

Bakterielle Motilität

Magnetisch unterstützte Navigation in Bakterien

DANIEL PFEIFFER

LEHRSTUHL FÜR MIKROBIOLOGIE, UNIVERSITÄT BAYREUTH

Magnetotactic bacteria align with Earth's magnetic field using tiny internal structures called magnetosomes. This passive alignment is complemented by swimming with flagella and aerotaxis, facilitating navigation toward low-oxygen areas in aquatic environments. This article explores not only the basics but also the molecular mechanisms behind magnetically assisted navigation in bacteria.

DOI: 10.1007/s12268-025-2599-1

© The Author(s) 2025

■ Unterschiedliche Organismen – von Mikroben bis zu höheren Tieren – orientieren sich am Erdmagnetfeld. Ein faszinierendes Beispiel sind magnetotaktische Bakte-

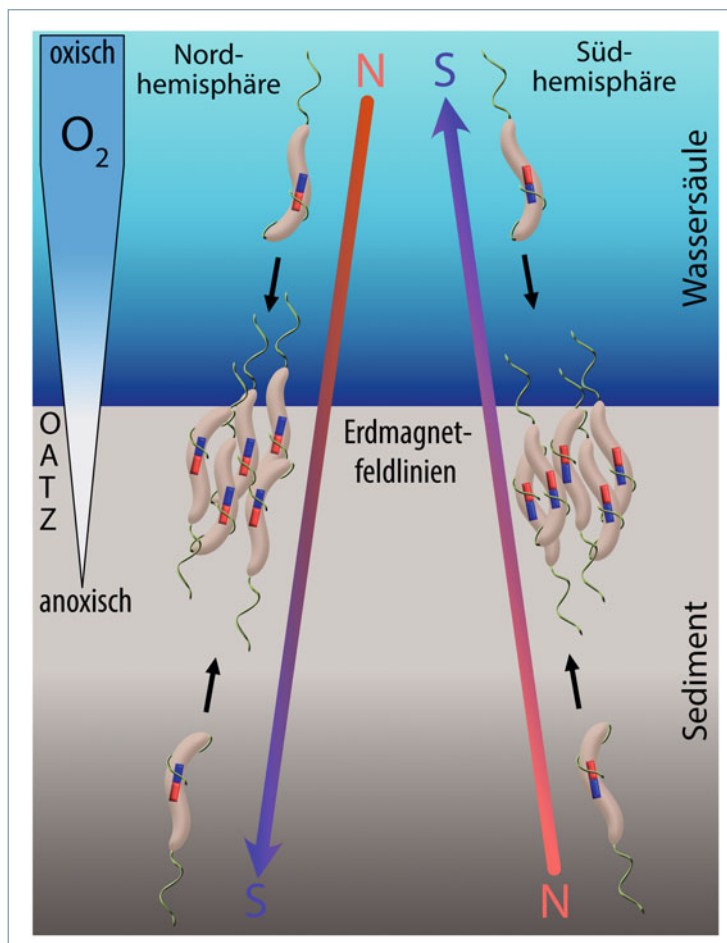
rien (MTB), die sich mithilfe von Magnetosomen – kettenförmig angeordneten, membranumhüllten Nanopartikeln eines magnetischen Eisenminerals – entlang der Erdmag-

netfeldlinien ausrichten [1, 2]. Die passive magnetische Ausrichtung ergänzt aktives Schwimmen mittels Flagellen sowie Aerotaxis – die zeitabhängige chemosensorische Wahrnehmung von Änderungen der Sauerstoffkonzentration mit anschließender Anpassung der Schwimmrichtung. Diese Magneto-Aerotaxis beschreibt eine Strategie, die die Bewegung der MTB auf eine eindimensionale Bahn entlang der Erdmagnetfeldlinien lenkt und so die Suche nach mikro- und anoxischen Nischen innerhalb der Sauerstoff- und Redoxgradienten aquatischer Lebensräume optimiert (**Abb. 1**, [2, 3]).

Neben der rein physikalisch bedingten magnetischen Ausrichtung zeigen insbesondere MTB aus Umweltproben eine Richtungstendenz im Magnetfeld (nord- bzw. süd-

suchende „polare Magneto-Aerotaxis“ oder „Schwimm-polarität“), die mechanistisch eng mit der Aerotaxis verknüpft ist und vermutlich die Navigation zu bevorzugten Habitaten erleichtert [1–3].

MTB sind in aquatischen Habitaten (sowohl im Meer als auch im Süßwasser) weit verbreitet und zeichnen sich durch eine große morphologische Diversität aus, die sich sowohl in den Zellformen als auch in der Kristallform und Kettenmorphologie der Magnetosomen widerspiegelt. Es wurden sogar mehrzellige Vertreter sowie Symbiosen zwischen MTB und eukaryotischen Einzellern beschrieben [2]. Zu den wenigen kultivierbaren und genetisch zugänglichen MTB gehört das Alphaproteobakterium *Magnetospirillum gryphiswaldense* (mikrobe-des-jahres.de, Jahr 2019 und doi: 10.1007/s12268-019-0997-y; **Abb. 2A**), das als



▲ **Abb. 1:** Modell der Magneto-Aerotaxis (exemplarisch für *Magnetospirillen* dargestellt). In chemisch geschichteten Gewässern orientieren sich magnetotaktische Bakterien (MTB) sowohl am Erdmagnetfeld als auch an Sauerstoff- und Redoxunterschieden, um die für sie günstige oxisch-anoxische Übergangszone (OATZ) zu erreichen – eine dünne Schicht in den obersten Millimetern von Sedimenten, wo nur wenig Sauerstoff vorhanden ist. Befinden sich die Bakterien oberhalb dieser Zone, schwimmen sie bevorzugt nach unten; unterhalb der Zone bewegen sie sich nach oben. Nord- bzw. südsuchende Magneto-Aerotaxis (entsprechend der überwiegend beobachteten Richtungstendenz in MTB-Anreicherungsproben aus der jeweiligen Hemisphäre) beschreibt hierbei die Tendenz der Zellbewegung bei zu hohen Sauerstoffwerten in Richtung des magnetischen Süd- bzw. Nordpols eines Magnetfelds. Das heutige Erdmagnetfeld ist so beschaffen, dass der „Nordmagnetpol“ der Erde physikalisch ein magnetischer Südpol ist – und umgekehrt.

Modellorganismus für die Biogenese der Magnetosomen und die Magneto-Aerotaxis dient [1, 2].

Magnetische Ausrichtung und Magnetoskelett

Um als intrazelluläre Kompassnadel zu fungieren, sind Magnetosomen innerhalb der Zelle in der Regel zu Ketten angeordnet [1, 2]. Dadurch entsteht ein magnetischer Dipol, der als Summe der einzelnen Magnetosomendipole stark genug ist, um die Bakterien im relativ schwachen geomagnetischen Feld auszurichten [2]. *M. gryphiswaldense* besitzt ein mehrteiliges Zytoskelett („Magnetoskelett“), das sowohl die Ausbildung von Magnetosomenketten (bakterielles Aktin MamK; **Abb. 2B**) als auch deren Ausrichtung entlang der Rotationsachse des helikalen Zellkörpers (MamY-Protein) organisiert [1, 2]. Selbst zwischen nahe verwandten Laborstämmen zeigen sich Unterschiede in den Magnetosomenketten: In *Paramagnetospirillum magneticum* regulieren beispielsweise akzessorische Proteine die Bildung von Ketten mit Lücken, während *M. gryphiswaldense* kontinuierliche Ketten bildet [2, 4]. In *M. gryphiswaldense* entdeckten wir zudem eine Verknüpfung zwischen dem allgemeinen, die Zellform bestimmenden Zytoskelett und dem Magnetoskelett [5]. Unsere Arbeitsgruppe zeigte darüber hinaus, dass das Magnetoskelett essenziell für die magnetische Navigation ist, da das Entfernen einzelner Komponenten – und die damit verbundene Störung der Kettenanordnung der Magnetosomen – entweder zu einer eingeschränkten magnetischen Orientierung oder zu deren vollständigem Verlust führt [6].

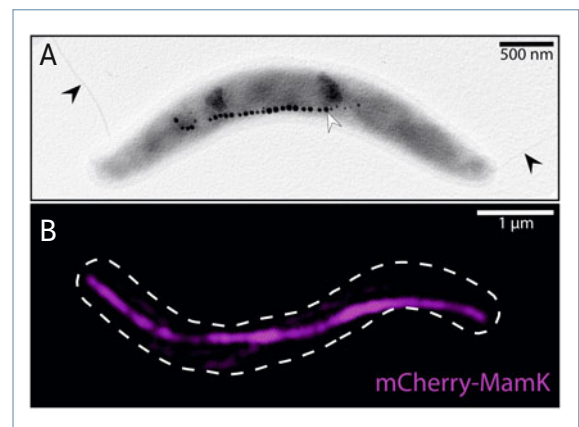
Chemosensorische Komplexität bei magnetotaktischen Bakterien

Interessanterweise besitzt auch *M. gryphiswaldense* eine Schwimmpolarität (**Abb. 3A**). In Laborkulturen unter homogener Sauerstoffkonzentration geht diese verloren (etwa gleiche Teile der Population schwimmen zum magnetischen Nord- bzw. Südpol), kann jedoch innerhalb weniger Generationen in einem Sauerstoffgradienten mit überlagertem Magnetfeld wiedergewonnen werden [3]. Die überwiegende Richtungstendenz auf Populationsebene (nord- bzw. südsuchend) hängt von der Orientierung des Magnetfelds während der Kultivierung ab (vgl. **Abb. 1**) und zudem unmittelbar davon, ob sich die Zellen während der Beobachtung ober- oder unterhalb ihres bevorzugten Sauerstoffbe-

reichs befinden [3]. Diese Beobachtungen verbinden Aerotaxis eng mit der Schwimmpolarität, was Fragen nach dem molekularen Steuermechanismus aufwirft.

Wie bei nicht-MTB reguliert der chemosensorische Apparat die Steuerung der Flagellenmotoren in MTB. Die zugrunde liegenden Systeme sind jedoch deutlich komplexer als bei typischen Modellorganismen wie *Escherichia coli* und bislang nur wenig verstanden. *M. gryphiswaldense* besitzt beispielsweise rund 55 Gene für Chemorezeptoren (Methylakzeptierende Chemotaxis-Proteine, MCPs), vier Operons (*cheOp1-4*), die für Chemotaxisssysteme codieren, sowie zahlreiche weitere Gene, die mit der Motilität in Zusammenhang stehen [2, 3, 7, 8]. Die ausgeprägte aerotaktische Reaktion vermittelt das Chemotaxisssystem 1 (**Abb. 3B**), das basierend auf bioinformatischen Vorhersagen die Signale des Großteils der MCPs vereint [3, 7, 8]. Die Deletion von *cheOp1* führt zum Verlust von Aerotaxis und Schwimmpolarität und bestätigt so deren Zusammenhang auf molekularer Ebene [3]. Daneben entdeckten wir, dass das Chemotaxisssystem 4 eine akzessorische Funktion bei der Aerotaxis besitzt und dass sich Proteine aus beiden Chemotaxisssystemen (1 und 4) in unterschiedlichen Clustern nahe der Zellpole (**Abb. 3B**) und Flagellenmotoren lokalisieren [7].

Die Rolle der Vielzahl an MCPs in MTB ist bislang nur unzureichend verstanden. Erste Einblicke konnten wir kürzlich durch die Charakterisierung eines ungewöhnlich aufgebauten, zweiteiligen MCPs in *M. gryphiswaldense* gewinnen: Hier besteht die sensorische Domäne aus einem separaten Protein, das mit dem eigentlichen Rezeptor interagiert und über den Redox-Kofaktor Flavinadenindinukleotid (FAD) vermutlich den energetischen Zustand der Zelle misst [8]. Eine Deletion der zugehörigen Gene führt zu einer Fehlorientierung der Zellen hin zu höheren Sauerstoffkonzentrationen (**Abb. 3C**, [8]). Neben Sauerstoff beeinflussen auch andere Umweltreize die Navigation der MTB. So wurden neben lichtinduzierten

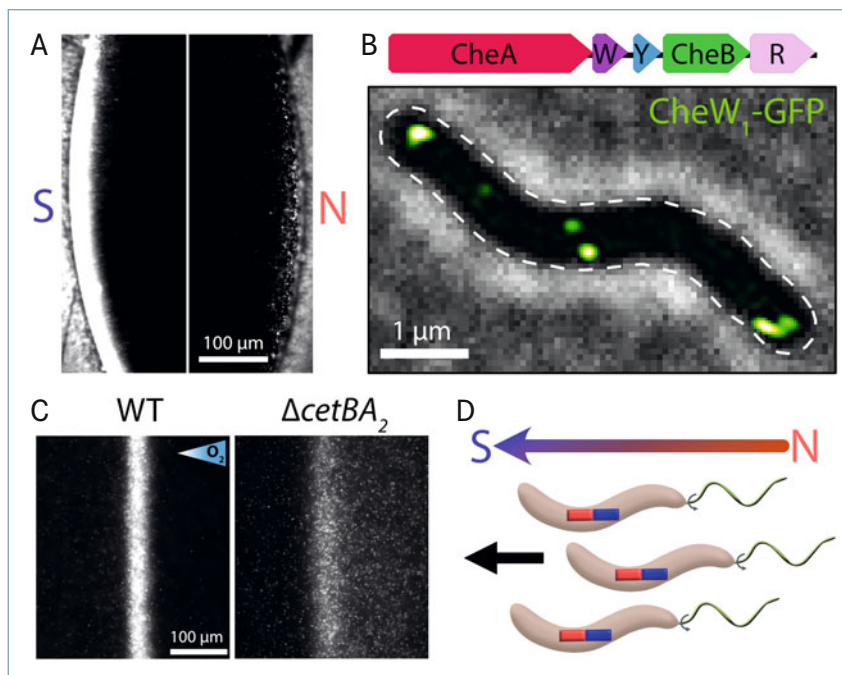


▲ Abb. 2: Lokalisierung der Magnetosomenketten und des Magnetoskeletts in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. **A**, Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme von *Magnetospirillum gryphiswaldense* mit jeweils einem Flagellum (schwarze Pfeilspitzen) an jedem Zellpol. Einzelne Magnetosomen (weiße Pfeilspitze) bestehen aus Magnetit und erreichen eine finale Größe von etwa 45 nm [1, 2]. **B**, Lokalisierung von MamK (fusioniert mit dem fluoreszierenden Protein mCherry) in *M. gryphiswaldense* in Filamenten, die an der Ausbildung der Magnetosomenketten beteiligt sind (hochauflösende Fluoreszenzmikroskopie mittels strukturierter Beleuchtung [5]). Einzelne Magnetosomen werden über das Adapterprotein MamJ mit den MamK-Filamenten verknüpft [1, 2]. Für die Ausrichtung der Ketten entlang der Rotationsachse der Zellen ist das ebenfalls filamentös lokalisierte Protein MamY verantwortlich (hier nicht gezeigt) [1, 2].

Reaktionen auch Richtungswechsel in Reaktion auf Oberflächenkontakt beobachtet – ein Aspekt, der besonders relevant erscheint angesichts der komplexen und strukturierten Lebensräume dieser Mikroorganismen in aquatischen Sedimenten [2]. Zudem wurde eine Wahrnehmung des Erdmagnetfelds über spezifische Rezeptoren (Magnetorezeption) zusätzlich zu einer rein physikalisch-bedingten passiven Ausrichtung diskutiert [6, 8].

Flagellen zur Fortbewegung magnetotaktischer Mikroben

Neben der Vielzahl an Zellformen zeichnen sich MTB auch durch unterschiedliche Flagellierungsmuster aus. So schwimmt beispielsweise *Magnetococcus marinus* angetrieben von zwei Bündeln mit jeweils sieben Flagellen und erreicht dadurch Schwimgeschwindigkeiten von über 500 µm/s (mehr als 200 Körperlängen pro Sekunde), womit es zu den schnellsten Schwimmern in der Welt der Bakterien gehört [9]. Magnetospirillen wurden hingegen als amphitrich beschrieben (ein Flagellum je Zellpol), was besondere Anforderungen an die Koordination der gegenüberliegenden Flagellenmotoren stellt [1, 3]. Aktuelle Arbeiten unse-



▲ **Abb. 3:** Schwimmpolarität und Aerotaxis in *Magnetospirillum gryphiswaldense*.

A, Anreicherung von *Magnetospirillum gryphiswaldense*-Zellen am Südpol eines Magneten in einem luftexponierten Tropfen (Tropfenränder im Dunkelfeld [6]). **B,** Für die Aerotaxis hauptverantwortlich ist das Chemotaxis-Operon 1; das zugehörige Chemotaxisprotein CheW1, fusioniert mit dem fluoreszierenden Protein GFP, lokalisiert an den Zellpolen sowie an der Zellteilungsebene (hochauflösende Fluoreszenzmikroskopie mittels strukturierter Beleuchtung [7]). **C,** Innerhalb eines Sauerstoffgradienten in einer Glaskapillare bilden Zellen des Wildtyps von *M. gryphiswaldense* (links) eine scharfe aerotaktische Bande, die wenige Millimeter unterhalb der Luft-Flüssigkeits-Grenzfläche liegt und die bevorzugte Lokalisierung unter mikrooxygenen Bedingungen widerspiegelt. Das rechte Bild zeigt die aerotaktische Bande einer MCP-Deletionsmutante mit einer gestörten Bandenbildung und Orientierung hin zu höheren Sauerstoffkonzentrationen [8]. Beobachtung im Dunkelfeld innerhalb eines Nullfelds; die Orientierung des Sauerstoffgradienten in den Kapillaren ist durch ein Dreieck gekennzeichnet. **D,** Eine magnetfeldabhängige Schwimmrichtung könnte dadurch entstehen, dass ein Flagellum stets identisch relativ zum Gesamtdipolmoment der Magnetosomenkette (dargestellt durch Stabmagneten) positioniert ist. Der schwarze Pfeil kennzeichnet die bevorzugte Schwimmrichtung in Bereichen oberhalb der bevorzugten Sauerstoffkonzentration.

Hier steht
eine Anzeige.

 Springer

rer Arbeitsgruppe (Manuskript in Vorbereitung) deuten darauf hin, dass bei *M. gryphiswaldense* das Wrapping – ein Umwickeln des Zellkörpers durch das vordere Flagellum (Abb. 1) – eine entscheidende Rolle bei der Fortbewegung spielt und dass auch ein einzelnes Flagellum für die Navigation ausreicht. Wir vermuten zudem, dass eine Form zellulärer Polarität – etwa die Anordnung einzelner Flagellen (Abb. 3D) oder strukturell unterschiedlicher Flagellenmotoren bei bipolar begeißelten Magnetospirillen relativ zum resultierenden Gesamtdipolmoment der Magnetosomenkette – die Festlegung der nord- bzw. südsuchenden Schwimmpolarität steuern könnte [1, 3]. Wie die Schwimmpolarität auf Einzelzellebene bestimmt, vererbt und auf Populations-

ebene selektiert wird, ist bislang jedoch kaum verstanden und Gegenstand unserer aktuellen Forschungsarbeiten.

Evolution und Anwendung magnetischer Navigation

Eine weitere interessante Fragestellung betrifft die evolutionäre Entwicklung der Magneto-Aerotaxis und heutigen Vielfalt an MTB, die mit einem vermuteten evolutionären Ursprung von etwa 3,2 Milliarden Jahren die ursprünglichsten magnetfeldsensitiven Organismen darstellen – insbesondere vor dem Hintergrund der Veränderlichkeit des Erdmagnetfelds, das im Laufe der Erdgeschichte wiederholt Intensitätsabschwächungen und sogar vollständige Polumkehrungen erfahren hat [2]. Im Rahmen des DFG-Schwer-

punktprogramms *DeepDyn* (www.geo.lmu.de/deepdyn/) untersuchen wir derzeit, wie Veränderungen des Erdmagnetfelds die Evolution der MTB beeinflusst haben könnten. Grundlegende Erkenntnisse zu den molekularen Mechanismen der Magneto-Aerotaxis sind zudem von Interesse für potenzielle Anwendungen von MTB als magnetisch steuerbare Mikroroboter, etwa für medizinische Applikationen [2, 8]. ■

Literatur

- [1] Müller FD, Schüler D, Pfeiffer D (2020) A Compass to Boost Navigation: Cell Biology of Bacterial Magnetotaxis. *J Bacteriol* 202: e00398-20
- [2] Schüler D, Dziuba M, Pfeiffer D, Uebe R (2025) Biosynthesis and Function of Magnetic Organelles in Magnetotactic Bacteria. *Nat Rev Microbiol*, <https://doi.org/10.1038/s41579-025-01234-2>
- [3] Popp F, Armitage JP, Schüler D (2014) Polarity of Bacterial Magnetotaxis Is Controlled by Aerotaxis Through a Common Sensory Pathway. *Nat Commun* 5: 5398
- [4] Wan J, Monteil CL, Taoka A et al. (2022) McaA and McaB Control the Dynamic Positioning of a Bacterial Magnetic Organelle. *Nat Commun* 13: 5652
- [5] Pfeiffer D, Toro-Nahuelpan M, Awal RP et al. (2020) A Bacterial Cytolinker Couples Positioning of Magnetic Organelles to Cell Shape Control. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 32086–32097

- [6] Pfeiffer D, Schüler D (2020) Quantifying the Benefit of a Dedicated "Magnetoskeleton" in Bacterial Magnetotaxis by Live-Cell Motility Tracking and Soft Agar Swimming Assay. *Appl Environ Microbiol* 86: e01976-19
- [7] Pfeiffer D, Herz J, Schmiedel J et al. (2020) Spatiotemporal Organization of Chemotaxis Pathways in *Magnetospirillum gryphiswaldense*. *Appl Environ Microbiol* 87: e02229-20
- [8] Herz J, Weigel C, Scheder L et al. (2025) A Two-Protein Chemoreceptor Complex Regulates Oxygen Thresholds in Bacterial Magneto-Aerotaxis. *Advanced Science* 12: e17315
- [9] Bente K, Mohammadinejad S, Charsooghi MA et al. (2020) High-Speed Motility Originates from Cooperatively Pushing and Pulling Flagella Bundles in Bilophotrichous Bacteria. *eLife* 9: e47551

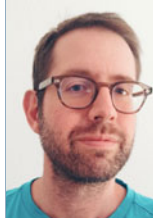
Funding: Open Access funding enabled and organized by Projekt DEAL.
Open Access: This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and

reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

Korrespondenzadresse:

PD Dr. Daniel Pfeiffer
 Lehrstuhl für Mikrobiologie
 Universität Bayreuth
 Universitätsstraße 30
 D-95447 Bayreuth
daniel.pfeiffer@uni-bayreuth.de
www.mikrobiologie.uni-bayreuth.de

AUTOR



Daniel Pfeiffer

2002–2009 Studium der Technischen Biologie an der Universität Stuttgart.
 2009–2013 Promotion und 2013–2014 PostDoc an der Universität Stuttgart.
 Seit 2014 PostDoc und Gruppenleiter an der Universität Bayreuth. 2023 Habilitation im Fach Mikrobiologie an der Universität Bayreuth.