auftreten von Reticulumbestandteilen unmittelbar auf die Funktion der Plasmodesmen zu schließen.

Da das Erscheinen von Zisternen in den Plasmabrücken so auffällig mit der Entwicklung der Geißeln einhergeht, liegt es natürlich nahe, hier dem Membransystem eine Rolle bei der Reizverkettung zuzuschreiben. Dafür scheint auch die häufige Beobachtung großer Vesikel des endoplasmatischen Reticulums in der Nähe der Augenflecke — deren Beteiligung an der Reizaufnahme heute wohl unbestritten ist (HAUPT

1959) — zu sprechen: Soll es als Reaktion auf Außenreize, hier besonders Lichtreize, zu reizabhängig gerichteten Bewegungen (positive oder negative Phototaxis) kommen, so ist dafür eine Koordination aller Bewegungsorganellen unbedingte Voraussetzung; dazu aber müßten Reize vom Reizaufnahme- (Stigma) zum Erfolgsort (Geißeln) geleitet werden können, und zwar nicht nur innerhalb einer Zelle, sondern innerhalb des Gesamtverbandes aller Zellen des Organismus, eine Forderung, zu deren Erfüllung sich das System des endoplasmatischen Reticulums auf Grund seiner Ausbildung und Ausbreitung durch die Plasmodesmen hindurch geradezu anbietet. Allerdings läßt sich keine direkte Beziehung des Endomembransystems zu den Erfolgsorganellen, den Geißeln, erkennen, ganz im Gegenteil sind die Geißelbasen von allen anderen Organellen der Zelle durch einen breiten Saum völlig homogen erscheinenden Grundplasmas getrennt, und Reticulumelemente erstrecken sich nur bis zu dessen Rande. Die vom Augenfleck möglicherweise über die Membranen geleiteten Reize müßten hier also durch das Grundplasma den Geißelbasen vermittelt werden, eine Tatsache, die daran denken läßt, daß über kurze Strecken vielleicht eine Reizleitung durch das wohl nur scheinbar strukturlose Grundplasma möglich ist, während über größere Entfernungen, beispielsweise von Zelle zu Zelle, die Mithilfe des Membransystems in Anspruch genommen werden könnte.

Allerdings gibt es bisher noch keine weiteren Anhaltspunkte für eine mögliche Beteiligung des Reticulums bei Reizvorgängen in der Pflanze, während sich andererseits in letzter Zeit die Hinweise dafür mehren, daß das Reticulum nicht ohne Bedeutung für die Stoffbewegungen in der Pflanze sein kann. Erwähnt sei hier nur die auffällige Ausbildung dieses Systems in den pflanzlichen Leitungsbahnen (KOLLMANN und SCHUMACHER 1962 b). Das Auftreten von Reticulumelementen in den Plasmodesmen könnte danach also auch Ausdruck von Transportvorgängen sein. Ist es doch denkbar, daß in den jungen Morulastadien, deren Zellen noch dicht benachbart sind, der Stoffaustausch ungehindert durch Diffusion vonstatten geht — sei es durch die gering entwickelte Gallerte, sei es durch das Grundplasma der kurzen Zellbrücken — oder daß dieser vielleicht überhaupt nur eine untergeordnete Rolle spielt, worauf die reiche Versorgung mit Reservestoffen (Vacuolen mit stark kontrastiertem Inhalt) hinweisen mag. Bei den älteren Entwicklungsstadien könnte die zunehmende Isolierung der Flagellaten durch immer mächtiger werdende Gallertschichten besondere Transportvorgänge nötig machen, die vielleicht unter Beteiligung von Membranstrukturen ablaufen.

Welche Rolle in diesem Zusammenhang das Auftreten der „rough-surfaced“-Membranen spielt, welches in so auffälligem Gegensatz zu allen bisherigen Befunden an höheren Pflanzen steht, kann noch nicht gesagt werden. Es bedarf dazu weitergehender Untersuchungen.

Es ist hier weiterhin zu bemerken, daß Stofftransport und Reizleitung einander nicht auszuschließen brauchen, ein Gedanke, den schon PFEFFER (1897) folgendermaßen formulierte: „...denn bei Beförderung von ... besonderen Reizstoffen arbeiten diese Verbindungsfäden eben im Dienste der Reizverkettungen.“ Daß eine Erregungsleitung auf humoralem Wege in der Pflanze prinzipiell möglich ist, haben ja schon die Riccaschen Untersuchungen an *Mimosa* bewiesen, die zum Nachweis einer Erregungssubstanz führten (RICCA 1916 a und b, 1926).

Es ist also die Frage, ob die Plasmodesmen vorwiegend der Reizleitung oder dem Stofftransport dienen, noch weitgehend offen; daß sich in den Plasmabrücken aber Vorgänge abspielen, die einer zusätzlichen Energieversorgung bedürfen, muß man wohl aus dem bereits erwähnten, immer wieder beobachteten Vorkommen von Mitochondrien an den Plasmodesmenbasen schließen, da doch die Mitochondrien heute als Hauptquelle der bei allen Reaktionen der Zelle benötigten Energie gelten. Diese Prozesse können allerdings sowohl im Bereich der Reizleitung als auch des Stofftransportes liegen. Eine Entscheidung darüber ist auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse noch nicht möglich.

Zusammenfassung

Entwicklung und Struktur der Plasmodesmen von *Volvox aureus* wurden elektronenmikroskopisch untersucht:

Die Plasmabrücken junger Organismen sind ausschließlich von Grundplasma erfüllt. Mit fortschreitendem Alter treten in zunehmendem Maße ribosomenbesetzte Membranen des endoplasmatischen Reticulums in den Plasmodesmen auf. Auf eine bemerkenswerte zeitliche Übereinstimmung zwischen der Ausbildung der Geißeln und des endoplasmatischen Reticulums wird hingewiesen.

Die gewonnenen Befunde werden im Hinblick auf die mögliche Funktion der Plasmabrücken diskutiert.

Literatur

- BUVAT, R.: L'infrastructure des plasmodesmes et la continuité des cytoplasmes. C.R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 198—201 (1957).
- Recherches sur les infrastructures du cytoplasme dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. Ann. Sci. natur. bot. (Paris), Sér. XI, **19**, 123—161 (1958).
- L'infrastructure des plasmodesmes chez les cellules parenchymateuses des cordons conducteurs jeunes de „*Cucurbita pepo*“ L. C.R. Acad. Sci. (Paris) **250**, 170—172 (1960 a).
- Observations sur les ultrastructures du cytoplasme au cours de la différenciation des cellules criblées de „*Cucurbita pepo*“ L. C.R. Acad. Sci. (Paris) **250**, 1528—1530 (1960 b).

- BUYAT, R., et A. PUISSANT: Observations sur la cytodièrese et l'origine des plasmodesmes. C.R. Acad. Sci. (Paris) **247**, 233—235 (1958).
- DRAWERT, H., u. M. MIX: Zur Funktion des Golgi-Apparates in der Pflanzenzelle. *Planta* (Berl.) **58**, 448—452 (1962).
- FALK, H., u. P. SITTE: Zellfeinbau bei Plasmolyse. *Protoplasma* (Wien) **57**, 290—303 (1963).
- HAUPT, W.: Die Phototaxis der Algen. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. XVII/1, S. 318—370. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- HODGE, A. J., E. M. MARTIN, and R. K. MORTON: The structure of some cytoplasmic components of plant cells in relation to the biochemical properties of isolated particles. *J. biophys. biochem. Cytol.* **3**, 61—70 (1957).
- KOLLMANN, R., u. W. SCHUMACHER: Über die Feinstruktur des Phloems von *Metasequoia glyptostroboides* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. II. Mitt.: Vergleichende Untersuchungen der plasmatischen Verbindungsbrücken in Phloemparenchymzellen und Siebzellen. *Planta* (Berl.) **58**, 366—386 (1962a).
- — Über die Feinstruktur des Phloems von *Metasequoia glyptostroboides* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. III. Mitt.: Die Reaktivierung der Phloemzellen im Frühjahr. *Planta* (Berl.) **59**, 195—221 (1962b).
- KRULL, R.: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Plasmodesmen im Rindenparenchym von *Viscum album*. *Planta* (Berl.) **55**, 598—629 (1960).
- LANG, N. J.: Electron microscopy of the *Volvocaceae* and *Astrephomenaceae*. *Amer. J. Bot.* **50**, 280—300 (1963).
- MOLLENHAUER, H. H., W. G. WHALEY, and J. H. LEECH: A function of the Golgi-apparatus in outer root-cap cells. *J. Ultrastruct. Res.* **5**, 193—200 (1961).
- PFEFFER, W.: *Pflanzenphysiologie*, 2. Aufl., S. 97. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1897.
- PORTER, K. R., and R. D. MACHADO: Studies on the endoplasmatic reticulum. IV. Its form and distribution during mitosis in cells of onion root tips. *J. biophys. biochem. Cytol.* **7**, 167—180 (1960).
- PRINGSHEIM, E. G., u. O. PRINGSHEIM: Die Ernährung koloniebildender Volvocales. *Biol. Zbl.* **78**, 937—971 (1959).
- RICCA, U.: Solution d'un problème de physiologie. La propagation de stimulus dans la sensitive. *Arch. ital. Biol. (Pisa)* **65**, 219—232 (1916).
- Transmission of stimuli in plants. *Nature* (Lond.) **117**, 654—655 (1926).
- A vent'anni dalla mia memoria sulla propagazione dello stimolo nelle *Mimose*. *Nuovo Giorn. bot. ital., N.S.* **43**, 475—550 (1936).
- SCHNEPP, E.: Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. *Planta* (Berl.) **54**, 641—674 (1960).
- Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. I. Teil: Über den Fangschleim der Insektivoren. *Flora* (Jena) **153**, 1—22 (1963a).
- Golgi-Apparat und Sekretbildung in den Drüsenzellen der Schleimgänge von *Laminaria hyperborea*. *Naturwissenschaften* **50**, 674 (1963b).
- SIEVERS, A.: Beteiligung des Golgi-Apparates bei der Bildung der Zellwand von Wurzelhaaren. *Protoplasma* (Wien) **56**, 188—192 (1963).
- SITTE, P.: Die Ultrastruktur von Wurzelmeristemzellen der Erbse (*Pisum sativum*). *Protoplasma* (Wien) **49**, 447—522 (1958).
- STRUGGER, S.: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Plasmodesmen des Meristems der Wurzelspitze von *Allium cepa*; ein Beitrag zur Kritik der Fixation und Beurteilung elektronenmikroskopischer Größenangaben. *Protoplasma* (Wien) **46**, 365—367 (1957).

- WHALEY, W. G., H. H. MOLLENHAUER, and J. E. KEPHART: The endoplasmic reticulum and the Golgi structures in maize root cells. *J. biophys. biochem. Cytol.* **5**, 501—509 (1959).
- — and J. H. LEECH: The ultrastructure of the meristematic cell. *Amer. J. Bot.* **47**, 401—449 (1960a).
- — — Some observations on the nuclear envelope. *J. biophys. biochem. Cytol.* **8**, 233—245 (1960b).
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E.: Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. *Naturwissenschaften* **44**, 287—288 (1957).

Dr. RETA DOLZMANN und Dr. PETER DOLZMANN,
Institut für Landwirtschaftliche Botanik der Universität,
53 Bonn a. Rh., Meckenheimer Allee 176