

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 876/1963

Entwicklung von Dictyostelium

Begleitveröffentlichung von

Dr. G. GERISCH

Mit 8 Abbildungen

GÖTTINGEN 1964

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht
bestimmt

Länge der Kopie (16-mm-Tonfilm, schwarz-weiß): 159 m
Vorfühdauer: 14½ Min. — Vorführgeschwindigkeit: 24 B/s

Der Film zeigt bei *Dictyostelium purpureum* das Ausschlüpfen der Amöben aus der Sporenhülle, die Phagozytose von Bakterien und die Zell- und Kernteilung. — Anschließend werden die Entstehung von Zellverbänden und die Bildung der Sporenträger gezeigt: zunächst die Aggregation der Amöben (*Dictyostelium minutum* und *purpureum*), dann die Migration des Konus (*Dictyostelium purpureum* und *discoideum*) und schließlich die Ausformung des in Stiel und Sporenköpfchen gegliederten (Sporenträgers *Dictyostelium discoideum*).

Der Film wurde im Jahre 1963 mit Unterstützung der
Deutschen Forschungsgemeinschaft aufgenommen
Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der
Universität Freiburg i. Br.

(Direktor: Prof. Dr. B. HASENSTEIN)

Dr. G. GERISCH

und dem

Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen

(Direktor: Dr.-Ing. G. WOLF)

Dr. H. KUCZKA

Aufnahme: H. H. HEUNERT

Entwicklung von Dictyostelium

G. GERISCH, Freiburg i. Br.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Gattung *Dictyostelium* umfaßt die häufigsten Vertreter der *Acrasina*, einer Gruppe amöbenartiger Organismen, die ihren Entwicklungsgang als solitäre Zellen beginnen und mit der Bildung einer vielzelligen Struktur abschließen. Da die Vereinigung der Einzelamöben zu einem Zellverband das Charakteristikum der Ordnung ist, bezeichnet man die *Acrasina* auch als kollektive Amöben. Ihre typischen Vertreter sind durch eine Anzahl von Zwischenformen mit den solitären Amöben der Ordnung *Amoebina* verbunden. Von den *Myxomycetales* unterscheiden sich die *Acrasina* vor allem darin, daß aus den Amöben ein gewebeartiger Zellverband — kein Plasmodium — entsteht; sie werden deshalb auch als zelluläre Schleimpilze bezeichnet.

Als Habitat bevorzugen die meisten Arten gut durchlüftete, humusreiche Waldböden.

Schema des Entwicklungsganges

Allen *Dictyostelium*-Arten sind folgende Züge ihres Entwicklungsganges (Abb. 1) gemeinsam. Aus einer Spore kriecht eine Amöbe aus. Sie phagozytiert Bakterien oder Hefezellen, wächst und vermehrt sich durch Zweiteilung. Diese Vermehrungsphase dauert solange, bis die Nahrung erschöpft ist. Dann wird die Zellteilung eingestellt oder zumindest weitgehend unterdrückt und die Aggregation ausgelöst. Die Amöben treten zusammen, Zellgruppen bildend, aus denen nach einer Reihe von Umformungen Sporenträger hervorgehen. Zuerst erhalten die Gruppen einen heteropolaren Bau; es entsteht ein Konus, der mit seiner Basis dem Substrat aufsitzt.

Der Konus kann den Ort seiner Entstehung verlassen. Er legt sich dann längs auf das Substrat und migriert mit der Spitze voran. Schließlich stellt er die Wanderung ein und verkürzt sich stark. Dabei richtet sich die Spitze wieder auf. Während der folgenden Kulmination entsteht ein Sporenträger, dessen Zellen in zwei Zelltypen, Stielzellen und Sporen, differenziert sind. Zu Stielzellen werden die aus der Spitzenregion des Konus stammenden Zellen, nachdem sie durch Invagination in die Stielscheide — ein aus Cellulose bestehendes Rohr — gelangt

sind. Die Sporen entstehen aus dem Basalabschnitt des Konus; sie sind lediglich in eine Schleimmasse eingebettet und erhalten ihre terminale Lage erst bei der Fertigstellung des Sporenträgers. Die Wand der Sporen und der Stielzellen enthält als Gerüstsubstanz Cellulose.

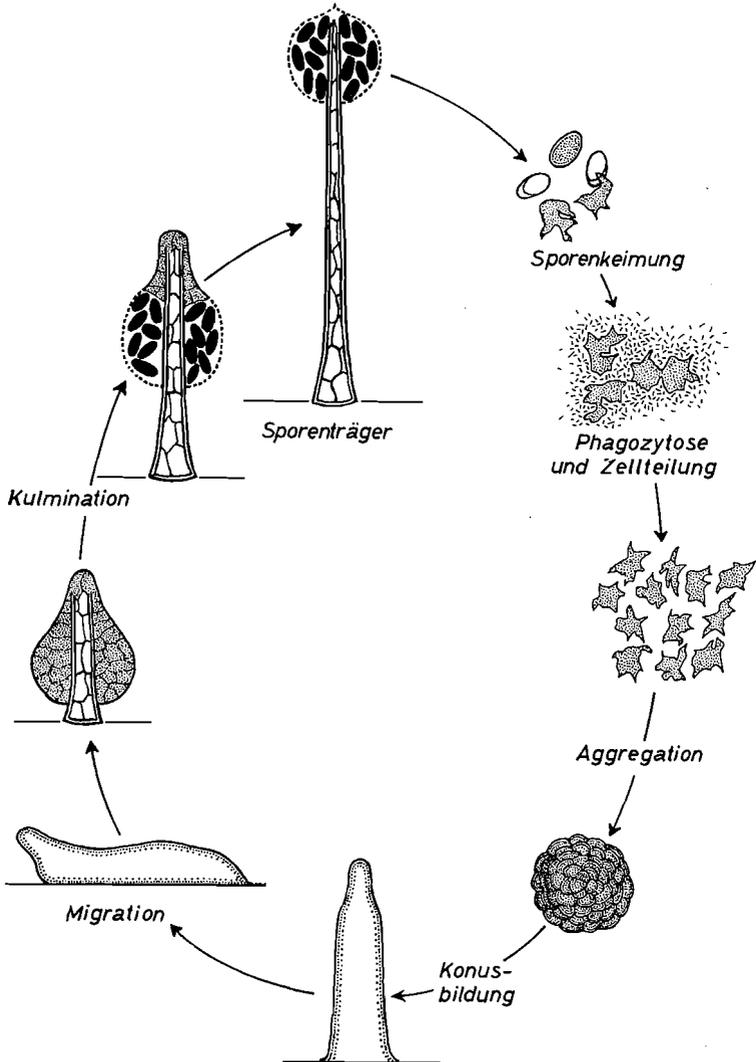


Abb. 1. Allgemeines Schema der *Dictyostelium*-Entwicklung

Besonderheiten der im Film gezeigten Arten

Um auch die artspezifischen Ausgestaltungen (Abb. 2) des Entwicklungsganges zur Geltung zu bringen, werden im Film Ausschnitte aus der Entwicklung von drei Arten, *Dictyostelium minutum*, *purpureum* und *discoideum* verglichen. Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen ihnen verteilen sich wie folgt auf die Entwicklungsabschnitte:

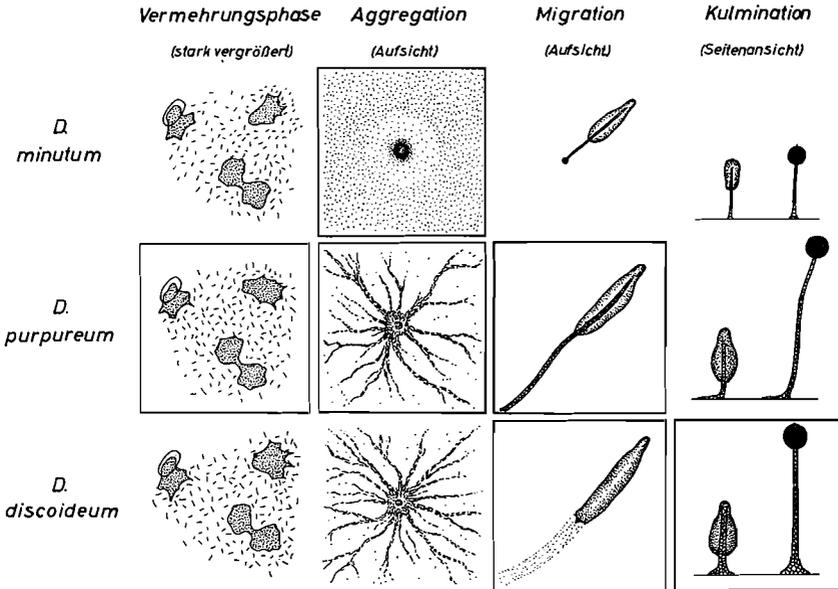


Abb. 2. Die Entwicklung der drei im Film gezeigten *Dictyostelium*-Arten, grob schematisiert
Unrandet sind die im Film wiedergegebenen Entwicklungsabschnitte.

I. Vermehrungsphase. Die drei Arten unterscheiden sich in diesem Entwicklungsabschnitt — soweit man weiß — nicht wesentlich. Die für die Filmaufnahmen ausgewählten, besonders robusten Amöben von *D. purpureum* dürften demnach repräsentativ auch für die anderen Arten sein.

II. Aggregation. Im Aggregationsverhalten nimmt *D. minutum* eine Sonderstellung ein. Bei dieser Art wandern die Amöben einzeln auf die Aggregationszentren zu und erlangen erst im Zentrum die Fähigkeit, sich miteinander zu verbinden. Die Zentren sind die einzigen Orte im Aggregationsfeld, auf welche sich die freien Amöben hin orientieren.

Bei *D. purpureum* und *D. discoideum* nimmt das Aggregationszentrum keine derartige Sonderstellung ein. Die Amöben erlangen autonom die Fähigkeit zur Kontaktbildung und verbinden sich während der Aggregation zu Strängen, die ebenso wie das Zentrum die noch freien Amöben auf sich hinlenken.

III. Migration. Bei *D. purpureum* wird bereits während der Migration ein Stiel gebildet. Am Ende der Migration hat der Konus je nach der Länge der zurückgelegten Wegstrecke einen größeren oder kleineren Anteil seiner Zellen verloren, die zu Stielzellen geworden sind. *D. minutum* verhält sich im Prinzip ebenso, doch ist die Migration selten und nur kurz dauernd.

Demgegenüber zeichnet sich *D. discoideum* durch einen vollkommeneren Migrationsmodus aus. Die Stielbildung beginnt erst nach Abschluß der Migrationsphase, so daß alle Zellen für den Aufbau des Sporenträgers reserviert bleiben.

IV. Kulmination. In diesem letzten Entwicklungsabschnitt unterscheiden sich die drei Arten nicht grundsätzlich. *D. discoideum* bildet als einzige Art eine Fußscheibe aus, die dem Stiel größere Standfestigkeit sichert; ihre Zellen gleichen den Stielzellen.

Aufzucht und Filmaufnahme der Kulturen

Für die Aufnahmen wurden Kulturen verwendet, die auf Glucose-Pepton-Agar oder auf Heudekokt-Agar angelegt waren, wobei die jeweils gewünschte Amöbendichte durch Variation der Nährsubstratkonzentration oder der Schichtdicke des Agars eingestellt werden konnte. Als Futterbakterium diente *Escherichia coli* oder ein Erdbakterium. Die Temperatur während der Anzucht und Aufnahme betrug 23° C.

Übersichtsaufnahmen sind unmittelbar an den Agarkulturen gemacht worden; die Entwicklung spielt sich hier an der Grenze zwischen Agar und Luftraum ab (Agar-Oberflächen-Präparat). Zur Hervorhebung des Oberflächenreliefs wurde für diese Aufnahmen meist Schräglicht verwendet. Bei Verwendung stärkerer Objektive mußte der Agar mit einem Deckglas bedeckt werden; die Amöben bewegen sich dann in dem schmalen flüssigkeitserfüllten Spalt zwischen Agaroberfläche und Deckglas (Agar-Deckglas-Präparat). Solche Präparate sind für die Untersuchung im Phasenkontrast geeignet. Es sei darauf hingewiesen, daß die im Film zu beobachtenden breitlappigen Pseudopodien durch spitzere ersetzt werden, wenn den Amöben ein größerer Flüssigkeitsraum zur Verfügung steht.

Die Aufnahmen wurden mit einer Askania-Z-Kamera durchgeführt. Die angegebenen Vergrößerungen sind auf 16-mm-Schmalfilm umgerechnet.

Erläuterungen zum Film¹⁾

Vermehrungsphase

Zeitraffung zwischen 1:6 und 1:12

Dictyostelium purpureum

Sporenkeimung

Neben einer ruhenden Spore befindet sich eine bereits gequollene Spore; aus ihrer Hülle schlüpft eine Amöbe aus (Abb. 3). — Vergrößerung 216×, Aufnahme­frequenz 2 B/s, wirkliche Dauer des Vorganges 15 Min., Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

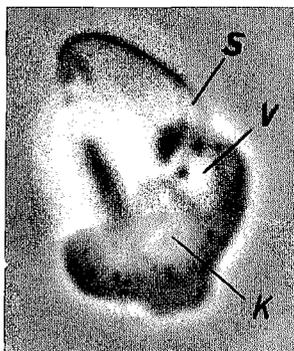


Abb. 3

Sporenkeimung bei *Dictyostelium purpureum*

S der Spalt in der Sporenhülle, durch den die Amöbe eben ausschlüpft. K Zellkern und V pulsierende Vakuole der Amöbe.

Links unscharf abgebildet eine noch ungekeimte Spore.

Aus den Sporen von *Dictyostelium* schlüpfen unter günstigen Bedingungen Amöben aus. Während sich die obere dieser beiden Sporen noch im Ruhezustand befindet, hat die untere bereits Wasser aufgenommen — ihre Wand ist gedehnt, und das Plasma vermag zu strömen. Für die Regulierung des Wasserhaushaltes sorgen pulsierende Vakuolen.

Aus einem Spalt dringt das Protoplasma in Form eines breiten Pseudopodiums hervor, wobei es sich im Sporennieren von der Wand zurückzieht.

Der Zellkern — im Phasenkontrastbild hell erscheinend — befindet sich noch innerhalb der Sporenwand. Während des Austritts wird er verformt.

An der leeren Sporenwand ist der Spalt zu erkennen, aus dem die Amöbe geschlüpft ist.

¹⁾ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film, die kleingedruckten Teile dem gesprochenen Kommentar. Die gesperrt gedruckten Wörter erscheinen als Titel im Bild.

Phagozytose

1. Aufnahme: Eine Amöbe nimmt fünf nebeneinanderliegende *Coli*-Bakterien auf. — Vergrößerung 117 \times , Aufnahmefrequenz 4 B/s, wirkliche Dauer des Vorganges 2 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Unmittelbar nach dem Schlüpfen beginnt die Amöbe Nahrung aufzunehmen. Hier wird eine Gruppe von *Coli*-Bakterien phagozytiert. — Zwischen zwei Teilungen nimmt eine Amöbe etwa 1000 *Coli*-Bakterien auf.

2. Aufnahme: Ein einzelnes *Coli*-Bakterium wird phagozytiert (Abb. 4). — Vergrößerung 216 \times , Aufnahmefrequenz 4 B/s, wirkliche Dauer des Vorganges 1,5 Min. Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Das phagozytierte Bakterium passiert den Ektoplasmabereich, dann wird es von der Bewegung des Entoplasmas erfaßt. In dieser Zelle sieht man die Mitochondrien und den Zellkern mit seinen Kappen besonders deutlich.

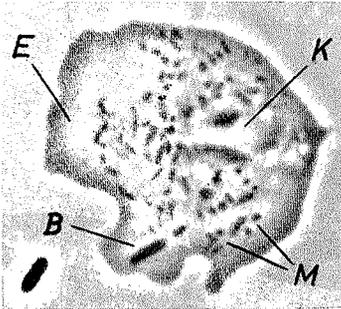


Abb. 4.

Eine Amöbe von *Dictyostelium purpureum*, ein *Coli*-Bakterium phagozytierend

B das aufgenommene Bakterium, M Mitochondrien, E der mitochondrienfreie Ektoplasmabereich, K Zellkern, an dem 2 Kappen erkennbar sind.

Der *Dictyostelium*-Kern erscheint optisch leer mit Ausnahme seiner Kappen, die sich im Phasenkontrastbild dunkel abheben. Wahrscheinlich befinden sich die Chromosomen während der Interphase in diesen Kernkappen.

Zellteilung

1. Aufnahme: Teilung einer Amöbe, bei welcher die vorausgehende Abrundung der Zelle miterfaßt ist. — Vergrößerung 117 \times , Aufnahmefrequenz 2 B/s, wirkliche Dauer des Vorganges 13 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Solange genügend Bakterien zur Verfügung stehen, vermehren sich die Amöben durch Zweiteilung. Die Amöbe stellt die Ortsbewegung ein und rundet sich ab. Auch die Plasmaströmung wird ruhiger. Nach der Teilung des Zellkerns, die hier nicht zu erkennen ist, treten wieder Pseudopodien hervor, und die beiden Tochterzellen trennen sich.

2. Aufnahme: Teilung einer Amöbe. Scharfeinstellung auf den Zellkern (Abb. 5). — Vergrößerung 117 \times , Aufnahme­frequenz 2 B/s, wirkliche Dauer des Vorganges 8 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Vor der Teilung des Zellkerns lösen sich die Kernkappen auf, und der Kern verliert seine scharfe Begrenzung. — Dann wird das Kernmaterial zur Zellmitte verlagert, wo die Teilung erfolgt. Erst nach der Trennung der Tochterkerne beginnt die Einschnürung des Protoplasmas.

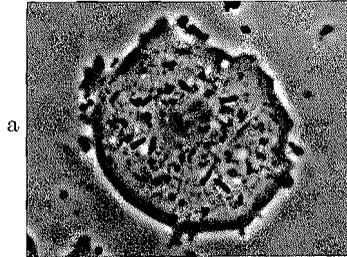
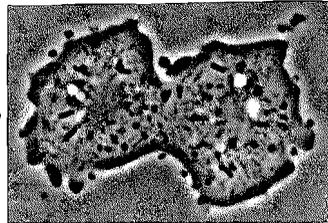


Abb. 5. Kern- und Zellteilung bei *Dictyostelium purpureum*

a: Teilung des Zellkerns. Die Amöbe ist abgerundet und besitzt nur kleine Pseudopodien, die keine Fortbewegung ermöglichen. b: die nach der Kernteilung erfolgende Durchschnürung des Protoplasmas.



Aggregation

Zeitraffung zwischen 1: 48 und 1: 720

Dictyostelium minutum

Entstehung von Aggregationszentren, Einwandern der Amöben in die Zentren (Abb. 6a) und Konusbildung. — Vergrößerung 8,5 \times , Aufnahme­frequenz 2 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 17 h, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Wenn keine Bakterien mehr vorhanden sind, ändern die Amöben ihr Verhalten. Zunächst wird die Ortsbewegung lebhafter. Dann vereinigen sich die Amöben zu Zellverbänden.

Bei *Dictyostelium minutum* entstehen einzelne Sammelzentren, die sich durch Zustrom freier Amöben vergrößern. Die Zentren üben eine Fernwirkung aus, so daß die Einzelamöben gerichtet auf sie zuwandern. Wo sich die Einflußgebiete mehrerer Zentren überschneiden, sind die Amöben desorientiert.

Aus abgetrennten Zellgruppen wandern die Amöben in die großen Zentren über. Die Zentren von *Dictyostelium minutum* gliedern sich gewöhnlich in mehrere kegelförmige Zellmassen, aus denen später je ein Sporenträger hervorgeht.

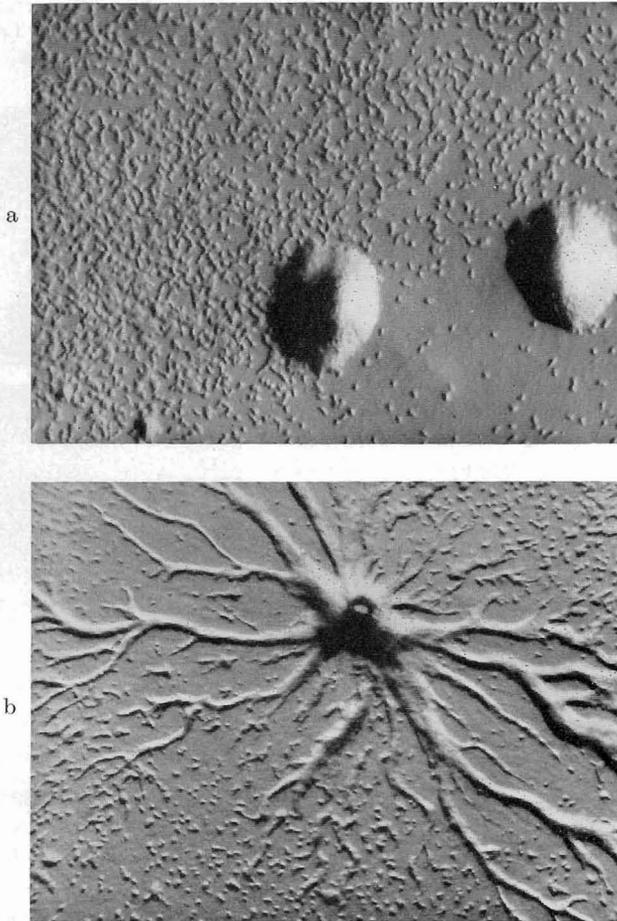


Abb. 6. Die Aggregation bei *Dictyostelium minutum* (a) und *Dictyostelium purpureum* (b)

In a wandern die Amöben einzeln zu zwei großen Zentren. Links unten sind eben zwei weitere Aggregationszentren entstanden.

In b sind die aggregierenden Amöben zu Strängen verbunden, an die sich weitere Amöben anschließen. — Das Zentrum hat gegen den Luftraum hin ein Capitulum abgegliedert.

Dictyostelium purpureum

1. Aufnahme: Bildung von Aggregationszentren und Strängen. Wandern der Amöben im Strangverband zu den Sammelzentren. — Vergrößerung $2,3 \times$, Aufnahmefrequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 6 h, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Bei den meisten *Dictyostelium*-Arten, z.B. bei *Dictyostelium purpureum*, wandern die Amöben nicht einzeln, sondern in strangförmigen Verbänden in die Zentren ein.

Die Stränge üben — ebenso wie das Zentrum selbst — eine Fernwirkung auf noch freie Amöben aus. — Dadurch wird das Einzugsgebiet eines Zentrums vergrößert.

2. Aufnahme: Zentren- und Strangbildung. — Vergrößerung $5,7 \times$, Aufnahmefrequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 2 h, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Hier beginnt die Aggregation mit rhythmischer Erregung der Zellen, noch ehe sich ein Zentrum abzeichnet.

Jetzt gliedert sich das Zentrum ab — seine Pulsationen übertragen sich als Erregungswellen auf die heranwandernden Amöben.

3. Aufnahme: Freie Amöben ordnen sich in einen Strangverband ein. — Vergrößerung $27 \times$, Aufnahmefrequenz 30 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 26 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Bei starker Vergrößerung erkennt man, wie sich die freien Amöben an der Peripherie eines Aggregationsfeldes in den Strangverband eingliedern. — Sie strecken sich dabei und heften sich fest aneinander.

4. Aufnahme: Freie Amöben schließen sich an einen Strang an. — Vergrößerung $53,5 \times$, Aufnahmefrequenz 30 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 14 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Hier strömen die Amöben mit annähernd gleichförmiger Geschwindigkeit zu einem Zentrum, das außerhalb des Blickfeldes liegt.

5. Aufnahme: Abwechselnd Bildung und Zerfall von Zellsträngen unter dem Einfluß von Impulsen, die ein außerhalb des Bildfeldes liegendes Zentrum aussendet. — Vergrößerung $27 \times$, Aufnahmefrequenz 15 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 38 Min, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme.

Dagegen findet man in diesem Falle eine ausgeprägt rhythmische Aktivität mit abwechselnder Streckung und Abrundung der Amöben. Streckung — Abrundung.

6. Aufnahme: Gesamtablauf der Aggregation von der Ausgliederung der Aggregationsstränge (Abb. 6 b) bis zur Bildung des Konus — Vergrößerung $5,7 \times$, Aufnahmefrequenz 8 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 5 h, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Während der Aggregationsphase, die hier noch einmal im Zusammenhang gezeigt wird, überlagern sich zwei Entwicklungsvorgänge, das Wandern der Amöben zum Zentrum und die Gestaltung der im Zentrum versammelten Amöbenmasse, wobei aus der ungegliederten Amöbenanhäufung ein heteropolar gebauter Körper, der Konus, entsteht. Zuerst gliedert das Zentrum gegen den Luftraum hin ein Köpfchen ab. Das Köpfchen wird zur Spitze des Konus, der senkrecht auf dem Substrat steht und hier in der Aufsicht erscheint.

Die an der Basis des Konus gestauten Amöben erhalten zufällig Kontakt mit einem Strang und wandern im Strangverband zum Konus zurück.

7. Aufnahme: Bildung eines Konus. Auf der Substratoberfläche sind die aggregierenden Amöben zu erkennen. — Vergrößerung $7,9\times$, Aufnahmefrequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 2 h, Agar-Oberflächen-Präparat in Seitenansicht, Durchlicht-Hellfeldaufnahme. In der Seitenansicht wird deutlich, daß der Konus heteropolar gebaut ist.

Er kann sich unmittelbar in einen Sporenträger verwandeln, oder aber er legt sich zunächst dem Substrat flach auf und beginnt zu wandern.

Migration

Zeitraffung zwischen 1:96 und 1:360

Dictyostelium purpureum

Ein auf dem Substrat migrierender Konus. Im Inneren des Konus ist der Stiel zu erkennen, der auch — sich ständig verlängernd — als massive Kriechspur den zurückgelegten Weg markiert. — Vergrößerung $8,5\times$, Aufnahmefrequenz 15 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 34 Min, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Schon während der Wanderung oder Migration bilden sich bei *Dictyostelium purpureum* an der Spitze des Konus Amöben in Stielzellen um. Sie bleiben, in eine Scheide eingeschlossen, als Stiel zurück.

Dictyostelium discoideum

1. Aufnahme: Ein auf dem Substrat migrierender Konus. Als Kriechspur bleibt nur cellulosehaltiger Schleim zurück, in den gelegentlich einzelne Amöben eingebettet sind. Vergrößerung $7,9\times$, Aufnahmefrequenz 8 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 75 Min, Agar-Oberflächen-Präparat, Schräglichtaufnahme.

Bei *Dictyostelium discoideum* dagegen unterbleibt die Stielbildung während der Migration. Abgesehen von einzelnen Amöben, die bei der Wanderung verlorengehen, nehmen alle Zellen am Aufbau des Sporenträgers teil.

2. Aufnahme: Ausschnitt aus einem Konus, dessen Zellen zwischen Agar und Deckglas zu einer einschichtigen Lage ausgebreitet wurden. Die Aufnahme gibt nicht die natürlichen Verhältnisse wieder, da die Zellen aus ihrem natürlichen Zusammenhang gerissen sind. Doch sind sie in dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum noch lückenlos wie im Konus miteinander verbunden. — Vergrößerung 216 ×, Aufnahme-
frequenz 4 B/s, Agar-Deckglas-Präparat, Phasenkontrastaufnahme

Im Konus bilden die Zellen einen gewebeartigen Verband. Im Phasenkontrastbild erscheinen bei starker Vergrößerung die engverbundenen Membranen der aneinandergrenzenden Zellen als feine Konturen.

3. Aufnahme: Migration. — Vergrößerung 5,7 ×, Aufnahme-
frequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 2 h, Agar-Oberflächen-Präparat in Seitenansicht, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

Der Konus hat sich auf das Substrat gesenkt und beginnt zu migrieren.

4. Aufnahme: Migration (Abb. 7 a) und Übergang zur Kulmination. — Vergrößerung 10,8 ×, Aufnahme-
frequenz 8 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 2 h, Agar-Oberflächen-Präparat in Seitenansicht, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

Am Ende der Migration verkürzt sich der Konus, und seine Spitze stellt sich senkrecht zur Substratoberfläche.

Hierauf beginnt die Ausformung des Sporenträgers, die Kulmination.

Kulmination

Zeitraffung zwischen 1:48 und 1:720

Dictyostelium discoideum

1. Aufnahme: Kulminationsbeginn. Der im Inneren der Zellmasse angelegte Stiel (Abb. 7 b) wird an seiner Spitze verlängert, wobei sich die äußeren Zellen vom Substrat ablösen und der Stielverlängerung folgen (Abb. 7 c). — Vergrößerung 13,9 ×, Aufnahme-
frequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 2 h, Agar-Oberflächen-Präparat, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

In der Längsachse des Körpers wird zuerst der Stiel des Sporenträgers angelegt.

Der Verlängerung des Stieles folgt die ihn umhüllende Amöbenmasse, nachdem sich aus einem Teil der Amöben die Fußscheibe gebildet hat.

2. Aufnahme: Fortsetzung der vorigen Aufnahme; Verlängerung des Stieles und Ausdifferenzierung der Sporen (Abb. 7 d). — Vergrößerung 8,5 ×, Aufnahme-
frequenz 4 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 66 Min, Agar-Oberflächen-Präparat, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

In der sich abrundenden Zellmasse sind die Amöben zu Sporen ausdifferenziert.

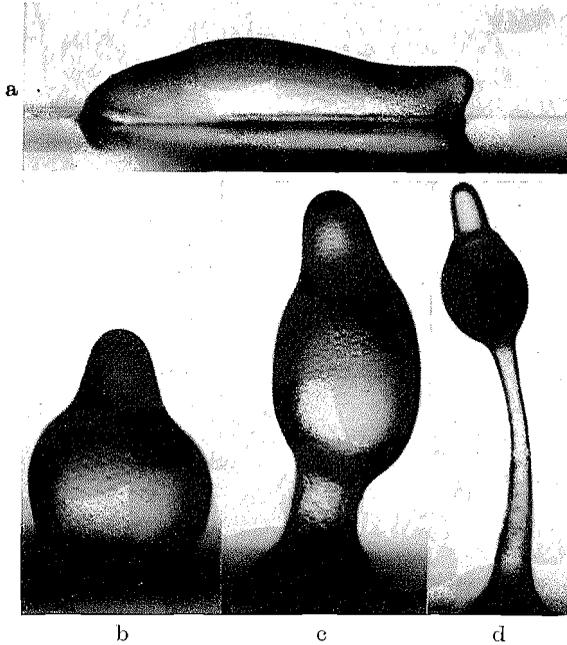


Abb. 7. Migration und Kulmination bei *Dictyostelium discoideum*
 a Migration des aus aggregierten Amöben gebildeten Konus in Seitenansicht.
 b—d Kulminationsstadien in Seitenansicht.

Im Innern des frühesten Stadiums (b) ist bereits der Stiel mit seinen blasigen Zellen durch die äußere Zellmasse hindurch zu erkennen. Anschließend verlängert sich der Stiel, und die äußere Zellmasse hebt sich vom Substrat ab, wobei die Fußscheibe und der Basalabschnitt des Stieles freigelegt wird (c). Noch bevor der Stiel seine definitive Länge erreicht hat, sind in der äußeren Zellmasse die Sporen ausdifferenziert (d). An der Spitze oberhalb des Sporenköpfchens werden noch weiterhin Zellen in die Stielscheide invaginiert, wo sie sich in Stielzellen umwandeln.

3. Aufnahme: Fortsetzung der vorigen Aufnahme: Sporenköpfchen und Spitze eines späten Kulminations-Stadiums. In der Spitzenregion befinden sich außerhalb der Stielscheide noch amöboid bewegliche Zellen, die sich nach ihrer Invagination innerhalb der Scheide zu Stielzellen ausdifferenzieren. Die an ihrem vorderen Ende offene, aus Cellulose bestehende Stielscheide ist im optischen Schnitt durch die Spitzenregion an zwei zarten, dunklen Konturen zu erkennen. — Vergrößerung $21,3\times$, Aufnahmefrequenz 15 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 18 Min, Agar-Oberflächen-Präparat, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

Die äußeren Zellen der Spitzenregion bilden das Baumaterial für die weitere Verlängerung des Stieles. Sie gelangen durch Invagination in die Stielscheide hinein.

4. und 5. Aufnahme: Kulmination bis zur Ausdifferenzierung der Sporen. — Vergrößerung $13,9\times$, Aufnahmefrequenz 2 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 4 h, Agar-Oberflächen-Präparat in Seitenansicht, Durchlicht-Hellfeldaufnahme.

Durch die äußere Amöbenmasse hindurch sind die ausdifferenzierten Stielzellen zu erkennen. Diese stark vakuolisierten Zellen halten durch ihre Turgeszenz den Sporenträger aufrecht. Aus ähnlichen Zellen ist die Fußscheibe aufgebaut.

6. Aufnahme: Endabschnitt der Kulmination. Im Bildfeld befindet sich die Spitze des Sporenträgers mit dem oberen Teil des Sporenköpfchens, das im Laufe der Filmaufnahme seine definitive Lage am Stielende erhält. — Vergrößerung $66\times$, Aufnahmefrequenz 30 B/Min, wirkliche Dauer des Vorganges 16 Min. Agar-Oberflächen-Präparat, Durchlicht-Hellfeld-Aufnahme.

Durch die Invagination aller praesumptiven Stielzellen erhält das Sporenköpfchen seine terminale Lage.

7. Aufnahme: Sporen und Stielzellen eines Sporenträgers, der zwischen Agar und Deckglas in Flüssigkeit gelegt ist (Abb. 8). — Vergrößerung $169\times$, Aufnahmefrequenz 24 B/s, Phasenkontrastaufnahme.

Im Sporenträger haben sich die Amöben in zwei Zelltypen differenziert. Die Stielzellen sind nicht mehr vermehrungsfähig. Einschlüsse in ihren Vakuolen zeigen Brownsche Bewegung. Die Sporen dagegen sind Dauerformen mit kondensiertem Plasma. Jede einzelne vermag einen neuen Entwicklungszyklus einzuleiten.

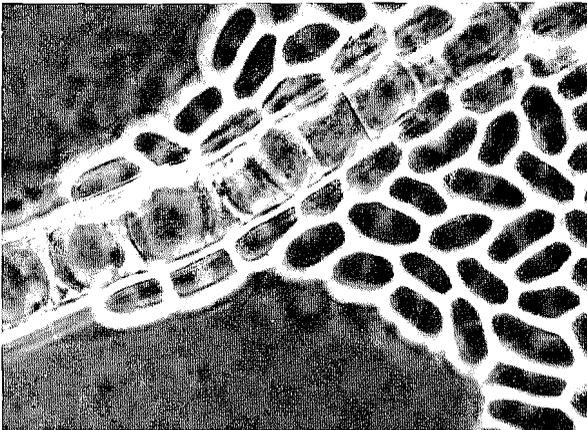


Abb. 8. Teil eines Sporenträgers, in Flüssigkeit liegend

Die Sporen haben sich zu einer flachen Schicht in der Flüssigkeit verteilt. Vom Stiel ist ein Abschnitt nahe der Spitze wiedergegeben. Die Zellen darin enthalten große Vakuolen, die fast das gesamte Lumen ausfüllen.

Literatur

Zusammenfassende Darstellungen finden sich in:

- [1] BONNER, J. T., The Cellular Slime Molds. Princeton University Press 1959.
- [2] KÜHN, A., Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955.
- [3] RAPER, K. B., Levels of Cellular Interaction in Amoeboid Populations. Proc. Amerc. Philos. Soc. **104** (1960), p. 579—604.
- [4] SHAFFER, B. M., The Acrasina. Advances in Morphogenesis **2** (1962), p. 109—182. Academic Press Inc., New York and London.

Film C 876 Entwicklung von Dictyostelium

Ergänzung der Begleitveröffentlichung, Ausgabe 1964

English Version of the Spoken Commentary

Under favourable conditions, amoebae emerge from the spores of *Dictyostelium*. Whereas the upper one of these two spores is still in a resting state, the lower one has already absorbed water. Its wall has expanded and the protoplasm is able to flow.

Contractile vacuoles are present which regulate water-balance.

Out of an opening a large pseudopod emerges; while inside the capsule, the protoplasm is at the same time being separated from the wall. The nucleus (appearing as a light spherical body) remains within the spore wall. It is deformed as it passes through the split in the spore capsule. In the capsule the opening through which the amoeba germinated can now be recognized.

Immediately after germination, the amoeba begins to engulf bacteria. Here a group of *Coli*-bacteria is engulfed by phagocytosis. Between two successive divisions one amoeba consumes approximately one thousand *Coli*-cells.

The engulfed bacterium passes into and through the ectoplasm, after which it is propelled by the movement of the entoplasm. The mitochondria and the nucleus with its caps can be seen very clearly in this cell.

As long as sufficient bacteria are at their disposal, the amoeba multiply. At the beginning of mitosis the amoeba ceases to move and takes on a spherical form. At the same time the protoplasmic streaming inside the cell becomes slower. After division of the nucleus is complete (which cannot be observed) pseudopods again appear, and the two daughter-cells separate.

Before the division of the nucleus, the nuclear caps are dissolved. Simultaneously, the nuclear boundaries become less distinct. Then the

nuclear material is shifted towards the center of the cell where its division takes place. Cleavage of the cell begins after separation of the daughter nuclei.

After depletion of the food supply, the amoebae change their behaviour. Acceleration of amoeboid movement is the first modification we can observe. Then the amoebae join together. In the case of *Dictyostelium minutum* individual aggregation-centers are formed, which attract single amoebae by chemotaxis. Through the influx of these amoebae the centers increase. Disorientation of the amoebae results when they are competitively influenced by more than one center. Separated cell-groups are now moving towards the large centers. Usually the centers of *Dictyostelium minutum* are organized into several cone-shaped cell masses. These polarized bodies, also called slugs, finally transform themselves into fruiting bodies.

The amoebae of most species of *Dictyostelium* (for instance those of *Dictyostelium purpureum*) do not immigrate into the centers as single cells but as connected units. In this way, radially arranged streams originate, consisting of a great number of individual cells tightly bound to each other. Not only the center, but also the streams attract free amoebae. The attraction towards the center is thereby increased considerably.

The aggregation of the cells begins with a rhythmical activity even before a center appears. Now the center is formed. Its pulsations are transferred to the aggregating amoebae as waves of stimulation.

Under high magnification one can see at the periphery of an aggregation-field how free amoebae are incorporated into streams. At this time they elongate and join each other. Here, at an almost steady speed the amoebae are streaming to a center, leaving the left side of the field.

In contrast, one finds here a definitely rhythmic activity in the form of alternate elongation and shortening of the cells.

During the aggregation phase (which is shown here once more in full) two different processes take place simultaneously: First, the movement of the amoebae towards the center, and secondly the organization of the cell-mass constituting the center. In this way the unorganized cell-mass is transformed into a polar body, called the cone or slug.

First the center forms a head into the air. The head becomes the tip of the cone which is situated in an upright position on the substratum. Here it is seen from above.

The amoebae congested at the base of the cone coincidentally establish contact with a stream and return with it in an arc to the cone.

Observed from the side, the polarity of the cone becomes evident. The cone is able either to become a fruiting body directly, or, after having gone through a migration-phase. In the latter case it bends towards the substratum and begins to migrate.

Here in the migration of *Dictyostelium purpureum*, the amoebae at the tip of the cone are transformed into stalk-cells. Included within a cellulose sheath, they form a stalk along the path of migration.

On the other hand, in *Dictyostelium discoideum*, stalk-formation is absent in the migrating pseudoplasmodium. With the exception of a few amoebae lost during migration, all the cells of the slug will finally constitute the sorocarp.

The migrating pseudoplasmodium is not (as is the plasmodium of true slime-molds) a coenocytic mass, but consists of individual cells which build a tissue-like association. Here under high-power magnification, one can see in phase-contrast cellular membranes as dark thin lines.

After having reclined on to the substratum, the slug begins to migrate.

At the end of migration the slug rounds up and its tip rises vertically to the surface of the substratum. Following this, the last phase of *Dictyostelium* development begins, which is called culmination.

At first we see a stalk being formed along the main axis of the body. With the elongation of the stalk, the cell-mass is lifted into the air, except for those cells which form the basal disc.

The balling up of the cell-mass indicates that the spores have been differentiated.

In the papilla the cells of the external layer furnish the building material for the further elongation of the stalk. They are brought into the stalk-sheath through the process of invagination.

Here one can indistinctly see the differentiated stalk-cells along the axis of the body, inside the outer cell mass. By virtue of the turgor of these heavily vacuolated cells the stalk remains erect. The basal disc is built of similar cells.

Through the invagination of all the presumptive stalk-cells the spore-mass obtains its terminal position.

The cells of the sorocarp have been differentiated into two cell types: stalk cells and spores. The stalk cells are no longer able to propagate. In their vacuoles, the particles demonstrate Brownian movement. The

spores, on the other hand, are dormant cells with condensed protoplasm. Upon germination each individual spore is able to initiate a new developmental cycle.