

(Aus dem Institut für Strahlenforschung der Universität Berlin.)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE PHOTOTAXIS.  
III. MITTEILUNG. DIE UMKEHR DER REAKTIONSRICHTUNG BEI  
STARKEN LICHTINTENSITÄTEN UND IHRE BEDEUTUNG FÜR EINE  
ALLGEMEINE THEORIE DER PHOTISCHEN REIZWIRKUNG.

Von

A. LUNTZ.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. November 1931.)

Seitdem OLTMANN<sup>1</sup> entdeckt hat, daß die Richtung der phototaktischen Reaktion bei *Volvox* von der Intensität des Lichtreizes abhängig ist, hat man dieselbe Beobachtung an zahlreichen anderen ein- und vielzelligen Organismen gemacht. Jedoch fehlte es bis vor kurzem an einer theoretischen Erklärung für diese Beobachtungen. Man begnügte sich gewöhnlich damit, von einer „Umstimmung“ oder „Schädigung“ durch hohe Lichtintensitäten zu sprechen, wodurch ja noch nichts erklärt wird. Vor einigen Jahren hat dann MAST<sup>2</sup> den Versuch unternommen, eine theoretische Grundlage für die Erklärung der Erscheinungen der Reaktionsumkehr zu schaffen. MAST kam dabei zu einer überaus komplizierten Theorie, die mit vier hypothetischen Substanzen und sieben ebenso hypothetischen Hilfsannahmen operiert, und dadurch eher zu einer Umschreibung der Tatsachen als zu deren Erklärung dient, trotzdem aber nicht in der Lage ist, allen von MAST beobachteten Erscheinungen gerecht zu werden. Dieses unbefriedigende Ergebnis des MASTschen Versuchs, sowie die Erkenntnis, daß das Studium der Reaktionsumkehr uns zu einem tieferen Einblick in die durch den Lichtreiz bewirkten Reaktionen verhelfen könnte, veranlaßte mich, dieses Problem in Angriff zu nehmen. Die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen und Versuche sind zum größten Teil nur nebenbei im Laufe anderer Untersuchungen über die Phototaxis grüner Protisten gemacht worden. Trotzdem es sich also nicht um eine planmäßig durchgeführte Untersuchung handelt, reicht doch das vorhandene Material dazu aus, einen Erklärungsversuch für die Erscheinungen der Reaktionsumkehr

<sup>1</sup> Flora (Jena) 83, 1 (1897). Z. Bot. 9, 257 (1917).

<sup>2</sup> Z. vergl. Physiol. 5, 730 (1927).

zu ermöglichen und gleichzeitig unser Wissen über das Wesen der phototaktischen Reaktionen zu bereichern.

Als Versuchsobjekt dienten verschiedene grüne Einzellige, deren Kulturmethode in der ersten Mitteilung dieser Untersuchungen<sup>1</sup> beschrieben worden sind. Die meisten Versuche wurden mit dem für diese Zwecke besonders günstigen *Volvox* gemacht. Es wurde sowohl die in Mitteilung I wie auch die in Mitteilung II<sup>2</sup> beschriebene Versuchs- und Apparatenanordnung verwendet. Da es unmöglich war, eine monochromatische Lichtquelle von genügender Intensität herzustellen, wurde meist das gesamte sichtbare Licht eines Osrampunktbrenners Type *G II* (vgl. Mitteilung I) verwendet. Der Schwellenwert dieses Lichtes betrug für *Volvox* etwa 1,5, für *Eudorina elegans* etwa 0,8 Erg qcm/sec. Die höchste erreichbare Intensität betrug rund 100000 Erg qcm/sec. Bei dieser Intensität waren noch alle *Eudorina*-Kolonien positiv, dagegen fast alle *Volvox*-Kolonien negativ phototaktisch. Außerdem wurden noch einige Versuche mit dem gewöhnlich negativ phototaktischen Chlorogonium gemacht, die mit den an positiv phototaktischen Arten gewonnenen Resultaten aufs beste übereinstimmen.

Beobachtet man das Verhalten von *Volvox* in Licht von verschiedener Intensität, so findet man folgende Verhältnisse. Bei schwachem Licht (in der Nähe der Schwelle) verlaufen alle Reaktionen langsam und unsicher. Ganz allmählich, auf stark gewundenen Bahnen, sammeln sich die Kolonien am belichteten Rand der Versuchsgefäße an. Haben sie ihn erreicht, so bleiben sie weiter beweglich, schwimmen nach verschiedenen Richtungen seitwärts oder sogar vom Licht weg, allerdings immer nur ganz kurze Strecken, und kommen dann zu der Eintrittsstelle des Lichtbündels zurück. Es herrschen auffallende individuelle Unterschiede in der Empfindlichkeit der einzelnen Kolonien; in der ersten Mitteilung wurde schon erwähnt, daß die jungen Kolonien am empfindlichsten sind; der oben angeführte Schwellenwert von 1,5 Erg qcm/sec bezieht sich entsprechend auf diese Gruppe, man findet jedoch junge Kolonien, die erst bei dem 10fachen dieses Wertes zu reagieren anfangen. Mit steigender Lichtintensität werden die Reaktionen lebhafter, die Schwimmbahnen verlaufen geradliniger. Bei etwa 75 Erg qcm/sec (der 50fachen Schwelendosis) ist das Optimum der Orientierungsfähigkeit erreicht; von hier bis zu etwa 1500 Erg qcm/sec bleiben die Schwimmbahnen unverändert, sie verlaufen zwar nicht vollkommen geradlinig, aber die Abweichungen sind auf ein Minimum reduziert. Die Ansammlungen am Lichttrand sind kompakt, die Kolonien „kleben“ an der Eintrittsstelle des Lichtbündels, ein Hin- und Herschwimmen wie bei schwachen Intensitäten findet nur

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. 14, 68 (1931).

<sup>2</sup> Diese Zeitschr. 15, 652 (1931).

ausnahmsweise statt. Die Schwimgeschwindigkeit beträgt bei 1500 Erg qcm/sec etwa das doppelte derjenigen bei 75 Erg qcm/sec (genaue Messungen sind nicht ausgeführt worden). Die Bewegung der einzelnen Kolonien zur Lichtquelle erfolgt in der Weise, daß nach Beginn der Bewegung die Geschwindigkeit zunächst ansteigt, dann aber gleichmäßig wird und es bis zum Erreichen des belichteten Randes auch bleibt. Waren die Kolonien vorher längere Zeit im Dunkel, so kommt es ab und zu vor, daß nach Einschalten des Lichtes einzelne Kolonien sogleich das Höchstmaß an Geschwindigkeit entwickeln, und wie aus der Kanone geschossen auf die Lichtquelle zueilen<sup>1</sup>. Diese Fälle sind jedoch überaus selten.

Wird die Lichtintensität über 1500 Erg qcm/sec gesteigert, so macht sich eine auffallende Veränderung im Verhalten der *Volvox*-Kolonien bemerkbar. Zunächst tritt mit Annäherung an die Lichtquelle eine Verzögerung der Vorwärtsbewegung in Erscheinung<sup>2</sup>, die von etwa 10000 Erg qcm/sec aufwärts von einer immer zunehmenden Störung der Orientierung begleitet wird. Die Kolonien weichen immer mehr von der direkten Bahn auf die Lichtquelle seitwärts ab, sie sammeln sich an der Grenze der Eintrittsstelle des Lichtbündels in das Versuchsgefäß. Schließlich bei 20000 Erg qcm/sec fangen die ersten Kolonien (die ältesten, vgl. I. Mitteilung) an, deutliche negativ-phototaktische Bewegungen auszuführen. Steigert man die Lichtintensität noch weiter, so werden immer mehr Kolonien negativ-phototaktisch, wobei sich wiederum große individuelle Differenzen bemerkbar machen. Bei 100000 Erg qcm/sec bleiben nur noch ganz wenige junge Kolonien dauernd in dem dem Licht zugekehrten Teil der Gefäße; die übrigen Kolonien sind über das Gefäß verstreut, so daß zunächst der Eindruck erweckt wird, als ob sie sich gegenüber dem Licht neutral verhielten. Daß es kein wirklicher Indifferenzzustand ist, wie es z. B. MAST annimmt, zeigt eine nähere Beobachtung dieser Kolonien; die meisten liegen fast völlig unbeweglich, wie gelähmt oder erstarrt, einige wenige schwimmen ziemlich langsam, ruckweise herum; der Raum, in dem sie sich bewegen, ist aber in der Richtung des Lichtstrahles sehr eng bemessen, er beträgt kaum  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  cm; quer zur Lichtrichtung dagegen bewegen sie sich ziemlich frei, soweit sie die Grenzen des Lichtbündels nicht überschreiten. (In einem neutralen Zustand müßten sie sich aber nach allen Richtungen frei bewegen können.) Wir haben es also nicht mit einem Indifferenzzustand, sondern mit einem typischen Optimum zu tun. Die manchmal recht gleichmäßige Verteilung über das Versuchsgefäß, die den Eindruck der Indifferenz erweckt, kommt nur durch die früher erwähnten großen individuellen Empfindlichkeitsunterschiede zwischen den einzelnen Kolonien zustande.

Es müssen hier gleich einige Worte über den Begriff des „Optimums“

<sup>1</sup> Vgl. LAURENS & HOOKER: J. of exper. Zool. 30, 345 (1920).

<sup>2</sup> Vgl. HOLMES: Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 4, 319 (1903).

gesagt werden. Wir bezeichnen mit diesem Wort einen — wie wir sehen werden scheinbaren — Reaktionsstillstand, dessen wirkliche Bedeutung wir erst später kennen lernen werden. Wörtlich genommen ist dieser Ausdruck sinnlos, da die Umkehr der Reaktion, durch welche erst die Erscheinungen des Optimums ermöglicht werden, nichts mit einer Schädigung durch starkes Licht zu tun hat. Das geht einerseits aus dem Verhalten von Chlorogonium hervor, welches jahrelang ohne jegliche Schädigung an der künstlichen Sonne gezüchtet werden kann, auf deren Licht es negativ reagiert. Andererseits sieht man *Eudorina* auch bei ununterbrochener 24stündiger Belichtung an der künstlichen Sonne dauernd positiv reagieren, trotzdem Belichtungen von dieser Dauer nach einigen überstürzten Teilungen den Tod der Kolonien herbeiführen. Der Versuch den Begriff des Optimums rein energetisch zu fassen, kann praktisch nicht verwirklicht werden, da wir noch viel zu wenig über die energetischen Grundlagen der Reizerscheinungen wissen. Um keinen neuen Terminus *technicus* einzuführen, gebrauche ich hier trotz aller dieser Einwände das Wort „Optimum“ weiter, halte es jedoch für äußerst wünschenswert, daß die Reizphysiologie sich von diesem unklaren Begriff befreie.

Es ist nun bemerkenswert, daß der Ort, an dem optimale Lichtverhältnisse für eine Kolonie herrschen, von dieser in den meisten Fällen nicht direkt, sondern auf Umwegen erreicht wird. Nur bei den schwächsten Intensitäten, die das Ansammeln am belichteten Rande der Gefäße noch zu verhindern vermögen (also 20—30000 Erg qcm/sec), sieht man die Kolonien unter allmählicher Abnahme ihrer Geschwindigkeit, in der Richtung auf die Lichtquelle schwimmen, bis eine Stelle erreicht wird, wo die Vorwärtsbewegung aufhört und der oben beschriebenen Erstarrung bzw. langsamen Pendeln an einer Stelle Platz macht. Werden höhere Intensitäten angewendet, so kompliziert sich das Bild, wobei der Verlauf der Reaktionen eine deutliche Abhängigkeit von der Vorbehandlung, der die Kolonien unterworfen waren, zeigt. Kamen die Kolonien aus dem Dunkel oder aus schwachem Licht, so strebten sie zuerst mit großer Geschwindigkeit auf die Lichtquelle zu, wobei mit Annäherung an letztere die Geschwindigkeit abnahm und die Schwimmbahn seitwärts abgelenkt wurde; dann trat für ganz kurze Zeit (1—2 Sek.) ein scheinbarer Ruhezustand ein, worauf die Kolonien in entgegengesetzter Richtung zu schwimmen anfangen; die Ruhelage an der Optimumstelle wurde erst bei dieser Rückwärtsbewegung erreicht; manchmal kam es auch vor, daß eine nochmalige Richtungsänderung (jetzt wieder auf die Lichtquelle zu) auftrat, und erst dabei die Kolonie an der Optimumstelle zur Ruhe kam. Allerdings muß bemerkt werden, daß bei vielen Kolonien, nämlich denjenigen, die sich von Anfang an in dem der Lichtquelle zugewendeten Teil der Gefäße aufhielten, die erste Reaktionsphase, das Zueilen auf das Licht, ausblieb; sie verhielten sich sofort

negativ-phototaktisch, und erreichten ihr Intensitätsoptimum stets direkt, d. h. ohne umwenden zu müssen.

Einen zum Teil entgegengesetzten Reaktionsverlauf wiesen diejenigen Kolonien auf, die vor dem Versuch längere Zeit einer starken aber noch positiv wirkenden Belichtung ausgesetzt waren. Hier war die erste Phase negativ, dann kam ein kurzer Stillstand, und schließlich eine positive Phase, in deren Verlauf dann die Stelle des Optimums erreicht wurde. Auch bei diesen Kolonien kam es vor, daß eine nochmalige Umkehr vor dem Erreichen des Optimums stattfand, und auch hier gab es

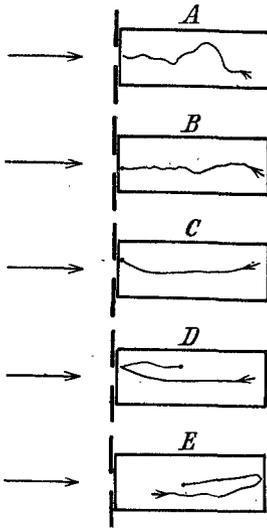


Abb. 1. Schwimmbahnen von *Volvox* bei verschiedenen Lichtintensitäten, etwas schematisiert. Die Pfeile links bedeuten das einfallende Versuchslight. Weitere Erklärungen im Text.

Kolonien, die ohne Umkehr direkt das Optimum erreichten; im Gegensatz zu den aus dem Dunkel kommenden Kolonien, waren es hier aber diejenigen, welche sich zu Beginn des Versuches an dem vom Licht abgewendeten Rand der Gefäße aufhielten; sie reagierten entweder gleich positiv und schwammen dann bis zum Optimum, oder vollführten, an der gleichen Stelle, wo sie sich befanden, die kurzen langsamen Bewegungen, meist quer zur Lichtrichtung, welche so charakteristisch für den Ruhezustand im Optimum sind, worauf allmählich auch sie erstarrten.

Bemerkenswert ist, daß für jede einzelne Kolonie das Optimum bei gleicher Lichtintensität stets in ein und derselben Entfernung vom belichteten Rand des Versuchesgefäßes lag, unabhängig davon, auf welchem der oben beschriebenen Wege es erreicht wurde, ob direkt oder indirekt, und im letzten Fall, ob die erste Bewegung positiv oder negativ ausfiel.

In Abb. 1 sind einige typische Schwimmbahnen bei verschiedenen Lichtintensitäten gezeichnet: *A* — bei 30, *B* — bei 500, *C* — bei 10000, *D* und *E* — bei 75000 Erg qcm/sec. Die beiden letzten stammen von ein und derselben Kolonie, welche bei *D* vor dem Versuch 2 Stunden im Dunkel geblieben war, bei *E* dagegen direkt von der künstlichen Sonne, an der sie gezüchtet wurde, kam.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen sind an und für sich nicht neu; sie decken sich in allen wesentlichen Punkten mit denen von MAST. Die Deutung aber, die MAST seinen Beobachtungen gibt, erscheint mir recht anfechtbar. Nach MAST handelt es sich bei der Umkehr der Reaktion um Umstimmungsprozesse, um ein Abwechseln von Empfindlichkeits- mit Neutralitäts- (Indifferenz-)Phasen. In einem Fall ist die Reihenfolge

positiv-neutral — negativ-neutral, in dem anderen umgekehrt: negativ-neutral — positiv-neutral. Wir haben schon gezeigt, daß der von MAST als „neutral“ bezeichnete Endzustand keiner wirklichen Indifferenz entspricht, sondern typisch für das Verhalten in dem Optimum eines Reizfeldes ist. Es wäre ja auch kaum verständlich, warum *Volvox*, der bei mittleren Intensitäten dauernd positiv bleibt, nun plötzlich gegenüber starken Intensitäten neutral sein sollte. Ebenso wenig neutral ist die Phase zwischen positiver und negativer Bewegung; sie ist ausgefüllt durch eine mehr oder weniger scharfe Drehung der Kolonien. Diese Drehung ist notwendig, weil *Volvox* ja ein Vorderende besitzt, mit welchem er stets voran schwimmt. Was den Wechsel der positiven und negativen Phasen betrifft, so kann man auch ihn ohne komplizierte Annahmen von hypothetischen Umstimmungserscheinungen erklären; an und für sich ist *Volvox* stets positiv bis zum Optimum und negativ nach dessen Überschreitung; durch die Fortbewegung wird aber den Kolonien ein Impuls erteilt, der sie hindert, an der „richtigen“ Stelle Halt zu machen, ebenso wie etwa ein laufender Mensch nicht auf Antrieb stehenbleiben kann. Diese Erklärung wird, wie mir scheint, durch die zwei Umstände unterstützt, daß erstens bei verhältnismäßig schwächeren Intensitäten (20—30000 Erg qcm/sec) das Optimum, wie erwähnt, auf direktem Weg ohne Umkehr erreicht wird, und zweitens, bei sehr hohen Intensitäten (über 50000 Erg qcm/sec) gleich die Anfangsgeschwindigkeit der Kolonien außerordentlich hoch ist; geht die negative Phase voran, so entsteht der Eindruck einer panikartigen Flucht vor dem Lichte. Warum in einem Fall die positive und im anderen die negative Bewegung vorgeht, soll später zu erklären versucht werden.

Versuche die mit *Chlorogonium euchlorum* ausgeführt wurden, bestätigen diese Deutung der phototaktischen Reaktionen von *Volvox*. *Chlorogonium euchlorum* wurde auf Torf-Agar an einer künstlichen Sonne gezüchtet (vgl. I. Mitteilung). Für die Versuche wurden die Organismen mit 0,05%iger Benecke-Lösung abgeschwemmt und in Schalen mit derselben Nährlösung übergeführt, wo sie in der üblichen Weise, durch Umsetzen, von Bakterien und Agar-Resten gereinigt wurden. In diesen Flüssigkeitskulturen erwies sich *Chlorogonium* als negativ-phototaktisch. Nun muß ein grüner Organismus, der zu seiner Ernährung auf die Photosynthese angewiesen ist, unweigerlich zugrunde gehen, wenn er unter allen Umständen das Licht flieht. Es war also zu erwarten, daß bei schwachen Intensitäten *Chlorogonium* positiv reagiert. Das war auch der Fall, wenn die Lichtstärke auf etwa 5 Erg qcm/sec herabgemindert wurde. Diese Intensität beträgt nur das  $2^{1/2}$ -fache der Schwellendosis (etwa 2 Erg qcm/sec), so daß wir bei *Chlorogonium* nur ein ganz kleines Gebiet vorfinden, in welchem es positiv reagiert. Dafür waren hier die Reaktionen viel durchsichtiger als bei *Volvox*, weil erstens keine starken

individuellen Unterschiede auftraten und zweitens kein „Verschleppen“ über das Optimum durch die eigene Geschwindigkeit stattfand. Wählte man die Intensität so, daß der Umkehrpunkt etwa in der Mitte der Versuchsgefäße lag, so sah man zwei entgegengesetzte Reaktionen: in dem der Lichtquelle zugewendeten Teil der Gefäße reagierte *Chlorogonium* negativ, in dem von der Lichtquelle entfernteren dagegen positiv. Schließlich sammelten sich fast alle Algen in der Mitte der Gefäße an, wo sie gewöhnlich schwach bewegliche Gruppen, in seltenen Fällen ein zusammenhängendes nach der Lichtquelle schwach konkaves Band quer zur Lichtrichtung bildeten. Diese Erscheinungen können, wie mir scheint, nur durch die Existenz eines Lichtoptimums erklärt werden. Es gibt aber keinen Grund, für *Volvox* mit seinen so überaus ähnlichen phototaktischen Reaktionen einen prinzipiell anderen Mechanismus anzunehmen, z. B. den oben erwähnten Phasenwechsel mit neutralem Zwischen- und Endzustand von MAST, wenngleich die Vorgänge bei *Volvox* durch allerlei Nebenerscheinungen kompliziert und undurchsichtig gemacht werden.

Im Gegensatz zu *Chlorogonium* scheint der Umkehrpunkt für *Eudorina* überaus hoch zu liegen; bei 100000 Erg qcm/sec ist noch keine negativ-phototaktische Reaktion zu beobachten. Daß dies wohl nur auf die ungenügende Intensität zurückgeführt werden muß, geht daraus hervor, daß schon von 10000 Erg qcm/sec an die Schwimmggeschwindigkeit deutlich herabgesetzt, und von 50000 Erg qcm/sec an auch die Orientierung unsicher wird. Das entspricht genau dem Verhalten von *Volvox* bei Intensitäten zwischen 1500 und 20000 Erg qcm/sec, und so scheint es mir sicher, daß bei Anwendung noch höherer Intensitäten auch *Eudorina* negativ reagieren würde.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß folgende Abhängigkeit zwischen Lichtintensität einerseits und Schwimmggeschwindigkeit sowie Orientierungsvermögen andererseits besteht: mit steigender Lichtintensität wird zunächst die Schwimmggeschwindigkeit erhöht und die Orientierung sicherer, bis ein Maximum erreicht wird, bei dem trotz steigender Intensitäten die Reaktionen unverändert bleiben; wird dieses Maximum überschritten, so wird die Schwimmggeschwindigkeit herabgesetzt und die Orientierung gestört, bis eine Lichtintensität erreicht ist, bei der die phototaktischen Reaktionen zum Stillstand kommen — das sogenannte Optimum; bei weiterer Steigerung der Lichtintensität kommt es dann zur Umkehr der Reaktionsrichtung; die bis zum Optimum positiv-phototaktischen Organismen schwimmen vom Licht weg.

Diese Verhältnisse sind schematisch in Abb. 2 veranschaulicht. Die Abszisse stellt die Lichtintensität (ansteigend von links nach rechts) dar, die Ordinate — die Stärke der Reaktion (Schwimmggeschwindigkeit bzw.

Exaktheit der Orientierung), und zwar aufwärts von der Abszisse der positiven, abwärts — der negativen Phototaxis. *S* bedeutet Schwellenwert, *M* = Maximum, *O* = Optimum. Der Einfachheit halber ist der Verlauf beider Reaktionen durch eine einzige Linie dargestellt, trotzdem ihre kritischen Punkte (Maximum und Optimum), wie wir sehen werden, nicht übereinstimmen.

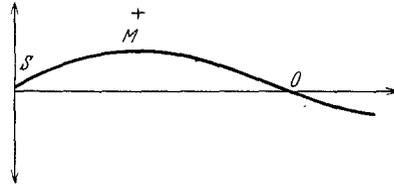


Abb. 2. Lichtintensität und Reaktionsstärke.  
Erklärungen im Text.

Die Frage, die wir nun untersuchen müssen, ist, ob und in welcher Form die hier beschriebene Abhängigkeit der phototaktischen Reaktionen von der Lichtintensität mit Hilfe unserer Kenntnisse über die photische Reizwirkung erklärt werden kann.

Die Erforschung der phototaktischen Reaktionen kann an zwei Stellen ansetzen: entweder an den Erfolgsorganen, durch deren Bewegung die Orientierung der Organismen zustande kommt, oder an den Rezeptionsorganen, in denen sich diejenigen photochemischen Prozesse abspielen, die die ersten Glieder der gesamten Reaktionskette darstellen. Über die Vorgänge in den Erfolgsorganen sind wir vor allem durch MAST<sup>1</sup> gut orientiert; die Einstellung nach der Lichtquelle zu bzw. von ihr weg erfolgt durch Änderung in der Schlagrichtung der Cilien, welche durch plötzliche Intensitätsschwankungen ausgelöst werden; bei den schwimmenden grünen Algenkolonien werden diese Intensitätsschwankungen durch die Drehung um die Längsachse herbeigeführt. Nach erfolgter Orientierung soll die Weiterbewegung entsprechend der angenommenen Richtung reizfrei vor sich gehen.

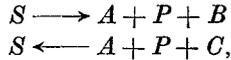
Was die photochemischen Vorgänge in den Lichtsinnesorganen betrifft, so haben wir zwar keine unmittelbaren Kenntnisse über die grünen Protisten, wir können jedoch zweifellos auch auf diese Organismen die von HECHT<sup>2</sup> aufgestellten Theorien anwenden. Nach HECHT wird im Rezeptionsorgan durch das Licht eine lichtempfindliche Substanz zersetzt:  $S \rightarrow A + P + B^3$ , wobei stets eine bestimmte Menge dieser Substanz zersetzt werden muß, damit eine Reaktion eintritt. Da das Produkt aus Intensität  $\times$  Zeit für diese Zersetzung konstant und sie von der Temperatur unabhängig ist, kann es sich hierbei nur um einen typischen photochemischen Vorgang handeln. Gleichzeitig mit diesem Zersetzungs-

<sup>1</sup> Z. vergl. Physiol. 4, 637 (1926).

<sup>2</sup> Zusammenfassende Darstellung in: Naturwiss. 13, 66 (1925).

<sup>3</sup> Ich wähle diese auch von HECHT für richtiger gehaltene Formulierung, erstens, weil sie anscheinend den Tatsachen besser entspricht, und zweitens, weil die einfachere Formel  $S \rightarrow A + P$  einige Schwierigkeiten für die weiteren Betrachtungen bereitet.

prozeß geht aber in den Lichtsinnesorganen auch die umgekehrte Reaktion vor sich, die Restitution von  $S$ :  $A + P + C \longrightarrow S$ . Dieser Restitutionsvorgang ist keine photochemische Reaktion: er hängt nur von der Konzentration der Stoffe  $A$  und  $P$  im Lichtsinnesorgan ab. Die gesamte Reaktion ist also



wobei für jeden Adaptationszustand (also für jede Lichtintensität) ein bestimmtes Gleichgewicht zwischen beiden Teilvorgängen herrscht.

H $\ddot{E}$ CHT hat seine Beobachtungen am Hautlichtsinn von Mollusken und Tunikaten gemacht, und die für diese aufgestellte Theorie später auch auf das Wirbeltierauge ausgedehnt. Die wesentlichen Züge der Lichtreizerscheinungen sind aber überall, wo sie auftreten, so gleichartig, daß wir wohl mit Recht in der H $\ddot{E}$ CHT'schen Theorie die Grundlage für alle photischen Reizvorgänge erblicken dürfen. Speziell für die Einzelligen läßt sich noch erstens, die — soweit wir beurteilen können — vollständige Reversibilität der Vorgänge in den Lichtsinnesorganen, und zweitens, die von MAST beobachtete Verkürzung der Reaktionszeit mit zunehmender Lichtintensität anführen, beides Erscheinungen, die mit der H $\ddot{E}$ CHT'schen Theorie vollkommen harmonieren.

Wir kennen also das erste und das letzte Glied der Gesamtreaktion, die wir als Phototaxis bezeichnen. Über die dazwischen liegenden Glieder sind unsere Kenntnisse so lückenhaft, daß von einer geschlossenen Theorie keine Rede sein kann, um so weniger als wegen der allzu großen Unterschiede die am Nervensystem gemachten Erfahrungen über die Erregungsleitung hier keine Anwendung finden können. Trotz dieser Lücke müssen wir die Forderung aufstellen, daß unsere Vorstellungen von den Grundvorgängen in den Rezeptionsorganen keinem der Vorgänge in den Erfolgsorganen widersprechen. Stellen wir uns aber mit H $\ddot{E}$ CHT vor, daß die phototaktischen Reaktionen nur durch die photochemische Zersetzung einer lichtempfindlichen Substanz im Lichtsinnesorgan ausgelöst werden, so kommen wir zu einem unlösbaren Widerspruch; auf diese Weise läßt sich nämlich nur der Anstieg der Reaktion bei zunehmender Lichtintensität und allenfalls noch das Reaktionsmaximum erklären. Nicht erklären läßt sich dagegen die Abnahme der Reaktion nach Überschreiten des Maximums, der Stillstand im Optimum und schließlich die Umkehr der Reaktion. Alle diese Erscheinungen sind mit der einfachen H $\ddot{E}$ CHT'schen Theorie unvereinbar. Da eine Preisgabe dieser Theorie aus den oben angeführten Gründen wohl kaum in Frage kommt, muß nach einem anderen Ausweg gesucht werden.

Der einzige mögliche Ausweg aus dieser Schwierigkeit besteht, wie mir scheint, in der *Annahme, daß durch das Licht nicht eine, sondern gleichzeitig zwei in ihrem Endeffekt entgegengesetzte Reaktionsreihen aus-*

gelöst werden, wobei die Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Lichtintensität für beide Reihen verschieden sein müßte, so daß die eine mit steigender Lichtintensität schneller anwächst als die andere. Die wirklich beobachtete Reaktionsstärke würde dann nur das absolute Übergewicht der einen über die andere ausdrücken. Auf diese Weise kommen wir meines Erachtens am besten zu einer Erklärung der Abnahme, des Stillstandes und der Umkehr der Reaktion bei steigender Lichtintensität. Als ein Vorzug dieser Hypothese ist zu betrachten, daß wir mit ihrer Hilfe sowohl ohne „Schädigung“ als auch ohne die nicht näher bestimmbaren vagen Vorstellungen von „Umstimmungserscheinungen“ auskommen.

Diese Hypothese ist auf Abb. 3 in schematischer Weise dargestellt. Die Abszisse bedeutet ebenso wie auf Abb. 2 die Lichtintensität (ansteigend von links nach rechts), die Ordinate — die Reaktionsstärke. Da beide Reaktionen — sowohl die positive als auch die negative — über der Abszisse gezeichnet sind, bedeutet die Ordinate die Stärke der ersten in „positiven“, der zweiten in „negativen“ Einheiten. Die ausgezogene Linie versinnbildlicht die Reaktionsreihe, welche positive, die gestrichelte — diejenige, welche negative Phototaxis zur Folge hat. Es ist willkürlich angenommen, daß die „positive“ Reaktionsreihe proportional der Lichtstärke, die „negative“ dagegen exponentiell ansteigt. Wir sehen, wie das absolute Übergewicht der ersten zuerst ansteigt, und dann kleiner wird, bis ein Gleichgewicht zwischen beiden Reaktionen zustande kommt, und schließlich die „negative“ Reaktion überwiegt. Nach diesem Schema ist das Optimum nichts anderes als ein Gleichgewichtszustand zwischen zwei entgegengesetzt gerichteten Reaktionen, was den beobachteten Tatsachen besser entspricht, als die MASTsche Annahme eines Indifferenzzustandes.

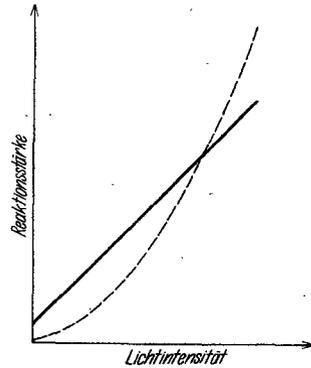


Abb. 3. Abhängigkeit beider hypothetischer phototaktischer Reaktionen von der Lichtintensität. Weitere Erklärungen im Text.

Wir haben bis jetzt von Reaktionsumkehr im allgemeinen gesprochen, ohne den Unterschied, der zwischen kinetischer und orientierender Lichtwirkung besteht, zu berücksichtigen. Nun werden aber beide Wirkungen durch verschiedene Faktoren herbeigeführt: die kinetische durch die absorbierte Lichtmenge (vgl. Mitteilung II dieser Untersuchungen), die orientierende dagegen durch Intensitätswechsel in der Zeit. Nach MAST handelt es sich bei *Volvox* im zweiten Fall, wie erwähnt, um eine Änderung der Schlagrichtung der Geißeln, und zwar soll die

Schlagrichtung bei positiv-phototaktischen Kolonien durch Verdunkeln mehr nach hinten, durch Erhellen dagegen mehr seitwärts abgelenkt werden, wodurch ein Drehmoment nach der Lichtquelle entsteht. Bei negativ-phototaktischen Kolonien verlaufen die Reaktionen umgekehrt. Das bedeutet, daß bei starkem Licht eine Umkehr der Reaktionen sowohl auf Verdunkeln, wie auf Erhellen eintritt. Für die Erklärung dieser Erscheinungen ist Abb. 3 sehr geeignet. Nehmen wir an, daß die ausgezogene Linie die Belichtungs-, die gestrichelte — die Verdunkelungsreaktion bedeuten. Die Umkehr der Reaktion auf Belichtung wird ohne weiteres aus dem Verlauf beider Kurven verständlich. Die Umkehr der Verdunkelungsreaktion findet ihre Erklärung darin, daß nach Verdunkelung, wie aus Abb. 3 hervorgeht, bei schwachen Intensitäten die Belichtungsreaktion, bei starken dagegen die Verdunkelungsreaktion steiler abfällt. Es kommt also zu einem anfänglichen Überwiegen im ersten Fall der Verdunkelungs-, im zweiten der Belichtungsreaktion. Dadurch wird die Umkehr beider Reaktionen auf ein und denselben Vorgang zurückgeführt, welcher alle Orientierungserscheinungen in einheitlicher Weise erklärt.

Etwas anders und nicht so durchsichtig liegen die Verhältnisse bei der kinetischen Lichtwirkung. Wir haben hier normalerweise keine wirkliche Reaktionsumkehr vor uns; ob positiv- oder negativ-phototaktisch, schwimmt *Volvox* stets mit dem Vorderende voran. Das bedeutet, daß bei ein und derselben Intensität die gleichen Kolonien einmal — wenn ihr Vorderende dem Licht zugewendet ist — gehemmt, das andere Mal — nach ausgeführter Drehung — dagegen aktiviert werden. Von einer Umkehr der kinetischen Reaktion kann unter diesen Umständen nicht gesprochen werden. Die Umkehr der Reaktionsrichtung sowie der Ruhezustand im Optimum dürfte also nur auf dem Überwiegen der negativen Orientierungsreaktion bzw. dem Gleichgewicht zwischen beiden Orientierungsreaktionen beruhen.

Genau die gleichen Verhältnisse finden wir bei *Chlorogonium*. Die Orientierung von *Chlorogonium* geschieht nach meinen Beobachtungen in derselben Weise, wie sie BUDER<sup>1</sup> für *Euglena* beschrieben hat, indem aus einer bestimmten Lage die Einstellung nach dem Licht hin oder von ihm weg durch schnelle Drehung des Körpers erfolgt. Ob es sich dabei, entsprechend der Ansicht BUDERS um eine Beschattung durch die Geißeln handelt, konnte ich allerdings nicht entscheiden. Es besteht also anscheinend eine Ruderwirkung der Geißeln, die zu der normalen rotierenden Bewegung hinzukommt (vgl. auch METZNER<sup>2</sup>). Die Umkehr der Reaktion besteht also bei *Chlorogonium* in der Umkehr der Ruderschlag-

<sup>1</sup> Jb. Bot. 58, 105 (1919).

<sup>2</sup> Naturwiss. 11, 365 (1923).

richtung und das Optimum entspricht dem Gleichgewicht der Orientierungsreaktionen, wie es auch bei *Volvox* der Fall war.

Es ist nun bemerkenswert, daß unter bestimmten Bedingungen auch eine Umkehr der kinetischen Reaktion sowohl bei *Volvox* wie bei *Chlorogonium* erreicht werden kann. Es kommt nämlich in seltenen Fällen vor, daß die Lichtintensität durch Stromschwankungen zeitweise bis auf etwa 115000 Erg qcm/sec erhöht wird. Setzt man nun *Volvox* oder *Chlorogonium*, die sich bis dahin im Dunkel befanden, diesem Licht aus, so sieht man bei einigen Individuen typische „Schreck“reaktionen auftreten; sie zucken zuerst mit dem Hinterende voran von der Lichtquelle weg; gleichzeitig wird aber auch eine Drehung ausgeführt, so daß schon nach ganz kurzer Zeit die normale Schwimmstellung (mit dem Vorderende voran) erreicht ist. Bei *Volvox* reagierten in dieser Weise stets nur die ältesten, kurz vor dem Zerfall stehenden Kolonien, deren Umkehrpunkt am tiefsten liegt; bei *Chlorogonium* dagegen konnte nicht festgestellt werden, wodurch sich diejenigen Individuen, bei denen Schreckreaktionen beobachtet wurden, von den übrigen unterscheiden. Diese Beobachtungen lassen erkennen, daß das Verhältnis zwischen kinetischen Reaktionen und Lichtintensität, sich quantitativ durchaus von demjenigen der Orientierungsreaktionen unterscheidet.

Welche Vorgänge in den Lichtsinnesorganen können nun als Anfangsglieder beider Reaktionsreihen in Anspruch genommen werden? Nach dem früher Gesagten scheint es sehr wahrscheinlich, daß als Anfangsglied für die „positive“ Reaktionsreihe die photochemische Zerfallsreaktion  $S \rightarrow A + P + B$  von HECHT in Betracht kommt. Was die „negative“ Reihe betrifft, so ist die Frage durch unsere Unkenntnis der Vorgänge bei der Erregungsleitung sehr erschwert. Es ist durchaus möglich, daß die „Gegenreaktion“ erst im Laufe dieser Erregungsleitung entsteht. Vorläufig können wir aber annehmen, daß das Anfangsglied für die „negative“ Reihe mit dem HECHT'schen Restitutionsvorgang  $S \leftarrow P + A + C$  irgendwie zusammenhängt, da der Prozeß  $S \leftarrow P + A + C$  dem „positiven“ Anfangsglied  $S \rightarrow A + P + B$  entgegengesetzt ist. (Wir sprechen allerdings von entgegengesetzten Reaktionsreihen nur im Hinblick auf ihren Endeffekt, ohne damit vorwegnehmen zu wollen, daß auch alle Glieder dieser Reihen tatsächlich einander entgegengesetzt sind.)

Ist unsere Annahme, daß gleichzeitig mit der „positiven“ Reaktionsreihe auch eine „negative“ verläuft, richtig, so führt uns das zu zwei weiteren wichtigen Folgerungen:

1. Muß die photochemische Zersetzungsreaktion  $S \rightarrow A + P + B$  auch nach Eintritt der Reaktionsumkehr noch nicht ihr Maximum erreicht haben, sondern sich mit zunehmender Lichtintensität weiter steigern lassen; das geht daraus hervor, daß die negative Phototaxis

sich noch steigern läßt, was ohne gleichzeitige Steigerung der „positiven“ Reaktionsreihe unmöglich wäre.

2. Die Ablaufszeit beider Reaktionsreihen muß verschieden und voneinander unabhängig beeinflusbar sein; denn da die photochemische Zersetzung von *S* stets das primäre ist, müßte sonst auch stets zuerst eine Bewegung zur Lichtquelle hin erfolgen. In den Fällen, wo negative Phototaxis zuerst beobachtet wird, kann das nur dadurch erklärt werden, daß die „negative“ Reaktionskette schneller abgelaufen, und entsprechend früher in Erscheinung getreten ist, als die „positive“.

Durch diese Unabhängigkeit der Ablaufzeiten wird das Verhältnis beider Reaktionsreihen zueinander sehr kompliziert. Eine weitere Komplikation besteht in der Möglichkeit, daß beide Reaktionsreihen verschiedene Schwellenwerte besitzen. (In Abb. 3 wurde diese Möglichkeit der Einfachheit halber nicht berücksichtigt.) In jedem Fall bleibt aber der Grundvorgang der gleiche: das Licht löst gleichzeitig zwei in ihrem Endeffekt entgegengesetzte Reaktionsreihen aus, so daß die von uns beobachteten phototaktischen Erscheinungen — ob positiv oder negativ — nur das Übergewicht der einen Reaktionsreihe über die andere ausdrücken.

Wir haben schon darauf hingewiesen, daß durch die hier entwickelte Hypothese die Reaktionsumkehr bei starker Lichtintensität statt auf undefinierbare Umstimmungsercheinungen unmittelbar auf die Wirkung des Reizfaktors zurückgeführt wird. Damit soll aber selbstverständlich nicht jeder Einfluß des inneren Zustandes der Organismen auf die Reaktionsrichtung geleugnet werden; nur würde dieser Einfluß sich darauf beschränken, schon vorhandene Reaktionen quantitativ zu verändern, statt vollständig neue zu erzeugen, wie es durch die Annahme von Umstimmungsprozessen postuliert wird.

Es läßt sich leicht erkennen, daß die hier an Hand der Phototaxis grüner Protisten entwickelte Hypothese der doppelten entgegengesetzt gerichteten Reaktionen sich ohne Schwierigkeit auch auf die Erscheinungen des Photoprotismus ausdehnen läßt, unabhängig davon, ob wir uns dabei auf den Boden der Lichtwachstums- oder der Polarisations-theorie stellen. Es wäre interessant nachzuprüfen, ob diese Hypothese nicht auch auf andere Reize angewendet werden kann, vor allen Dingen dort, wo eine Umkehr der Reaktion zustande kommt; darüber hinaus ist es aber denkbar, daß alle Reizerscheinungen, die wir beobachten, auf zwei entgegengesetzt gerichteten Reaktionsprozessen beruhen, und durch das Überwiegen des einen über den anderen zustande kommen.

#### Zusammenfassung.

Es werden die Erscheinungen der Reaktionsumkehr bei starken Lichtintensitäten beschrieben. Die an *Volvox*, *Chlorogonium* und zum

Teil an *Eudorina* gemachten Beobachtungen zeigen, daß ein deutliches Lichtoptimum besteht, bei dessen Überschreitung die bis dahin positiv-phototaktische Reaktion zu einer negativ-phototaktischen wird. Es wird die Hypothese aufgestellt, daß der Lichtreiz zwei in ihrem Endeffekt entgegengesetzt gerichtete Reaktionen auslöst; die Stärke beider Reaktionen wird durch die Lichtintensität verschieden beeinflußt, so daß die zur Beobachtung gelangenden Vorgänge in Wirklichkeit nur das Überwiegen der einen Reaktion über die andere ausdrücken. Das sogenannte „Optimum“ ist ein Gleichgewichtszustand zwischen beiden entgegengesetzten Reaktionen. Bei den untersuchten grünen Protisten entsteht das Optimum durch ein Gleichgewicht der Orientierungsreaktionen, wogegen der Umkehrpunkt für die kinetischen Reaktionen viel höher zu liegen scheint.

---