

Über die Geißelwellen von *Synura bioreti* und die Mechanik des uniplanaren Wellenschlags

ROBERT JAROSCH

Botanisches Institut der Universität Salzburg, Naturkundliche Station der Stadt Linz, Österreich

Mit 24 Abbildungen

Eingegangen am 17. September 1969

Summary

On the Flagellar Waves of *Synura bioreti* and the Mechanics of the Uniplanar Waves

The flagella of *S. bioreti* and their distally directed transverse waves are described in detail by direct observations and microphotographs in phase contrast. Flagellum I beats with big meander- or S-like arcs. After damage it becomes helix-shaped with various small pitches. Short flagella which grew out of the kinetosomes show rotations. Flagellum II shows helical waves and a much smaller rate in the wave movement.

The big planar arcs are supposed as the resultant of two superhelices wound in opposite-directions (see the model in Figs. 22 and 23). Their location in the flagellum may be the two central fibrils. The flagellar beat is not interpreted by contractions but by rotations of the flagellar fibrils. This model explains the uniplanar and helical waves depending on the coiling sense of the superhelices (see Fig. 24). Moreover it explains the different wavelengths and pitches, the S-like bending of the flagellum, the independence of waves in the same flagellum, the pulsatory beat and the active transport along the flagellum.

Zusammenfassung

Die Geißeln von *Synura bioreti* und ihre distal laufenden Transversalwellen werden auf Grund von Lebendbeobachtungen und Mikroaufnahmen im Phasenkontrast ausführlich beschrieben. Bei Schädigung nimmt die in großen mäander- oder S-förmigen Krümmungen uniplanar schlagende Geißel I Schraubengestalt mit verschiedenen kleineren Ganghöhen an. Kurze, nach Geißelverlust wieder aus dem Basalkorn auswachsende Geißeln rotieren. Geißel II zeigt Schraubenwellen und bedeutend geringere Geschwindigkeit des Wellenablaufes.

Die große uniplanare Windung wird als Resultierende von zwei entgegengesetzt gewundenen Superschrauben aufgefaßt (vgl. das Modell der Abb. 22 und 23), für deren Lage die zwei zentralen Geißelfibrillen vorgeschlagen werden. Die Geißelwellen werden nicht auf Kontraktionen, sondern auf Rotationen der Geißelfibrillen zurückgeführt, wodurch sich, abhängig

vom Windungssinn der Superschrauben, sowohl uniplanare Wellen als auch Schraubenwellen einfach verstehen lassen (vgl. Abb. 24). Das Modell erklärt außerdem die verschiedenen Wellenlängen und Ganghöhen, die S-förmige Krümmung der Geißel, das voneinander unabhängige Verhalten von Wellen in derselben Geißel, den sprunghaften Wellenablauf und den Stofftransport entlang der Geißel.

1. Einleitung

Die von den verschiedenen Geißeln ausgeführten Bewegungsweisen sind bekanntlich sehr variabel. So unterschied METZNER (1923) Ruderschlag, Peitschen- oder Wellenschlag und Rotationsbewegung. Neuere besonders mit Hilfe der Zeitlupen-Technik durchgeführte Untersuchungen zeigen in allen Fällen über das Flagellum ablaufende Transversalwellen. In den meisten Fällen laufen diese Wellen von der Geißelbasis zur Geißelspitze, in seltenen, z. B. bei Trypanosomen (JAHN und FONSECA 1963) und Mastigamöben (BOVEE *et al.* 1963), laufen sie von der Spitze zur Basis. Die Transversalwellen treten entweder helikoidal als dreidimensionale Schraubenwellen auf, oder uniplanar, wie Seilwellen, nur in einer Ebene liegend. Die verschiedenen Bewegungsweisen sind gruppenspezifisch und systematisch verwertbar (JAHN und BOVEE 1964, 1965). Schraubenwellen, wie sie normalerweise auch an den Bakteriengeißeln vorkommen (vgl. JAROSCH 1967), finden sich z. B. bei *Euglena* und *Rhabdomonas* (LOWNDES 1941), Mastigamöben (BOVEE *et al.* 1963), bei freischwimmender *Peranema* (JAHN *et al.* 1967) und an der Transversalgeißel von *Ceratium* (JAHN und BOVEE 1964). Die uniplanaren Wellen, wie sie auch für Zilien (GRAY 1928) im ungeschädigten Zustand und Spermischwänze (Zusammenfassung bei BISHOP 1962) charakteristisch sind, werden z. B. für *Monas* sp. (KRIJGSMAN 1925), *Phrymnesium* (JAHN *et al.* 1967) und die nachgezogene Geißel von *Ceratium* (JAHN und BOVEE 1964) angegeben. Die Geißelwellen von *Codonosiga* sind gewöhnlich schraubig, manchmal planar (JAHN *et al.* 1965). Die Krümmungen der uniplanaren Wellen sind im Gegensatz zu den Schraubenwellen nicht streng sinusförmig, sondern mäanderartig, durch mehr kreisförmige Bögen gebildet (BROKAW und WRIGHT 1963, vgl. Abb. 5 und 6). Uniplanare Biegungen treten im Ruhezustand oder beim Richtungswechsel auch bei bestimmten Spirochäten auf (JAROSCH 1967).

Die Entstehung und die innere Mechanik der Geißelwellen ist noch umstritten. Im Gegensatz zu der traditionellen Kontraktionsvorstellung läßt sich die Protisten-Geißel als ein Bündel unabhängig voneinander rotierender Proteinschrauben auffassen (JAROSCH 1963). Durch Modellversuche zu dieser Theorie ließen sich manche Details der Schraubenwellen schon genau nachahmen und verstehen (JAROSCH 1968). Die uniplanaren Wellen bildeten aber bisher ein ungelöstes Problem. In der vorliegenden Arbeit werden diese Wellen an einem günstigen Objekt möglichst ausführlich beschrieben und ihre innere Mechanik anschließend mit Hilfe weiterer Modellversuche interpretiert.

2. Material und Beobachtungsmethodik

Die Chrysoomade *Synura bioreti* Huber-Pestalozzi (Abb. 1) fand sich relativ häufig in Proben von Moorschlenken aus dem „Egelsee“ im Attergau/Oberösterreich und aus Koppl bei Salzburg. Wenn man bei HUBER-PESTALOZZI (1941) nur den ursprünglichen Fundort in Frankreich angegeben findet, so beruht dies wohl darauf, daß diese in Mooren offenbar häufige Art für *S. uvella* gehalten worden ist.

Die Alge vermehrte sich in dem Fläschchen durch einfache Abtrennung einiger Zellen von einer größeren Kolonie. Zur Beobachtung der Geißelbewegung wurde die Alge durch das kapillar angesaugte Deckgläschen festgehalten und etwas gepreßt (Abb. 2 und 3), so daß die Geißelwellen im Phasenkontrast mit Öl-Immersion durch Momentaufnahmen gut fotografiert werden konnten (Zetopan von Reichert mit Halogen-Lampe). Die infolge des Pressens bewirkte Schädigung wirkte sich meist in einer Verlangsamung des Geißelschlages aus.

3. Beobachtungen

Jede Zelle trägt wie allgemein bei Chrysoomonaden zwei Geißeln (Abb. 4). Die gegen 40 μ lange Geißel I zeigt normalerweise einen flachen Schwingungsraum (Abb. 4, linke Geißel) und große, sehr schnell zur Geißelspitze laufende uniplanare Wellen (Abb. 5 a). Die oft etwas kürzere Geißel II zeigt relativ langsame, ebenfalls zur Geißelspitze laufende kleine Schraubenwellen. Der terminale Geißelabschnitt ist hier gerade (Abb. 4, rechte Geißel, Abb. 12—16). Sie erscheint oft zum Zellkörper gekrümmt und ist gegen Schädigungen weniger empfindlich als Geißel I.

3.1. Geißel I

Sie ist für die Bewegung der Kolonie hauptsächlich verantwortlich, da sich einzelne losgelöste Zellen stets nach *der* Richtung bewegen, in der diese Geißel gehalten wird (vgl. PETERSON 1918). Obwohl die Wellen stets zur Geißelspitze laufen, bewirkt dies einen durch Tuscheteilchen nachweisbaren Wasserstrom zur Geißelbasis, was nach JAHN *et al.* (1964) eine spezifische hydrodynamische Wirkung der elektronenmikroskopisch nachweisbaren (MANTON 1955, BRADLEY 1965, 1966, SCHNEPF und DEICHGRÄBER 1969), von der Geißel abstehenden Mastigonemen ist.

Der Schwingungsraum der Geißel erscheint — gesehen in einer bestimmten Richtung — ganz flach und zugespitzt, wenn sich die Schwingungsebene entlang der Geißel dreht (Abb. 4). Dies ist die Folge der uniplanaren Wellen, die im Schwingungsraum oft für Sekundenbruchteile sichtbar werden und eine Wellenlänge von etwa 7—8 μ aufweisen (Abb. 5 a und 7 a). An gequetschten Zellen wird die Wellenbewegung langsamer, und es treten größere Bögen auf (Wellenlänge bis ca. 10 μ), die häufig S-förmig zurückgekrümmt, wie Mäanderbildungen, erscheinen (Abb. 5 b—e, Abb. 10). Der Wellenablauf erfolgt in diesem Zustand oft sprunghaft, d. h. mit einer regelmäßigen, stoßweisen Periode. Von der Schädigung wird der terminale Geißelabschnitt stets zuerst betroffen, indem er eine Schraubengestalt annimmt (Ganghöhe etwa 2,9 bis

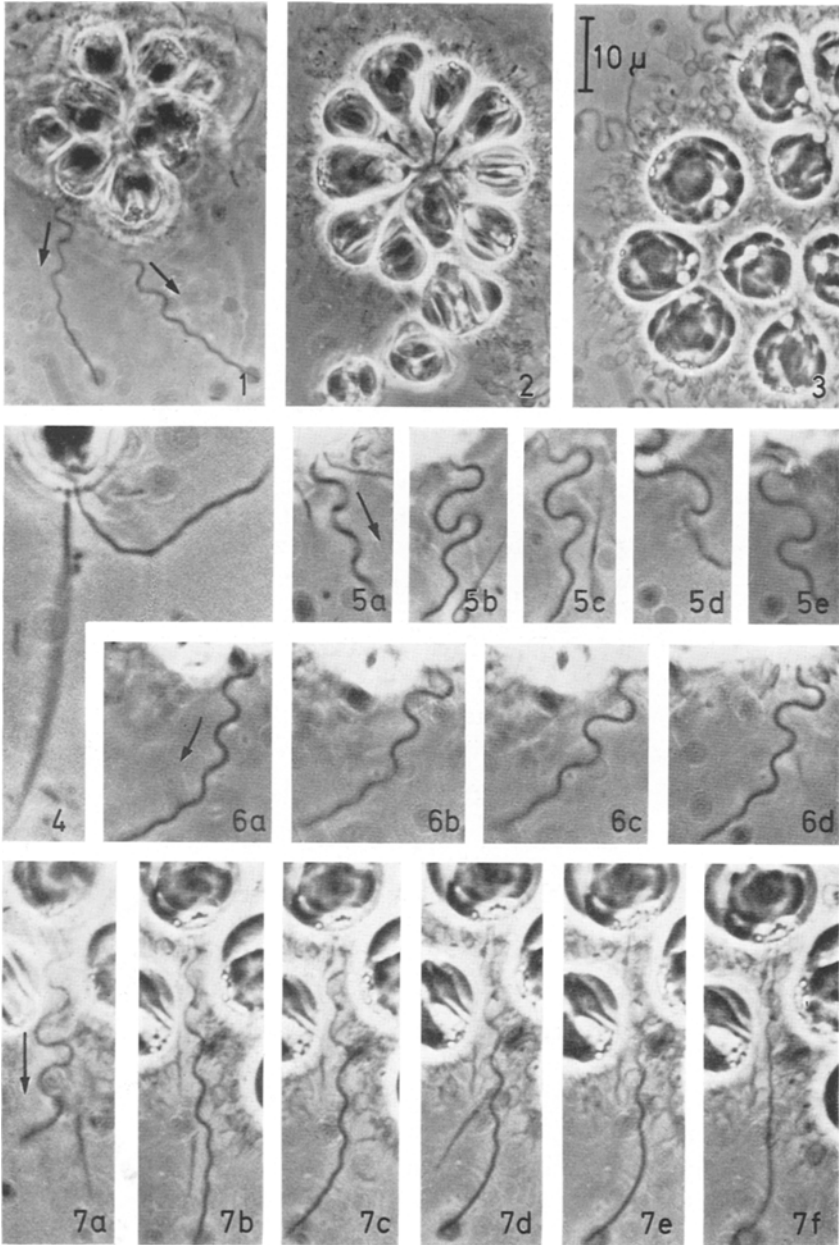


Abb. 1—7. Abb. 1: *Synura bioreti*, normales Aussehen. Abb. 2 und 3: zunehmend gepreßt. Abb. 4: Eine Zelle mit ihren zwei Geißeln, links der flache Schwingungsraum von Geißel I. Abb. 5: Fünf im Abstand weniger Sekunden aufgenommene Phasen der uniplanaren Wellen von Geißel I. *a*: ungestörte Wellen, *b—e*: S-förmige Bogen als Ausdruck der Schädigung infolge des Pressens. Abb. 6: Vier Phasen des Wellenablaufes an einer geschädigten Geißel I. Die Geißelspitze zeigt schon Schraubengestalt. Abb. 7: Sechs Phasen zunehmender Schädigung und Verkleinerung der Wellenlänge. Der periphere Geißelabschnitt ist ab Abb. 7 *b* bereits eine unbewegliche Schraube. Alle Aufnahmen mit Phasenkontrast und Ölimmersionsobjektiv. Vergrößerungsmaßstab in Abb. 3. Nur Abb. 4 ist 1,5mal stärker vergrößert. Die Pfeile deuten jeweils die Richtung des Wellenablaufes an

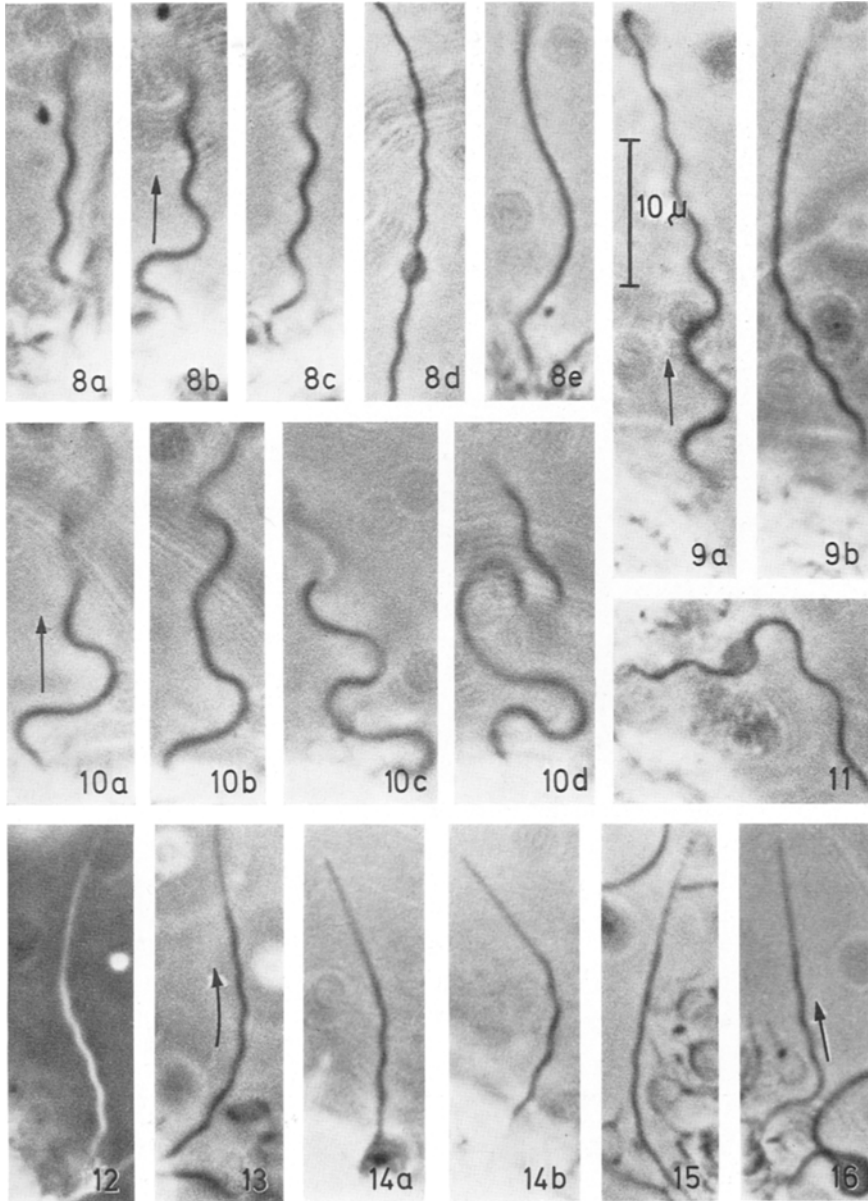


Abb. 8—16. Geißel I (Abb. 8—11) und Geißel II (Abb. 12—16) stärker vergrößert (Maßstab in Abb. 9 a). Abb. 8: Fünf Phasen des Überganges in die Geißelschraube zeigen die schrittweise Verkleinerung der Ganghöhe. In Abb. 8 d ist ein Plasmotropfen ausgetreten und die Geißel schon starr. Abb. 9: Zwei ähnliche Phasen zunehmender Ganghöhen-Verkleinerung. Abb. 10: Vier kurz nacheinander photographierte Phasen uniplanarer Geißelwellen mit charakteristischen Krümmungsvariationen. Abb. 11: Von der Zelle abgetrennte, erstarrte Geißel mit Plasmotropfen. Abb. 12: Geißel II im negativen Phasenkontrast. Abb. 13: Die Ganghöhe wird gegen die Geißelspitze kleiner. Abb. 14 a, b: Zwei Phasen derselben Geißel mit etwas verschiedener Ganghöhe. Abb. 15: Sehr flache Schraubenwindung. Abb. 16: Wellenablauf (Pfeil) erst ab der Biegung

4,2 μ) und zugleich die Wellenbewegung verlangsamt oder einstellt (Abb. 6 *a* bis *d*, Abb. 8 *a—d* und Abb. 9 *a*).

Ausnahmsweise kann in diesem Zustand der terminale und basale Geißelabschnitt unabhängig voneinander schlagen, indem z. B. die terminalen Schraubenwellen schnell zur Spitze laufen, die basalen Mäander dagegen nur langsam weiter wandern.

Beim Ablaufen der Mäanderwellen sieht man die Geißel manchmal von einer dicken Plasmahülle umgeben. Auch war das Auftreten der Schraubengestalt am terminalen Abschnitt meist von der spontanen Bildung eines Plasmotropfens begleitet (Abb. 7, Abb. 8 *d* und Abb. 11), was in den meisten Fällen die Bewegungslosigkeit zumindest des terminalen Abschnittes zur Folge hatte.

Wenn die Schädigung langsam erfolgt und die Geißel mit ihrem basalen Abschnitt schlagend, noch mit der Zelle verbunden bleibt, wird der terminale Geißelabschnitt fast gerade, d. h., er zeigt nur mehr undeutliche Schraubewindungen mit einer Ganghöhe von ca. 1,5—2,0 μ (vgl. den schrittweisen Übergang in Abb. 7, Abb. 8 und Abb. 9, die jeweils die gleiche Geißel zeigen). Wenn dagegen die Geißel früher von der Zelle abreißt (wie z. B. in Abb. 11), kommt es nicht zu dieser schrittweisen Verkleinerung der Ganghöhe. Die großen Wellenlängen bleiben dann noch einige Minuten erhalten und deformieren allmählich. Dieses unterschiedliche Verhalten scheint auf eine langsame innere Entspannung (oder Abwindung) hinzudeuten, die nur bei noch beweglichem Basalteil der Geißel erfolgen kann.

Abgetrennte Geißeln werden wieder regeneriert, wenn man eine weitere starke Quetschung der Zellen vermeidet. Schon wenige Minuten nach der Abtrennung sieht man einen kurzen, gekrümmten Geißelstumpf aus dem Basalkorn herausragen, der in der Periode des Geißelschlages rotiert (!). Er wird langsam länger und erreicht im Verlaufe von 2 Stunden ca. ein Drittel der normalen Geißellänge. Dabei geht die Rotation allmählich in den uniplanaren Wellenschlag über.

Abb. 17—21. Modellversuche mit Superschrauben aus Stahldraht. Abb. 17. *a*: Im Uhrzeigersinn gewundene Superschraube aus zwei Einzelschrauben. *b*: Dieselbe gegen den Uhrzeigersinn tordiert (Pfeil): die Ganghöhe wird etwas kleiner, Windung unverändert. *c*: Dieselbe im Uhrzeigersinn tordiert: die Ganghöhe wird größer, der Windungssinn hat sich geändert. *d*: Auftreten großer Ganghöhen bei Verminderung der Zugspannung. *e*: Die große Ganghöhe ist zum Teil auch am entspannten Modell erhalten. Abb. 18. *a*: Uhrzeigerschraube, und *b*: Gegenuhrzeigerschraube, stärker vergrößert. Der Pfeil zeigt die Torsionsrichtung. Abb. 19. *a*: Das Modell aus Abb. 18 *a* in Richtung der Achse photographiert und stärker vergrößert. *b*: Desgleichen im Zustand von Abb. 18 *b*. Abb. 20: Mittels schwerer Glasplatte uniplanar gepreßtes Modell mit verschiedenen Windungen (vgl. Abb. 6 und 9). Die Pfeile bezeichnen die Überkreuzungsstellen der Einzelschrauben. Abb. 21: Sechs aus einem Film herausvergrößerte Bewegungsphasen eines Superschraubenmodells, welches in einem mit Honig gefüllten Glasrohr rotiert. Die Pfeile sollen den Wellenablauf andeuten

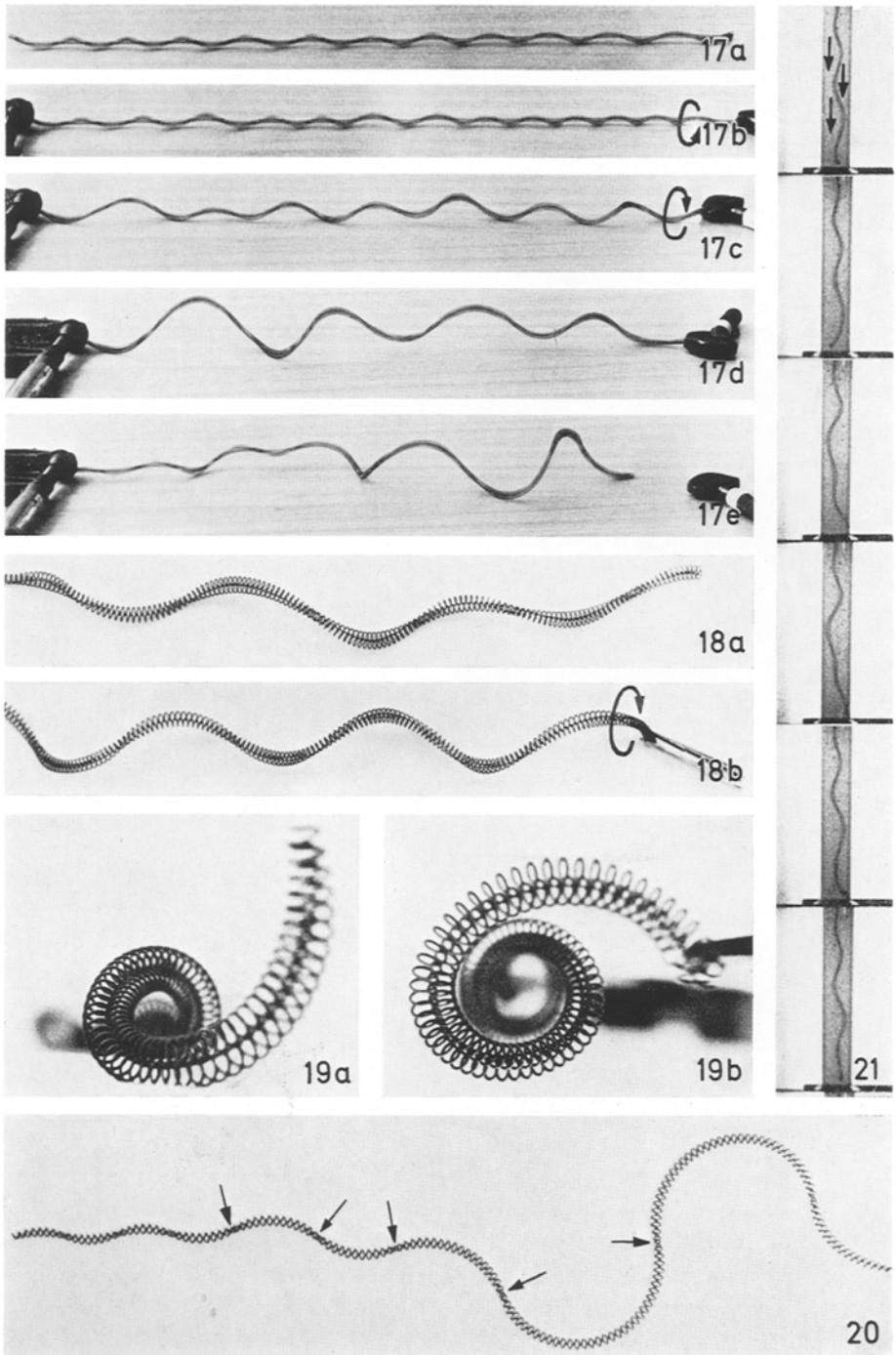


Abb. 17—21

Der Wellenablauf erfolgt normalerweise stets zur Geißelspitze. Ein einziges Mal wurde eine Geißel beobachtet, die viel dicker war als die normalen und einen langsamen Wellenablauf stets zur Geißelbasis aufwies.

3.2. Geißel II

Diese Geißel zeigt keinen Schwingungsraum wie Geißel I. Die Wellen laufen hier stets so langsam ab, daß man ihnen leicht folgen kann. Da ihre Windungen auch in verschiedenen Ansichten immer deutlich zu sehen waren, liegt offenbar eine Schraubengestalt vor. Freilich erschien der Windungsdurchmesser manchmal geringer (vgl. z. B. Abb. 15 mit Abb. 14 *b*), so daß die Schraube wahrscheinlich etwas abgeflacht ist. Im Dunkelfeld war der Eindruck einer abgeflachten Schraubengestalt noch stärker.

Die Ganghöhe ein und derselben Geißel ist im Bereich von 2,5 bis 3,2 μ etwas variabel (vgl. z. B. die beiden Wellenlängen in Abb. 14 *a* und 14 *b*), aber bei weitem nicht so sehr wie bei Geißel I. Manchmal war ein ziemlich periodisches Schwanken der Wellenlängen zu erkennen (Periodenlänge von etwa 10 bis 15 Sekunden).

Im Falle einer bogenförmigen Krümmung liefen die Wellen erst von hier ab gegen die Geißelspitze (Abb. 16, Pfeil). Ein sprunghafter Wellenschlag konnte ebenfalls beobachtet werden.

Bei der Ablösung von der Zelle blieben die Windungen erhalten, verloren aber etwas an Krümmung und verschwanden dann allmählich.

4. Diskussion über die innere Mechanik der Geißelwellen

Die traditionelle Theorie sieht im Sinne der alten BÜTSCHLISCHEN Vorstellung (BÜTSCHLI 1883—1887) mehrere die Geißel entlang laufende Kontraktionszonen an den Geißelfibrillen als Ursache der Wellen. Die Schraubenwellen von Spirochäten werden hier z. B. auf zwei zueinander senkrecht stehende, phasenverschobene uniplanare Wellen zurückgeführt (JAHN und LANDMANN 1965). Eine komplizierte und wenig glaubhafte Reizleitung zwischen den einzelnen kontraktilelementen der Geißel ist die Voraussetzung dieser Vorstellung (vgl. etwa LOWY und SPENCER 1968 und ihr Modell für die Bewegung der Bakteriengeißel). Ein wesentliches Anliegen der Kontraktionstheorie war die Umgehung der Annahme von echten Rotationen, die sich bei der lichtmikroskopischen Lebendbeobachtung oft aufdrängt. Man deutete die Geißelrotation also als eine scheinbare Rotation. Nun ist das Auftreten echter Fibrillenrotationen aber eine wahrscheinliche Folge des schraubigen Baues der Eiweißmoleküle (JAROSCH 1963, 1964 a, 1969 a). Außerdem lassen sich die echten Rotationen der Bakteriengeißeln durch verschiedene Beobachtungen unzweifelhaft nachweisen (DOETSCH 1966 a, b, JAROSCH 1963, 1967, 1969 b). Betrachtet man mit ASTBURY *et al.* (1955) die Protistengeißel gleichsam als ein von einer Membran umschlossenes Bündel von Bakteriengeißeln, so müßten die Geißelwellen als Folge der gegenseitigen Beeinflussung der rotierenden

Einzelfibrillen erscheinen (JAROSCH 1963). Eine genauere Deutung der hier beschriebenen Geißelwellen im Sinne dieser Theorie wird im folgenden durchgeführt.

4.1. Superschrauben und ihre Ganghöhenvariationen

Superschrauben entstehen, wenn in zwei oder mehreren umeinander gewundenen Schraubenfibrillen Verschiedenheiten in der Ganghöhe (bzw. Spannung) auftreten (JAROSCH 1963, 1964 a, b, 1968).

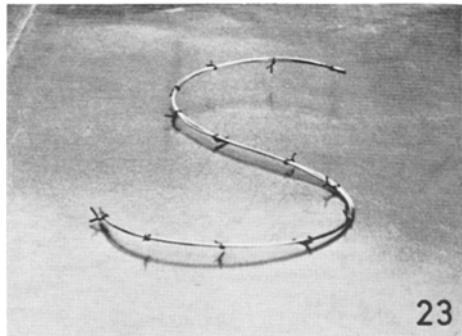
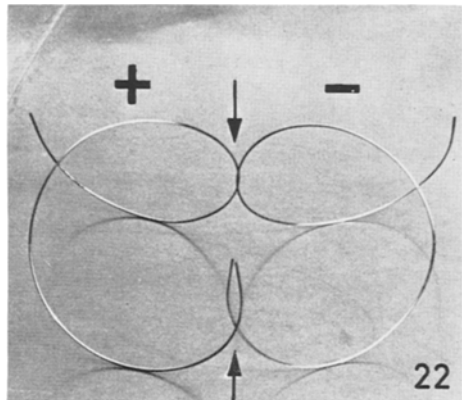


Abb. 22 und 23. Abb. 22: Zwei ähnliche, aber entgegengesetzt gewundene Drahtschrauben erscheinen zueinander spiegelbildlich. Die Symmetrieebene ist durch Pfeile angedeutet. Abb. 23: Mit Drahtklemmen zusammengezwungen, bilden sie ein S-förmiges uniplanares Modell

Das Auftreten von Schrauben mit verschiedener Ganghöhe an den geschädigten Geißeln (vgl. Abb. 7, 8 und 9) zeigt das Vorhandensein variabler Schraubenstrukturen in der Geißel. Es ist ziemlich sicher, daß die Strukturen und Proportionen der Superschrauben in der Geißel andere sind als in den Modellen der Abb. 17—21. Im Prinzip lassen sich aber viele der an den Geißeln auftretenden Erscheinungen auf allgemeine Eigenschaften von Superschrauben (im Sinne der oben gegebenen Definition) zurückführen. So zeigen Superschrauben einen von der Tordierung abhängigen ungemein großen Variationsbereich in der Ganghöhe. Tordiert man z. B. eine aus zwei sich umwindenden, etwas ganghöhenverschiedenen Schraubenfedern gebildete Superschraube (Abb. 17 a, ohne Torsion: Uhrzeiger-Windung) gegen den Uhrzeigersinn

(Abb. 17 *b*, Pfeil), so wird die Ganghöhe nur gering kleiner (dies gilt auch für einfache elastische Schrauben, vgl. Modellversuch 1 *b* bei JAROSCH 1963). Tordiert man sie jedoch im Windungssinn (Abb. 17 *c*, Pfeil), so wird die Ganghöhe je nach Spannungszustand bedeutend vergrößert (Abb. 17 *c*, *d*) und kann auch im Zustand ohne Torsionsspannung erhalten bleiben (Abb. 17 *e*).

4.2. Die Entstehung der uniplanaren Krümmung

Zugleich mit der Tordierung im Windungssinn ändert sich der Windungssinn der Superschraube (Modellversuch 8 *a* bei JAROSCH 1963). Abb. 18 *a* zeigt die Uhrzeiger-Schraube ohne Tordierung, Abb. 18 *b* dasselbe Modell im Uhrzeigersinn tordiert, als Gegenuhrzeiger-Schraube. In Abb. 19 *a* und *b* sind die beiden Schraubenzustände in Achsenansicht photographiert.

Das Vorkommen von ähnlichen, aber entgegengesetzt gewundenen Fibrillenschrauben (Superschrauben) in der Geißel bildet nun eine elegante Möglichkeit für das Verständnis der uniplanaren Windungen. Zwingt man nämlich zwei ähnliche, aber entgegengesetzt gewundene elastische Schraubensfedern (vgl. Abb. 22) durch Drahtklemmen zusammen, so entsteht ein uniplanares Modell (Abb. 23). Die beiden Schraubensfedern sind ja zueinander spiegelbildlich, und ihre Spannungen beim Zusammenzwingen heben sich daher in der Symmetrieebene (in Abb. 22 durch zwei Pfeile bezeichnet) auf. In dieser Ebene liegt dann die uniplanare Krümmung. Flache Schrauben werden hier typische Mäander bilden, mit S-förmig zurückgekrümmten Planarwindungen (vgl. Abb. 5 *b—e* und Abb. 10 *d*), steile Schrauben dagegen mehr sinusförmige Planarwindungen (z. B. Abb. 7 und 9 *a*).

Bei nebeneinander liegenden, im gleichen Sinn gewundenen Superschrauben wird natürlich die Schraubengestalt beibehalten. Die Schraubengestalt der geschädigten Geißel I (Abb. 7, 8 und 9) wie auch der Geißel II (Abb. 12—16) beruht anscheinend auf ausschließlich im gleichen Sinn gewundenen Fibrillenschrauben.

4.3. Welche Fibrillen des 9 + 2-Musters bewirken die Geißelkrümmung?

Die peripheren Doppelfibrillen des bekannten 9 + 2-Musters lassen sich als Querschnitte von Superschrauben deuten (JAROSCH 1968). In ähnlicher Weise könnte man auch die neun Dreifach-Fibrillen des Basalkorns zu deuten versuchen: Zwei Schrauben hängen jeweils in einer, vergleichbar dem Kontakt zwischen den Schrauben eines Drahteinsatzes.

Wenn man die peripheren Doppelfibrillen des Geißelquerschnittes als gegenseitig gewundene Superschrauben zur Erklärung der uniplanaren Überlagerung auffassen möchte, ergeben sich wegen ihrer tangentialen Orientierung große Schwierigkeiten.

Vielleicht kann eine Entscheidung, ob die peripheren Fibrillen Superschrauben sind, durch einen Vergleich mit den Modellstrukturen erfolgen. Wie man in Abb. 19 *a* und *b* erkennt, liegen die Querschnitte der beiden Elemente einer Superschraube jeweils auf einem von der Schraubenachse der Superschraube ausgehenden Radius und das Schraubenelement mit der kleineren Ganghöhe liegt jeweils im Inneren (also näher zur Achse) der Superschraube. Bei einem passiv durch den Druck einer Glasplatte in eine Ebene gelegten Modell (Abb. 20) liegen dagegen diese beiden Elemente uniplanar. Jedoch überkreuzen sie sich pro Ganghöhe

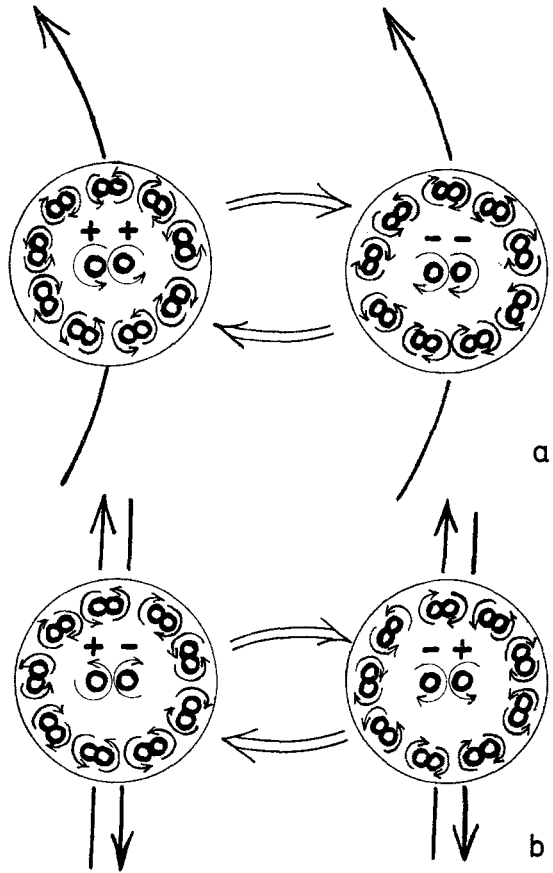


Abb. 24. Die hypothetischen Rotationsverhältnisse im Geißelquerschnitt für Schraubenwellen (*a*) und uniplanare Wellen (*b*). Die für die Geißelkrümmung verantwortlichen Superschrauben sind in den beiden zentralen Fibrillen angenommen. + Bedeutet Uhrzeiger-Schraube, — Gegenuhrzeiger-Schraube (vgl. hierzu Abb. 22). Die jeweils durch Pfeile zyklisch verbundenen Phasen sollen die periodische Änderung der Rotationsrichtungen andeuten. Näheres im Text

zweimal (Pfeile in Abb. 20). Wenn die peripheren Fibrillen tatsächlich Superschrauben sind, könnte es bei entsprechender Fixierung uniplanarer Geißelwellen gelingen, diese Überkreuzungen in Serienschnitten elektronenmikroskopisch nachzuweisen.

Betrachtet man dagegen die beiden zentralen Fibrillen als gegensinnig gewundene Superschrauben, so könnte die uniplanare Krümmung senkrecht zu der Verbindungslinie dieser beiden Fibrillen stehen, was bekanntlich der Schlagenebene der Geißel entspricht. Die peripheren Fibrillen würden nach dieser Vorstellung gleichsam nur einen zusammenhaltenden Käfig für die zentralen Fibrillen bilden. Krümmende Kräfte der peripheren Fibrillen könnten sich

gegenseitig aufheben, so daß sie allein zu einer Geißelkrümmung nicht befähigt wären.

Die Gründe, warum sich der periphere Fibrillenring bekanntlich so orientiert, daß der Durchmesser von der „Brücke“ zur Fibrille 1 senkrecht zu der Verbindungslinie der beiden zentralen Fibrillen steht, bedürfen vermutlich einer hydrodynamischen Analyse.

4.4. Der Wellenablauf

Durch einfache Rotation der Superschraubenmodelle in viskosen Flüssigkeiten (z. B. Honig) wird der an Geißeln sichtbare Wellenablauf täuschend ähnlich nachgeahmt (JAROSCH 1968). Das rhythmische Schlagen der Geißeln beruht demnach nicht auf einer periodischen Kontraktion und Wiederausdehnung der Geißelfibrillen, sondern auf dem Wellenablauf der Windungen bei der Rotation einer Schraube. Abb. 21 zeigt einige Bewegungsphasen solch eines Modellversuches. Die beiden ineinanderhängenden Einzelschrauben der Superschraube rotieren hier um zwei getrennte Achsen, wobei es, bedingt durch den großen Widerstand des Mediums, zu einer flexiblen Verformung der Superschrauben-Windungen kommt. Die tatsächliche Rotation ist deshalb viel schneller als die Rotation der Gestalt der Superschraube (Einzelheiten bei JAROSCH 1968). Dadurch kann der Wellenablauf an verschiedenen Stellen der Superschraube (wie auch der Geißel) verschieden schnell sein. Eine Biegung kann wie in Abb. 16 am gleichen Ort verweilen, während die Wellen erst peripher davon weiterlaufen. Die an den Geißeln beschriebene stoßweise oder sprunghafte Wellenbewegung tritt am rotierenden Modell stets dann auf, wenn die inneren Widerstände durch Biegung des Modells stärker werden (vgl. das analoge Verhalten der Bakteriengeißeln und Spirochäten bei JAROSCH 1967).

Unter der oben gemachten Annahme, daß die beiden zentralen Fibrillen für die Geißelkrümmung verantwortlich sind, ergeben sich für den Geißelquerschnitt die in Abb. 24 dargestellten, hypothetischen Rotationsverhältnisse. Der uniplanare Wellenablauf läßt sich einfach durch die Rotation der gegenseitig gewundenen Schraubenfibrillen (+ — oder — +) verstehen, wobei sich diese in entgegengesetzter Richtung drehen müssen (Abb. 24 b). Die für Schraubenwellen postulierten gleichsinnig gewundenen Schraubenfibrillen (+ + oder — —) würden dementsprechend in gleicher Richtung rotieren (Abb. 24 a). Dadurch, daß sich bei der Änderung der Rotationsrichtung (Übergang vom in Abb. 24 links dargestellten Zustand in den rechts dargestellten und umgekehrt) auch die Windung der Superschraube ändert (vgl. Abb. 18 und 19), können die Geißelwellen stets in der gleichen Richtung laufen (vgl. JAROSCH 1963, 1968).

Die Rotationsrichtungen der peripheren Fibrillen sind für das hier vorgeschlagene Geißelmodell von geringerer Bedeutung. Es wurden in Abb. 24 aber jene Rotationsrichtungen eingezeichnet, welche die geringste Reibung ergeben und auch die Besonderheit der „Brücke“

zwischen den Fibrillen 5 und 6 infolge der einzigen gegenläufigen Bewegung benachbarter Fibrillen zum Ausdruck bringen könnten. Sicherlich wird der submikroskopische Wellenablauf der peripheren Fibrillen den Wellenablauf an den zentralen Fibrillen unterstützen oder hemmen, je nachdem ob er in gleicher oder entgegengesetzter Richtung erfolgt. Dieser submikroskopische Wellenablauf ist offenbar auch für den Stofftransport bzw. die Teilchenbewegung entlang der Geißel (vgl. SATIR 1965) verantwortlich. Das Auftreten des Tropfens (Abb. 8 d und 11) läßt sich so durch den Ausfall der Rotation und der damit verbundenen Scherkräfte an einigen oder allen Fibrillen verstehen. Ähnliche Tropfen treten auch beim Bewegungsverlust feiner Amöben-Filopodien auf.

Literatur

- ASTBURY, W. T., E. BEIGHTON, and C. WEIBULL, 1955: Fibrous proteins and their biological significance. Symp. Soc. Exp. Biol. **9**, 282—305.
- BISHOP, D. W., 1962: Sperm motility. Physiol. Rev. **42**, 1—59.
- BOVEE, E. C., T. L. JAHN, J. R. C. FONSECA, and M. LANDMAN, 1963: Abstr. 7th Ann. Meeting Biophys. Soc., 1963 MD 2.
- BRADLEY, D. E., 1965: Ultrastructure of some chrysophycean flagella. Excerpta medica Int. Congr., Ser. **91**, 336.
- 1966: The ultrastructure of the flagella of three chrysomonads with particular reference to the mastigonemes. Exp. Cell Res. **41**, 162—173.
- BROKAW, C. J., and L. WRIGHT, 1963: Bending waves of the posterior flagellum of *Ceratium*. Science **142**, 1169—1170.
- BÜTSCHLI, O., 1883—1887: Protozoen. In: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1, 2.
- DOETSCH, R. N., 1966 a: Some speculations accounting for the movement of bacterial flagella. J. theor. Biol. **11**, 411—417.
- 1966 b: Notes on some structural features of *Sphaerotilus natans*. Arch. Mikrobiol. **54**, 46—55.
- GRAY, J., 1928: Ciliary movement. London and New York: Cambridge Univ. Press.
- HUBER-PESTALOZZI, G., 1941: Das Phytoplankton des Süßwassers. In: Die Binnengewässer (A. THIENEMANN, ed.), Bd. 16, 2. Teil. Stuttgart: E. Schweizerbart.
- JAHN, T. L., and J. FONSECA, 1963: J. Protozool. **10** (Suppl.), 11.
- and E. C. BOVEE, 1964: Protoplasmic movements and locomotion of Protozoa. In: Biochemistry and physiology of protozoa (S. H. HUNTER, ed.). New York and London: Academic Press.
- 1965: Movement and locomotion of microorganisms. Ann. Rev. Microbiol. **19**, 21—58.
- M. D. LANDMAN, and J. R. FONSECA, 1964: The mechanism of locomotion of flagellates. II. Function of the mastigonemes of *Ochromonas*. J. Protozool. **11**, 291—296.
- — 1965: Locomotion of Spirochetes. Trans. Amer. Micros. Soc. **84**, 395—406.
- D. E. WILSON, and J. R. FONSECA, 1965: Flagellar ultrastructure of *Codonosiga*. Second Intern. Conference Protozoology, Nr. 335 (Excerpta medica Int. Congr., Ser. No. 91).
- E. BOVEE, and R. W. DRUM, 1967: Motility in algae. J. Phycol. **3** (Suppl.), 7—8.
- JAROSCH, R., 1963: Grundlagen einer Schrauben-Mechanik des Protoplasmas. Protoplasma **57** (HÖFLER-Festschrift), 448—500.
- 1964 a: Srew-mechanical basis of protoplasmic movement. In: Primitive motile systems in cell biology (R. D. ALLEN and N. KAMIYA, eds.). New York and London: Academic Press.
- 1964 b: Zur quantitativen Theorie der Proteinschrauben-Ganghöhen von Bakteriengeißeln. J. theor. Biol. **7**, 171—180.

- JAROSCH, R., 1967: Studien zur Bewegungsmechanik der Bakterien und Spirochäten des Hochmoores. Österr. Bot. Z. **114**, 255—306.
- 1968: Rotationen von Superschrauben in viskosen Lösungen. Modellversuche zur Entstehung der Transversalwellen an Geißeln und Protoplasmafibrillen. Biorheology **5**, 303—311.
- 1969 a: Das sterische Verhalten der Alpha-Helix. Z. Naturforsch. **24 b**, 672—680.
- 1969 b: Lebendbeobachtungen an Bakteriengeißeln. Mikroskopie (KISSER-Festschrift).
- KRIJGSMANN, B. J., 1925: Beiträge zum Problem der Geißelbewegung. Arch. Protistenk. **52**, 478—489.
- LOWNDES, A. G., 1941: On flagellar movement in unicellular organism. Proc. Zool. Soc. (Lond.) **111 A**, 11—134.
- LOWY, J., and M. SPENCER, 1968: Structure and function of bacterial flagella. In: Aspects of Cell Motility. Cambridge Univ. Press.
- MANTON, I., 1955: Observations with the electron microscope on *Synura caroliniana*. Proc. Leeds Phil. Soc. (Sci. sec.) **8**, 306—316.
- METZNER, P., 1923: Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwiss. **11**, 365—372, 395—399.
- PETERSON, J. P., 1918: Om *Synura uvella* Stein og nogle andre Chrysomonadiner Vidensk. Medd. fra Danks. Naturhist. **69**, 345—357.
- SATIR, P., 1965: Structure and function in cilia and flagella. In: Protoplasmatologia (Handb. d. Plasmaforschung), III. Ed., 1—52. Wien-New York: Springer.
- SCHNEPF, E., und G. DEICHGRÄBER, 1969: Über die Feinstruktur von *Synura petersenii* unter besonderer Berücksichtigung der Morphogenese ihrer Kieselschuppen. Protoplasma **68**, 85—106.

Anschrift des Verfassers: Dr. ROBERT JAROSCH, Botanisches Institut der Universität Salzburg, Freisaalweg 16, A-5020 Salzburg, Österreich.