

Micrasterias – Die kleinen Sterne

Teil 2: Dictyosomen

Wolfgang Bettighofer

Micrasterias ist eine Gattung, die dem Algenforscher viel zu bieten hat. Das lässt sich aus der Tatsache schließen, dass sie von der Sektion Phykologie der Deutschen Botanischen Gesellschaft zur Alge des Jahres 2008 gekürt worden ist. Auch uns Hobby-Biologen mit der Beschränkung auf das Lichtmikroskop bietet sie interessante Einblicke ins Zellinnere. Hatten im ersten Teil dieses Berichts neben der generellen Taxonomie und Morphologie Beobachtungen von Mitochondrien im Vordergrund gestanden, so liegt der Schwerpunkt des zweiten Teils auf einem Organellentyp, welcher sich äußerst selten in einfacher Weise lichtmikroskopisch beobachten lässt, nämlich den Dictyosomen.

Während der Erstellung der Schichtaufnahmen für eine hochaufgelöste Ansicht von *Micrasterias rotata* waren mir in der Cytoplasma-Schicht unterhalb des im Teil 1 behandelten Organellenstroms eine größere Anzahl runder Gebilde aufgefallen, bei welchen sich im DIK ab einer Apertur von circa 0,75 eine Binnenstruktur differenzieren ließ (Abb. 1). Sie zeigten konzentrische Innenkörper mit abweichendem Brechungsindex. Es waren 25 bis 40 solcher Körper pro Zelle zu sehen. Ihre Größe lag zwischen 2,5 und 5 µm. Sollten das Öltröpfchen sein? Es ist bei Desmidiaceen weit verbreitet, Öl als Reservestoff zu speichern. Gegen diese Interpretation sprach allerdings die mehrschichtige Struktur (Abb. 2a–c). Es wurden bald weitere Cytoplasma-Einschlüsse gefunden, welche wesentlich besser zum Erscheinungsbild von Öltröpfchen passten (Abb. 2a, unten). Außerdem war festzustellen, dass die Öltröpfchen von der Cytoplasma-Strömung beliebig weit verlagert wurden, während die großen runden Gebilde meist ortstreu blieben und leicht um ihren Fixpunkt pendelten. Welche Zellstruktur passte zu diesen Erscheinungen? Nach Diskussionen mit Freunden und Recherchen in entsprechender Literatur erhärtete sich mein Verdacht, dass es sich um Membranstapel des Golgi-Apparats, um Dictyosomen handeln könnte.

Elektronenoptische Aufnahmen zeigen, dass Dictyosomen grundsätzlich von einem Kranz von kleinen Membranblasen, den Golgi-Vesi-

keln, umgeben sind (Abb. 3). Die glattrandigen Objekte aus den Abbildungen 2a und b passten zunächst nicht zum erwarteten Bild. Wegen der beschränkten Auflösung des Lichtmikroskops sind jedoch die kleinen und kleinsten Abschnürungen nicht darstellbar. Waren die Dictyosomen nahe am Deckglas, so konnte ich manchmal sogar Ansätze von Vesikeln beobachten (Abb. 2c). Selbst nach Umschalten auf Hellfeld blieben einige Dictyosomen sichtbar, so sie sich in günstiger Position befanden (Abb. 2d). Ein



Abb. 1: Übersichtsaufnahme von *Micrasterias rotata*. Die rundlichen Gebilde sind Dictyosomen. Synoptische Darstellung von Zelloberfläche und circa 35 Dictyosomen aus sieben Schichtaufnahmen. Maßbalken 50 µm.

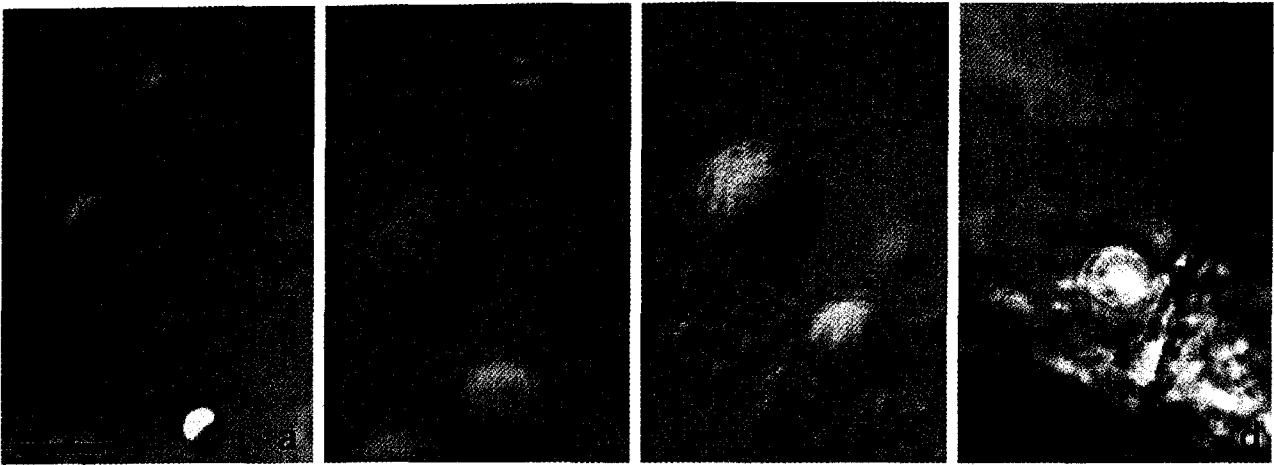


Abb. 2: Schleimproduzierende Dictyosomen von *M. rotata*. a Mit Öltröpfchen (unten). b Seltene Entdeckung: Ein Dictyosom in Teilung. c In günstigen Fällen wurden Muster sichtbar, welche auf Vesikelstrukturen hindeuteten. d Hellfeldaufnahme. Maßbalken 5 µm.

Dictyosom zeigte eine Einschnürung im zentralen Bereich (Abb. 2b). In der Literatur (Menge und Kiermayer, 1977; Noguchi, 1978) fanden sich elektronenmikroskopische Aufnahmen, die zeigen, dass dieses Bild einem Teilungsstadium entsprechen könnte.

Der Golgi-Apparat

Der Golgi-Apparat ist ein wichtiger Synthesort der Zelle, in welchem in Zusammenarbeit mit dem Endoplasmatischen Reticulum (ER) Proteine und Polysaccharide für die unterschiedlichsten Zwecke (Enzyme, Membranproteine, Zellwandgrundsubstanzen, exkretorische Materialien) produziert beziehungsweise modifiziert werden. Ist die Substanz fertiggestellt, so schnüren sich vom Dictyosom Golgi-Vesikel ab. Diese werden dann vom Transportsystem der Zelle (Mikrotubuli und Motorproteine) an die Einsatzstelle verschoben (Kleinig und Mayer, 1999; Meindl et al., 1992; Plattner und Hentschel, 2006). Dictyosomen produzieren auch Schuppen, wie man sie beispielsweise von den Goldalgen, den Schalenamöben oder den Sonnentierchen kennt.

Dictyosomen sind üblicherweise zu klein und zart, um sie im Lichtmikroskop identifizieren zu können. Die großen *Micrasterias*-Arten machen da eine Ausnahme. Deren ungewöhnlich große und kontrastreiche Dictyosomen wurden schon in den 1960er Jahren beschrieben. Allerdings sind die Fotografien in den mir vorliegenden Arbeiten allesamt elektronenoptisch er-

zeugt worden. Ohne diese Befunde wäre eine gesicherte Zuordnung der lichtmikroskopisch beobachteten Phänomene schwer möglich. Für Mitochondrien gilt ähnliches. Sichere Befunde liefern oft nur elektronenmikroskopische Abbildungen (Drawert und Mix, 1961; Kiermayer, 1965, 1967, 1970; Staehelin und Kiermayer, 1970). Differential-Interferenzkontrast

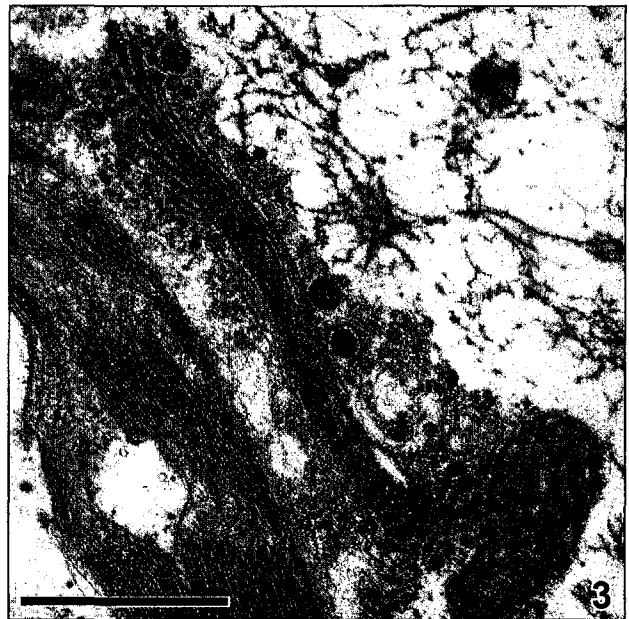
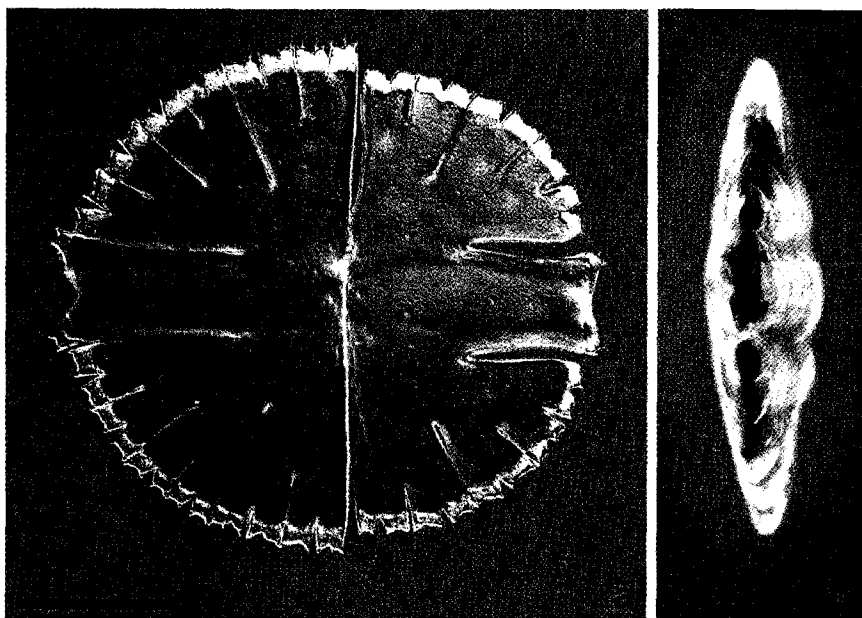


Abb. 3: Querschnitt durch ein Dictyosom von *Micrasterias denticulata*. Das Bild zeigt außerdem einen Schnitt durch ein Mitochondrion (rechts unten) sowie durch einen Chloroplasten (diagonal verlaufend von links oben zur Mitte unten). Präparation und Aufnahme von Dr. Detlef Kramer, TU Darmstadt. Maßbalken 1 µm.

Abb. 4: *Micrasterias rotata*. a Synoptische Darstellung von Umriss, Oberflächenstruktur und schleimproduzierenden Dictyosomen. Dieses Bild ist aus 40 Schichtaufnahmen erstellt worden. b Eine auf dem Deckglas mehr oder weniger senkrecht stehende *M. rotata*-Zelle, aufgenommen mit einem inversen Mikroskop. Man erkennt die Ausströmstellen des Schleims am Scheitelpunkt des Mittel-Lappens (Pfeilköpfe). Mittels Corel Photopaint manuell aus 27 Schichtaufnahmen montiert. Maßbalken 50 μm .



und Phasenkontrast (sofern das Präparat dünn und farbarm ist) erlauben jedoch Beobachtung im Leben und bei *M. rotata* auch eine sichere Zuordnung.

Dictyosomen als Schleimproduzenten

Zieralgen besitzen eine spezielle Form von Dictyosomen, welche aus Mucopolysacchariden bestehenden Schleim herstellen. Ihr Durchmesser ist mit etwa 5 μm im Vergleich zu jenen bei anderen Algengruppen und normalen Pflanzenzellen unverhältnismäßig groß.

Mittels dieses Schleims können sich die Zieralgen selbstständig bewegen (Linne von Berg und Melkonian, 2003), um sich nach dem Licht auszurichten und sogar in Richtung des Lichtes zu wandern. Wird es dunkel, so stellen sich *Micrasterias*-Zellen lotrecht (Abb. 4b). So haben sie die größtmögliche „Sensorfläche“ auf die zu erwartende Einfallsrichtung des Lichtes zu Beginn der nächsten Helligkeitsperiode. Bei

Dämmerung richten sie sich anfänglich senkrecht stehend zum Lichteinfall aus. Der IWF-Film C1496 von Wenderoth (1985) zeigt dies in eindrucksvoller Weise. Wenn man in diesem Film den voluminösen Ausstoß von Schleim zu Fortbewegungszwecken sieht, fragt man sich unwillkürlich, woher die Zellen diese Materialfülle nehmen. Der Vorgang wird nur verständlich, wenn man von einer hohen Quellfähigkeit des in den Golgi-Vesikeln noch kompakt vorliegenden Schleims ausgeht. So wurde beispielsweise an Wurzelspitzen des Mais gemessen, dass der dort austretende Schleim um das 1.000fache voluminöser war als in den zuliefernden Schleimvesikeln (Steer, 1985).

Vesikelablösung bei *Micrasterias rotata*

Während länger andauernden Beobachtungen auf der Schärfenebene der Dictyosomen konnte ich mehrmals die Ablösung eines übergroßen Vesikels (Durchmesser etwa 1,5 μm) auf deren

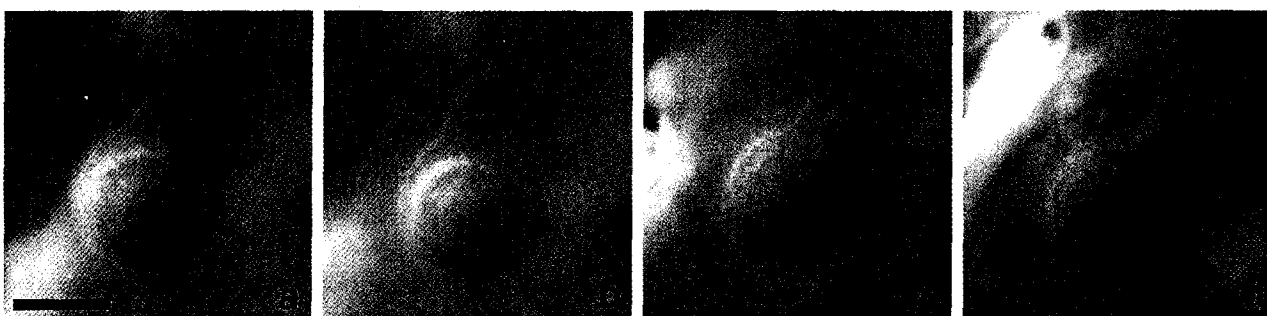


Abb. 5: *M. rotata*. Ablösung eines großen Vesikels von einem Dictyosom. Maßbalken 5 μm .

Äquatorialebene verfolgen (Abb. 5). Zunächst beulte sich der Rand der äußeren Kreislinie aus; das ganze Gebilde sah aus wie eine Schülerröhrchenkelle mit kurzem Stiel (Abb. 5a). Dieser Stiel war in Bewegung: Er flatterte wie ein im steifen Wind hängender Windsack (kleine schnelle Oszillationen am Ende) und wurde länger. Manchmal weitete er sich zu einer Blase aus, und es entstand für einige Zeit ein hantelförmiges Gebilde mit ungleichen Kugeldurchmessern. Nach und nach wurde der Verbindungsstrang in die Länge gezogen und dünner. Nach Ablösung verschwanden diese ungewöhnlich großen Vesikel (Durchmesser um $1,5\ \mu\text{m}$) in der Cytoplasmaströmung. Solche Vorgänge dauerten jeweils rund vier Minuten. Üblicherweise sind Golgi-Vesikel deutlich kleiner. Noguchi (1978) hat schleimproduzierende Dictyosomen von *Micrasterias americana* elektronenmikroskopisch untersucht und dokumentiert, dass dort Riesenvesikel mit Durchmessern von $1,2\text{--}1,8\ \mu\text{m}$ gebildet werden.

Der Vergleich mit *Micrasterias denticulata* und *M. thomasiana* var. *notata*

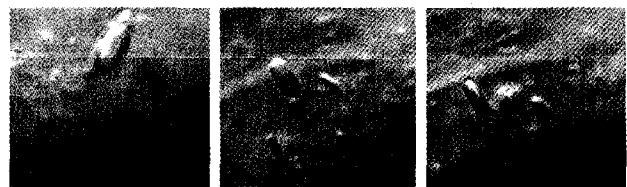
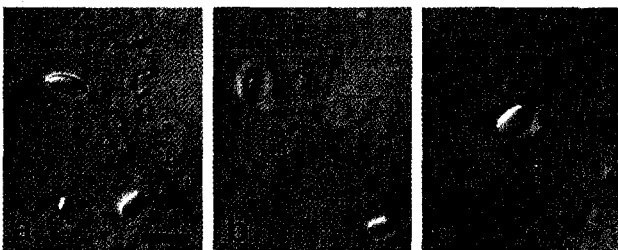
Meine Beobachtungen an *M. denticulata* konnte ich zunächst nicht mit jenen bei *M. rotata* in Einklang bringen. Zarte, runde, relativ ortstreuere Objekte mit Durchmessern um $5\ \mu\text{m}$ waren zunächst nicht zu finden. Hingegen existierten auffallend tanzende, vom Cytoplasma-Strom hin und wieder über weite Strecken verlagerte Gebilde. Sie zeigten sich als längliche, abgeplattete Körner mit großzügig gerundeten Ecken und Kanten, welche in Seitenansicht spindelförmig erschienen, mit einer Länge von $4\ \mu\text{m}$, einer Breite um $2\ \mu\text{m}$ und einer Stärke von $1,5\ \mu\text{m}$ (Abb. 6 und 7). Bei Untersuchungen mit Polarisationsrichtung zeigten sie keine Doppelbrechung, somit konnten es keine Stärke-

körner sein. Für Kristalle erschienen sie mir außerdem zu rundlich. Wegen der speziellen Form war es weiterhin unwahrscheinlich, dass es sich um ölhaltige Reservebehälter handelte. Der IWF-Film E868 (Kiermayer, 1966) lieferte eine Erklärung. Kiermayer beschrieb eben diese Körper im Zusammenhang mit einer Untersuchung der Zellentwicklung von *Micrasterias denticulata* und stellte fest, dass es sich dabei mit großer Wahrscheinlichkeit um Golgi-Apparate handelt. Zitat: ... erkennt man, neben besonders geformten Kristallen (Gips?) und Lipoidtropfen, zahlreiche runde bis schwach kantige Gebilde, die in der Seitenansicht spindelförmig erscheinen, und die sich vor allem in Chloroplastennähe befinden. Es handelt sich dabei mit großer Wahrscheinlichkeit um Golgi-Apparate. Bei *M. thomasiana* var. *notata* existierten diese Körper ebenso, sie waren aber vorn und hinten leicht prismatisch zugespitzt.

Jedoch passt ihre große horizontale Beweglichkeit weniger gut zum in der Biologie gefestigten Bild der Arbeitsweise der Dictyosomen, welche vom mehr oder weniger stationären ER die Basisstoffe für ihre Produktion mittels Transportvesikel geliefert bekommen. Ich konnte beobachten, dass sie die Strecke einer Zellhälfte oftmals in weniger als fünf Sekunden zurücklegten. Sie bewegten sich fast ausnahmslos kreuz und quer durch die Zelle. Ihre Zuordnung bleibt unklar.

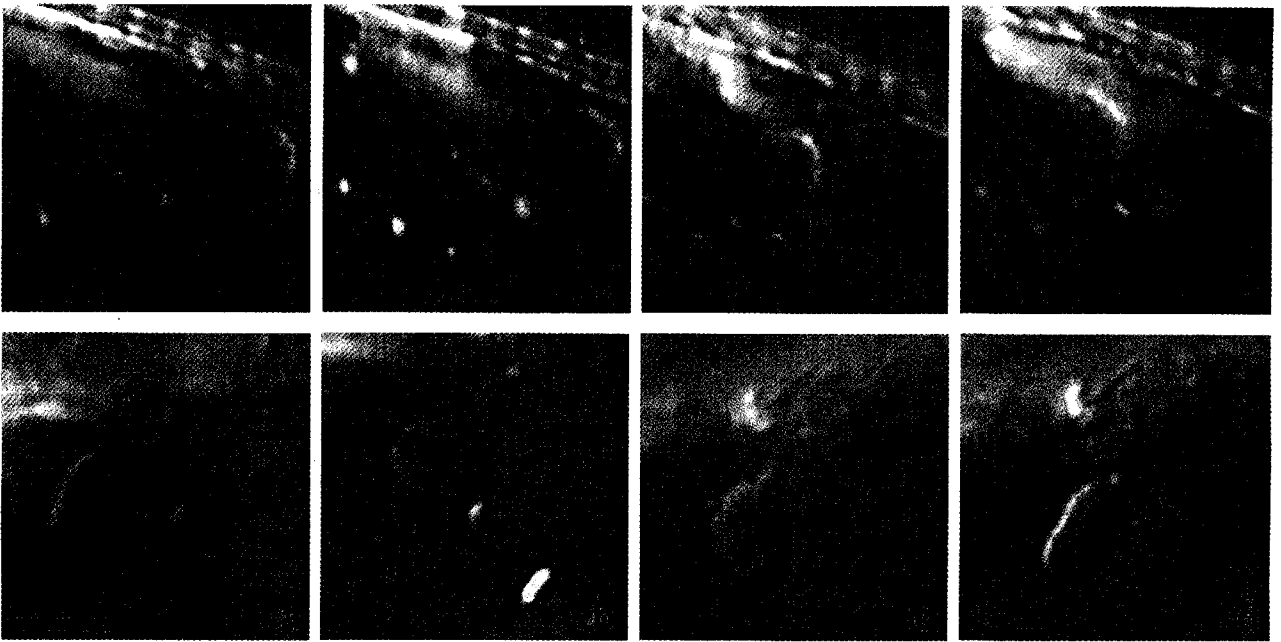
Der andere Dictyosomentyp

Bei *Micrasterias denticulata* und *M. thomasiana* var. *notata* gelang es mir außerdem, weitere, andersartige runde Körper mit einem Durchmesser von $2,5$ und $5\ \mu\text{m}$ zu finden und aufzunehmen. Sie oszillierten leicht und wurden auch manchmal eine kurze Strecke verla-



6 | 7

Abb. 6: *M. denticulata*. Serienaufnahmen von im Cytoplasma-Raum tanzenden Körpern unsicherer Zuordnung. – Abb. 7: *M. thomasiana* var. *notata*. Serienaufnahmen eines sich am Isthmus in Zellkernnähe aufhaltenden Körpers unsicherer Zuordnung. Maßbalken $5\ \mu\text{m}$.



8 **Abb. 8 und 9:** Serienaufnahmen von Standard-Dictyosomen aus *M. denticulata* (Abb. 8) und
 9 *M. thomasiana* var. *notata* (Abb. 9). Die typischen, in der Literatur immer wieder erwähnten
 Kippbewegungen sind erkennbar. Maßbalken 5 µm.

gert. Hin und wieder kippten sie und waren im Profil zu sehen. Oberfläche und Rand machten den Anschein, als seien sie von kleinen Kugeln besetzt (Abb. 8 und 9). Ich hatte Gelegenheit, diese Beobachtungen mit Prof. Dr. Werner Herth, Zellbiologe an der Universität Heidelberg, zu diskutieren. Er stellte fest, dass es sich hierbei mit großer Wahrscheinlichkeit um die Standard-Dictyosomen des Golgi-Apparats der untersuchten Algen handelte.

Resümee und Dank

Die großzelligeren *Micrasterias*-Arten haben mir interessante Einblicke in das Innere von Zellen geschenkt. Noch nie zuvor konnte ich in solcher Deutlichkeit Mitochondrien beobachten. Ein ganz besonderes Erlebnis stellten die Entdeckungen rund um die verschiedenen Dictyosomentypen dar, deren Sichtbarkeit im Lichtmikroskop mir bis dato gänzlich unbekannt gewesen war. Für die Beobachtungen wurden folgende Geräte verwendet: Stativ Zeiss Universal mit DIK-Einrichtung, Planapochromate 40/1,0 Öl und 63/1,4 Öl, Projektiv Mipro $f = 63$ mm (4x) und Photo-Okular S-KPL 10x sowie die digitale Kompaktkamera Olympus C7070.

Auf dem Weg von den ersten der oben geschilderten Entdeckungen bis zum fertigen Bericht

gab es viele fruchtbare Diskussionen und eine Reihe gemeinsamer Beobachtungen mit Dr. Detlef Kramer, Cytologe an der Technischen Universität Darmstadt, der zudem wertvolle Beiträge zu diesem Bericht beisteuerte. Ihm sei an erster Stelle gedankt. Er hat seinerseits mit seinen Fachkollegen Prof. Dr. Eberhard Schnepf und Prof. Dr. Werner Herth Rücksprache zum Thema gehalten. Für die übermittelten Hinweise, Anregungen und Korrekturen möchte ich ebenfalls Dank sagen. Des Weiteren geht ein herzlicher Dank an Prof. Rupert Lenzenweger für die Zusendung von Desmidiaceenproben, die anregenden Diskussion zur Taxonomie und Ökologie der Desmidiaceen nebst großzügiger Unterstützung mit Fachliteratur und an Dr. Jens Hallfeldt für die Proben von *Micrasterias thomasiana* var. *notata*.

Zum Schluss noch ein Wort von Detlef Kramer: *Die großen Micrasterias-Arten zeigen eine Reihe kleiner und kleinster Zellbestandteile im Lichtmikroskop in ungewöhnlicher Deutlichkeit, welche meist nur im Elektronenmikroskop klar dargestellt werden können. Es ist faszinierend, diese Beobachtungen an lebenden Organismen durchzuführen und dabei die charakteristische Dynamik zu erleben, was präparationsbedingt im Elektronenmikroskop nicht möglich ist. Und dies kann der ambitionierte Amateur mit einer Ausstattung ausführen, die*

heute auf dem Gebrauchtmart mit etwas Mühe zu einem Bruchteil des Neu-Preises erhältlich ist. Der differenzielle Interferenzkontrast nach Nomarski bietet Möglichkeiten, die in der Biowissenschaft immer mehr in Vergessenheit geraten. Es können damit Brücken geschlagen werden von der rein statischen Cytologie, die mit der Elektronenmikroskopie betrieben wird, hin zu einer faszinierenden lebendigen Betrachtung des Zellinnenlebens. Ich bin begeistert davon, nach 37 Jahren Arbeit am Elektronenmikroskop auf dieses Thema gestoßen worden zu sein!

Literaturhinweise

- Drawert, H., Mix, M.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. *Planta* 56, 237–261 (1961).
- Gunning, B. E. S., Steer, M. W.: Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle, 3. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1986.
- Kiermayer, O.: *Micrasterias denticulata* (Desmidiaceae) – Morphogenesis. Film E868 des Instituts für den Wissenschaftlichen Film (IWF), Göttingen 1965 (Begleitpublikation 1966). <http://www.iwf.de/iwf/do/mkat/details.aspx?Signatur=E+868>
- Kiermayer, O.: Differenzierung und Wachstum von *Micrasterias denticulata* (Conjugatae). Film C924 des Instituts für den Wissenschaftlichen Film (IWF), Göttingen 1967 (mit Begleitpublikation). <http://www.iwf.de/iwf/do/mkat/details.aspx?Signatur=C+924>
- Kiermayer, O.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Problem der Cytomorphogenese von *Micrasterias denticulata* Breb. *Protoplasma* 69, 97–132 (1970).
- Linne von Berg, K.-H., Melkonian, M.: Der Kosmos-Algenführer. Kosmos Verlag, Stuttgart 2003.
- Kleinig, H., Maier, U.: Zellbiologie, 4. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1999.
- Meindl, U., Lancelle, S., Hepler, P. K.: Vesicle production and fusion during lobe formation in *Micrasterias* visualized by high-pressure freeze fixation. *Protoplasma* 170, 104–114 (1992).
- Menge, U.: Ultracytochemische Untersuchungen an *Micrasterias denticulata* Breb. *Protoplasma* 88, 287–303 (1976).
- Menge, U., Kiermayer, O.: Dictyosomen von *Micrasterias denticulata* Breb. – Ihre Größenveränderung während des Zellzyklus. *Protoplasma* 91, 115–123 (1977).
- Noguchi, T.: Transformation of the Golgi apparatus in the cell cycle, especially at the resting and earliest developmental stages of a green alga, *Micrasterias americana*. *Protoplasma* 95, 73–88 (1978).
- Plattner, H., Hentschel, J.: Zellbiologie, 3. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 2006.
- Stachelin, L. A., Kiermayer, O.: Membrane differentiation in the Golgi complex of *Micrasterias denticulata* Breb. Visualized by freeze-etching. *J. Cell Sci.* 7, 787–792 (1970).
- Steer, M. W.: Vesicle dynamics. In: Robards, A. W. (ed.): *Botanical Microscopy*, p. 129–155. Oxford University Press, Oxford 1985.
- Wenderoth, K.: Phototaxis bei Desmidiaceen und Diatomeen. Film C1496 des Instituts für den Wissenschaftlichen Film (IWF), Göttingen 1983. *Publ. Wiss. Film, Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 15/C1496* (1985), S. 1–15. <http://www.iwf.de/iwf/do/mkat/details.aspx?Signatur=C+1496>

Verfasser: Wolfgang Bettighofer, Rutkamp 64, 24111 Kiel, E-Mail: wolfgang.bettighofer@gmx.de

Kurze Mitteilung

Gerupfte Bakterien

Pili (vom lateinischen pilus = Faser, Haar) sind fadenförmige Fortsätze auf der Außenseite von Bakterien (Abb. 1). Die auch Fimbrien genannten, röhrenförmigen Gebilde bestehen aus Pili-Proteinen und sind charakteristisch für gramnegative Bakterien. Die Zahl der haarförmigen Pili (Abb. 1, A) an der Oberfläche der Bakterienzellen kann durch Chemikalien, so genannte Pilicide (Abb. 1, P) vermindert werden. Substituierte 2-Pyridone wurden als Pilicide isoliert, die auf dem uropathogenen Bakte-

rium *Escherichia coli* die Biogenese der Pili hemmen. Offensichtlich blockieren die Pilicide die Montage der Chaperon-Untereinheiten zu Komplexen. Pilicide sind also in der Lage, die Pili-Produktion zu modulieren, sodass die Zahl der haarförmigen Pili auf den Bakterien verringert wird (Abb. 1, RP), ohne deren physikalische Eigenschaften zu verändern. Man kann individuelle, isolierte Pili in Nährlösungen hälttern, wobei sie ihre strukturellen und biomechanischen Eigenschaften behalten.