

Phyton (Austria)	Vol. 19	Fasc. 1—2	123—136	2. 11. 1978
------------------	---------	-----------	---------	-------------

Mitochondrien-Dynamik auf Grund periodischer Auf- und Abwindung von Filamenten

Von

Robert JAROSCH*)

Mit 10 Abbildungen

Eingelangt am 4. Dezember 1977

“The properties of the mitochondrion cannot be understood apart from the molecular structure of the microscopic unit.”

L. PICKEN (1962)

Mitochondrial Dynamics on the Basis of Filament-Winding and -Unwinding

Summary

The morphologic changes of the mitochondria of *Vaucheria thureti* and *Oedogonium gracilis* have been observed and analysed microphotographically and microkinematographically under the best optical conditions with phase- and interference-contrast microscopy. The dynamics of branching is stimulated by illumination. Rapidly rotating filaments in the mitochondria are concluded because of the tension shape in the basis of the side branches, the winding motion before they occur, and their rotations or vibrations during out growing. All these phenomena can be exactly imitated by model experiments with rapidly rotating wire helices. The basis for the generation of a side branch is therefore the self intertwining (“telephone string phenomenon”) of mitochondrial filaments that show a torsional force.

A general molecular model for the filament rotation is suggested based on periodic winding and unwinding of α -helical protofilaments. Accordingly the torsional force for the rotation arises from steric reasons by slight conformational changes in the α -helices after binding of ions to the polar side chains. The ions attached to the two single filaments move to the double

*) Prof. Dr. Robert JAROSCH, Botanisches Institut II der Universität Salzburg, Lasserstraße 39, A-5020 Salzburg (Austria).

filament by the intertwining process and are displaced there ("active transport", "ion pump"). The now resulting unwinding moves molecules attached to the double filament in the opposite direction. At the same time these molecules may be concentrated and ruptured at certain sites of the double filament.

Zusammenfassung

Der Formwechsel an den großen, vielfach verzweigten Mitochondrien von *Vaucheria thureti* und *Oedogonium gracilis* wurde lichtmikroskopisch unter besten optischen Bedingungen im Phasenkontrast und Interferenzkontrast untersucht und mikrofotographisch und mikrokinematographisch analysiert. Die Verzweigungsdynamik wird durch Beleuchtung angeregt. Aus der Spannungsform am Fußpunkt eines Seitenzweiges, aus der „Schlängelbewegung“ vor seiner Entstehung und aus seinem unter Vibration oder Rotation erfolgenden Wachstum muß auf schnell rotierende Filamente in den Mitochondrien geschlossen werden, da man diese Phänomene in Modellversuchen mit schnell rotierenden Drahtschrauben genau nachahmen kann. Die Grundlage der Entstehung eines Seitenzweiges ist demnach die infolge von Torsion auftretende Selbstumwindung („Telefonschnur-Phänomen“) an mitochondrialen Filamenten.

Es wird ein allgemeines molekulares Modell der Filament-Rotation vorgeschlagen, das auf periodischer Auf- und Abwindung α -helikaler Protofilamente beruht. Die Torsionsspannung für die Rotation entsteht demzufolge aus sterischen Gründen durch geringe Konformationsänderungen in den α -Helices nach Ionen-Anlagerung an die polaren Seitenketten. Die an die beiden Einzelfilamente angelagerten Ionen werden bei der Aufwindung in das Doppelfilament transportiert und dort verdrängt („aktiver Transport“, „Ionenpumpe“). Die jetzt erfolgende Abwindung transportiert an das Doppelfilament angelagerte Moleküle in entgegengesetzter Richtung. Zugleich kann es an bestimmten Stellen des Doppelfilamentes zu Konzentrationen und zu Zerreißen der angelagerten Partikel kommen.

I. Einleitung

Dynamischer Formwechsel läßt sich gut an den großen, oft retikulär verzweigten Mitochondrien studieren, wie sie lichtmikroskopisch bei Algen beschrieben und abgebildet worden sind (z. B. bei DANGEARD 1958), findet sich aber auch an Mitochondrien höherer Pflanzen (ältere Literatur im Sammelreferat bei GUILLIERMOND 1932, SOROKIN 1941, GEY *et al.* 1956, TOBIOKA & BIESELE 1956, FREDERIC 1958, HONDA *et al.* 1964, HÖLZL & BANCHER 1965, vgl. auch ÖPIK 1968) und in tierischen Zellen (deutlich z. B. im Film von DIETZ 1963, über die Reifeteilung von Dipteren). Die Vitalbeobachtung im Phasenkontrast zeigt meist schnelles Herauswachsen von pseudopodienähnlichen Seitenzweigen, Wiedereinziehen derselben,

sowie Abtrennung und Fusion von Mitochondrienteilen. Außerdem sind eigenständige „Schlängelbewegungen“ (SOROKIN 1955), kurzfristige „lokale Aufquellungen“ (HÖLZL & BANCHER 1965), bzw. „pulsierende Bewegungen“ (HONDA *et al.* 1966) beschrieben worden, sodaß HONDA von einem „dynamischen Pleomorphismus“ der Mitochondrien spricht. Zusammenhänge zwischen Mitochondrien-Feinstruktur und Bewegung hat neuerdings BEREITER-HANH 1976 aufgezeigt. Vom Gros der Mitochondrien-Literatur wurden diese Vorgänge ignoriert, obwohl sie in einem allseits befriedigenden Modell der Mitochondrien-Struktur und Funktion mitberücksichtigt werden müßten.

Die folgende Arbeit geht aus von Mitochondrienbewegungen, wie sie sich lichtmikroskopisch bei zwei Algen mit Hilfe mikrofotographischer bzw. mikrokinematographischer Bildanalyse darstellen lassen und zeigt dann, daß hier Erscheinungen auftreten, die für Filament-Rotation typisch sind. Ein allgemeines molekulares Modell der Filament-Rotation wird anschließend vorgeschlagen und die Konsequenzen kurz besprochen, die sich bei seiner Anwendung auf Mitochondrien ergeben.

2. Material und Methodik

Untersuchungsobjekt waren im künstlichen Meerwasser gezogene *Vaucheria thureti* und im Süßwasser wachsendes *Oedogonium gracilis*. Nach möglichst dünnschichtiger Präparation wurden ausgesucht durchsichtige Zellen im positiven bzw. negativen (Anoptal-) Phasenkontrast, sowie im Interferenzkontrast am „Zetopan“ von Reichert mit stärkster Vergrößerung 100× Ölimm.-Objektiv) beobachtet und fotografiert. Zur Mikrokinematographie wurde eine Bolex 16 mm-Spiegelreflex-Kamera in Verbindung mit der Variotimer-Zeitraffereinrichtung von Bolex-Wild verwendet. Die Algen waren in den luftdicht abgeschlossenen Präparaten noch nach 4 Tagen lebendig.

Die Methodik der im theoretischen Teil dieser Arbeit vorausgesetzten schraubenmechanischen Modellversuche, ist in den jeweils zitierten älteren Arbeiten des Verfassers beschrieben.

3. Beobachtungen

3.1. Anregung durch die Beleuchtung

Vom Beginn der mikroskopischen Untersuchung an zeigte sich in allen Fällen eine deutliche Anregung der Mitochondrien-Dynamik. Besonders ausgeprägt war diese Anregung in den *Vaucheria*-Zellen. Kurz nach der Präparation sah man hier gewöhnlich nur kleine kugel- oder stäbchenförmige Mitochondrien, aus denen sich dann allmählich faden- und netzförmige entwickelten (Abb. 1 a—c). In Abb. 2 a, b, c ist die gleiche Stelle einer am Mikroskop dauernd beleuchteten Zelle in Abständen von ca. 5 min auf-

genommen. Man erkennt gut die morphologische Veränderung des Mitochondrien-Netzes. Zwischen c und d lag eine Dunkelperiode von 2 Stunden. Die in d und e in viele kurze Stücke zerfallenen Mitochondrien haben sich in f (10 min nach dem Beginn der Wiederbeleuchtung) erneut faden- bzw. netzförmig umgebildet.

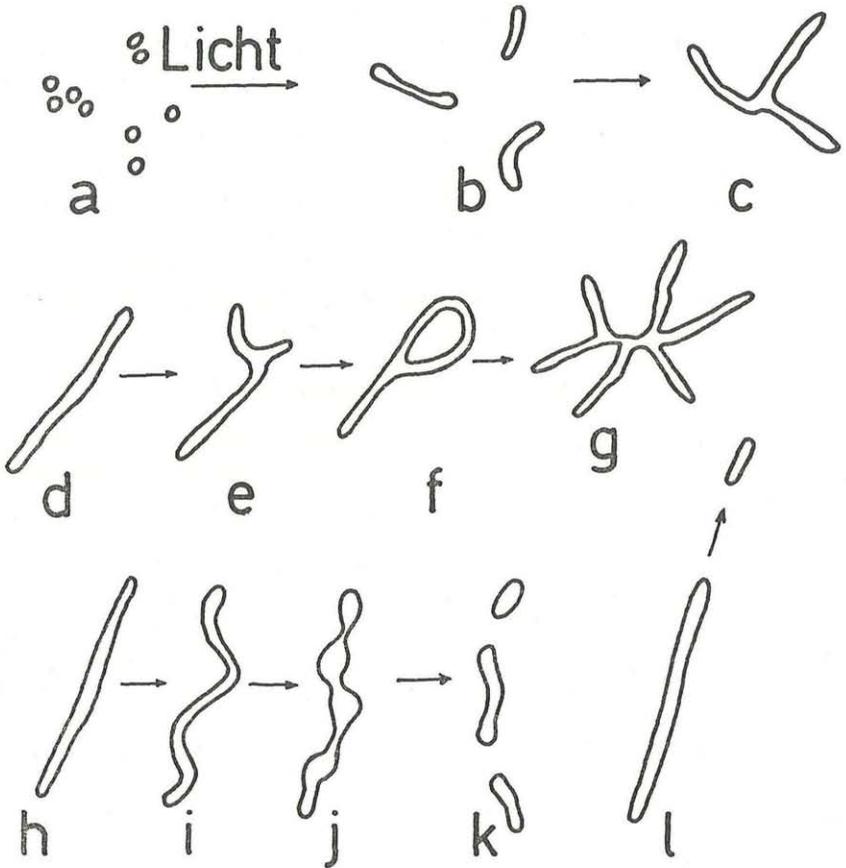


Abb. 1. Schematische Darstellung der wichtigsten lichtmikroskopisch beobachtbaren morphologischen Veränderungen an den Mitochondrien
 a, b, c: Durch Beleuchtung angeregte Entstehung fädiger und verzweigter Mitochondrien aus abgerundeten
 d, e, f: Entstehung einer Verzweigung und eines ringförmigen Mitochondriums aus einem fadenförmigen
 g: mehrfach verzweigtes Mitochondrium
 h–k: Zerfall eines fadenförmigen Mitochondriums in drei Teilstücke; vor dem Zerfall zeigt sich „Schlängelbewegung“ (i) und „lokale Aufquellung“ (j)
 l: Ein abgetrenntes Teilstück wird weg bewegt

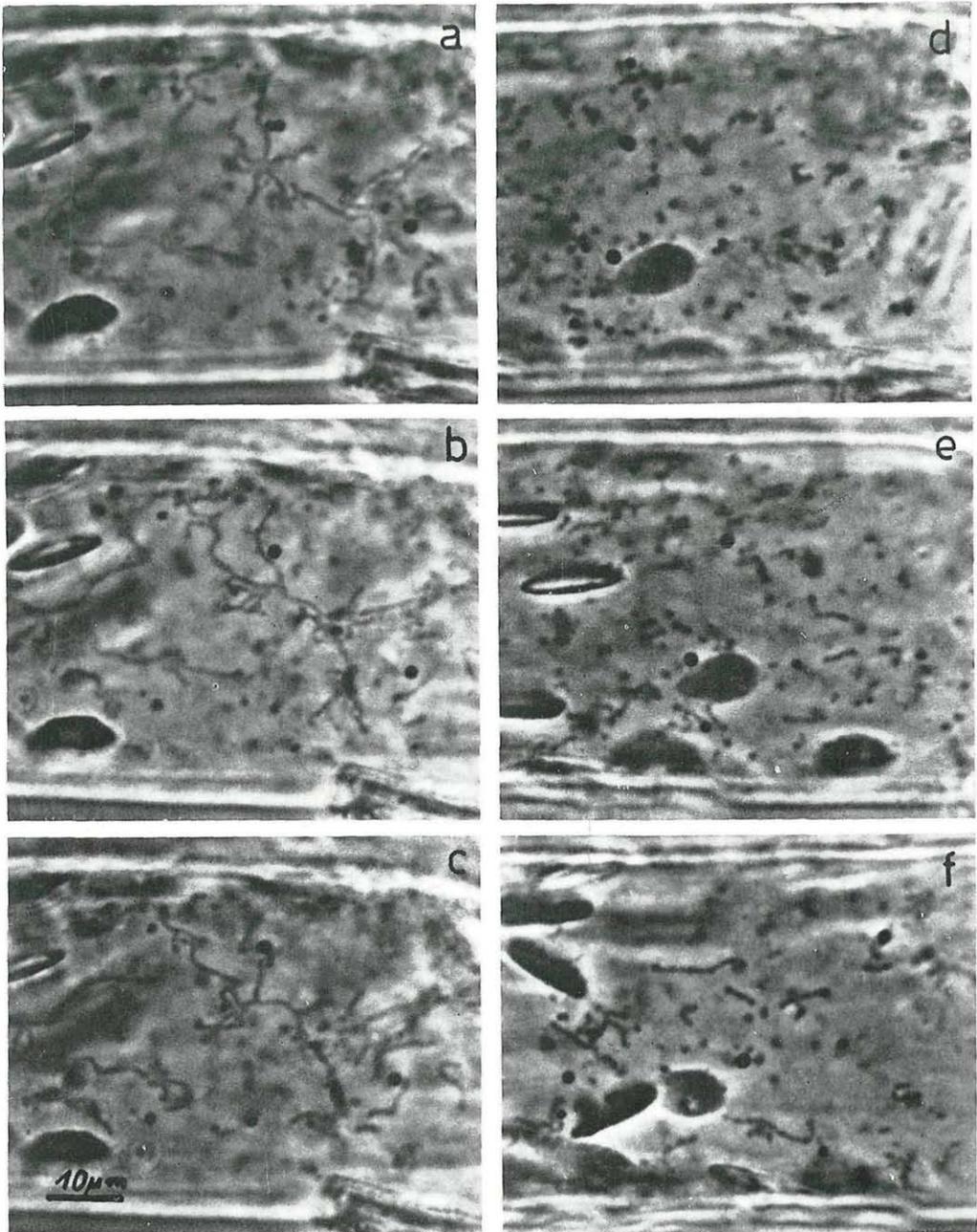


Abb. 2. Die gleiche Stelle einer *Vaucheria thureti*-Zelle in Abständen von ca. 5 Min. aufgenommen. Dauerlicht, nur zwischen c und d war eine Dunkelperiode von zwei Stunden eingeschoben, nach der die Mitochondrien in abgerundete kleine Stücke zerfallen waren (d); nach 10 Min. (f) sind verzweigte fädige Formen wieder deutlich. Die dunklen Körper sind Kerne, im linken Teil der Aufnahmen liegen auch Chloroplasten (positiver Phasenkontrast)

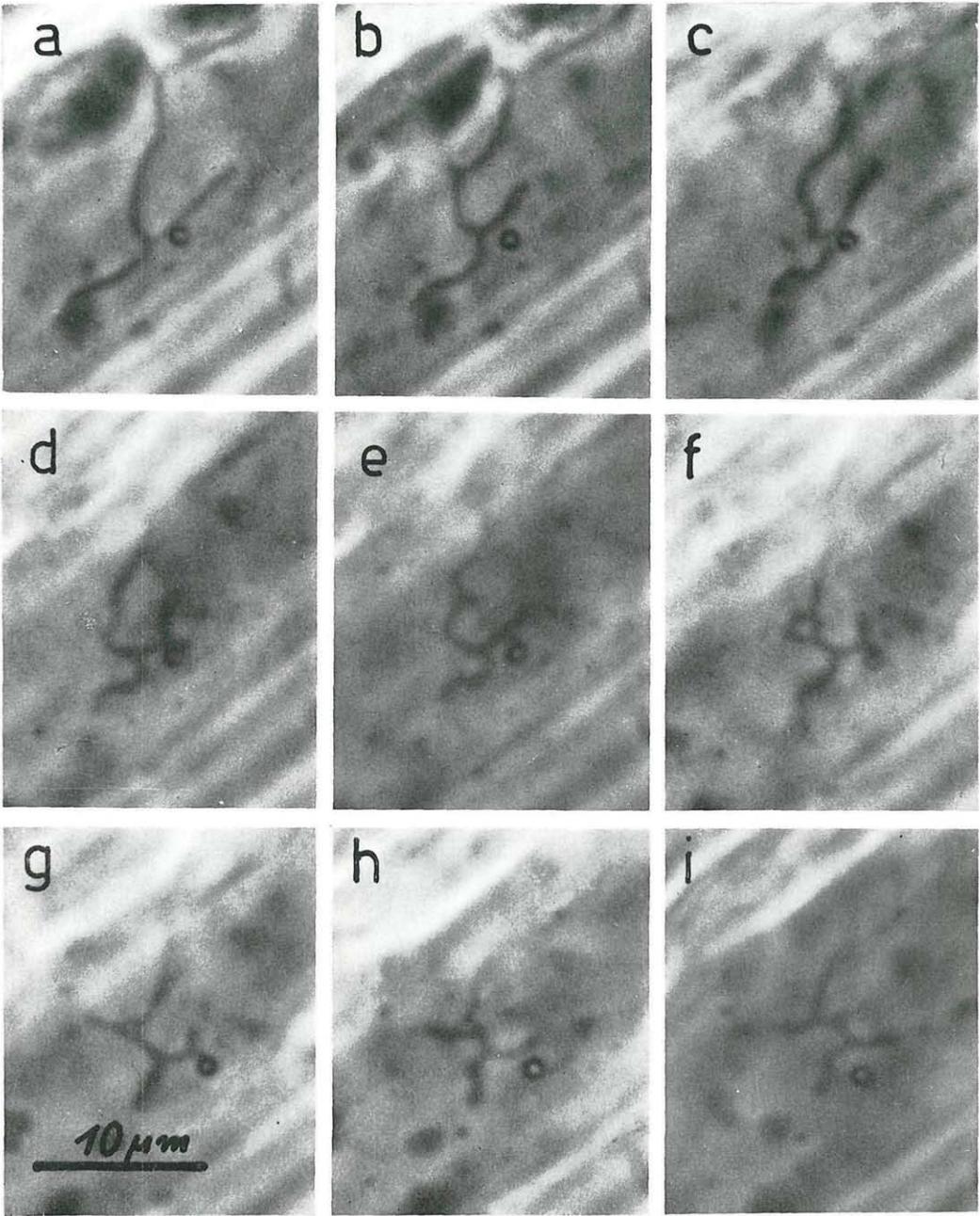


Abb. 3. Ein sich verzweigendes Mitochondrium von *V. thureti* im Abstand von ca. 20 s aufgenommen; in f hat sich ein ringförmiger Bereich ausgebildet (positiver Phasenkontrast)

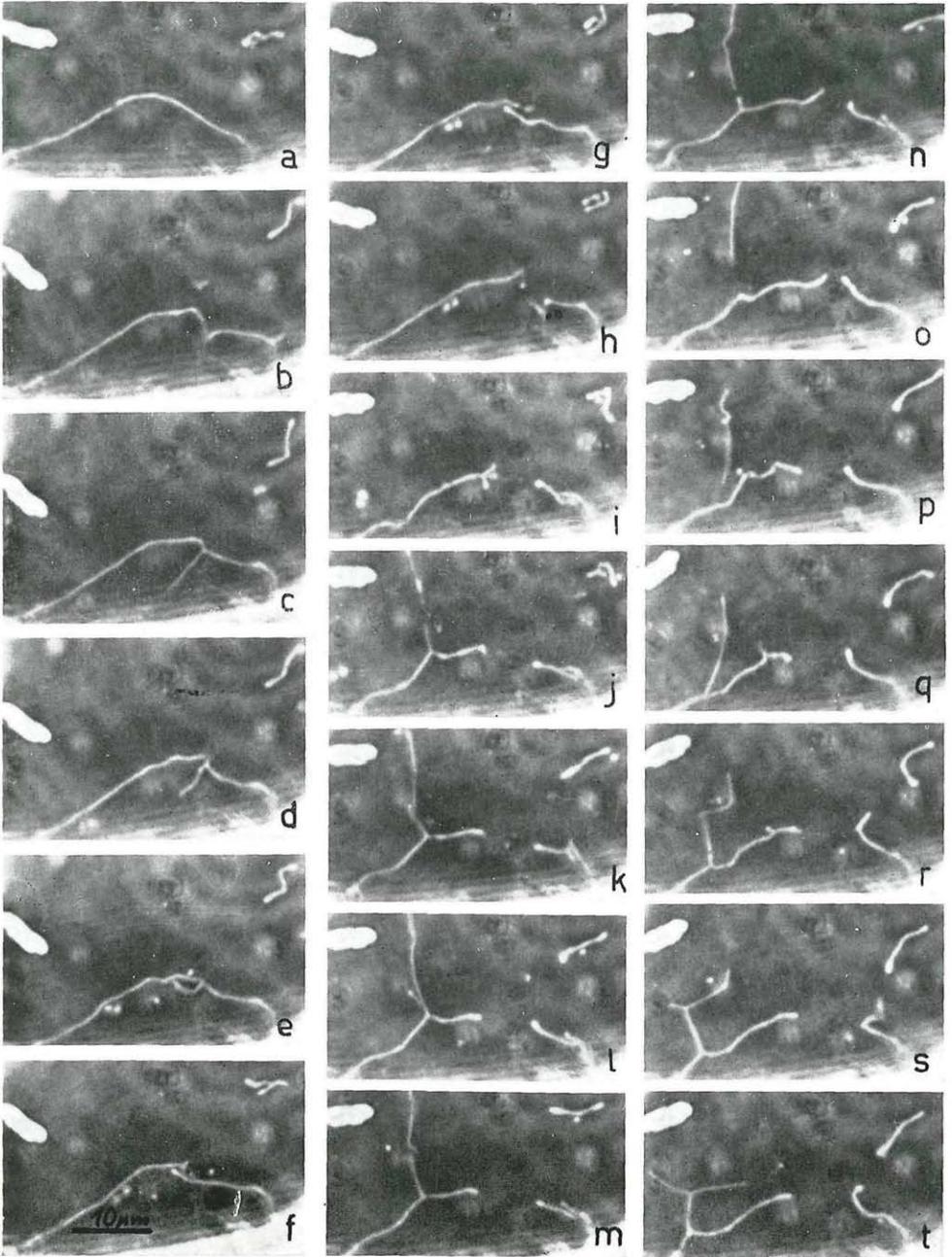


Abb. 4. Mitochondrien-Dynamik in einer Zelle von *Oedogonium gracilis*, Aufnahmen in Abständen von ca. 5 s. Die vor dem Auswachsen eines Seitenzweiges auftretende verstärkte „Schlängelbewegung“ ist deutlich sichtbar in b, r und am kleinen Mitochondrium rechts oben, in e. Das große Mitochondrium erscheint ab Stadium f in zwei Teile zerfallen, wobei sich der linke Teil dann weiter verzweigt. Links oben ein Chloroplast (Anoptal-Kontrast)

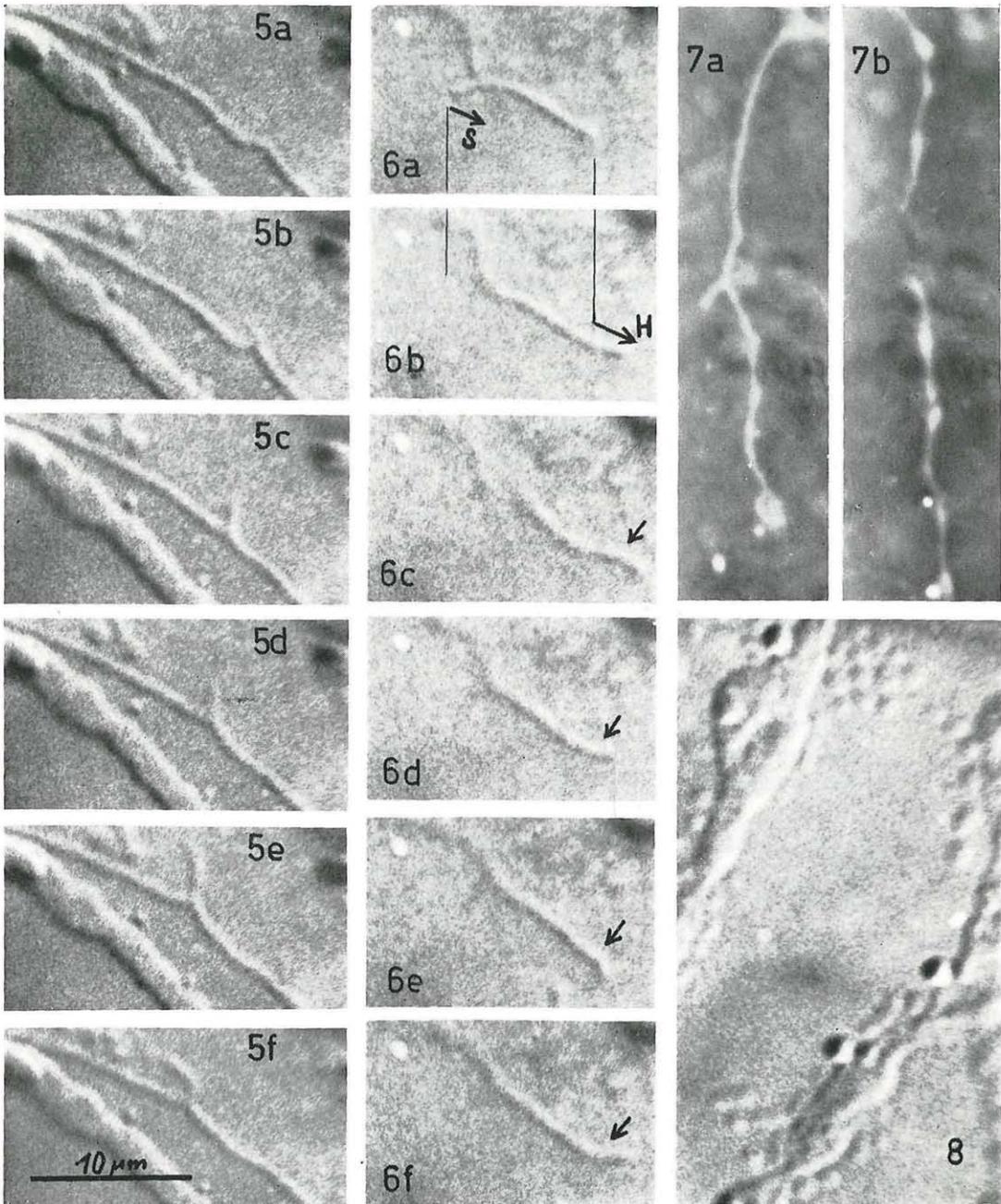


Abb. 5–8. Mitochondrien-Dynamik bei *Oedogonium gracilis*, nach mikrokinematographischen Zeitrafferaufnahmen. Abb. 5, a–f. Bildung eines Seitenzweiges, Bildabstand 0,4 s (Interferenz-Kontrast). Abb. 6, a–b: Vorwachsen eines Hauptastes (Pfeil H) auf Kosten eines Seitenastes (Pfeil S). c–f: Rotation der Spitze (Pfeil) dieses Hauptastes. Bildabstand 0,4 s (Interferenzkontrast). Abb. 7. Ein Mitochondrium mit Seitenzweig (a) zeigt vor dem Zerfall in mehrere Teile kurzfristig pulsative, „lokale Aufquellungen“ (b). Bildabstand ca. 3 s (Anoptalkontrast). Abb. 8. Abgerundete Mitochondrienstücke nach Dunkelperiode (Interferenzkontrast)

3.2. Schnell erfolgende morphologische Änderungen

Die häufigste Veränderung ist die Ausbildung eines Seitenzweiges, wie er schon von GUILLIERMOND 1932 (dort Fig. 15) beschrieben worden ist. Dieser Seitenzweig entsteht meist senkrecht zum Hauptast, gelegentlich aber auch in einem spitzen Winkel zu ihm (Abb. 1 d—e, Abb. 3, 4, 5). In einigen Fällen erschien der Seitenast dünner als der Hauptast. Vor dem Herauswachsen des Seitenzweiges war oft eine Wellen- oder Schlängelbewegung zu bemerken (Abb. 4 b, Abb. 5 a). „Die Verzweigungen werden in wenigen Sekunden gebildet und wieder eingezogen“ (HÖLZL & BANCHER 1965). Nach dem Einziehen entstand an der gleichen Stelle oft wieder ein Seitenzweig. Beim Vorwachsen des Seitenzweiges zeigte sich häufig eine Vibration bzw. die Spitze rotierte deutlich (Abb. 6 a—f, Pfeile). Manchmal erfolgte dieses Vorwachsen auf Kosten eines anderen Mitochondrienabschnittes (Abb. 6 a, b), sodaß man innerhalb eines gewissen Bereiches von einer Koordination der Bewegungen sprechen kann. Auch seitliche Verschiebungen des Seitenzweiges am Hauptast kamen vor. Nicht selten bestand der Eindruck, als wäre der Seitenzweig — wie bei gewissen Pseudopodien — gerade versteift solange er vorwächst und daß er weicher und biegsamer würde, wenn das Vorwachsen aufhört.

Die Ausbildung mehrerer Seitenzweige führte zu kompliziert verzweigten Mitochondrien (Abb. 1 g, Abb. 3), wie sie auch elektronenmikroskopisch gelegentlich beschrieben worden sind (z. B. von VARTAPETIAN *et al.* 1977). Dabei können Enden fusionieren, sodaß ringförmig geschlossene Mitochondrienabschnitte entstehen (Abb. 1 f, Abb. 3 f, g, h).

Abtrennung einzelner Mitochondrienabschnitte oder Zerfall in mehrere Teile (Abb. 1 h, i, j, k) waren häufig zu beobachten, wobei auch hier dem Zerfall oft eine deutliche Schlängelbewegung vorausging (Abb. 1 i). Bei der Verschiebung einzelner Mitochondrienabschnitte (Abb. 1 l) sind offenbar extramitochondriale Plasmabewegungen beteiligt. Vor dem Zerfall zeigte sich mitunter auch eine kurzfristige lokale Aufquellung einzelner Mitochondrienabschnitte (Abb. 7 b), wie sie in der Literatur (vgl. Einleitung) beschrieben bzw. als „Pulsationen“ bezeichnet worden sind.

3.3. Die Mitochondrien zeigen das charakteristische Verhalten rotierender Elemente

Bei der Rotation von Filamenten müssen bestimmte mechanische Erscheinungen auftreten, die man in Modellversuchen mit schnell rotierenden Schraubenfedern studieren kann (JAROSCH 1965, 1966, zur Oscillation und Hydrodynamik der schnell rotierenden Schrauben vgl. auch JAROSCH 1964 a, 1964 b, 1968 a). Folgende für die Mitochondrien charakteristischen Vorgänge, wie sie übrigens auch an Filopodien vorkommen (JAROSCH 1964 b, 1965, 1968 b, 1971), sind hier im Detail nachahmbar:

a) Die Spannungsform. Ein Seitenzweig mit charakteristischen Spannungsformen an seinem Fußpunkt (vgl. Abb. 3, 4 und 5) entsteht durch Selbstumwindung, nach dem „Umschnappen“ eines stärker tordierten helikalen Filamentes (Abb. 9a).

b) Die Schlängelbewegung. Das „Umschnappen“ tritt im Modellversuch stets dann auf, wenn man die leichte Zugspannung vermindert, unter der die rotierende Schraubenfeder gehalten wird. Knapp vor dem „Umschnappen“ kommt es hier zu der auch für die Mitochondrien typischen Schlängelbewegung.

c) Das Wachstum des Seitenzweiges. Das Herauswachsen eines Seitenzweiges unter Vibration bzw. gelegentlicher Rotation oder Pendelbewegung auf Kosten des Hauptzweiges erscheint ungemein ähnlich wie in den Modellversuchen. Es erfolgt deshalb sehr kontinuierlich, weil es durch Aufwindung bedingt ist.

Aufgrund dieser Analogien muß auf rotierende Filamente in den Mitochondrien geschlossen werden. Verglichen mit Filopodien erscheint die Mitochondrien-Dynamik sehr gering. Man findet zeitweilig die Aktivität nur lokal auf wenige Bereiche des Mitochondriums beschränkt. Ein Seitenzweig kann meist nur eine kurze Strecke auswachsen und wird dann bald wieder eingezogen. Dies ist insofern verständlich, als ja die Filament-Masse und Länge in den Mitochondrien sicher geringer ist, als in amöboiden Zellen, somit mächtige Filamentbündel, die versteifend wirken, wegfallen. Außerdem dürften die Filamente in den Mitochondrien nicht die Organisationshöhe und Stabilität der Aktinfilamente aufweisen, ihre Struktur vielmehr eher der Wirksamkeit in der molekularen Größenordnung angepaßt sein (vgl. weiter unten).

4. Diskussion

4.1. Vorschlag eines molekularen Modells der Filamentrotation

Die α -Helix erscheint als molekulare Basis der Filament-Rotation, da sie aus sterischen Gründen chemische Energie in mechanische Torsionsspannung umzuwandeln vermag (JAROSCH 1963, 1964c, 1969). Das Tropomyosin B-Protofilament z. B. besteht aus zwei umeinandergewundenen α -Helices, eine Konfiguration, welche durch eine spezifische Seitenkettensequenz ermöglicht wird (McLACHLAN & STEWART 1975). Je zwei dieser Protofilamente, also insgesamt vier α -Helices, begleiten ein Actin-Filament. Die nach Änderung der Ca^{2+} Konzentration beschriebenen Gestaltänderungen in der 2. und 3. Helixordnung des Tropomyosin-Protofilamentes (PARRY & SQUIRE 1973) setzen Längenänderungen bestimmter H-Brücken in der α -Helix selbst voraus, die wieder unbedingt mit einer Torsion der Helix verbunden sind (JAROSCH 1969). Die durch Akkumulierung dieser Torsionsspannung entlang eines Filamentes bewirkten schnellen Rotationen der Actinfilamente verursachen u. a. wahrscheinlich die aktive Protoplasma-

strömung und die Muskelkontraktion (JAROSCH 1963, 1964c, 1976). Für den molekularen Bewegungsmechanismus dürfte die Anlagerung an globuläre Protein-Aggregate wie G-Actin und Tubulin insofern von Bedeutung sein, als die Protofilamente dadurch gestützt, versteift und zum Teil abgedeckt werden. Neben Tropomyosin B ist mit dem Vorkommen anderer α -helicaler Protofilamente zu rechnen (α -Actinin?).

Wie kann es aber nun zu einer Reversibilität der Strukturänderung an den Protofilamenten kommen, damit die Rotation wieder entgegengesetzt erfolgt und der Prozeß periodisch wird? Diese für das Lebensgeschehen sehr wichtige automatische Bewegungsperiodik könnte die Folge der Vereinigung und Trennung der elektrischen Ladungen sein, die bei der mechanischen Auf- und Abwindung an der Oberfläche der Protofilamente zu erwarten ist. Man wird hauptsächlich mit Selbstumwindung, wie bei einer Telefonschnur (Abb. 9a), rechnen müssen. Diese Selbstumwindung wirkt gleichsam als Sicherheitsventil, wenn die Torsionsspannung im Filament eine gewisse Stärke überschreitet. Ferner ist aber auch Fremдумwindung zwischen gleichen (Abb. 9b) und Fremдумwindung zwischen verschiedenen Filamenten (z. B. Tropomyosin-Actin, X-Microtubuli) möglich.

Bei Actinfilamenten z. B. von *Physarum* (NAGAI *et al.*, 1975), zeigen elektronenmikroskopische Aufnahmen vielfach zwei Strukturzustände: ein unregelmäßig verflochtenes feines Netzwerk und parallel liegende, gebündelte Filamente. Analoges findet sich bei den gebündelten Filamenten in Microvilli und dem "terminal web", aus dem sie entspringen (vgl. MOOSEKER 1976). Es ist wahrscheinlich, daß hier die Filamentsubstanz nicht durch Polymerisation und Depolymerisation (ISENBERG & WOHLFARTH-BOTTERMANN 1976) sondern eher durch Auf- und Abwindung aus dem einen Zustand in den anderen übergeht. Bei Fibroblasten wurde ein Aufbau der dickeren Filamente aus zwei umeinander gewundenen dünneren direkt elektronenmikroskopisch demonstriert (KEYSERLINGK 1969).

In allen Fällen wird die Dichte der elektrischen Ladungen zwischen nicht aufgewundenen und aufgewundenen Filamentabschnitten verschieden sein, da nach der Aufwindung am Doppelfilament die doppelte Zahl polarer Seitenketten auf engem Raum vorliegt und es infolge von Interaktionen zu lokalen Abschwächungen kommen kann (Abb. 9e). Die Zahl der Liganden, die sich an die polaren Seitenketten anlagern können, ist an den beiden einfachen Filamenten größer als am zum Teil abgedeckten Doppelfilament. Bei Mehrfach-Umwindung wäre die Ladungsdifferenz gegenüber den einfachen Filamenten noch größer.

Die Anlagerung verschiedener Ionen wird spezifische Konformationsänderungen an dem α -helicalen Protofilament bewirken und unterschiedliche Torsionsspannungen zur Folge haben, wobei die Richtung der Torsionsspannung, d. h. ob sich die Filamente im Uhrzeigersinn oder gegen ihn auf-

winden, von wesentlichem Einfluß auf die Gestalt der Doppel- oder Mehrfachfilamente sein kann, da „positive Umwindung“ wie auch eine Super-schraube höherer Ordnung (Abb. 9d) nur bei Aufwindung in der einen Richtung möglich ist (JAROSCH 1965, 1966). Die stets geraden Doppelfilamente der „negativen Umwindung“ (Abb. 9c) sind weniger stabil.

Jene an die einfachen Filamente angelagerten Ionen, die Konformationsänderung, Torsion und Filamentrotation bewirkt haben, werden am Doppel- oder Mehrfachfilament wieder verdrängt, bzw. durch andere Liganden (ATP?) ersetzt. Daher erfolgt die Konformationsänderung nun entgegengesetzt, und die Filamente winden sich wieder voneinander ab. Dieser periodische Prozeß kann nur funktionieren, wenn die An- und Ablagerung der Liganden hinter der Ab- bzw. Aufwindung der Filamente zeitlich entsprechend nachhinkt. Die Amplitude der Periodik, d. h. die Länge des Filamentbereiches, der aufgewunden wird, müßte der Energetik entsprechend, variabel sein und durch geringste Änderungen der Ionenkonzentrationen beeinträchtigt werden.

Die beschriebene Bewegung der helikalen Filamente ist eine Rotation ohne Wellen (JAROSCH 1964b, 1966, 1976), d. h. die Filamentsubstanz bewegt sich als Carrier bohrend vom einfachen zum doppeltem Abschnitt und wieder zurück. Angelagerte Moleküle werden entsprechend mittransportiert (Abb. 9 g, h) und in einer Richtung akkumuliert (aktiver Transport gegen das Konzentrationsgefälle, Ionenpumpe). Ein prinzipiell ähnlicher Mechanismus des aktiven Transportes durch einfache „Membran-Faltung“ bzw. „-Sliding“, wurde bereits von BOOIJ 1966 vorgeschlagen.

Mit der Filament-Rotation ist natürlich auch ein einfacher Transport von Teilchen („erleichterte Diffusion“) in Richtung des Konzentrationsgefälles von einer Seite zur anderen möglich, wobei infolge der bohrenden Filament-Bewegung die Teilchen mindestens eine halbe Ganghöhe mitgeführt und daher gegenüber der Anlagerungsstelle etwas versetzt abgegeben werden (Abb. 9i).

Das durch positive Umwindung eine Superhelix bildende Doppelfilament hat infolge seiner Rotation ohne Wellen ferner die Eigenschaft, angelagerte Moleküle periodisch zusammenzuführen, bzw. an den Berührungsstellen der beiden Helices zu konzentrieren (JAROSCH 1968c). So kommen Moleküle, die sich an die Filamente einfach anlagern, an den Stellen B (Abb. 9f) zusammen. Dagegen werden an beide Filamente des Doppelfilamentes gebundene größere Moleküle (ATP?) gleichsam zerrissen (Stelle A und B in Abb. 9f). Das rotierende Carrier-Filament würde demnach enzymatische Wirkung ausüben und auch als Kuppler zwischen den treibenden und den angetriebenen chemischen Reaktionen fungieren.

Grob betrachtet muß die Auf- und Abwindung als eine periodische Änderung in der Superstruktur der Proteine erscheinen oder auch als Expansion und Kontraktion.

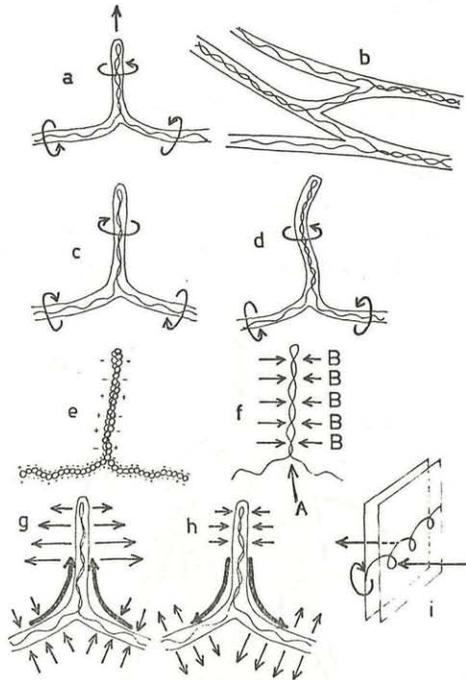


Abb. 9. Filament-Umwindung und ihre Folgen (schematisch)

a: Selbstumwindung („Telefonschnur-Phänomen“); b: Fremdumwindung; c: „negative“ Selbstumwindung (das Doppelfilament ist stets gerade); d: „positive“ Selbstumwindung (das Doppelfilament kann eine Superhelix bilden). Beachte, daß die Torsionsspannungen (erkennbar an den Rotations-Pfeilen) bei positiver und negativer Umwindung entgegengesetzt gerichtet sind. e: Die Dichte der durch die polaren Seitenketten bedingten elektrischen Ladungen wird am Doppelfilament infolge von Abdeckung und Interaktionen geringer. f: Stellen möglicher Teilchen-Konzentrierungen und enzymatischer Wirksamkeit. In A werden den Filamenten angelagerte Teilchen bei der Aufwindung zusammen gebracht, bei der Abwindung evtl. zerrissen. An den Stellen B, den Berührungsstellen der Einzelhelices im Doppelfilament, werden nur im Falle der positiven Umwindung alle an das Doppelfilament angelagerten Teilchen infolge der wellenlosen Rotation zusammen geführt. g: Die Au. windung bewirkt einen „aktiven Transport“ (große Pfeile) der an die Einfachfilamente angelagerten Teilchen in das Doppelfilament und dort die Abgabe an die Umgebung infolge der Filament-Abdeckung („Influx“, „matrix-loading“). h: Die Abwindung kann umgekehrt einen aktiven „Efflux“ (große Pfeile) der sich an das Doppelfilament anlagernden Teilchen zur Folge haben. i: Die einfache Rotation des helikalen Filamentes in der Membran fördert den passiven Transport von der einen Seite zur anderen („erleichterte Diffusion“), wobei infolge der wellenlosen Rotation die Teilchen um eine halbe Ganghöhe versetzt auf die andere Seite gelangen

4.2. Anwendung bei Mitochondrien

Im Gegensatz zu Filopodien, Microspikes und Microvilli, die dem Modell ebenfalls entsprechend, als Umwindungsprodukte cortical gelegener cytoplasmatischer Actin-Filamente angesehen werden können, sind Struktur und chemischer Bau der hier gefolgerten mitochondrialen Filamente weitgehend unbekannt. Elektronenmikroskopisch wurden öfters Filamente oder Tubuli in Mitochondrien beschrieben (SANTIAGO *et al.* 1970, MUNN 1974: 51 ff., TEDESCHI 1976: 11 ff., OLIVEIRA 1977). Der Nachweis von „Struktur-Protein“ (vgl. MUNN 1974: 184 ff., FESSENDEN-RADEN & RACKER 1971),

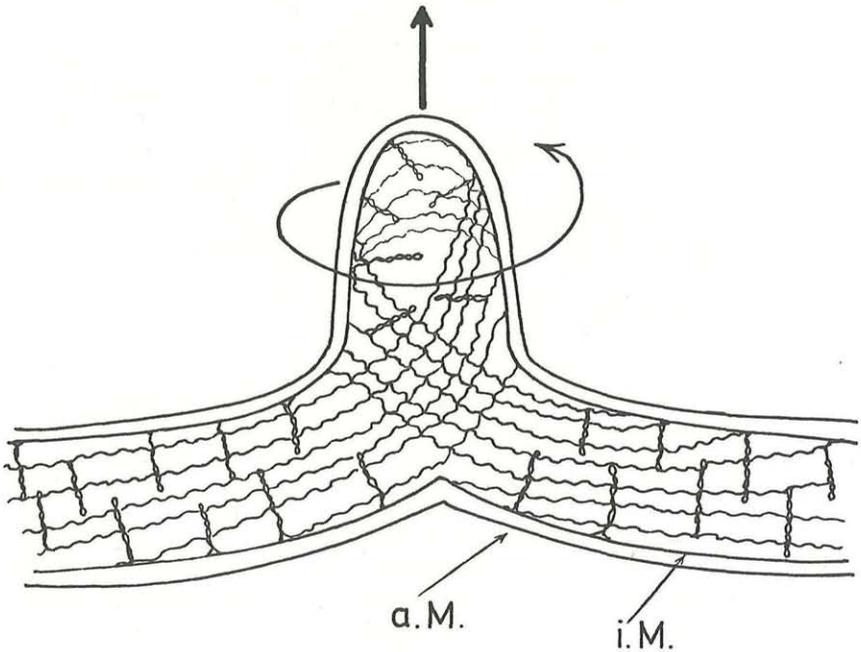


Abb. 10. Schematische Darstellung einer möglichen Filamentanordnung bei der Mitochondrien-Verzweigung. a.M.: Äußere Membran, i.M.: innere Membran

wie auch von einem aktomyosin-ähnlichen Protein aus Mitochondrien-Extrakten (OHNISHI and OHNISHI 1962) gilt heute als unsicher (Übersicht bei TEDESCHI 1976), obwohl die Abkuglung der Mitochondrien bei Schädigung (vgl. Abb. 8) und die beschriebenen aktiven Bewegungen diese Annahmen rechtfertigen. Dagegen haben neuere Untersuchungen mittels optischer Rotationsdispersion und UV-Dichroismus das verbreitete Vorkommen α -helicaler Proteine auch in Mitochondrien-Membranen ergeben (Überblick bei CULLITON 1972), und von maßgebender biochemischer Seite wird in der inneren Membran ein „Supermolekül“ mit einem „steifen Rah-

menwerk wie bei der α -helicalen Struktur“ als „elektro-mechano-chemischer Energie-Umwandler“ (GREEN & JI 1972) angenommen, oder ein „organisiertes retikuläres Protein-Netzwerk“, das entsprechende strukturelle Änderungen zeigt (HACKENBROCK 1968, WRIGGELSWORTH & PACKER 1968). Außerdem hat man für das Phänomen des Stofftransportes vielfach rotierende Carrier postuliert (DANIELLI 1954, SUTCLIFF 1962, LÜTTGE 1969: 47, POST 1968).

Abb. 10 zeigt schematisch eine Möglichkeit, wie die rotierenden Filamente angeordnet sein könnten. Es wurde hier angenommen, daß die Filamentverzweigungen infolge von Umwindung allgemein in der inneren Mitochondrien-Membran auftreten und die entstandenen Seitenzweige in den Tubuli oder Cristae mitochondriales in das Innere ragen. Die von HACKENBROCK & MILLER 1975 beschriebenen Dichte-Unterschiede in den anionischen Stellen zwischen innerer Membran und Cristae, würde dieser Vorstellung entsprechen (Abb. 9e). Zugleich wird aber postuliert, daß an Filament-Bündeln langer Mitochondrien — also eine Größenordnung höher — ein ähnliches Torsionsphänomen auftreten kann und für die Organellverzweigung verantwortlich ist. Durch die Membranlipide ist eine Begünstigung der Filamentrotation im Sinne eines Schmiereffektes wahrscheinlich.

Auf der Basis des vorgeschlagenen Modells der periodischen Auf- und Abwindung von Filamenten dürften sich viele strukturelle und funktionelle Eigenschaften der Mitochondrien einheitlich erfassen lassen (neben dem hier beschriebenen morphologischen Formwechsel z. B. die „orthodox“, „twisted“, „zig-zag“, „aggregated“ Konfiguration, die Volums-Oscillationen, das Transportvermögen, die Ladungstrennung u. a., vgl. dazu Abb. 9). Die ausführliche Diskussion dieser Verhältnisse würde den hier zur Verfügung stehenden Raum weit überschreiten.

Literatur

- BEREITER-HAHN J. 1976. Relations of mitochondrial fine structure to their intracellular motility. — J. Cell Biol. 70: 126a (Beitrag Nr. 378, Congress on Cell Biol., Boston).
- BOOIJ H. L. 1966. Thoughts about the mechanism of membrane movements. In: Intracellular Transport (Ed. K. B. WARREN): 301–317. — Academic Press, New York and London.
- CULLITON B. J. 1972. Cell membranes: a new look at how they work. — Science 175: 1348–1350.
- DANGEARD, P. 1958. Le Chondriome de la cellule végétale: morphologie du chondriome. — Protoplasmatologia III/A₁: 1–35.
- DANIELLI J. F. 1954. Morphological and molecular aspects of active transport. — Symp. Soc. exp. Biol. 8: 502–516.
- DIETZ R. 1963. Film AT 1468: Meiose-Bildung der Teilungsspindel bei *Pales ferruginea* (Diptera).
- FESSENDEN-RADEN J. M. & RACKER E. 1971. Structural and functional organization of mitochondrial membranes. In: Structure and function of bio-

- logical membranes (Ed. ROTHFIELD L. I.), 401—438. — Academic Press, New York and London.
- FREDERIC J. 1958. Zit. nach HONDA *et al.* (1964).
- GEY G. O., SHAPRAS P., BANG F. B. & GEY M. K. 1956. In: Symposium on the fine structure of cells, 38—54. — Interscience, New York.
- GREEN D. E. & JI S. 1972. The electromechanochemical model of mitochondrial structure and function. In: The molecular basis of electron transport (Ed. SCHULTZ J. & CAMERON B. F.): 1—39. — Academic Press, New York and London.
- GUILLIERMOND A. 1932. La structure de la cellule végétale: les inclusions du cytoplasme et en particulier les chondriosomes et les plastes. — *Protoplasma* 16: 291—337.
- HACKENBROCK Ch. R. & MILLER K. J. 1975. The distribution of anionic sites on the surface of mitochondrial membranes. — *J. Cell Biol.* 65: 615—630.
- HÖLZL J. & BANCHER E. 1965. Zur anaeroben Lipophanerothese und aeroben Flavonolsynthese der Zwiebel-Innenepidermis von *Allium cepa*. — *Flora*, Abt. A, 156: 332—343.
- HONDA S. I., HONGLADAROM T. & WILDMAN S. G. 1965. Characteristic movements of organelles in streaming cytoplasm of plant cells. In: Primitive motile systems in cell biology (Ed. ALLEN R. D. & KAMIYA N.): 485—502. — Academic Press, New York and London.
- HONDA S. I., HONGLADAROM, T. & LATTES G. G. 1966. A new isolation medium for plant organelles. — *J. exp. Bot.* 17: 460—472.
- ISENBERG G. & WOHLFARTH-BOTTERMANN K. E. 1976. Transformation of cytoplasmic actin. — *Cell Tiss. Res.* 173: 495—528.
- JAROSCH R. 1963. Grundlagen einer Schrauben-Mechanik des Protoplasmas. — *Protoplasma* 57: 448—500.
- 1964a. Zur Mechanik schnell rotierender elastischer Schrauben. — *Biorheology* 2: 37—53.
 - 1964b. Über die Modifikationen der Schraubenrotation im Protoplasma. — *Österr. Bot. Z.* 111: 291—319.
 - 1964c. Screw-mechanical basis of protoplasmic movement. In: Primitive motile systems in cell biology (Eds. ALLEN R. D. and KAMIYA N.); 599—622. — Academic Press, New York and London.
 - 1965. Über Kontakt und Verzweigung der Protein-Schrauben. — *Österr. Bot. Z.* 112: 499—542.
 - 1966. On the behavior of rotating helices. In: "Intracellular transport" (ed. WARREN K. B.): 275—300. — Academic Press, New York and London.
 - 1968a. Konfiguration und Hydrodynamik protoplasmatischer Schrauben. — *Z. Naturforschung* 23b: 17—24.
 - 1968b: Zur Dynamik feiner Pseudopodien von Hochmoor-Amöben. — *Protoplasma* 65: 363—377.
 - 1968c. Rotationen von Superschrauben in viskosen Lösungen. Modellversuche zur Entstehung der Transversalwellen an Geißeln und Protoplasmafibrillen. — *Biorheology* 5: 303—311.
 - 1969. Das sterische Verhalten der Alpha-Helix. — *Z. Naturforschung* 24b: 672—680.

- JAROSCH R. 1971. Vergleichende Studien zur amöboiden Beweglichkeit. — *Protoplasma* **72**: 79—100.
- 1976. Dynamisches Verhalten der Actinfilbrillen von *Nitella* auf Grund schneller Filament-Rotation. — *Biochem. Physiol. Pflanzen* **170**: 111—131.
- KEYSERLINGK D. 1969. Kontraktilität und Ultrastruktur glycerinextrahierter Fibroblasten aus der Gewebekultur. — *Protoplasma* **67**: 391—406.
- LIN E. C. C. 1971. Molecular Basis of membrane systems. In: structure and function of biological membranes (Ed. ROTHFIELD L. I.). — Academic Press, New York—London.
- LÜTTGE U. 1969. Aktiver Transport (Kurzstreckentransport bei Pflanzen). — *Protoplasmatologia VIII/7b*, Springer Wien—New York.
- McLACHLAN A. D. & STEWART M. 1975. Tropomyosin coiled-coil interactions: Evidence for an unstaggered structure. — *J. Mol. Biol.* **98**: 293—304.
- MOOSEKER M. S. 1976. Brush border motility. — *J. Cell. Biol.* **71**: 417—433.
- MUNN E. A. 1974. The structure of mitochondria. — Academic Press, London—New York.
- NAGAI R. YOSHIMOTO Y. & KAMIYA N. 1975. Changes in fibrillar structures in the plasmodial strand in relation to the phase of contraction-relaxation cycle. — *Proc. Japan Acad.* **51**: 38—43.
- OHNISHI T. & OHNISHI T. 1962. A contractile protein of mitochondria. — *J. Biochem. (Tokyo)* **51**: 380.
- OLIVEIRA L. 1977. Changes in the ultrastructure of mitochondria of roots of triticale subjected to anaerobiosis. — *Protoplasma* **91**: 267—280.
- ÖPIK H. 1968. Structure, function and developmental changes in mitochondria of higher plant cells. In: Plant cell organelles (Ed. PRIDHAM J. B.): 47—88. — Academic Press, London—New York.
- PARRY D. A. D. & SQUIRE J. M. 1973. Structural role of tropomyosin in muscle regulation: Analysis of X-ray diffraction patterns from relaxed and contracting muscles. — *J. Mol. Biol.* **75**: 33—55.
- PICKEN L. 1962. The organization of cells and other organisms. — Clarendon Press, Oxford.
- POST R. L. 1968. *Zit. nach* LIN E. C. C. 1971.
- SANTIAGO E., VAZQUEZ J. J., EUGUI J., MACARULLA J. M. & GUERRA F. 1970. Disassembly of the inner mitochondrial membrane into different sub-mitochondrial particles. In: Membranes — structure and function (Eds. VILLANUEVA J. R. & PONZ F.: 17—32. — Academic Press, London and New York.
- SOROKIN H. 1941. The distinction between mitochondria and plastide in living epidermal cells. — *Amer. J. Bot.* **42**: 225—231.
- SUTCLIFFE J. F. 1962. Mineral salt absorption in plants. — Pergamon Press New York—Oxford—London—Paris.
- TEDESCHI H. 1976. Mitochondria: Structure, biogenesis and transducing functions. — *Cell Biology Monographs* **4**, Springer, Wien—New York.
- TOBIOKA M. & BIESELE J. J. 1956. Mitochondria in living cells: an analysis of movements. — *J. Biophys. Biochem. Cytol., Suppl.* **2**: 319—324.

- VARTAPETIAN B. B., ANDREEVA I. N., KOZLOVA G. I. & AGAPOVA L. P. 1977.
Mitochondrial ultrastructure in roots of mesophyte and hydrophyte at
anoxia and after glucose feeding. — *Protoplasma* **91**: 243—256.
- WRIGGLESWORTH J. M. & PACKER L. 1968. *Arch. Biochem. Biophys.* **128**:
790—801.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [19_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Jarosch Robert

Artikel/Article: [Mitochondrien-Dynamik auf Grund periodischer Auf- und Abwindung von Filamenten. 123-136](#)