

**Phototaxis
der Grünalge Pyrobotrys**

Begleitveröffentlichung von

Dr. R. M. BROWN Jr., Chapel Hill, N.C.

Mit 6 Abbildungen

© Institut für den Wissenschaftlichen Film · Göttingen 1976

Phototaxis der Grünalge *Pyrobotrys*

R. M. BROWN Jr., Chapel Hill, N.C.

Allgemeine Vorbemerkungen¹

Der Ausdruck Phototaxis bezeichnet viele verschiedene, aber trotzdem miteinander verbundene Interpretationen. Im Jahr 1964 sagte CLAYTON [2] „Phototaxis ist die motorische Reaktion, die durch Licht ausgelöst wird; d. h. durch eine zeitliche Veränderung der Lichtintensität oder ein ungleiches Feld der Lichtstärke.“ Im Jahr 1965 erklärten LINDES, DIEHN und TOLLIN [15] die Phototaxis als „die Bewegung von Organismen in Reaktion zu einem Licht-Reizmittel“. HAUPT [11] sagt, „Phototaxis ist die Orientierung von sich frei bewegenden Organismen zum Licht“. HAND und DAVENPORT [10] sind Anhänger folgender Definition von Taxen, die auf der Arbeit von GUNN, KENNEDY und PIELOU [8] beruhen; KENNEDY [13] und FRAENKEL und GUNN [6] bezeichnen sie als „bestimmte Reaktionen auf eine einzelne Reizquelle, in welcher sich die Längsachse des Körpers in einer Linie mit der Reizquelle orientiert und Bewegungen, je nach positiver oder negativer Reaktion zur oder von der Reizquelle weg erfolgen.“

Ungeachtet der unzähligen Meinungen hinsichtlich der Terminologie und Bestimmung der Phototaxis genügt es zu sagen, daß es ein überzeugendes und nachweisbares Beispiel für die Phototaxis der volvocalen Alge *Pyrobotrys* (synonym mit *Uva* (PLAYFAIR [17]), *Chlamydosphaera* (SKORTZOW [19]) und *Chlamydobtrys* (KORSCHIKOV [14]) (s. ebenfalls VOSWINKEL [20]) gibt. Die phototaktische Reaktion erscheint nicht unerwartet, nachdem *Pyrobotrys* in ruhigen Gewässern unter Blättern usw. gefunden wird. Auf diese Weise versuchen die Kolonien das Licht zu meiden, vor allen Dingen die hohe Intensität des Sonnenlichts.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 17 u. 18.

Soweit dem Autor bekannt ist, gibt es keinen detaillierten Bericht über die Phototaxis von *Pyrobotrys*. Da hier die Reaktion so schnell und ein-drucksvoll zu beobachten war, wurde dieser Organismus für die Film-demonstration ausgewählt. Darüber hinaus glaubt man, daß ein solcher Film die zukünftige fundamentale Forschung mit diesem außerordentlich interessanten Organismus fördern wird.

In dem Film wird man eines der klassischen Experimente ENGELMANNs sehen; *Pyrobotrys* zeigt eine charakteristische Reaktion zu dem projizierten sichtbaren Spektrum. Es werden das Schwimmverhalten und die Reaktion auf Veränderungen der Lichtrichtung gezeigt. Weiterhin ist eine besondere ‚keilförmige‘ Schwimmfigur bei Bestrahlung mit einseitig diffusem Licht zu sehen, die andere Wechselwirkungen andeutet, da die Kolonien anscheinend das Schwimmuster gewisser ‚Leit-Zellen‘ wahrnehmen. Die letzte Reaktion deutet vielleicht auf ein chemotaktisches Verhalten und eine physiologische Veränderung der Oberfläche der Geißeln hin, da die Kolonie-Verbindungen als vorübergehende, durch Geißeln zusammengehaltene Agglutinate erscheinen. Schließlich werden kombinierte Effekte von Reaktionen auf Phototaxis und Schwerkraft in der vertikalen Dimension überprüft.

Zur Entstehung des Films

Methoden

Kolonien von *Pyrobotrys gracilis* wurden in einer Flüssigkeit (flüssiges Kulturmedium) gehalten, die Asparagin und NH_4Cl als Hauptstickstoff-basis enthielt. Die Flüssigkeit war identisch mit der von PRINGSHEIM und WIESSNER [18], nur die Spurenelement-Komposition von BISCHOFF und BOLD [1] und EAGLES' Vitamine [4] wurden hinzugefügt. Für weitere Einzelheiten¹ siehe VOSWINKEL [20], 1969.

Die mikroskopischen Aufnahmen wurden mit einer Askania-Z-Kamera durchgeführt unter Verwendung von 35-mm-Filmmaterial (Eastman Double X, London). Die makroskopischen Aufnahmen wurden mit der selben Kamera gemacht. Die Projektion des Spektrums in das Bildfeld erfolgte mit Hilfe eines Hand-Spektroskopes, das als Kondensor benutzt wurde. Für die Aufnahmen über das Schwarmverhalten wurde eine Kuvette von unten her beleuchtet und in der horizontalen Ebene mit einer Askania-Z-Kamera mit Lupenoptiken und unter Anwendung von 35-mm-Filmmaterial photographiert.

¹ Spezielle Namen und Quellen der Organismen, die in diesem Film verwandt wurden: *Pyrobotrys gracilis* (Isolat TR-48). Der Organismus wurde von Dr. H. C. BOLD in der Nähe von Enchanted Rock in Texas gefunden. Er wurde in einer Einzel-Kultur durch Dr. RICHARD C. STARR isoliert und von Miss LINDA VOSWINKEL [20] in einer linearen Kultur gehalten. Der Organismus wird in der Göttinger Algen-Kultursammlung gehalten.

Für die Aufnahmen der phototaktischen Reaktion wurden nur frische Kulturen, die in den letzten 3—4 Tagen eingepft worden waren, verwendet. Die Kulturen wurden in einem Raum herangezogen, der mit natürlichem, indirektem Sonnenlicht beleuchtet war und in dem eine Temperatur von 25 °C herrschte. Einige der Zeitrafferaufnahmen wurden von solchen Kolonien gemacht, die auf einer dünnen Agarschicht gegen das Deckglas einer von HEUNERT [12] beschriebenen Kammer gepreßt wurden.

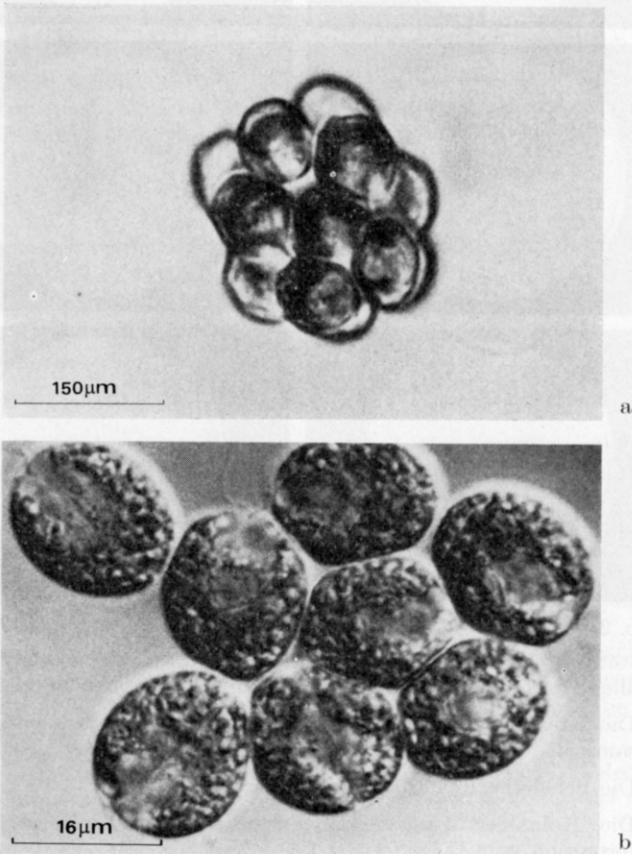


Abb. 1.

a: Einzelkolonie von *Pyrobotrys*, Hellfeld

b: Einzelkolonie leicht gepreßt, Interferenzkontrast. Die Zellen links oben und links unten befinden sich in Teilung

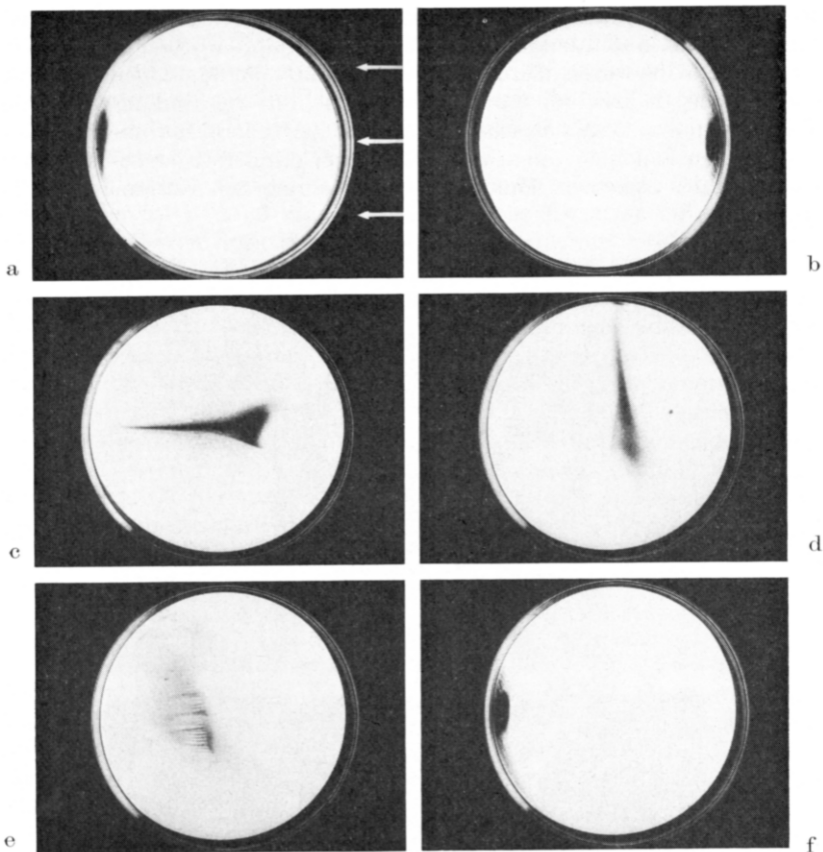


Abb. 2.

Phototaktische Reaktion einer Flüssigkeitskultur in einer Petrischale. In allen Aufnahmen kommt der Lichteinfall von rechts (Pfeile)

- a: Die Kolonien haben sich am lichtabgewandten Schalenrand gesammelt
- b: Die Schale ist um 180° gedreht worden
- c: Die Kolonien bewegen sich in einer keilförmigen Schwimmbildung vom Licht fort
- d: Die Schale ist um 90° gedreht worden
- e: Nun schwimmen die Kolonien in Strängen vom Licht fort
- f: Die Kolonien haben sich wieder an der lichtabgewandten Seite der Schale gesammelt

Filmbeschreibung¹

Normale Geschwindigkeit

Geringe Zeitdehnung

Zeitraffung 1 : 12

1. Übersichtsaufnahmen schwimmender Zellkolonien von *Pyrobotrys*. In dieser Aufnahme sind die Kolonien neutralen Lichtbedingungen ausgesetzt. Es werden Kolonien von vier, acht und sechzehn Zellen sowie einzelne Koloniefragmente sichtbar. Das Schwimmverhalten ist ungeachtet der Kolonieströme überall gleich.

Einzellige und koloniebildende, begeißelte Grünalgen sind seit langem wegen ihrer engen Beziehungen zu den Protozoen einerseits und den niederen Pflanzen andererseits interessante Untersuchungsobjekte für die Biologen.

Bildfeldbreite 765 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

2. Bei stärkerer Vergrößerung ist die Anordnung der Zellen in den Kolonien zu beobachten.

Die volvocale Alge *Pyrobotrys* zeichnet sich durch eine hohe Lichtempfindlichkeit aus. Ihre Kolonien setzen sich aus acht bis sechzehn zweigeißeligen Zellen zusammen.

Bildfeldbreite 120 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 36 B/s

3. Im Phasenkontrast erkennt man, daß jede Zelle am Vorderende zwei Geißeln besitzt. Die Kolonie wird zwischen Agar und Deckglas festgehalten.

Die Phasenkontrastaufnahme zeigt noch einmal den Kolonieaufbau sowie die Bewegung der Geißeln.

Bildfeldbreite 120 μm ; Phasenkontrast (Phako); Aufn.-Freq. 36 B/s

4. Hier wurde eine Kolonie zwischen Agar und Deckglas vorsichtig gepreßt, um einige Zellorganellen besser zeigen zu können. Man beachte die zwei pulsierenden Vakuolen am Vorderende der Zellen sowie die tassenförmige Gestalt der Chloroplasten.

Im Interferenzkontrast sind in Zellmitte der Kern mit einem Nukleolus und am Vorderende zwei kontraktile Vakuolen zu erkennen. Fokussiert man auf die Oberfläche, so hebt sich in einigen Zellen das Stigma ab.

Bildfeldbreite 64 μm ; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 2 B/s;
Dauer des Vorgangs 182 s

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. — Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Reaktion auf ein- und zweiseitige Beleuchtung

Zeitraffung 1 : 12

Normale Geschwindigkeit

5. Die nächsten drei Aufnahmen zeigen das Schwimmverhalten und die Massenbewegung von *Pyrobotrys*. Die Objekte befinden sich in Petrischalen von 10 cm Durchmesser, die ca. 5 mm hoch mit Nährflüssigkeit gefüllt sind. Die Aufnahmen wurden in diffusem, indirektem Sonnenlicht gemacht, das in ca. 45° einfällt. Diese Aufnahme beginnt, nachdem das Kulturmedium aufgewirbelt wurde, um die Zellkolonien über die ganze Petrischale zu verteilen. Die Richtung des einfallenden Lichtes wird durch Pfeile am Bildrand angedeutet. Die Kolonien sammeln sich an dem vom Lichteinfall abgewandten Schalenrand.

Bringt man Flüssigkeitskulturen in eine Petrischale und setzt sie von einer Seite diffusem Licht aus, so sammeln sich die Algen am anderen Schalenrand.

Aufn.-Freq. 2 B/s; Dauer des Vorgangs 152 s

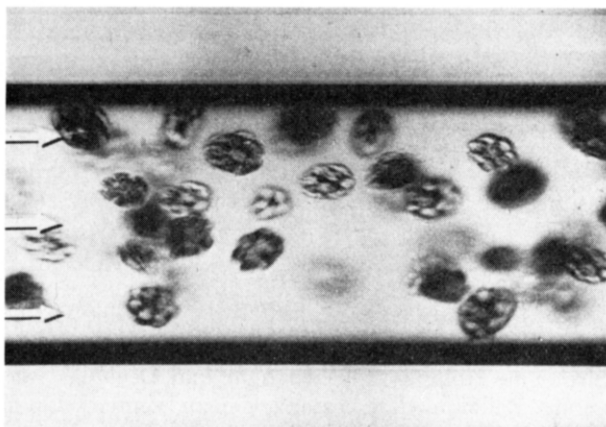


Abb. 3. Zur Untersuchung des Schwimmverhaltens und der Reaktion auf Lichtwechsel wurden die Kolonien in dünne Glaskapillare eingeschlossen

6. Nun wird die selbe Petrischale mit der Kolonieansammlung am Rand um 180° gedreht. Das Licht kommt aus der gleichen Richtung wie in der vorigen Aufnahme. Unter diesen Bedingungen schwimmen die Kolonien in einer eigentümlichen keilförmigen Formation vom Licht weg. Was könnte dieses Verhalten verursachen? Ist es möglich, daß das Licht vom Rand der Petrischale gebündelt wird? Dieses ist ziemlich un-

wahrscheinlich, da das Licht diffus ist und in einem Winkel von 45° auf die Petrischalen-Ebene einfällt. Auf der anderen Seite ist eine Empfindlichkeit der Kolonien auf unterschiedliche Licht-Gradienten möglich. Aber auch dies ist unwahrscheinlich, aufgrund des bereits gesehenen, unbeeinflussten Schwimmverhaltens innerhalb eines Lichtkegels, wobei klar gezeigt wurde, daß sich die Organismen durch Bereiche bewegten, in denen verschiedene Lichtmengen pro Flächeneinheit einwirkten.

Andererseits ist die keilförmige Formation von *Pyrobotrys* den Unterschieden der Intensität des Reizmittels zuzuschreiben. Diese Reaktionen nennt man Kinese. Die Kinese hat keinerlei Beziehung zu der Richtung des Reizmittels. Eine Art der Kinese, die eventuell in diesen Rahmen paßt, ist die Klinokinese, die einen Wechsel der Richtung oder der Winkelgeschwindigkeit zur Folge hat (HAND u. DAVENPORT [10]). Die Existenz der Klinokinese ist weithin bekannt und bereits durch Experimente nachgewiesen (DAVENPORT, CAMOUGIS und HICKOK [3]). DAVENPORT u. a. [3] behaupten, daß die Klinokinese wahrscheinlich wie eine Chemokinese wirkt, indem sie an irgendeinem Punkt des Gradienten eine anpassungsfähige Funktion in der Zellaggregation hervorruft. Vielleicht bilden einige Kolonien von *Pyrobotrys* zur Erkennung unter Einwirkung von Licht agglutinierende Faktoren, ähnlich der Erzeugung von sexspezifischen Glykoproteinen auf der Geißeloberfläche von *Chlamydomonas* (MC LEAN u. BROWN [16]). Diese Substanzen könnten sich von der Geißeloberfläche lösen, sich mit dem Kulturmedium vermischen und auf diesem Wege eine chemotaktische Verhaltensweise hervorrufen.

Nach Drehung der Schale um 180° reagieren die Kolonien negativ phototaktisch und schwimmen in keilförmiger Formation wieder zur anderen Seite.

Aufn.-Freq. 2 B/s; Dauer des Vorgangs 106 s

7. Das Experiment wird durch Drehung der Petrischale um 180° wiederholt. Jetzt schwimmt die keilförmige Formation etwas langsamer vom Licht weg.

Hier eine Wiederholung des Versuches. Bei der phototaktischen Reaktion schwimmen die Algen nicht, wie zu vermuten wäre, in breiter Front zum gegenüberliegenden Schalenrand, sondern bilden eine keilförmige Schwarmfigur. Der Mechanismus, der zu diesem besonderen Muster führt, kann noch nicht erklärt werden.

Aufn.-Freq. 2 B/s; Dauer des Vorgangs 7 min, 33 s

8. In diesem Experiment soll das Schwimmverhalten eines linearen Koloniebandes im Unterschied zu einer Kolonien-Anhäufung gezeigt werden. Zunächst bildet sich, wie bekannt, die keilförmige Formation

aus. Wenn sie jedoch die Mitte der Schale erreicht hat, wird die Schale um 90° gedreht. Nun formieren sich einzelne Stränge schwimmender Kolonien, die schließlich zum gegenüberliegenden Schalenrand zusammenlaufen. Wenn auch nicht durch experimentelle Nachweise genügend fundiert, wird angenommen, das bestimmte „Leit-Kolonien“ oder deren Anhäufung eine oder mehrere Substanzen in die Flüssigkeit abgeben, die auf die anderen Kolonien eine Reizwirkung ausüben. Diese Annahme beruht auf Experimenten, in denen sich die Kolonien auf einer Seite der Petrischale anhäufen, wie in den ersten Aufnahmen dieser Serie. Da die Kolonien keine Reaktion auf rotes Licht zeigen, ist es möglich, ihr Schwimmverhalten unter diesen Bedingungen sichtbar zu machen. Ist die Einwirkung von weißem Licht nur von kurzer Dauer (z. B. weniger als 1 min) zerstreut sich die Masse der Kolonien sofort unter Einwirkung von rotem Licht. Wird die Agglutinationsdauer unter weißem Licht dagegen auf 30 min ausgedehnt, bleiben die Kolonien in dem angehäuften Zustand für eine Zeit, die ungefähr proportional zu der Zeit der Weiß-Lichteinwirkung ist, stehen. Dieses deutet auf eine konzentrierte Anhäufung solcher haftenden oder anziehenden Substanzen hin, deren Ausfall oder Deaktivierung ein zeitabhängiger Prozeß ist. Es sind auf diesem Gebiet sicher weitere Experimente erforderlich. Nach Meinung des Autors könnten sie bei der Interpretation anderer verwandter Phänomene wertvoll sein (HAND u. DAVENPORT [10]).

Nach Drehung des keilförmigen Schwarms um 90° schwimmen die Zellen in zahlreichen Strängen zum lichtabgewandten Schalenrand und häufen sich dort an.

Aufn.-Freq. 2 B/s; Dauer des Vorgangs 171 s

9. In dieser Aufnahme wird das Schwimmverhalten von *Pyrobotrys* in stärkerer Vergrößerung bei normaler Geschwindigkeit gezeigt. Die Kolonien wurden auf einen Objektträger mit erhöhtem Deckglas gebracht und mit weißem Licht aus der Richtung der Pfeile beleuchtet. Zunächst schwimmen die Kolonien noch kurz in Richtung zur Lichtquelle, bewegen sich dann aber in entgegengesetzter Richtung fort. Während dieser Übergangszeit kann man Bewegungen in beiden Richtungen beobachten.

Die folgenden Einstellungen zeigen die Lichtreaktion von *Pyrobotrys* in stärkerer Vergrößerung bei normaler Aufnahmegeschwindigkeit. Zunächst werden die Zellen von links beleuchtet und reagieren negativ phototaktisch; sie schwimmen nach rechts davon. Auf den Wechsel der Lichtrichtung reagieren die Zellen durch Umkehr der Bewegungsrichtung.

Bildfeldbreite 2,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

10. Wenn man einzelne Kolonien in ein abgeschlossenes Kapillarröhrchen unterbringt und in ein Medium mit dem gleichen Brechungsindex wie Glas eintaucht, kann man optisch zufriedenstellend das

Schwimmverhalten solcher einzelner Kolonien darstellen. Die Pfeile am Bildrand geben die Richtung und Dauer der Einwirkung des weißen Lichtes an. Auf diese Weise kann die verzögerte Reaktion auf den Wechsel des Lichtreizes studiert werden. Wichtig ist ebenfalls, daß die Kolonien in spiralförmigen Bahnen schwimmen und sich dabei um ihre eigene Längsachse drehen.

Bringt man die Kolonie in eine geschlossene Kapillare, so ist ihre Bewegung besonders deutlich zu verfolgen. Nach der Umkehr der Lichtrichtung reagieren die Algen mit Verzögerung auf den neuen Reiz. Jetzt erst bewegt sich die Masse der Zellen zur leicht abgewandten Seite.

Bildfeldbreite 310 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 36 B/s

12. Diese Aufnahme demonstriert die große Empfindlichkeit von *Pyrobacillus* gegenüber der Intensität von weißem Licht. Zwei Lichtquellen stehen sich einander gegenüber und können getrennt voneinander über

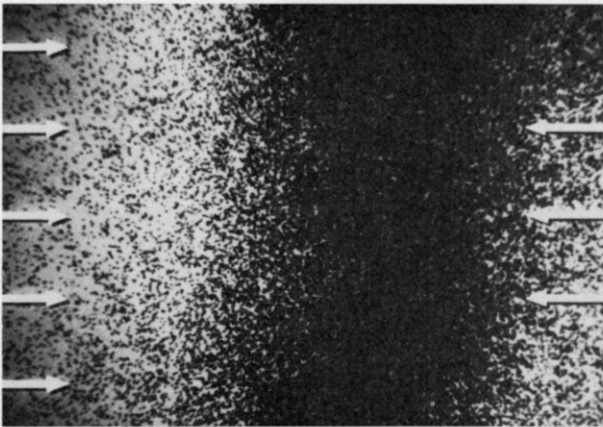


Abb. 4. Zwischen zwei sich gegenüberstehenden Lichtquellen formieren sich die Kolonien zu einem Band, das sich jeweils zur schwächeren Lichtquelle hinbewegt

Transformatoren geregelt werden. Ist die Intensität beider Lichtquellen gleich, formieren sich die Kolonien zu einem schmalen Band. Durch die Veränderung der Intensität einer Lichtquelle kann die Bewegung des Bandes aktiviert werden. Die große Intensität einer Lichtquelle ist durch eine größere Anzahl von Pfeilen angedeutet. Man beachte die Reaktion des Koloniebandes, wenn ein Intensitätswechsel eingeleitet wird. Die Kolonien schwimmen immer in die Richtung der geringeren Intensität.

Die Kolonien schwimmen in einer schraubenförmigen Bahn und drehen sich außerdem um ihre Längsachse, wie in dieser Großaufnahme zu erkennen ist.

Werden die Kolonien zwei entgegengesetzten Lichtquellen verschiedener Intensität ausgesetzt, so formieren sie sich zu einem gut erkennbaren Band. Die bandförmige Aggregation reagiert auf wechselseitige Änderung der Lichtintensität, indem die Zellen zur schwächeren Lichtquelle schwimmen.

Bildfeldbreite 2,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Reaktion im Lichtspektrum Normale Geschwindigkeit

13. In dieser Aufnahme kann man erkennen, daß die Algen unter Weißlichteinwirkung unbeeinflußt umherschwimmen. Anschließend wird mit Hilfe eines Handspektroskopes ein sichtbares Spektrum in die Objektebene projiziert. Die Verteilung der Wellenlängen wird durch eine eingekopierte Skala graphisch angedeutet. Es ist bemerkenswert, daß die Kolonien die längeren Wellenbereiche meiden. Sie sammeln sich in den gelben und grünen Regionen (bei ca. 470—570 nm). Sie meiden auch den blauen Spektralbereich, der wegen der Unempfindlichkeit des Filmmaterials gegenüber dieser Wellenlänge hier dunkel erscheint.

Nach Beseitigung des Spektrums und erneuter Weißlichteinwirkung kann man noch kurze Zeit beobachten, in welchen Spektralbereichen sich die Kolonien angesammelt haben, ehe sie sich wieder desorientieren und ungeordnet umherschwimmen.

Kolonien, die in einer Suspension gleichmäßig verteilt sind, reagieren nach Einblenden eines Spektrums in das Bildfeld auf die verschiedenen Wellenlängen unterschiedlich. Sie sammeln sich vorwiegend im gelben und grünen Bereich an.

Das langwellige Licht wird von den Algen gemieden. Aufgrund der geringen Empfindlichkeit des Filmes für kurzwelliges Licht, erscheint der Blauanteil des Spektrums im Bildfeld dunkler. Nach Ausblenden des Spektrums sieht man deutlich die Ansammlung der Algen. Im weißen Licht schwimmen die Kolonien in allen Richtungen auseinander und verteilen sich wieder gleichmäßig über das Bildfeld.

Bildfeldbreite 2,1 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Wirkung von Licht und Schwerkraft auf das Schwarmverhalten Zeitraffung 1 : 12

14. u. 15. Die beiden nächsten Aufnahmen zeigen die kombinierten Reaktionen auf Schwerkraft und negative Phototaxis. Die Kultur befindet sich in einer Küvette und wird von unten her mit weißem Licht angestrahlt und in vertikaler Ebene gefilmt. Die Kolonien schwimmen

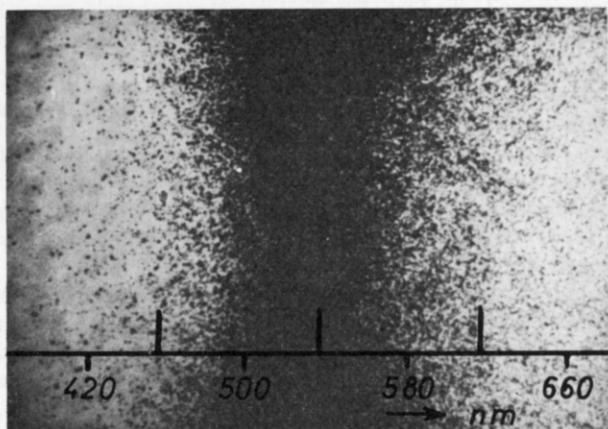


Abb. 5. Kolonieformation kurz nach Ausblenden eines Spektrums. Die Kolonien haben sich im Gelb-Grün-Bereich des Spektrums angesammelt

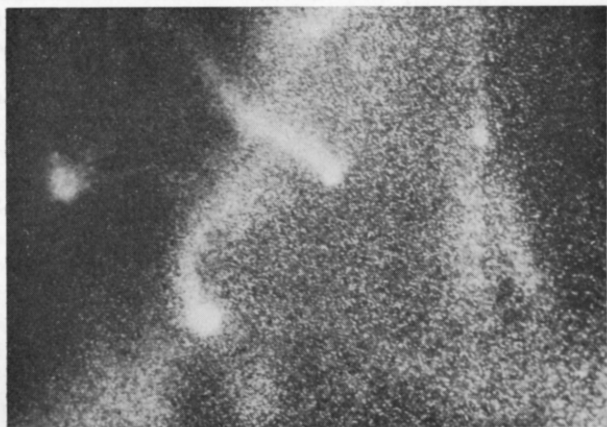


Abb. 6. Kombinierte Reaktion von Licht, Wärme und Schwerkraft. Die Küvettenkultur wurde von unten beleuchtet. Aufgrund negativ-phototaktischer Reaktion und Wärme steigen die Kolonien auf. Aufgrund der Schwerkraft sinken Ansammlungen von Kolonien in kometenschweifartigen Aggregaten wieder ab

aufwärts, also vom Licht fort. Ein Teil der Massenbewegung geht jedoch auf die Wirkung der Wärmekonvektion zurück. Es ist trotzdem deutlich zu erkennen, daß die Kolonien aufwärts schwimmen und dann unter dem Einfluß der Schwerkraft in langen, stromlinienförmigen Strängen wieder absinken. Die absinkenden Kolonien sehen in ihrer Formation fast wie ein Kometenschweif aus. Eine genauere Beobachtung dieser Region hat ergeben, daß die Kolonien zeitweise auch mit ihren Geißeln zusammenklumpen. In dieser Aggregation können die Zellen nicht länger auf Licht reagieren und sinken durch die Einwirkung der Schwerkraft entgegen der Konvektionsströme schnell wieder ab.

Nach Meinung des Autors unterscheidet sich dieses Phänomen nicht von der negativen Phototaxis, bei der chemotaktische Anziehungen — als Folge der Phototaxis — fördernden Bedingungen erfolgen. Solche Muster sind wahrscheinlich denen ähnlich, die von GITTLESON und JAHN [7] beschrieben wurden. In dieser Studie wurde gezeigt, daß bei der Alge *Polytomella agilis* eine höhere Lichtintensität eine längere Formationszeit hervorruft. Bei Dunkelheit werden dagegen überhaupt keine Muster gebildet. Ein ähnliches Verhalten wurde bei Protozoen festgestellt, bei denen es keine Lichteinwirkung gibt. Dieses würde eine chemotaktische Reaktion vermuten lassen. Bei *Pyrobotrys* spielt das Licht eine wichtige Rolle in der taktischen Reaktion und wahrscheinlich ebenfalls bei der Induktion einer möglichen chemotaktischen Reaktion.

Beleuchtet man eine Zellsuspension in einer Küvette von unten, kann man von der Seite Turbulenzen beobachten, die auf das Zusammenwirken von negativer Phototaxis und Schwerkraft zurückzuführen sind. Die Aufwärtsbewegung beruht auf Phototaxis und Wärmekonvektion.

Nahe der Wasseroberfläche kommt es zu Ansammlungen der Kolonien, die dann unter dem Einfluß der Schwerkraft wieder absinken.

Diese Reaktionsweise scheint typisch zu sein für die meisten phototaktischen Organismen in Flüssigkeitskulturen.

Aufn.-Freq. 2 B/s; Dunkelfeld; Dauer des Vorgangs 5 min 20 s und 4 min 47 s

English Version of the Spoken Commentary¹

Normale Geschwindigkeit

Geringe Zeitdehnung

Zeitraffung 1 : 12

(Normal Speed, and Slow Motion Effect. Fast Motion Effect)

Colonial flagellated algae have long been noted as interesting objects for investigation by biologists. Particularly of interest is the motile response which is not unlike that of many protozoa.

¹ The headings in *italics* correspond with the subtitles in the film.

The volvoclean alga, *Pyrobotrys* is characterized by its extreme sensitivity to light. The colonies of this alga are composed of eight to sixteen biflagellated cells.

This scene, photographed with phase contrast optics, demonstrates the colonial organization as well as the flagellar motion.

With interference contrast optics, the nucleus with its distinct nucleolus is visible in the center of the cells. In the anterior region, two contractile vacuoles are observed. Focusing upon the cell surface, the stigma is distinguished.

Reaktion auf ein- und zweiseitige Beleuchtung

Zeitraffung 1 : 12

Normale Geschwindigkeit

(Response to Uni- and Bidirectional Light. Normal Speed and Fast Motion Effect)

If liquid cultures are placed into a 100 mm Petri dish and exposed to diffuse light from one side, the algae accumulate at the other side of the dish.

When the dish is turned 180°, the colonies react with a negative phototactic response and swim in a wedge-shaped formation to the other side again.

A repetition of this experiment is demonstrated. In the phototactic response, the colonies do not swim in a broad front to the opposite edge of the Petri dish as expected. Rather, they produce a wedge-shaped cluster. The mechanism which causes this special pattern cannot yet be explained.

After turning the Petri dish and its wedge-shaped cluster by 90°, the colonies swim in many distinct lines to the edge of the dish 180° from the light source and accumulate there.

The following scenes show the reaction of *Pyrobotrys* to light at higher magnification and at normal filming frequency. First, the colonies are exposed to light from the left side, and through the negative phototactic response, they swim to the right side.

The colonies react to the change in direction of light by reversing their direction of movement.

When the colonies are placed into a closed capillary, their motion can be observed even more clearly. When the direction of the light is reversed, the reaction of the algae to the new stimulus is delayed.

Only now do the colonies swim to the side opposite the light source.

At greater magnification, the spiral swimming pattern can be more easily recognized as well as cell rotations about the longitudinal axis.

When exposed to two light sources of approximately the same intensity from two opposite directions, the colonies form a distinct band.

This band-shaped aggregation responds to alternating changes in the light intensity, as the colonies always swim to the weaker light source.

Reaktion im Lichtspektrum *Normale Geschwindigkeit*

(Response to Different Spectral Colors. Normal Speed)

A suspension of evenly dispersed colonies responds to different wavelengths of light after the introduction of a spectrum. The colonies accumulate primarily in the yellow and green regions of the spectrum.

The longer wavelengths of light are avoided by the algae. The blue portion of the spectrum appears darker in the scene because of the lower sensitivity of the film to short wavelengths.

Immediately after the removal of the spectrum, the accumulation of the algae is clearly visible; however, in the white light, the colonies soon swim away in all directions, and are uniformly dispersed in the image field.

Wirkung von Licht und Schwerkraft *auf das Schwarmverhalten* *Zeitraffung 1 : 12*

(Effects of light and gravity on aggregation. Fast Motion Effect)

When the colonies are placed in a cuvette which is illuminated from beneath and observed from the side, aggregations develop. They are generated by the combination of negative phototaxis and gravity. The upward movements result from heat convection as well as negative phototaxis.

As the colonies approach the surface of the liquid they aggregate, only to sink once again under the influence of gravity.

This kind of reaction seems to be typical for most phototactic organisms in liquid cultures.

Literatur

- [1] BISCHOFF, H., and H. C. BOLD: Phycological Studies IV. Some soil from Enchanted Rock and Related Algal Species. Univ. Tex. Publ. No. 6318, Austin, Texas 1963.
- [2] CLAYTON, R. K.: Phototaxis in microorganisms. In A. C. GIESE (Ed.): Photophysiology Vol. II, Academic Press, New York 1964.
- [3] DAVENPORT, D., G. J. CAMOUGIS and J. F. HICKOK: Analyses of the Behavior of Commensals in host-factor. I. A hesionid polychaete and a pinnotherid crab. Ann. Beh. 8 (1970), 209.
- [4] EAGLE, H.: Nutrition needs of mammalian cells in tissue culture. Science **122** (1955), 501.
- [5] ENGELMANN, T. W.: Über Licht- und Farbenperseption niederster Organismen. Pflügers Arch. Ges. Physiol. **29** (1882), 387.
- [6] FRAENKEL, G. S., and D. L. GUNN: The Orientation of Animals, Kineses, Taxes, and Compass Reactions. Dover, New York 1961.
- [7] GITTLESON, S. M., and T. L. JAHN: Pattern swimming by *Polytomella agilis*. The American Naturalist **102** (1968), 413.

- [8] GUNN, D. L., J. S. KENNEDY and D. P. PIELOU: Classification of taxes and kineses. *Nature* **140** (1937), 1064.
- [9] HALLDAL, R.: Factors affecting light response in phototactic algae. *Physiol. Plant.* **12** (1959), 742.
- [10] HAND, W., and D. DAVENPORT: The experimental analysis of phototaxis and photokinesis in flagellates. In P. HALLDAL (Ed.): *Photobiology of Microorganisms*. Wiley-Interscience, New York 1970.
- [11] HAUPT, W.: Phototaxis in plants. *Int. Rev. Cytol.* **19** (1966), 267.
- [12] HEUNERT, H. H.: Methoden zur Verhinderung von Scharfenschwankungen bei Zeitrafferaufnahmen von Agarkulturen. *Research Film* **4** (1962), 383.
- [13] KENNEDY, J. S.: Classification and nomenclature of animal behaviour. *Nature* **156** (1945), 754.
- [14] KORSCHIKOV, A. A.: Über zwei neue Arten der Gattung Chlamydobotrys Fam. Spondylomoraceae. *Russkii Arkiv Protistologii* **3** (1924), 223.
- [15] LINDES, D. A., B. DIEHN and G. TOLLIN: Phototaxigraph: recording instrument for determination of the rate of response of phototactic microorganisms to light of controlled intensity and wavelength. *Rev. Scient. Instrum.* **36** (1965), 1721.
- [16] MCLEAN, R. J., and R. M. BROWN: Cell surface differentiation of Chlamydomonas during gametogenesis. I. Mating and Concanavalin A agglutinability. *Develop. Biol.* **36** (1974), 279.
- [17] PLAYFAIR, G. E.: Contributions to knowledge of the biology of the Richmond River. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* **39** (1914), 1.
- [18] PRINGSHEIM, E. G., and W. WIESSNER: Ernährung und Stoffwechsel von Chlamydobotrys (Volvocales). *Arch. f. Mikrobiol.* **40** (1961), 231.
- [19] SKORTZOW, B. W.: New and rare flagellates from Manchuria Eastern Asia. *Philippine J. Science* **86** (1957), 139.
- [20] VOSWINKEL, L.: Taxonomy and ultrastructure of the algal genus Pyrobotrys. Masters Thesis, University of Texas at Austin 1969, 70pp.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1975 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 72 m, 6½ min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Mai, Juni und Juli 1969 im Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen. Veröffentlichung der University of North Carolina, Department of Botany, Chapel Hill, N.C. 27514, Dr. R. M. BROWN Jr., und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE; Aufnahme: H. H. HEUNERT u. H. WITTMANN. Mit finanzieller Unterstützung des Research Council, University of North Carolina, Chapel Hill, und National Science Foundation, Washington, D.C.

Inhalt des Films

In diesem Film werden verschiedene Reaktionen der volvocalen Alge *Pyrobotrys* hinsichtlich Licht und Schwerkraft untersucht. Zunächst werden Reaktionen auf einseitiges und zweiseitiges weißes Licht sowie auf die verschiedenen spektralen Bereiche anhand der Massenbewegungen der Kolonien gezeigt. Außerdem wurden die kombinierten Wirkungen von negativer Phototaxis, Wärmekonvektion und Schwerkraft untersucht.

Summary of the Film

Various reactions to light and gravity on the part of the volvocalear alga *Pyrobotrys* have been investigated in this film. First, the reactions were tested unilateral and bilateral to white light as well as to various spectral areas with the aid of the mass movement of the colony. Apart from these the combined effects of negative phototaxis, heat convection and gravity are investigated.

Résumé du Film

Le film montre diverses réactions de l'algue volvocale *Pyrobotrys* à la lumière et à la pesanteur. Les réactions à la lumière blanche projetée d'un seul côté et de deux côtés ainsi qu'aux différents domaines du spectre, sont tout d'abord montrées dans les mouvements de masse des colonies. Les effets combinés de phototactisme négatif, de convection thermique et de pesanteur sont en outre étudiés.