

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 17 · NUMMER 15 · 1985

FILM C 1496

**Phototaxis bei
Desmidiaceen und Diatomeen**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 159 m, 14½/min (24 B/s). Hergestellt 1980/81, veröffentlicht 1983.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Fachbereich Biologie der Universität Marburg, Dr. K. WENDEROTH, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Kamera: E. POLOCZEK und K.-H. SEACK; Schnitt: E. POLOCZEK.

Zitierform:

WENDEROTH, K., und INST. WISS. FILM: Phototaxis bei Desmidiaceen und Diatomeen. Film C 1496 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von K. WENDEROTH, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 17, Nr. 15/C 1496 (1985), 15 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. K. WENDEROTH, Fachbereich Biologie der Universität Marburg, K.-v.-Frischstraße, D-3550 Marburg/Lahn.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (05 51) 20 22 02

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

KLAUS WENDEROTH, Marburg, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film C 1496

Phototaxis von Desmidiaceen und Diatomeen

Verfasser der Publikation: KLAUS WENDEROTH

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Phototaxis von Desmidiaceen und Diatomeen. Das phototaktische Verhalten der Desmidiaceen *Micrasterias* und *Cosmarium* wird mit dem der Diatomee *Navicula peregrina* verglichen. Der Fortbewegungsschleim von *Micrasterias* wird durch Zugabe von Tusche sichtbar gemacht. Desmidiaceen zeigen einen ausgeprägten Tag/Nachtrhythmus: Bei seitlicher Einstrahlung von phototaktisch wirksamen Licht richten sich die Zellen senkrecht in der Nacht auf, während sie sich am Tage bei gleicher Intensität im flachen Winkel zum Substrat bewegen. Sie nähern sich der Lichtquelle (positive Phototaxis) unter Pendelbewegungen. Je dichter sie an die Lichtquelle gelangen, um so geringer wird die Amplitude der Pendelbewegungen. Befindet sich eine Zelle im gleichen Abstand von zwei gleich hellen Lichtquellen, so orientiert sie sich häufig nach der Resultierenden der Lichtstrahlen. Diatomeen kehren im homogen ausgeleuchteten Lichtfeld in mehr oder weniger unregelmäßigen Zeitabschnitten ohne äußere Ursache um (autonomer Umkehrrhythmus). Bei seitlicher Beleuchtung können sie die Lichtquelle nicht direkt ansteuern, da sie sich nur in geradlinigen oder leicht bogenförmigen Bewegungsbahnen fortbewegen können. Eine phototaktische Orientierung wird durch eine Modifizierung des autonomen Umkehrrhythmus erreicht. Bei negativer Phototaxis (Entfernung von einer sehr hellen Lichtquelle) werden die Wegstrecken zum Licht hin verkürzt; vom Licht weg werden sie verlängert. Trifft das Licht im rechten Winkel zur Längsachse der Zelle auf die Zellflanken, so ist eine direkte Steuerung nicht möglich. Die Zellen behalten ihren autonomen Umkehrrhythmus bei. Dies wird an Zellen demonstriert, die sich in Glaskapillaren befinden. Die Annäherung (positive Phototaxis) oder die Entfernung (negative Phototaxis) von einer Lichtquelle erfolgt also in vielen einzelnen Reaktionen.

Summary of the Film:

Phototaxis of Desmids and Diatoms. The phototaxis of the desmids *Micrasterias* and *Cosmarium* is compared with that of the diatom *Navicula peregrina*. The mucilage which enables locomotion in *Micrasterias* is made visible with china ink. The desmids show a distinct day/night rhythm: At night the cells stand in a vertical position. During the day, with the same intensity, they move at an acute angle to the substrate. By swinging around the fixed rear end the cells align its long axis

parallel to the incident light and advance toward the light source (positive phototaxis). The amplitude of the oscillatory movement diminishes the nearer the cells get to the light source. If a cell is located equidistant from two equally bright sources of light, it frequently orientates to the resultants of the light rays. In a homogeneously illuminated light field diatoms move back and forth at more or less irregular intervals without apparent external reason (autonomous reversal rhythm). Diatoms cannot directly approach the source of light because they can only progress in straight-line or slightly curved tracks. The autonomous reversal rhythm is modified by phototaxis. In the case of negative phototaxis (movement away from a very strong source of light), the distance covered towards the light is shortened, and away from the light lengthened. If the illumination is from the side, then a steering is impossible. The cells retain their autonomous reversal rhythm. This is demonstrated on cells in glass capillaries. The approach to a source of light (positive phototaxis) or the retreat from it (negative phototaxis) occurs therefore in a series of individual reactions.

Résumé du Film:

Phototaxie des desmides et des diatomées. Ici on compare l'action phototactique des desmides *Micrasterias* et *Cosmarium* à celle de la diatomée *Navicula peregrina*. Le mucilage qui permet à *Micrasterias* de se déplacer est rendu perceptible au moyen de l'encre. Les desmides montrent un rythme prononcé jour-nuit. Pendant la nuit les cellules se mettent en position verticale, alors que pendant le jour elles se déplacent à un angle aigu vers le substrat sans variation de l'intensité de la lumière. Quand elle avance vers une source de lumière (phototaxie positive), la cellule s'oriente dans la direction de la lumière. Plus les cellules avancent vers la source de la lumière, plus l'amplitude de ce mouvement pendulaire diminue. Si une cellule se trouve à distance égale de deux sources de lumière de pareille intensité, elle s'oriente souvent vers les résultants des rayons de lumière. Les diatomées ne sont pas capables d'aborder la source de lumière directement car elles ne peuvent se déplacer que sur les trajets tout droits ou légèrement courbés. Dans un champ de lumière à luminosité homogène elles changent de direction à des intervalles plus ou moins irréguliers, sans cause extérieure (inversion autonome). La phototaxie modifie le rythme d'inversion autonome. En cas de phototaxie négative (distance d'une source de lumière très forte) l'espace parcouru vers la lumière est raccourci et loin de la lumière rallongé. Si la lumière vient de côté, une approche de la cellule est impossible. Les cellules conservent leur inversion autonome. Ceci est démontré par les cellules qui se trouvent dans les capillaires de verre. L'approche vers une source de lumière (phototaxie positive) ou l'éloignement de celle-ci (phototaxie négative) s'effectue suivant une série de plusieurs réactions individuelles.

Allgemeine Vorbemerkungen

Viele bewegliche Mikroorganismen reagieren auf Lichtreize mit bestimmten Bewegungsreaktionen. Durch die Ausbildung eines Bewegungsapparates und ein durch Licht ausgelöstes Bewegungsverhalten können diese Organismen Standortvorteile gegenüber unbeweglichen Pflanzen gewinnen, da sie aktiv bessere Lichtbedingungen aufsuchen können. In einigen Fällen wird die Besiedlung eines Standortes dadurch überhaupt erst möglich. Im Experiment können folgende durch Licht ausgelöste Bewegungsreaktionen unterschieden werden (WENDEROTH u. INST. WISS. FILM [14]):

1. Die Photokinese. Durch die stationäre Lichtintensität wird die Bewegungsgeschwindigkeit verändert.
2. Die photophobischen Reaktionen. Dies sind Reaktionen auf eine plötzliche Intensitätsniedrigung (step-down Reaktion) oder Intensitätserhöhung (step-up Reaktion) des Lichtes.

3. Die Phototaxis. Phototaktische Reaktionen sind Orientierungsreaktionen, die in Bezug zur Lichtrichtung stehen. Bewegen sich die Organismen auf die Lichtquelle zu, so spricht man von positiver Phototaxis. Entfernen sich die Organismen von der Lichtquelle, so handelt es sich um eine negative Phototaxis.

Im Laufe der Phylogenie sind verschiedene Bewegungsmechanismen wie Bakteriengeißeln, Eukaryontengeißeln, amöboide Bewegungen und verschiedene Gleitmechanismen ausgebildet worden. Die Orientierungsreaktionen sind häufig vom Bewegungsmechanismus abhängig. Begeißelte Organismen, einige Cyanobakterien (*Anabaena*) und die Desmidiaceen können eine Lichtquelle direkt ansteuern. Diatomeen und einige Cyanobakterien (*Oscillatoria*) sind auf eine mehr oder weniger geradlinige Bewegungsbahn festgelegt. Durch Vor- und Rückwärtsbewegungen gelangen sie in einer Vielzahl von einzelnen Reaktionen schließlich zu einer Lichtquelle oder entfernen sich von dieser. Die Lichtrichtung wird durch die einzelnen Organismen unterschiedlich ermittelt: Bei *Euglena* erfolgt diese durch eine Rotation der Zelle um ihre Längsachse. Dadurch erfolgt – je nach Lichtrichtung – eine mehr oder weniger periodische Beschattung des Photorezeptors durch einen asymmetrisch angelegten Augenfleck. In vielen Fällen wird das phototaktische Verhalten durch die unterschiedliche Lichtintensität an den beiden Zellpolen ausgelöst. Bei einseitiger Beleuchtung kommen diese Intensitätsunterschiede durch die Lichtabsorption im Zellkörper zustande. Bei den fast scheibenförmigen *Micrasterias*zellen könnten auch Intensitätsunterschiede an den Zellflanken eine Rolle spielen. Die Photorezeptoren der Phototaxis sprechen in der Regel auf Blaulicht an. Es sind meist Flavine oder in einigen Fällen vielleicht auch Carotinoide. Auch Photosynthesepigmente können als Photorezeptoren dienen. Dies ist bei einigen Cyanobakterien (NULTSCH, SCHUCHART und HÖHL [10]) und bei den Desmidiaceen der Fall (NEUSCHELER [7], WENDEROTH u. HÄDER [11]).

Bewegungs- und Orientierungsverhalten der Desmidiaceen

Im Gegensatz zu anderen Gleitmechanismen beruht die Fortbewegung der Desmidiaceen auf einer Art Stembewegung. Schleimporen befinden sich auf der gesamten Oberfläche der Zelle (DRAWERT und MIX [1], KIERMAYER und STAEHELIN [5]). Bei jungen Zellhälften sind diese noch durch eine äußere Fibrillenschicht geschlossen. Bei sich nicht bewegend älteren Zellen tritt der Schleim pilzförmig aus den Poren heraus. Dieser Schleim zerfließt und bedeckt fast die gesamte Zelloberfläche (Abb. 1 b, e). In der Region des Endlappens (Abb. 1 c) wird ein Bewegungsschleim ausgeschieden, der nach Austritt aus den Schleimporen verquillt und an Volumen zunimmt. Er haftet am Substrat fest. Durch die Volumenzunahme wird die Zelle nach vorn geschoben. Der ausgeschiedene Schleimstrang besteht aus einem dickeren Hauptstrang und einer Reihe dünnerer Nebenstränge. Nach Färbung mit Gentianaviolett beträgt seine Dicke ca. 3–5 µm. Beim Vorwärtslaufen pendeln die Zellen ständig hin und her. Diese Pendelbewegung kann durch rhythmische Abgabe des Schleimes an verschiedenen Seiten des Endlappens verursacht werden. Der Hauptschleimstrang ist jedoch relativ geradlinig, während die Nebenstränge entsprechend der Pendelbewegung abwechselnd links und rechts vom Hauptstrang liegen (Abb. 1 g). Wahrscheinlich verursacht die Quellung des Hauptstranges

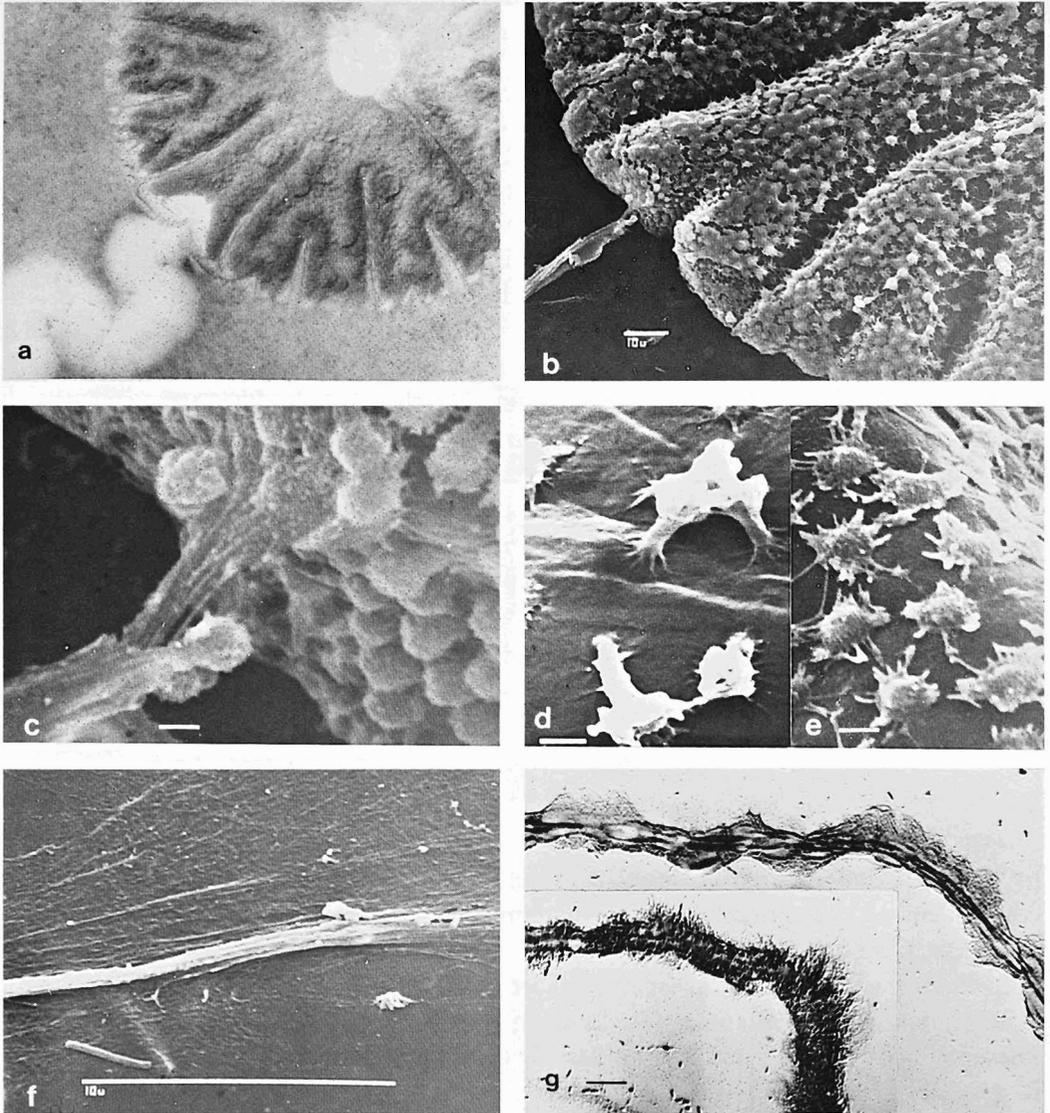


Abb. 1. *Micrasterias denticulata*: Fortbewegung durch Schleimausscheidung. a) Zelle in einer Tuschesuspension zur Sichtbarmachung des ausgeschiedenen Schleimstranges; b) Region eines Endlappens; c) Austrittsstelle bzw. Sammelstelle des Schleimes am Endlappen; d–e) Schleimporen mit ausgetretenen Schleim: d) einer sich nicht bewegenden Zelle, e) einer sich bewegenden Zelle. f–g) Schleimstrang. Er besteht aus Hauptsträngen und feinen Nebensträngen. Die Nebenstränge sind in den Kurven der Bewegungsbahnen nach außen gerichtet. b–f) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen (Leitz AMR 1200 B), Fixierung: Rutheniumrot, Glutaraldehyd, Osmium; kritische Punkttrocknung. a–g) Lichtmikroskopische Aufnahmen: a) Einzelaufnahmen aus Film, g) Interferenzkontrast (Zeiss); Anfärbung: Gentianaviolett

die eigentliche Vorwärtsbewegung der Zelle, während die Nebenstränge für die Pendelbewegung und für die Steuerung der Bewegungsrichtung der Zelle verantwortlich sind. Die feineren Nebenstränge liegen in den Kurven der Bewegungsbahnen immer zur Außenseite der Kurve und fast senkrecht zum Hauptstrang. (WENDEROTH und VOBIS [12]). Die Pendelbewegung steht in einem deutlichen Zusammenhang mit der Lichtintensität. Je höher die Lichtintensität ist, desto regelmäßiger werden die Pendelbewegungen. Ob die Pendelbewegungen bei der Orientierung der Zelle eine Rolle spielen ist nicht klar. Durch die Pendelbewegung könnte eine Messung der unterschiedlichen Lichtintensität an den Zellflanken erleichtert werden. Eine genaue Ansteuerung an eine Lichtquelle würde dann nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum erfolgen. Beim Wechsel der Lichtrichtung sind auch häufig starke Dreh- und Schwenkbewegungen zu beobachten, die man als Lichtsuchbewegungen deuten kann. Gegen diese Annahme spricht, daß auch eine Orientierung ohne Pendelbewegung möglich ist z.B. bei Zellen, die sich im Agar befinden. Möglicherweise haben diese Pendelbewegungen lediglich die Funktion, daß die Zellen mechanische Hindernisse besser überwinden können. Die Stemm- oder Kriechbewegung durch Ausschleimen bedeutet für die Zellen einen größeren Substanzverlust. Die Beweglichkeit ist daher nicht kontinuierlich: Bewegungsphasen wechseln mit Ruhephasen ab. Durch einen unterschiedlichen Anstellwinkel der Zellen zum Substrat sind sie in der Lage – mehr oder weniger flach am Untergrund liegend – zu kriechen oder sich vertikal auf dem ausgeschiedenen Schleimstrang zu erheben. Die Aufrichtung der Zellen erfolgt durch dünne Schleimfäden, die durch die Schleimporen abgesondert werden. In Moorschlenken kann man häufig sogenannte Desmidiaceenbäumchen beobachten. Die Desmidiaceen sitzen dabei häufig auf bis zu 3 cm hohen Schleimsträngen (URL et al. [13]). Durch starkes Blaulicht kann u.a. das Aufstellen der Zellen ausgelöst werden. Als Photorezeptor dient wahrscheinlich ein Flavin (NOSSAG und KASPRIK [8]). Bei der Phototaxis jedoch sind sowohl Blaulicht als auch Rotlicht wirksam. Die Photorezeptoren der Phototaxis sind wahrscheinlich Photosynthesepigmente. Das Bewegungsverhalten wird stark von einer Tagesperiodik beeinflusst. In der Nacht stellen sich die meisten Zellen bei seitlichem Lichteinfall (ca. 700 Lux) senkrecht auf und richten ihre Flächen dem Licht zu. Am Mittag hingegen liegen die Zellen im flachen Winkel dem Substrat an und sind gut beweglich. Die Nullschwelle, d.h. die Lichtintensität, bei der gerade noch eine positive Phototaxis beobachtet werden kann, liegt in der Nacht 100mal höher als am Tag. Am Tag können die Desmidiaceen noch auf die äußerst geringe Lichtintensität von 10^{-5} bis 10^{-4} Lux reagieren (NEUSCHELER [6]). Werden die Zellen mit zwei Lichtquellen aus verschiedenen Richtungen bestrahlt, so wird die Orientierungsrichtung durch beide Lichtquellen bestimmt. Haben beide Lichtquellen die gleiche Intensität bzw. spektrale Wirksamkeit, so orientieren sich die Zellen nach der Winkelhalbierenden der beiden Reize. Bei unterschiedlicher spektraler Wirksamkeit der beiden Lichtquellen orientieren sich die Zellen mehr zu der Lichtquelle mit stärkerer Wirksamkeit. Die Reaktion kann also als eine Resultierende im Sinne eines Kräfteparallelogrammes aufgefaßt werden. Dieses Resultatengesetz ist bei *Micrasterias* allerdings nur bedingt gültig. Bei Einstrahlung von blauem und rotem Licht zeigen sich Abweichungen. Blau- und Rotlichtsysteme können offenbar unabhängig voneinander operieren, da auch die relative Wirksamkeit von Blaulicht zu Rotlicht tageszeitlich schwankt (NEUSCHELER [7]).

Bewegungsverhalten und phototaktische Orientierung der Diatomeen

Bei der Bewegung der Diatomeen erfolgt wie bei den Desmidiaceen eine Schleimabgabe. Die Bewegung beruht hierbei jedoch weniger auf einer Stembewegung. Der Schleim hat hier eher die Funktion, die Zelle am Untergrund festzuheften. An den durch Schleim geschaffenen Haftpunkten kann die Zelle durch ein cytoplasmatisches Mikrofibrillensystem verschoben werden (EDGAR [2]). Der Schleim wird in bestimmten Vesikeln in der Zelle gebildet und in den sog. Raphenspalt (Abb. 2) sezerniert. Die Raphe ist ein

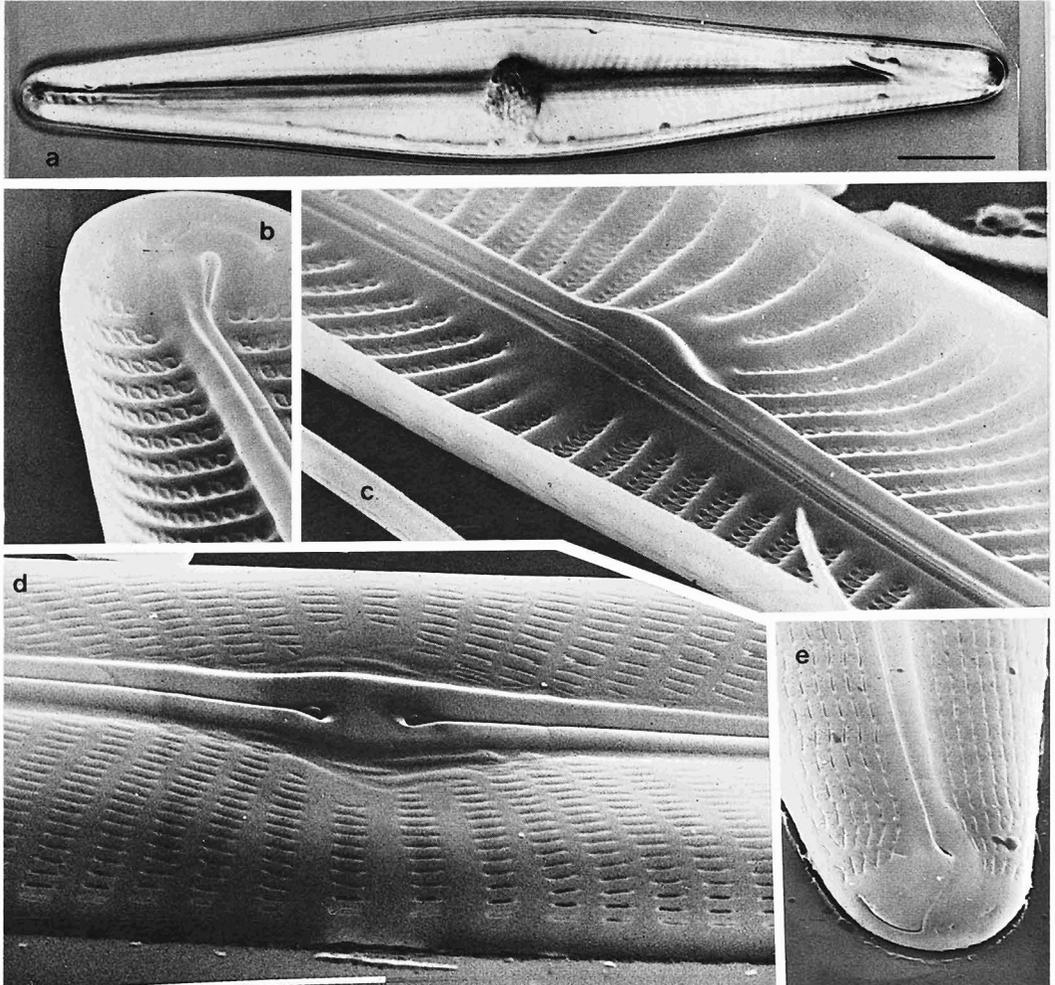


Abb. 2. *Navicula peregrina*: a) Gesamtansicht der Zelle im Interferenzkontrast. In der Mitte der Kern. Die beiden Chromatophoren liegen den Zellflanken an. Meßbalken: 10 μm b)–e) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen einer Kieselschale. In der Längsachse wird die Schale median durch einen dünnen Spalt, der Raphe durchbrochen. b)–c) Innenansicht; d)–e) Außenansicht dünner Spalt in der Längsachse der Kieselschale. Jede Kieselschale hat bei *Navicula* je eine Raphe, also je eine Raphe auf der Ober- und Unterseite. Die Bewegung erfolgt dann,

wenn eine der Raphen Kontakt zum Untergrund hat. Der Schleim wird im Raphensystem verteilt. Einzelne Schleimstränge bekommen beim Austritt aus dem Raphenspalt Kontakt zum Untergrund. Diese können durch das oberhalb der Raphe im Cytoplasma liegende Mikrofibrillensystem verschoben werden. Die Haftpunkte müssen allerdings an dem in Bewegungsrichtung hinten liegenden Zellpol wieder gelöst werden. Andere Autoren gehen davon aus, daß auch bei dieser Bewegung eine Hydratation oder Polymerisation des ausgeschiedenen Schleims eine Rolle spielt (s. HARPER [3]). Die Menge des auf dem Untergrund zurückgelassenen Schleimes ist gering. Er kann z.B. durch Zugabe von Pigmentpartikeln dargestellt werden, nachdem die Diatomeen eine Zeitlang auf einem Objektträger gelaufen sind. Spült man anschließend vorsichtig mit Wasser, so bleiben die Partikel an den zurückgelassenen Schleimspuren haften. Werden die Pigmentpartikel direkt zu den laufenden Zellen gegeben, so wird die Bewegung gestört. Wahrscheinlich wird dabei die Anheftung der Zellen erschwert. Auf die Zugabe von Pigmentpartikeln wurde daher im Film verzichtet. Der Substanzverlust durch Schleimausscheidung ist bei den Diatomeen im Gegensatz zu den Desmidiaceen geringer. Eine gezielte Ansteuerung der Lichtquelle durch Drehung der Zelle ist jedoch bei diesem Bewegungsmechanismus

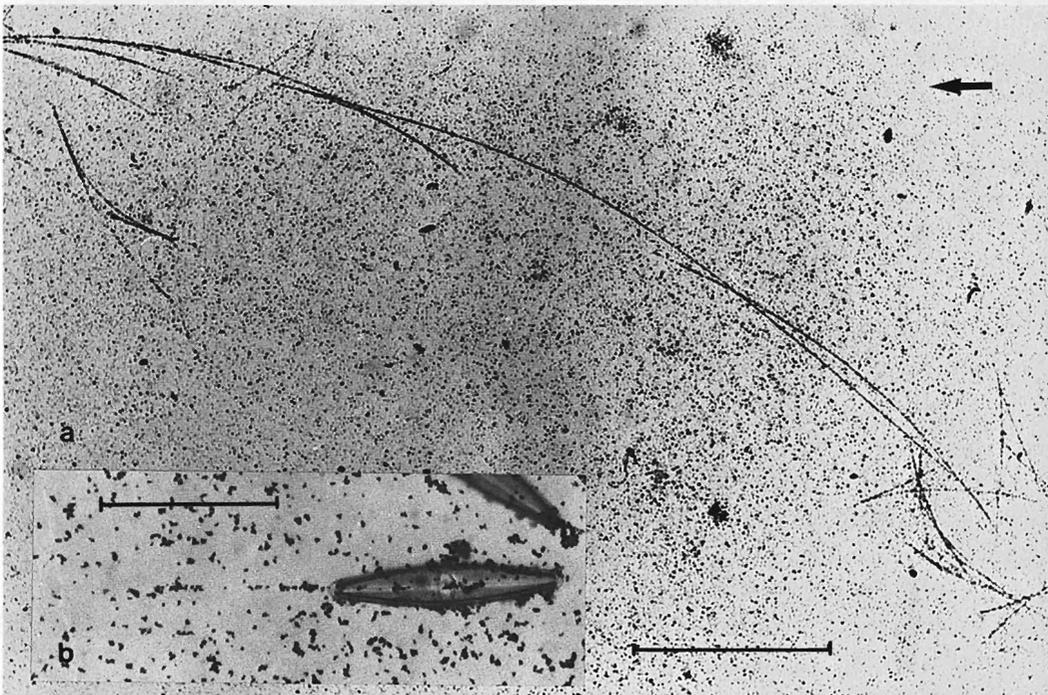


Abb. 3. a) Bewegungsspur einer positiv phototaktisch reagierenden *Navicula peregrina*. Pfeil: Lichtrichtung, Meßbalken unten rechts: 1 mm. Nach Zugabe von Mineralfeuerrotpartikeln (CdS Pigment) und anschließenden Waschen bleiben die Partikel an der Schleimspur haften. Die Wegstrecken der Zelle zum Licht hin werden verlängert; vom Licht weg werden sie verkürzt.
b) Zelle in einer Partikelsuspension. Die Partikel werden an der Raphe angeheftet. Die Zelle hinterläßt eine Partikelspur. Meßbalken 100 μ m

nicht möglich. Die morphologisch bipolare Zelle hat nur die Möglichkeit, entweder vor oder zurückzugleiten. Bei der Bewegungsumkehr kann keine Drehung um 180° erfolgen, sondern der bisher in Bewegungsrichtung vorn liegende Zellpol wird nun zum hinteren Zellpol. Im gleichmäßig ausgeleuchteten Lichtfeld kehrt die Zelle nach bestimmten Zeitabschnitten autonom um (autonomer Umkehrrhythmus). Da die Zellen bei Bewegungsumkehr meist etwas ausscheren und bei vielen Diatomeen die Bewegungsbahn nicht gradlinig verläuft, können die Zellen ein bestimmtes Areal ablaufen. Das Ausscheren und der Grad der Krümmung der Bewegungsbahn erfolgt nach dem Zufallsprinzip oder ist von Unebenheiten des Untergrundes abhängig. Bei einer phototaktischen Orientierung im einseitig eingestrahlt Licht wird bei den Zellen, die annähernd parallel zum eingestrahlt Licht liegen, der autonome Umkehrrhythmus verändert. Bei niedrigen Lichtintensitäten (bei *Navicula peregrina* bis 2500 Lux) werden die Wegstrecken zum Licht hin verlängert, vom Licht weg werden sie verkürzt. Ist die Lichtintensität hoch (über 3500 Lux), werden umgekehrt die Wegstrecken zur Lichtquelle hin verkürzt und von der Lichtquelle weg verlängert. Die Zellen gelangen also bei niedriger Intensität zur Lichtquelle. Sie reagieren positiv phototaktisch (Abb. 3). Bei hohen Lichtintensitäten reagieren sie negativ phototaktisch: die Zellen entfernen sich von der starken Lichtquelle. Durch die bogenförmigen Bewegungsbahnen und durch das Ausscheren bei Bewegungsumkehr kommen die Zellen aber auch in eine Position mehr oder weniger senkrecht zur Lichtrichtung. Dann ist nur der autonome Umkehrrhythmus wirksam bis die Zellen wieder zufällig in eine andere Position kommen. Die Phototaxis erfolgt bei den Diatomeen also nicht durch gezieltes Ansteuern oder Abwenden von einer Lichtquelle, sondern durch eine Vielzahl von Rangierbewegungen (HEIDINGSFELD [4], NULTSCH [9]). Sie führen, statistisch gesehen, schließlich zum Ziel, dem Aufsuchen günstiger Lichtbedingungen.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Desmidiaceen sind einzellige Jochalgen. Sie bewohnen Tümpel und Gräben in Mooren und Sümpfen.

Die Desmidiaceen treten in vielfältigen Formen auf; sie betreiben Photosynthese, können Tag und Nacht unterscheiden und haben Mechanismen entwickelt, günstige Lichtverhältnisse aufzusuchen.

Eine dieser Jochalgen ist *Micrasterias*. – Die Zellen sind scheibenförmig und bestehen aus zwei symmetrisch gebauten Halbzellen. Jede Halbzelle enthält einen großen grünen Chloroplasten, der plattenförmig ausgebreitet ist.

Durch Schleimausstößung – sichtbar gemacht durch Zugabe von Tusche – bewegen sich die Desmidiaceen fort, hier in 240facher Zeitraffung dargestellt. Der austretende Schleim verquillt zu einem Gallertstiel; dadurch werden die Zellen nach vorn geschoben.

Die Zelle sondert Schleim am Polarappen einer Halbzelle ab. Dort befinden sich zwei Porenfelder, aus denen der Schleim abwechselnd nach links und nach rechts herausquillt.

Die Bewegungsspur verläuft mehr oder weniger wellenförmig

Während der Bewegung pendelt die Zelle hin und her. Der Pol, der die Bewegungsgallerte

ausstößt, liegt dem Substrat auf; der nach vorwärtsgerichtete Pol kann sich verschieden stark vom Substrat abheben.

Die Zellen bewegen sich auf die Lichtquelle die rechts, außerhalb des Bildfeldes liegt, zielgerichtet zu – diese Bewegung zum Licht hin nennt man positive Phototaxis.

Diese Algen liegen in einem grünen Umfeld, das sie als dunkel empfinden. Weißes Reaktionslicht wird von rechts eingestrahlt. Zellen, die sich in der Nachtphase befinden, stellen sich als Reaktion auf das eingestrahlte Licht zunächst quer zur Lichtrichtung auf. Sie kippen dann in Lichtrichtung um und bewegen sich mit flachem Anstellwinkel auf das Licht zu.

Strahlt man tagsüber Licht von rechts ein, so richten sich die Zellen während der Fortbewegung zur Lichtquelle aus. Je flacher die Zellen auf dem Substrat liegen, um so schneller bewegen sie sich.

In diesem Versuch wird von links blaues Streulicht eingestrahlt. Die Zellen bewegen sich in Richtung des Blaulichtgradienten und bleiben im optimalen Bereich liegen.

Rotlicht ist bei *Micrasterias* ebenfalls phototaktisch wirksam; die Zelle bewegt sich auf das rote Lichtfeld zu. – Wird anschließend das Licht von der gegenüberliegenden Seite eingestrahlt, so wendet sie sich der neuen Lichtrichtung zu. Dabei führt sie heftige Schwenk- und Aufstellbewegungen durch, die als aktive Licht-Such-Bewegungen gedeutet werden können. Die Richtungsänderungen kommen durch einseitige Schleimausscheidungen zustande.

In diesem Versuch wird von rechts weißes Licht eingestrahlt; die Alge reagiert positiv phototaktisch. Jetzt kommt das Weißlicht von oben: die Zelle richtet sich auf und erhebt sich durch den ausgeschiedenen Schleim, der zu einem Gallertstiel verquillt, über das Substrat nach oben zum Licht. Erfolgt ein Lichtwechsel nach links, so läuft die Zelle auf diese Lichtquelle zu und erhält wieder Kontakt zum Substrat.

Micrasterias kann die Lichtrichtung so genau bestimmen, daß sie auch ein kleines Lichtfeld nicht verfehlt. – In der Nähe der Lichtquelle bewegt sie sich gezielt, ohne größere Suchbewegungen in diese hinein.

Kommt das Licht von zwei Lichtquellen gleicher Intensität, so bewegt sich *Micrasterias* häufig auf die Mitte zwischen den beiden Lichtquellen zu. Die Bewegung erfolgt also in Richtung der Resultierenden.

Es kommt auch vor, daß eine Zelle durch ihre Pendelbewegungen zufällig näher an eine der beiden Lichtquellen herankommt und sich dann auf diese zu bewegt.

In diesem Versuch werden Streulichtquellen unterschiedlicher Intensität eingestrahlt: rechts die schwächere, links die höhere Intensität. – Auch hier orientieren sich die Algen in Richtung der Resultanten. Folglich bewegen sich die Zellen, die in der Nähe des schwächeren Lichtflecks liegen, in diesen hinein. Die Mehrzahl der Zellen steuert jedoch das stärkere Lichtfeld an.

Für quantitative Untersuchungen der Phototaxis eignet sich die Jochalge *Cosmarium* besser als *Micrasterias*.

Sie ist winzig klein und läßt sich gut in Massenkulturen heranzüchten.

Trägt man einen Impffleck auf eine Agarplatte auf und beleuchtet ihn von links, so breitet sich der Impffleck durch die einseitige Wanderung der Organismen zum Licht hin aus.

Der Versuch dauert 1 Woche. Alle Desmidiaceen sind wie *Cosmarium* und *Micrasterias* in der Lage, Licht direkt anzusteuern.

Die Phototaxis der Kieselalgen beruht auf einem anderen Prinzip. Die schiffchenförmige *Navicula* besitzt zwei gelb-braune Chromatophoren. Sie gleitet auf dem Untergrund, hier in natürlicher Geschwindigkeit dargestellt. Dabei spielen Schleimausscheidung und Adhäsion an das Substrat eine Rolle.

Die Zellen kehren in unregelmäßigen Zeitabständen autonom um. Sie führen Rangierbewegungen aus, mit denen sie Licht aufsuchen können. Die Bewegung ist in 6facher Zeitraffung wiedergegeben.

Auch im Grünlicht, das *Navicula* als Dunkelheit empfindet, führt sie autonome Rangierbewegungen aus. – Die Orientierung zum Licht kann an Zellen in Glaskapillaren gezeigt werden.

Im homogenen grünen Feld kehrt die Zelle autonom um. – Von rechts wird weißes Reaktionslicht eingestrahlt. Die Wegstrecken der Zelle zum Licht hin verlängern sich – vom Licht weg verkürzen sie sich.

In den Kapillaren sind die Algen für den anschließenden Lichtversuch ausgerichtet. Zunächst kehren sie autonom um. Von rechts wird Blaulicht eingestrahlt. Die ungleiche Beleuchtung der beiden Zellpole führt zu einer Annäherung an die Lichtquelle: die Zellen reagieren mit positiver Phototaxis, der autonome Umkehrrhythmus ist damit modifiziert.

In diesem Versuch wird geprüft, wie die Alge auf seitliche Belichtung reagiert. Zunächst wieder der autonome Umkehrrhythmus.

Auf seitliches Licht reagieren die Zellen nicht phototaktisch, sie behalten ihren autonomen Umkehrrhythmus unverändert bei.

Kieselalgen können auch negativ phototaktisch reagieren. Links, außerhalb des Bildfeldes, eine Starklichtquelle, rechts eine Barriere, die die Zellen mechanisch aufhält. Die Wegstrecken vom Licht weg werden in diesem Fall verlängert, die zum Licht hin verkürzt. Mit der Zeit sammeln sich immer mehr Zellen vor dem Hindernis. Bei Versuchsende nach zweieinhalb Stunden ist die Lichtflucht extrem deutlich.

Bei der phototaktischen Orientierung gibt es also zwei Möglichkeiten: Die primitive Erscheinung der Rangierbewegung, die bei Kieselalgen, Blaualgen und Bakterien vorkommt und direkte Ausrichtung nach dem Licht wie bei Desmidiaceen und vielen Flagellaten.

English Version of the Spoken Commentary

Desmids are unicellular algae belonging to the order Conjugales. They occur in pools and ditches of peat bogs and swamps.

The Desmidiaceae show a great variety of forms. They photosynthesize, can distinguish between day and night and have evolved mechanisms for seeking out favourable lighting conditions.

One of these desmids is *Micrasterias*. The cells are disc-shaped and consist of two symmetrically constructed semi-cells. Each semi-cell contains a large, flat green chloroplast.

Extrusion of mucilage – made visible by addition of Indian ink – enables the desmids to move. This is shown speeded up 240 times. The excreted mucilage swells to form a gelatinous stalk, which pushes the cells forward.

The cell secretes mucilage at the polar lobe of one semi-cell. Here we find two groups of pores, from which the mucilage is extruded alternately to the left and the right. The path the cell follows is more or less wavelike.

As it moves, the cell oscillates to and fro. The pole that is extruding the locomotory mucilage rests on the substrate. The pole pointing forwards is able to rise from the substrate to a variable extent.

The cells move towards the light source, which is situated outside the field of view to the right. Movement towards a light source is known as positive phototaxis.

These algae are surrounded by green light, which they perceive as darkness. White light radiates from the right. Cells which are in the dark phase react to the radiation by first orientating themselves perpendicular to the light direction. They then tip over in the direction of the light source, and move towards it at an acute angle.

If illumination is switched on from the right during the daytime phase, the cells orientate towards the light source as they move. The flatter the cells lie on the substrate, the faster they move.

In this experiment, diffuse blue radiation comes from the left. The cells move up the blue light gradient and remain in the zone of optimum illumination.

Red light also triggers phototaxis in *Micrasterias*. The cell migrates towards the region of red light. If the light is then projected from the opposite, the alga turns towards the new light direction. In doing so it performs vigorous swinging and elevating movements which can be interpreted as an active light-seeking response. Changes in direction are due to unilateral secretion of mucilage.

In this experiment, white light radiates from the right. Now the white light shines from the top. The cell upends itself and rises over the substrate towards the light as a result of the secreted mucilage swelling up to form a gelatinous stalk. When the light direction changes to the left, the cell moves towards this source and resumes contact with the substrate.

Micrasterias is able to locate a source of illumination with such accuracy that it will not miss even the tiniest pool of light. – In the vicinity of the light source it moves purposefully towards the area without obvious searching motions.

If the light is emitted by two sources of equal intensity, *Micrasterias* will frequently move towards the point midway between them. Thus movement is in the direction of the resultant.

Occasionally, in the course of its random oscillatory movements, a cell approaches closer to one of the light sources and then moves towards it.

In this experiment, sources of diffuse light of various intensities are used: right, lower intensity and left, higher intensity. – Here, too, the algae orientate in the direction of the resultant. Consequently, the cells that are close to the low intensity area move towards it. But the majority of cells migrate toward the high intensity zone.

Quantitative analysis of phototaxis is better carried out with the desmid *Cosmarium* than with *Micrasterias*.

It is extremely small and lends itself to mass culturing.

Plated on agar and illuminated from the left, the algae spread away from the inoculation spot in the direction of the light because the organisms move towards it preferentially. The experiment takes one week. Like *Cosmarium* and *Micrasterias*, all desmids are capable of direct movement towards a light source.

The underlying principle of phototaxis in diatoms is different. The boat-shaped *Navicula* has two golden-brown chromatophores. It glides over the substrate, shown here at natural speed. Mucilage excretion and adhesion to the substrate play their part in this process. The cells autonomously reverse their direction of movement at irregular intervals. This sweeping motion – here shown speeded up six times – facilitates their search for the most favourable light intensity.

The autonomous reversal rhythm is also maintained in green light, which *Navicula* perceives as darkness.

Orientation to a light source can be demonstrated by cells in a glass capillary.

In even green illumination, the cell shows its autonomous reversal rhythm. – White light now radiates from the right. The movements of the cell in the direction of the light become longer; those away from it shorten.

In the capillary the algae are orientated for the following irradiation experiment. At first they show autonomous reversal rhythms. Blue light then radiates from the right. The unequal illumination of the poles of the cell causes the cell to approach the light source: the cells react by positive phototaxis, thus modifying the autonomous reversal rhythm.

This experiment shows how the algae react to lateral illumination. They first show autonomous reversal rhythms as before. The cells do not respond phototactically to lateral illumination but maintain their autonomous reversal rhythm unchanged.

Diatoms can also react photoactively negative. To the left, outside the field of view, is an intense source of light; to the right is a barrier which prevents the cells from moving away. The paths of movement away from the light are in this case lengthened and those towards it shortened.

As time passes, more and more cells collect near the barrier. At the end of the experiment two and a half hours later, the flight reaction away from the light is obvious.

Phototactic orientation takes place in two possible ways:

- the primitive form of sweeping motion found in diatoms, blue-green algae and bacteria,
- and the direct light orientation movement shown by desmids and many flagellates.

Literatur

- [1] DRAWERT, H., und M. MIX: Hüllgallerte und Schleimbildung bei *Micrasterias*, *Pleurotaenium* und *Hyalotheca*. *Planta* 56 (1961), 237–261.
- [2] EDGAR, L.A.: Mucilage secretions of moving diatoms. *Protoplasma* 118 (1983), 44–48.
- [3] HARPER, M.A.: Movements. In Werner, D.: *The biology of diatoms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford 1977, 224–249.
- [4] HEIDINGSFELD, I.: Phototaktische Untersuchungen bei Diatomeen. Dissertation Breslau 1942.
- [5] KIERMAYER, O., und L.A. STAEHELIN: Feinstruktur von Zellwand und Plasmamembran bei *Micrasterias denticulata* Bréb. nach Gefrierätzung. *Protoplasma* 74 (1972), 227–237.

- [6] NEUSCHELER, W.: Bewegung und Orientierung bei *Micrasterias denticulata* Bréb. im Licht I. Zur Bewegungs- und Orientierungsweise. Z. Pflanzenphysiol. 57 (1967), 46–59.
- [7] NEUSCHELER, W.: Bewegung und Orientierung bei *Micrasterias denticulata* Bréb. im Licht II. Photokinese und Phototaxis. Z. Pflanzenphysiol. 57 (1967), 151–172.
- [8] NOSSAG, J., und W. KASPRIK: Strong-light response of *Micrasterias thomasi* Archer. Planta 160 (1984), 217–221.
- [9] NULTSCH, W.: Studien über die Phototaxis der Diatomeen Arch. Protistenk. 101 (1956), 1–68.
- [10] NULTSCH, W., H. SCHUCHART, und M. HÖHL: Investigations on the phototactic orientation of *Anabaena variabilis* Arch. Microbiol. 122 (1979), 85–91.
- [11] WENDEROTH, K., und D.P. HÄDER: Wavelength dependence of photomovement in desmids. Planta 145 (1979), 1–5.
- [12] WENDEROTH, K., und G. VOBIS: in Vorbereitung.

Filmveröffentlichungen

- [13] URL, W., und E.-L. KUSEL-FETZMANN: Desmidiaceae – Fortbewegung durch Schleim-ausscheidung. Film E 1913 des IWF, Göttingen 1973. Publikation von W. URL u. E.-L. KUSEL-FETZMANN, Göttingen 1973, 9 S.
- [14] WENDEROTH, K., und INST. WISS. FILM: Photokinese und photophobische Reaktionen der Kieselalge *Navicula peregrina*. Film C 1388 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von K. WENDEROTH, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 11/C 1388 (1983), 13 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1 a: Einzelaufnahme aus dem Film; Abb. 1b–f und Abb. 2 b–e: G. VOBIS, Marburg; Abb. 1g, 2a, 3a und b: K. WENDEROTH, Marburg.