

# ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

---

*E 678/1964*

## **Thiospirillum jenense (Thiorhodaceae) Lokomotion und phototaktisches Verhalten**

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1968

---

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Der Film ist ein Forschungsdokument und wurde zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht.  
Stummfilm, schwarzweiß, 87 m, 8 min (Vorführgeschw. 24 B/s)

#### **Inhalt des Films**

Der Film zeigt Bewegungsformen von *Thiospirillum jenense* — einem typischen Vertreter der roten Schwefelbakterien. Bei normaler Lokomotion fungiert die Geißel als Schubgeißel; die Umkehr der Geißelbewegungen bewirkt eine Änderung der Bewegungsrichtung. Schreckbewegungen werden durch plötzliche Beschattung hervorgerufen. Das phototaktische Verhalten der Bakterien in unterschiedlichen Spektralbereichen wird abschließend untersucht.

Der Film wurde im Jahre 1963 vom Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen (Direktor: Prof. Dr.-Ing. G. WOLF), aufgenommen, Sachbearbeitung: Dr. K.-H. HÖFLING, Aufnahme: H. D. KUSMIERZ, Wissenschaftliche Leitung: Dozent Dr. N. PFENNIG, Institut für Mikrobiologie der Universität Göttingen (Direktor: Prof. Dr. H. G. SCHLEGEL).

Abgedruckt in Publ. Wiss. Film., Bd. 2 A, H. 3

## Thiospirillum jenense (Thiorhodaceae) Lokomotion und phototaktisches Verhalten

N. PFENNIG, Göttingen

### Allgemeine Vorbemerkungen

#### Systematische Stellung, Vorkommen in der Natur und allgemeine Merkmale von *Thiospirillum jenense*

Thiospirillen und Chromatien sind die Prototypen der roten Schwefelbakterien (Thiorhodaceae, van NIEL [11]), einer physiologisch-ökologischen Gruppe von streng anaeroben photosynthetisch lebenden Mikroorganismen. In der Natur kommen die Thiorhodaceae im lichtoffenen oder mit Wasserpflanzen überdeckten schwefelwasserstoffhaltigen Wasser und Schlamm aller Gewässerarten vor. Sie bilden gelegentlich mit bloßem Auge sichtbare Massenanhäufungen in Form von rosa- oder purpurroten Überzügen auf faulenden Pflanzenresten oder eine das Wasser purpurrot färbende Wasserblüte.

Die Kohlensäure-Assimilation der photosynthetischen Bakterien verläuft im Gegensatz zu den grünen Pflanzen ohne Sauerstoffbildung und nur unter anaeroben Bedingungen. Darüber hinaus ist die bakterielle Photosynthese der Thiorhodaceae von der Gegenwart reduzierter Schwefelverbindungen wie Schwefelwasserstoff, Thiosulfat oder elementarem Schwefel abhängig. Bei der Reduktion der Kohlensäure zu Zellsubstanz werden die reduzierten Schwefelverbindungen im Lichte zu Sulfat oxydiert (van NIEL [10]). Als Zwischenprodukt tritt dabei elementarer Schwefel in Tröpfchenform in den Zellen gespeichert auf.

*Thiospirillum jenense* WINOGRADSKY [19] wurde zusammen mit *Chromatium okenii* von EHRENBERG [5] entdeckt und als *Ophidomonas jenensis* (Jenaische Schlangenmonade) beschrieben. Die Einzelzellen dieses zu den größten Bakterien gehörigen Organismus sind 3,5 bis 4,5  $\mu\text{m}$  breit und 30 bis 50  $\mu\text{m}$  lang. Der Zellkörper ist starr und verläuft in einer Schraubenwindung; er trägt an einem Ende einen kurzen (13 bis 15  $\mu\text{m}$  langen) Geißelschopf, der aus zahlreichen Einzelgeißeln

besteht, aber als Einheit funktioniert. Da der Geißelschopf im Lichtmikroskop gut sichtbar ist, wurde *Thiospirillum jenense* schon früh ein lohnendes Objekt für das Studium der Zell- und Geißelbewegung (BUDER [2], METZNER [9]). In schwefelwasserstoffhaltigen Medien sind die Zellen bis auf das geißeltragende Ende mit stark lichtbrechenden Schwefeltröpfchen angefüllt.

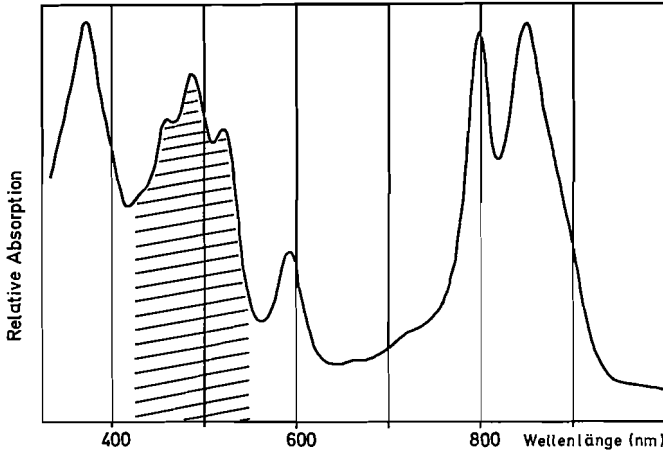
Aufbauend auf ENGELMANN'S [6], [7] grundlegende Entdeckungen und Untersuchungen der Phototaxis des „*Bacterium photometricum*“ hat BUDER [2] dem *Thiospirillum jenense* eine ausführliche Untersuchung gewidmet, in der die Morphologie, Geißelbewegung und das phototaktische Verhalten dieses Organismus dargestellt sind. BUDER sammelte die für seine Untersuchungen notwendigen Thiospirillen aus Massenanhäufungen in Teichen und hielt sie nach einer von ihm entwickelten Methode im Laboratorium monatelang in Rohkultur. Erst vor einigen Jahren sind die Lebensbedingungen von *Thiospirillum jenense* aufgeklärt worden (SCHLEGEL und PFENNIG [17], PFENNIG [12], [13], [14]), so daß es heute möglich ist, den Organismus in synthetischer Nährlösung in Reinkultur im Laboratorium zu züchten. Vitamin B<sub>12</sub> wurde als notwendiger Wachstumsfaktor erkannt.

#### Assimilationspigmente

*Thiospirillum jenense* enthält ebenso wie die übrigen roten Schwefelbakterien Bakteriochlorophyll a und Carotinoide (Rhodopin und Lycopin) als Assimilationspigmente (JENSEN et al. [8]; SCHMIDT [18].) Bestimmend für die Eigenfarbe der Zellen sind vor allem die Carotinoide, die eine durch das Bakteriochlorophyll a bedingte blaugrüne Färbung ganz überdecken. An einer spektralen Absorptionskurve von *Thiospirillum jenense* sind die Absorptionsmaxima des Bakteriochlorophylls a (375, 590, 800 und 850 nm) und der Carotinoide (460 bis 520 nm) gut zu erkennen (vgl. Abb.).

#### Phobische Phototaxis

Sowohl die von Bakteriochlorophyll als auch von den Carotinoiden absorbierte Strahlung sind photosynthetisch und phototaktisch wirksam. Ein eigenartiger Mechanismus, auf eine Herabsetzung der Lichtintensität mit einer Schlagumkehr der Geißel und damit Bewegungsumkehr der Zelle zu reagieren, führt die planlos umherschwimmenden Zellen immer wieder in das Licht zurück. Diese phobophototaktische Reaktionsweise ist seit ihrer Entdeckung durch ENGELMANN [6] [7] auch als „Schreckreaktion“ bekannt und an verschiedenen photosynthetischen Bakterien mehrfach untersucht worden (BUDER [2], [3], METZNER [9], SCHLEGEL [16], CLAYTON [4]). Da nur diejenige Strahlung physiologisch wirksam ist, die von den Assimilationspigmenten absor-



Spektrale Absorptionskurve lebender Zellen von *Thiospirillum jenense*, gemessen in gesättigter Rohrzuckerlösung. Die Absorptionsmaxima über der schraffierten Fläche sind durch Carotinoide bedingt, alle übrigen durch Bakteriochlorophyll a

biert wird, bedeuten alle nicht absorbierten Spektralbereiche „Dunkelheit“ für die Zellen. Das Absorptionsspektrum der lebenden Zellen (Abb.) stellt also zugleich ein Wirkungsspektrum der Photosynthese und Phototaxis dar (CLAYTON [4]). ENGELMANN hatte dies bereits 1883 mit seinem *Bacterium photometricum* entdeckt: Bestrahlte er eine Suspension von beweglichen Zellen dieses Organismus mit einem Spektrum, so sammelten sich die Zellen phobophototaktisch in denjenigen Spektralbereichen an, die dem Absorptionsspektrum der Zellen entsprechen. Die roten Schwefelbakterien reagieren aber nicht nur auf Lichtreize durch eine phobische Reaktion, sondern zeigen auch eine negative Aerotaxis an der Diffusionsgrenze der Luft im Kulturmedium und eine positive oder negative Chemotaxis. CLAYTON [4] hat unsere Kenntnisse über die Taxien der photosynthetischen Bakterien zusammenfassend dargestellt.

#### Geißelbewegung und Zellbewegung bei *Thiospirillum jenense*

BUDER [2] hat die Geißelbewegung von *Thiospirillum* genau beschrieben. Die Geißel hat die Form einer kurzen rechtsläufigen Schraubengewindung, etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  eines vollen Umgangs. Demgegenüber weist der Zellkörper den gegensinnigen Windungsverlauf auf. Rotiert die rechtsläufig gewundene Geißel — bei vertikal orientierter Längsachse

betrachtet — von rechts nach links, so wirkt sie als Schubgeißel und treibt den sich von links nach rechts drehenden Zellkörper vorwärts. Der Schwingungsraum der Geißel ist dabei vom Zellkörper abgewendet und eng glockenförmig, kann sich aber auch bis zur Form einer flachen Schale öffnen. Erhält die Zelle einen Reiz (etwa indem sie in ein dunkleres Lichtfeld schwimmt), so kehrt die Geißel plötzlich ihre Rotationsrichtung um und gleichzeitig damit stülpt sich der glockenförmige Schwingungsraum ähnlich einem Regenschirm um. Die Geißel beschreibt jetzt einen Schwingungsraum, der die Spitze des Zellkörpers glockenförmig umgibt. Als Folge dieser Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel und der Umstülpung des Schwingungsraumes kehrt sich auch die Bewegungsrichtung des Zellkörpers um, so daß die Zelle nun mit der umgestülpten Geißel am Vorderende in das hellere Lichtfeld zurückkehrt. BUDER [2] beobachtete, daß die Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel zu verschiedenen Zeiten erfolgt, je nachdem ob die Zelle mit dem geißeltragenden oder geißelfreien Zellende zuerst in den dunkleren Lichtraum eintritt: Erst nach Beschattung von  $\frac{3}{4}$  Zelllänge des geißelfreien Endes des Zellkörpers tritt die Schlagumkehr ein, während sie schon nach Beschattung von etwa  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Zelllänge des geißeltragenden Zellendes umkehrt.

#### Biokonvektion

Wird das Schwärmen der Thiospirillen im horizontal liegenden mikroskopischen Präparat in dünner Flüssigkeitsschicht beobachtet, so entsteht der Eindruck, als sei das Schwimmen der Zellen völlig regellos und als fungiere die Geißel vorwiegend als Schubgeißel am hinteren Ende der Zelle. Betrachtet man hingegen vertikal gestellte Präparate mit nicht zu dünner Flüssigkeitsschicht, so beobachtet man, daß vertikale Schwimmrichtungen (von oben nach unten oder von unten nach oben) bevorzugt eingenommen werden. Bei Zellen, die von oben nach unten schwimmen, wirkt die Geißel als Schubgeißel, während sie bei den von unten nach oben schwimmenden Zellen als Zuggeißel wirkt. Die vorwiegend vertikalen Schwimmbewegungen der Zellen führen in den Kulturgefäßen oder in den „Organismenwolken“ am natürlichen Standort zur Bildung von Biokonvektionsströmungen und -mustern (PLATT [15], PFENNIG [13]). In vertikalen Streifen höherer Zelldichte strömen und schwimmen die Zellen abwärts, in den dazwischen liegenden größeren Bereichen schwimmen die Zellen aufwärts. Nur unter optimalen Entwicklungsbedingungen bilden sich solche Biokonvektionsmuster aus.

#### Herkunft des *Thiospirillum*-Stammes

Der für die Filmaufnahmen verwendete Stamm von *Thiospirillum jenense* WINOGRADSKY wurde 1959 aus einem Teich des Schloßparkes

Ostrau bei Halle isoliert und wird seit 1961 vom Verfasser in Reinkultur in synthetischer Nährlösung gehalten. Eine genaue Beschreibung des Kulturmediums und der Kulturbedingungen ist bei PFENNIG [13], [14] angegeben. Alle im Film gezeigten Vorgänge wurden an Zellen in diesem Kulturmedium mit Phasenkontrastoptik aufgenommen.

## Filminhalt

### *Ungerichtete Fortbewegung*

*24 und 48 B/s<sup>1</sup>*

1. Man sieht die ungerichtete Fortbewegung der einzelnen Zellen im horizontal liegenden Flüssigkeitspräparat in dünner Schicht. Die schraubenförmig gewundenen Zellen drehen sich während der Bewegung um ihre Längsachse. Auf Grund der Schraubenform der Zellen ist die Fortbewegungsrichtung besonders stabil und gradlinig.

2. Wie 1., aber stärkere Vergrößerung.

3. In einzelnen Zellen sind helle Punkte sichtbar, die durch stark lichtbrechende Schwefeltröpfchen verursacht sind.

4. Stärkere Vergrößerung; Schwefeltröpfchen als helle Punkte sichtbar. Bei allen Zellen ist jetzt der Schwingungsraum der Geißel zu sehen; die meisten Zellen schwimmen so, daß die Geißel als Schubgeißel fungiert, bei den übrigen Zellen wirkt sie als Zuggeißel.

### *Änderung der Bewegungsrichtung durch Geißelumschlag*

*700 B/s*

1. Zeitdehnung. Eine einzelne Zelle bewegt sich von rechts nach links, wobei die Geißel am Hinterende als Schubgeißel wirkt. Wenn die Zelle den linken Bildrand erreicht hat, steht die Geißel einen Moment still und schlägt dann in entgegengesetzter Richtung weiter; dabei ist das Umstülpen des Schwingungsraumes der Geißel gut sichtbar. Die Zelle schwimmt nun von links nach rechts zurück, dabei wirkt die Geißel als Zuggeißel.

### *Umkehr der Geißelbewegung bei einer festliegenden Zelle*

*300 B/s*

1. Die Geißel wirkt zunächst als Schubgeißel; dann erfolgt Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel zur Funktion als Zuggeißel und schließlich wieder Umkehr der Rotationsrichtung zur Funktion als Schubgeißel. Man beachte das Umschlagen des Schwingungsraumes.

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

### *Bewegungsumkehr bei plötzlicher Beschattung (Schreckbewegung)*

48 B/s

1. Man beachte, wie sich nach jeder kurzen Beschattung die Bewegungsrichtung der Zelle umkehrt und die Geißel abwechselnd als Schub- oder Zuggeißel wirkt. Es werden insgesamt 9 Umkehrvorgänge (= 9 Schreckreaktionen) gezeigt.

### *Phoboprototaktisches Verhalten. Bewegungsumkehr im Lichtspalt*

24 B/s

1. Ungerichtete Bewegung der Einzelzellen.

2. Das Gesichtsfeld wird spaltförmig eingeengt. Man beachte nur eine einzelne Zelle in der Mitte des Bildes, die sich senkrecht von unten nach oben, bzw. von oben nach unten bewegt. Die Umkehr erfolgt jeweils an der Grenze des Lichtfeldes. Es ist sehr gut zu erkennen, daß die Zelle am oberen Rand des Lichtspaltes tiefer in das dunkle Feld eintaucht als am unteren Rand. Am unteren Rand des Lichtspaltes taucht das geißeltragende Ende der Zelle zuerst in das Dunkelfeld ein, daher erfolgt hier die Umkehrreaktion schneller als am oberen Rand.

3. Dieselbe Zelle wie in 2. wird bei stärkerer Vergrößerung weiter beobachtet (weitere vorhandene Zellen sollten zunächst nicht beachtet werden). Man sieht jetzt deutlich, daß die Zelle am oberen Rand des Lichtspaltes zu etwa  $\frac{5}{6}$  der Körperlänge in das dunkle Feld eintaucht, während sie am unteren Rand nur etwa bis zur Hälfte der Körperlänge in das dunkle Feld eintaucht. Es werden insgesamt 4 Bewegungen von oben nach unten und 4 Bewegungen von unten nach oben gezeigt.

### *Schwärmende Zellen fangen sich in einem Lichtfeld*

24 B/s, Dauer etwa 10 Minuten

1. Freie Bewegung der Zellen.

2. Das Lichtfeld wird kreisförmig abgeblendet. Alle Zellen, die zufällig in das Lichtfeld hineinschwimmen, bleiben darin gefangen durch Umkehr der Bewegung am Rand des Feldes. Die Zelldichte im Lichtfeld steigt allmählich an.

3. Nach etwa 10 min wird das Lichtfeld wieder aufgeblendet und die Zellen schwimmen auseinander.

### *Verhalten im Lichtspektrum, Ansammeln der Zellen in bestimmten Banden*

blau — grün — gelb — ultrarot

24 B/s

1. Ein Linienspektrum des Wellenlängenbereiches von 400 bis 800 nm ist in der Objektebene abgebildet, in der sich Zellen in freier Bewegung



zunächst gleichmäßig verteilt befinden. Da der Film nur bis etwa 670 nm empfindlich ist, erscheint der Spektralbereich oberhalb 670 nm dunkel. Nach einiger Zeit sammeln sich die Zellen in bestimmten Spektralbereichen an, die mit dem Absorptionsmaxima der Assimilationspigmente identisch sind (vgl. Abb.). Man beachte die vertikalen Streifen erhöhter Zelldichte bei 400 nm, 500 nm und 600 nm.

2. Die Ansammlung der Zellen im Bereich von 600 nm ist bei stärkerer Vergrößerung gezeit.

3. Rückblendung auf die Übersicht über das ganze Spektrum bis 670 nm. Die Ansammlungen der Zellen erscheinen jetzt deutlich und scharf begrenzt.

4. Das Linienspektrum wird entfernt, um die Ansammlungen der Zellen im ganzen Spektralbereich sichtbar werden zu lassen. Man beachte jetzt besonders die Ansammlung der Zellen bei 800 nm, die vorher noch nicht sichtbar sein konnte. Da das Spektrum entfernt ist, schwimmen die Zellen allmählich auseinander und verteilen sich wieder gleichmäßig.

#### Literatur (Auswahl)

- [1] BÜTSCHLI, O.: Protozoa. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 1, Abt. 2, Leipzig 1889, 857.
- [2] BUDER, J.: Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jb. wiss. Bot. 56 (1915), 529—584.
- [3] BUDER, J.: Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jb. wiss. Bot. 58 (1919), 525—628.
- [4] CLAYTON, R.: Phototaxis of purple bacteria. In: Hb. Pflanzenphysiol. 17, 1. Teil (1957), 371—387.
- [5] EHRENBERG, C. G.: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. L. Voss, Leipzig 1838.
- [6] ENGELMANN, Th. W.: Bacterium photometricum. Pflügers Arch. 30 (1883), 95—124.
- [7] ENGELMANN, Th. W.: Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Z. 46 (1888), 661.
- [8] JENSEN, A., O. AASMUNDRUD & K. E. EIMHJELLEN: Chlorophylls of photosynthetic bacteria. Biochim. Biophys. Acta 88 (1964), 466.
- [9] METZNER, P.: Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zbl. 40 (1920), 49—87.
- [10] NIEL, C. B. van: On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. Arch. Mikrobiol. 3 (1931), 1—112.
- [11] NIEL, C. B. van: Thiorhodaceae. In: Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. (Hrsg. BREED, R. S., E. G. D. MURRAY & N. R. SMITH.) 7. Aufl. The Williams and Wilkins Co., Baltimore 1957, 38—53.
- [12] PFENNIG, N.: Eine vollsynthetische Nährlösung zur selektiven Anreicherung einiger Schwefelpurpurbakterien. Naturwiss. 48 (1961), 136.

- [13] PFENNIG, N.: Beobachtungen über das Schwärmen von *Chromatium okenii*. *Arch. Mikrobiol.* **42** (1962), 90—95.
- [14] PFENNIG, N.: Anreicherungskulturen für rote und grüne Schwefelbakterien. *Zbl. Bakt., 1. Abt., Orig. Suppl.* **1** (1965), 179—189 und 503—504.
- [15] PLATT, J. R.: Bioconvection patterns in cultures of free swimming organisms. *Science* **133** (1961), 1766—1767.
- [16] SCHLEGEL, H. G.: Vergleichende Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit einiger Purpurbakterien. *Arch. Protistenkde.* **101** (1956), 69—97.
- [17] SCHLEGEL, H. G., u. N. PFENNIG: Die Anreicherungskultur einiger Schwefelpurpurbakterien. *Arch. Mikrobiol.* **38** (1961), 1—39.
- [18] SCHMIDT, K.: Die Carotinoide der Thiorhodaceae. II. Carotinoidzusammensetzung von *Thiospirillum jenense* Winogradsky und *Chromatium okenii* Winogradsky. *Arch. Mikrobiol.* **46** (1963), 127.
- [19] WINOGRADSKY, S. N.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. A. Felix, Leipzig 1888, 1—120.