

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 271/1960

Proteus **Bewegungsverhalten**

Mit 4 Abbildungen

GÖTTINGEN 1975

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 271

Proteus

Bewegungsverhalten

G. POETSCHKE, München

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Die Bakteriengattung *Proteus* gehört zur Familie der Enterobacteriaceae. Sie ist in unserer Umwelt weit verbreitet, insbesondere in zerfallendem und faulem organischen Material, ferner im Darm und Kot. Auch als Krankheitserreger des Menschen spielen *Proteus*-Arten keine geringe Rolle, besonders bei Infektionen der Harnwege. Die Gattung hat ihren Namen nach dem griechischen Meergott Proteus erhalten, der seine Gestalt dauernd wechseln konnte.

In der Tat ist der Gestaltwandel, zu dem alle Arten, besonders aber *Proteus mirabilis* und *Proteus vulgaris* befähigt sind, besonders groß. Diese beiden *Proteus*-Arten zeichnen sich auch durch ein Bewegungsverhalten aus, das in dieser Form nur bei ihnen vorkommt. Es handelt sich um eine Ausbreitung über die ganze Oberfläche feuchter Nährböden.

Dieser Schwärmvorgang ist Gegenstand einiger Untersuchungen gewesen: HAUSER [3], MOLTKE [8], RUSS-MÜNZER 1935, KNÖLL [5], LOMINSKI und LENDRUM [7], KVITTINGEN [6].

Eine kinematographische Dokumentation ist vom Autor bereits vorgenommen worden (s. POETSCHKE [13]).

Die Ergebnisse wurden veröffentlicht (POETSCHKE [9]). Im vorliegenden Film sind die Bewegungsvorgänge umfassender dargestellt worden. Ihre quantitative Analyse wurde bereits veröffentlicht (POETSCHKE [11]).

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 11 u. 12.

Das Schwärmen läßt sich kurz etwa folgendermaßen beschreiben: Beimpft man die Oberfläche einer feuchten Nähragarplatte mit einem beweglichen Stamm von *Proteus vulgaris* oder *Proteus mirabilis*, so kommt es an dieser Stelle zuerst zur Bildung einer typischen, runden Bakterienkolonie. Die lebhafte Multiplikation durch Querteilung findet schließlich ein Ende, doch geht das Wachstum der einzelnen Stäbchen weiter, wobei sich Bakterienfäden verschiedener Länge bilden (vgl. POETSCHKE [12]).

Von einer bestimmten Länge an vermögen die Stäbchen oder Fäden sich auf der feuchten Oberfläche zu bewegen. Sie bilden dabei häufig Gruppen. Ihre Bewegung ist dabei ungerichtet, führt aber zu einer Besiedlung der freien Oberfläche rings um die *Proteus*-Kolonie. Nachdem eine gewisse Zone rings um die Kolonie besiedelt ist, kommt es zum Aufhören des Schwärmens. Die Fäden bleiben liegen. Die Multiplikation unter Querteilung setzt wieder ein. Nach Erreichen einer gewissen Keimdichte hört sie erneut auf, die Stäbchen wachsen zu Schwärmfäden heran und wandern in die Peripherie ab. Der ganze Vorgang wiederholt sich erneut. Dies geht so fort, bis die ganze Oberfläche des Nährbodens besiedelt ist. Seltsamerweise geht in den überschwärmten Zonen nach Einsetzen des neuen Schwärmvorganges die Multiplikation unter Querteilung bis zu einem gewissen Grad weiter, so daß die anfangs hauchdünnen Schwärmzonen schließlich dicht bewachsen sind.

So entstehen nacheinander um die ursprüngliche Kolonie konzentrische Ringe flächenhaften Bakterienbewuchses. Diese Ringe sind an der Seite, die der freien Nährbodenfläche zugewendet ist, meist stärker bewachsen, also dicker (KNÖLL [5]). Je feuchter die Oberfläche ist, desto breiter sind diese Ringe. Auf trockenen Oberflächen unterbleibt das Schwärmen ganz.

Es hat nicht an Erklärungsversuchen für den rhythmischen Wechsel zwischen der stationären Multiplikation kurzer Stäbchen und dem Wandern längerer Schwärmfäden gefehlt: Die Auffassung von RUSS-MÜNZER (1935), es handele sich um einen endogenen Vorgang, der vom „Hunger“ ausgelöst wird, und zielgerichtet das Erreichen nährstoffreicher Gebiete der Agaroberfläche zum Ziel hat, wurde von KNÖLL [5] widerlegt. Seine Erklärung lautet: „Durch die Stoffwechsellumsetzungen der Kurzstäbchen entstehen Substanzen, die die Bildung von Schwärmfäden ermöglichen und ein bestimmtes Areal durch Diffusion zur Überschwärmung vorbereiten.“ Eingehend erörtert KNÖLL, wie im kolloidalen Gel des Agars Diffusionsgradienten von Metaboliten und Nährsubstanzen entstehen, die Ursache des „rhythmischen Schwärmens“ werden.

Anscheinend ohne Kenntnis der Untersuchungen von KNÖLL sind LOMINSKI und LENDRUM [7] zu ganz ähnlichen Folgerungen gekommen: „Swarming of *Proteus* is motility stimulated and orientated by the

negative chemotactic action of its metabolites. Swarming occurs only under conditions affording a spatial gradient of these metabolites. The active substance can be obtained cell-free.”

Es gelang diesen Autoren nicht, die „Schwärmsubstanz“ zu isolieren. Ihrer Meinung nach ist sie labil.

Die in diesem Film gezeigten Vorgänge widersprechen diesen Erklärungen nirgends.

Filmbeschreibung¹

Schwärmbewegungen

24 B/s

Ein Teil der Keime ist noch unbeweglich, andere sind zu kürzeren Schwärmfäden herangewachsen und bewegen sich nach verschiedenen Richtungen.

Die Schwärmfäden sind hier länger, bilden z. T. kleine Gruppen, die sich hinter einem langen U-förmigen Faden gesammelt haben.

Bei kleinerer Vergrößerung sieht man z. T. recht große Schwärmgruppen das Gesichtsfeld passieren. Diese Gruppen ändern ständig ihre Bewegungsrichtung. Sie bleiben niemals lange in toto erhalten, indem Teile von ihnen sich entweder abspalten und allein oder mit einer anderen Schwärmgruppe weiter wandern. Manchmal kommt es zur Auflösung einer solchen Gruppe, indem ein Teil der Fäden plötzlich eine entgegengesetzte Marschrichtung einschlägt.

Rhythmischer Wechsel zwischen Vermehrung und Schwärmen

4 B/min

Bei diesen Einstellungen handelt es sich um Aufnahmen von einer normalen Bakterienkultur in einer Petrischale. Die Vorgänge spielen sich auf der freien Agaroberfläche ab und sind nur mit geringer Vergrößerung bei einer Art Dunkelfeldbeleuchtung aufgenommen.

Am linken unteren Bildrand sieht man stationäres Bakterienwachstum in Form einer dichten Kolonie. Nach einiger Zeit bewegt sich eine hauchdünne, nur leicht trübe Schwärmzone über den Agar zentrifugal von der Kolonie fort und kommt nach einiger Zeit zum Stehen. Die überschwärmte Schicht nimmt dann an Dichte zu. Nach einer Pause beginnt ein neuer Schwärmvorgang, der den oberen und rechten Bildrand erreicht. Bei weiterer Bebrütung sieht man eine Verdichtung der bisherigen Schwärmzonen vom Zentrum her sich peripherwärts ausbreiten, wobei z.T. dichte Inseln auftreten und konfluieren.

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Die quantitative Auswertung bestätigt die durch andere Untersuchungen mit anderen Methoden gewonnene Ansicht, daß es sich hierbei um die neu einsetzende Multiplikation durch Querteilung handelt.

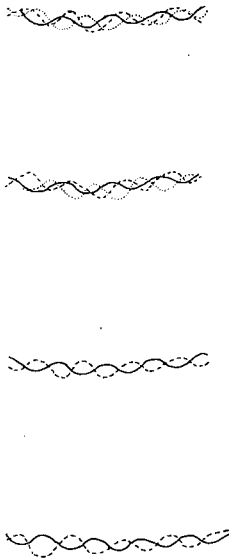
Geißelbewegung

24 B/s (Dunkelfeld)

Da normale Geißeln weder bei Hellfeldbeleuchtung noch bei Phasenkontrast abgebildet werden können, wurde die Dunkelfeldbeleuchtung gewählt. Die Bewegungen werden mit normaler Geschwindigkeit wiedergegeben.

Man sieht die (peritrichen) Geißeln als feine helle Wellenlinien sich bewegen. Regelmäßige Wellenzüge laufen über sie hin, auch wenn die Umstände eine aktive Fortbewegung des Bakteriums verhindern (vgl. Abb. 1).

Geißelbewegungen



—|—
2 μ m

Abb. 1

Die zur Aufnahme nötige starke Beleuchtung führt rasch zu einer Schädigung der Keime und zum Aufhören der Geißelbewegung.

Kreisbewegungen

24 B/s

In schwärmenden *Proteus*-Populationen bilden sich in unterschiedlicher Menge besonders lange Fäden, die charakteristische Bewegungsphänomene zeigen. Die Einwirkung von Penicillin (FLEMING et al. [2]) ist nicht unbedingt nötig (POETSCHKE [9]).

Bildung von S-förmigen Schleifen, die unvollkommene Rotationsbewegungen ausführen.

Zwei lange Fäden haben ausgeprägte Spiralen gebildet, die lebhaft rotieren. Eine Spirale enthält im Zentrum eine kleinere zweite, die gegensinnig rotiert.

Eine größere, rotierende Spirale fängt einen langen, wandernden Faden ein.

Zwei rotierende Spiralen. An ihnen ist deutlich eine helldunkle Bänderung zu sehen. Die hellen Stellen enthalten die Kerne (HOENIGER [4]).

Schwimmbewegungen

24 B/s

Das typische Schwärmverhalten sieht man nur auf feuchten Agaroberflächen oder zwischen Agar und dicht aufliegendem Deckglas. In Flüssigkeiten sieht man ein freies Schwimmen.

1. Einstellung

In der linken Bildhälfte liegt das Deckglas der Agaroberfläche dicht auf, in der rechten Hälfte befindet sich eine tiefere Flüssigkeitsansammlung unter dem Deckglas. Von links kommende Schwärmgruppen lösen sich in einzeln schwimmende Fäden auf, sobald sie in die tiefere Flüssigkeit gelangen.

2. Einstellung

Ungerichtetes Schwimmen mittellanger Fäden bei geringer Populationsdichte.

3. Einstellung

Bei hoher Populationsdichte kommt es zum annähernd parallel gerichteten Schwimmen, wobei die Fortbewegung nach zwei entgegengesetzten Richtungen erfolgt.

Quantitative Ergebnisse

1. Die Ausbildung von Schwärmfäden ist die Folge einer Hemmung der Querteilung. Man muß sich fragen, ob diese Hemmung die Folge einer allgemeinen Schädigung der Syntheseleistung der Zelle ist oder ein unabhängiges Phänomen. Die Ausmessung der Massenzunahme eines Keimes, der unter normaler Querteilung eine kleine Kolonie bildet und eines Stäbchens, das in ebenfalls 165 Minuten zwei lange Schwärmfäden bildet,

ergab eine Volumenzunahme um $2,5 \mu\text{m}^3$ bzw. $2,7 \mu\text{m}^3$ in dieser Zeit (Abb. 2 u. 3). Die Teilungshemmung muß also durch einen Metaboliten erfolgen, der das allgemeine Wachstum nicht schädigt.

2. Die Länge von 82 Schwärmfäden wurde gemessen. Sie variiert zwischen $1,4 \mu\text{m}$ und $19,9 \mu\text{m}$ mit einem Mittelwert von $5,1 \mu\text{m}$.

Normale Teilung

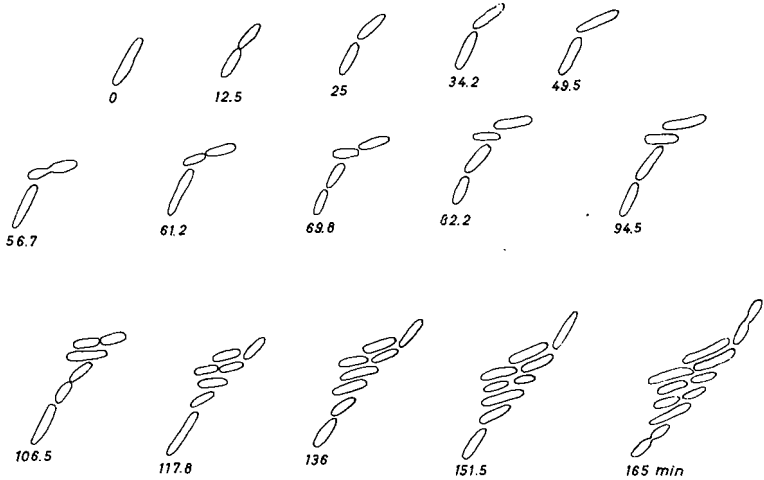


Abb. 2

Teilungshemmung

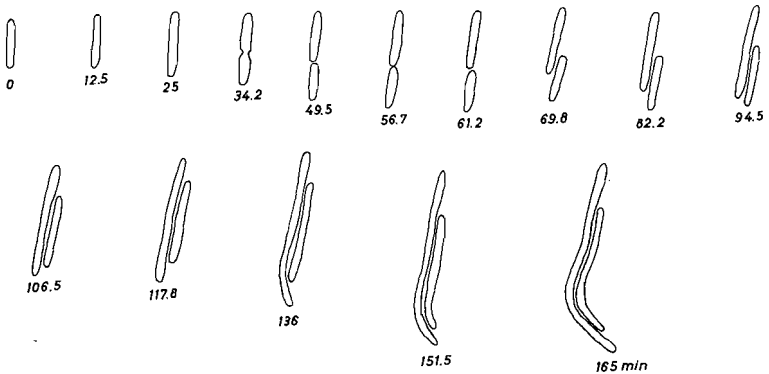


Abb. 3

3. Die Wanderungsgeschwindigkeit einzelner Schwärmfäden liegt zwischen 3,0 und 26,5 $\mu\text{m/s}$ mit einem Mittelwert von 9,0 $\mu\text{m/s}$. Eine Korrelation zwischen Fadenlänge und Geschwindigkeit bestand dabei nicht.

4. Die Geschwindigkeit ganzer Schwärmgruppen wurde in drei Versuchen ermittelt.

Geschwindigkeit $\mu\text{m/s}$	I	II	III
maximale	17,4	12,1	5,0
minimale	11,4	3,5	1,5
Mittelwert	14,9	10,0	3,3

5. Die wellenförmige Bewegung der Geißeln (Abb. 1) zeigt eine Wellenlänge, die nur wenig variiert. An vier verschiedenen Stäbchen bzw. Fäden wurden folgende Werte gemessen: 1,9, 2,0, 2,0, 2,0 μm . Die Geschwindigkeit, mit der eine Welle auf der Geißel fortschreitet, variiert (bei ca. 36°C) zwischen 7,15 und 10,6 $\mu\text{m/s}$ mit einem Mittelwert von 8,7 $\mu\text{m/s}$.

6. Das zentrifugale Fortschreiten der Schwärmfront auf freier Agaroberfläche ist wesentlich langsamer, als die Geschwindigkeit der Schwärmgruppen, die vielfach gewundene Wege zurücklegen:

Mittlere Geschwindigkeit der Schwärmfront $\mu\text{m/s}$	Versuch	
	I	II
1. Welle	2,1	4,2
2. Welle	3,8	—

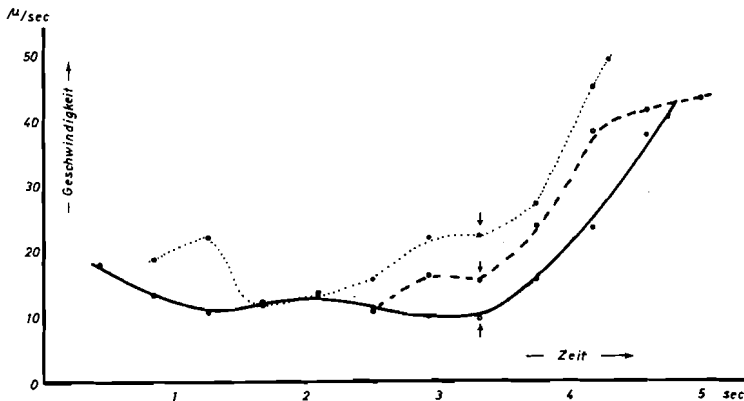


Abb. 4

7. Beim Übergang vom Schwärmen zum Schwimmen nimmt die Geschwindigkeit rasch zu und erreicht Werte zwischen 40 und 50 $\mu\text{m/s}$ (Abb. 4). Ein 6 μm langer Faden würde bei einer Geschwindigkeit von 50 $\mu\text{m/s}$ in einer Stunde das 30000fache seiner Körperlänge oder 180 mm zurücklegen. Bei einem 40 m langen Unterwasserfahrzeug wären dies 1200 km/h.

8. Bei rotierenden Spiralen, die aus einem Faden bestanden, wurden an der Peripherie Geschwindigkeiten von 12,3, 21,6 und 36,3 $\mu\text{m/s}$ gemessen. Bei Spiralen aus zwei Fäden mit entgegengesetzter Drehrichtung war die Geschwindigkeit des inneren Fadens immer größer.

Geschwindigkeit $\mu\text{m/s}$	Versuch	
	I	II
außen	9,2	8,6
innen	21,1	18,5

Danksagung

Herrn H. HEUNERT möchte ich auch an dieser Stelle für das große Verständnis und die unermüdliche Unterstützung bei der mühsamen und zeitraubenden Durchführung der Aufnahmen danken, deren technische Leitung in seiner Hand lag. Fräulein BRIGITTE MILTHALER hat mit großer Einfühlungsgabe die schwierige meßtechnische Auswertung durchgeführt.

Die Durchführung der Filmaufnahmen und ihre Auswertung wurden durch die großzügige Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, und des Instituts für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, ermöglicht.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] FLEMING, A.: Further observations on the motility of *Proteus vulgaris* grown on Penicillin agar. *J. gen. Microbiol.* 4 (1950), 457.
- [2] FLEMING, A., A. VOUREKA, I. R. H. KRAMER and W. H. HUGHES: The morphology and motility of *Proteus vulgaris* and other organisms cultured in the presence of penicillin. *J. gen. Microbiol.* 4 (1950), 257.
- [3] HAUSER, G.: Über Fäulnisbakterien. Leipzig 1885.
- [4] HOENIGER, J. M. F.: Cellular changes accompanying the swarming of *Proteus mirabilis*. *J. Microbiol.* 12 (1966), 113—123.
- [5] KNÖLL, H.: Untersuchungen über das rhythmische Schwärmen des *Bacterium vulgare* (*Proteus*). *Kolloid Z.* 89 (1939), 135.
- [6] KVITINGEN, J.: Studies of the life-cycle of *Proteus Hauseri*. *Acta path. microbiol. scand.* 26 (1949), 24.
- [7] LOMINSKI, I., and A. C. LENDRUM: The mechanism of swarming of *Proteus*. *J. Path. Bact.* 59 (1947), 688.

- [8] MOLTKE, O.: Untersuchungen über das Phänomen des Schwärmens der Proteusbazillen. Zbl. Bakt. (I. Abt. Orig.) 111 (1929), 399.
- [9] POETSCHKE, G.: Kinematographische Studien über Bewegungsvorgänge bei Proteus. Zbl. Bakt. 172 (1958), 421.
- [10] POETSCHKE, G.: Kinematographische Methoden in der Mikrobiologie. I. Internationaler Kongreß für medizinische Photographie und Kinematographie, Düsseldorf 1960.
- [11] POETSCHKE, G.: Kinematographische Studien an Proteus II. Path. Microbiol. 24 (1961), 1019—1034.
-
- [12] POETSCHKE, G.: Proteus—Vermehrung und Koloniebildung. Film E 396 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1961.
- [13] POETSCHKE, G.: Vermehrung und Bewegung der Bakteriengattung Proteus. Film W 267 im Sonderarchiv des Inst. Wiss. Film, Göttingen.
-

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1960 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 84 m, 8 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1959. Veröffentlichung aus der Abteilung für Mikrobiologie und Serologie der Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie, München, Prof. Dr. G. POETSCHKE, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. K.-H. HÖFLING; Aufnahme: H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Bei gut beweglichen Stämmen von *Proteus* wird die Fortbewegung auf feuchten Oberflächen (Schwärmen) und in flüssigen Medien gezeigt. Dabei wird das Verhalten bei geringerer und hoher Populationsdichte sowie bei verschiedenen hohen Flüssigkeitsräumen untersucht. In Spezialaufnahmen sind Fortbewegungsorgane und Fortbewegungsmechanismen gut erkennbar. Die Ergebnisse der quantitativen Auswertung werden im Begleittext eingehend beschrieben.

Summary of the Film

Locomotion of mobile strains of *Proteus* on moist surfaces (swarming) and in fluid media is shown. Their behaviour at lower and higher population density and in different thicknesses of fluid layers is examined. Special photographs make the organs and mechanisms of locomotion clearly visible. The results of quantitative evaluation are described in detail in the accompanying text.

Résumé du Film

A l'exemple de souches bien actives de *protéus* on démontre la locomotion sur des surfaces humides (essaimage) ainsi qu'en milieu liquide. On étudie le comportement en présence d'une faible et d'une grande densité de population ainsi que dans des quantités de liquide plus ou moins grandes. Les organes et les mécanismes de locomotion sont bien reconnaissables sur les photographies spéciales.

Les résultats de l'évaluation quantitative sont décrits en détail dans le contexte.