

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen)

Über das Aktionsspektrum der Phototaxis chlorophyllfreier Euglenen und über die Absorption des Augenflecks

Von

INGEBORG GÜSSEL

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 31. März 1957)

Auch farblose, d. h. chlorophyllfreie Flagellaten sind fähig, phototaktische Orientierungsbewegungen durchzuführen. Meist können es aber nur solche Einzeller, die einen Augenfleck besitzen. So sahen BUDER (1919) und DOFLEIN (1916) *Polytoma* und *Polytomella* mit Stigma negativ phototaktisch reagieren, die Arten ohne Augenfleck waren aber nicht phototaktisch. PRINGSHEIM (1937, 1948) konnte bei den mit *Euglena* verwandten *Astasia*-Arten feststellen, daß mit dem Verlust des Stigmas auch die Fähigkeit zur phototaktischen Orientierung verloren geht. Dagegen gaben schon STRASBURGER (1878) und MÜLLER (1911) für die Vertreter der Chytridiales an, daß die farblosen Zoosporen von *Chytridium vorax*, *Polyphagus euglenae* und *Rhizophidium pollinis* phototaktisch sind. Bekannt ist auch die Reaktionsfähigkeit bei den stigmalosen Flagellaten *Bodo* (ROTHERT, 1901) und *Chilomonas*. HARTSHORNE (1953) stellte bei einer grünen, augenflecklosen Mutante von *Chlamydomonas* fest, daß sie lichtempfindlich war. Allerdings ist die Orientierung weniger präzise als bei der Normalform, und die Schwellenwerte für die Phototaxis bei *Chilomonas* liegen höher als bei den anderen Arten mit Augenfleck. LUNTZ (1931, I) gibt bei *Chilomonas* den einzigen Anhaltspunkt über die Wirksamkeit verschiedener Wellenbereiche für diese ohne Augenfleck zustandekommende Phototaxis. Sie liegt im Ultraviolett bei 366 μ sehr hoch und nimmt gegen den sichtbaren Bereich hin ab.

Die Aktionsspektren der Phototaxis grüner Flagellaten sind oft bestimmt worden. Alle zeigen sie zwischen 460—525 μ ein Maximum für die positive Phototaxis, nach MAST (1917) auch für die negative. Meist sind die Aktionsspektren in großem Wellenlängenabstand und mit geringer spektraler Reinheit und zum Teil ohne Berücksichtigung der Energieverteilung im Spektrum aufgenommen worden (ENGELMANN 1882, LOEB u. WASTENEYS 1916, OLTMANN'S 1917, MAST 1917, LAURENS u. HOOKER 1920, LUNTZ 1931, I). Dieses Maximum entspricht ungefähr der Absorption der im Stigma in Tröpfchen enthaltenen Carotinoide

[Nachweis, daß es sich um Carotinoide handelt, von PRINGSHEIM u. MAINX (1926) in *Astasia ocellata*. Vgl. ferner GROSS, JAHN u. BERNSTEIN (1955)]. Daraus ergab sich die Bedeutung des Augenflecks für die Phototaxis. So wurde er manchmal als das eigentliche Lichtsinnesorgan der grünen Protisten betrachtet, da sowohl die Präsentationszeit bei *Volvox* im Blaugrün am kürzesten ist (LAURENS u. HOOKER 1920) als auch hier die stärkste photokinetische Wirkung liegt (LUNTZ 1931, I). Eine Reihe der älteren Autoren schreibt dem Stigma nur eine Hilfsfunktion zu in der Weise, daß die eigentliche Lichtaufnahme im Plasma (im ersten Drittel der Zelle oder in der Geißelverdickung) vor sich geht und der Augenfleck nur eine periodische Beschattung dieser reizempfindlichen Plasma-partien durch die Rotation der Zelle um ihre Längsachse bei der Vorwärtsbewegung bewirkt (vgl. ENGELMANN 1882, WAGER 1900, JENNINGS 1910, PRINGSHEIM 1912, 1956, BUDER 1919; MAST 1911, 1927, 1941, METZNER 1923). BÜNNING u. SCHNEIDERHÖHN (1956) haben für die positive und für die negative Phototaxis je ein eigenes Wirkungsspektrum gefunden. Dieses Ergebnis führte sie zu der schon von einigen der oben genannten Autoren diskutierten Erklärung, daß die positive Phototaxis eine „pseudopotaktische“ Orientierung darstellt, die durch die periodische Verdunklung der lichtperzipierenden Substanz (evtl. im sog. Photoreceptor) durch den Augenfleck zustandekommt. Dieselbe Substanz soll ohne Mitwirkung des Augenflecks die negative Reaktion verursachen, die eine phobische ist.

Die Aufgabe der folgenden Versuche sollte sein, einerseits etwas über die Phototaxis von chlorophyllfreien *Euglena*-Arten mit oder ohne Stigma zu erfahren, andererseits die Absorption des Augenflecks in der lebenden Zelle zu bestimmen.

Material und Kulturbedingungen

Für die Versuche wurden folgende chlorophyllfreie Algenarten verwendet:

Euglena gracilis var. *bacillaris*, ein chlorophyllfreier Stamm, der noch einen Augenfleck besaß.

Euglena gracilis var. *bacillaris* Stamm PBZ-G4, eine mit Pyribenzamin apochlorotisch gemachte *Euglena*, die keine erkennbaren Mengen Carotin bildet und augenflecklos ist (GROSS, 1956)¹.

Astasia longa, nach PRINGSHEIM (1948) nahe verwandt mit *Euglena gracilis*, besitzt weder Augenfleck noch Photoreceptor.

Dazu noch die beiden grünen Arten: *Euglena gracilis* und *Phacus acuminatus*, ein nicht metabolischer Vertreter der Euglenaceen.

Das Material stammte, mit der oben genannten Ausnahme, aus der Algensammlung des Pflanzenphysiologischen Instituts Göttingen (Prof. PRINGSHEIM).

¹ J. A. Gross, Los Angeles, danke ich für Überlassung des Stammes.

Diese Flagellaten wurden in 10 ml Nährlösung von der untenstehenden Zusammensetzung in Röhren unter sterilen Bedingungen kultiviert. Aus 14 Tage alten Kulturen wurden täglich neue Kulturen angelegt, indem 0,2 ml in 10 ml neue Nährlösung übertragen wurden, so daß besonders für die Phototaxisversuche ständig gleich altes Material zur Verfügung stand. Die chlorophyllfreien Arten wuchsen

entweder im Dunkeln bei 22° C oder — wie die grünen Arten — unter normalen Lichtverhältnissen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur heran.

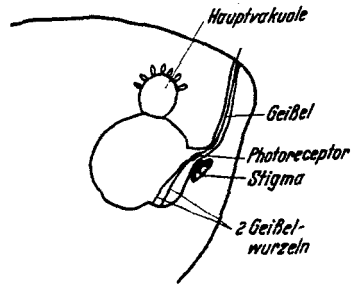


Abb. 1a und b. *Euglena gracilis* var. *bacillaris* (farblos). Vorderende der Zelle mit Stigma und Photoreceptor an der Geißelverzweigung

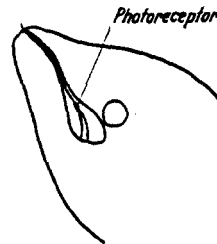
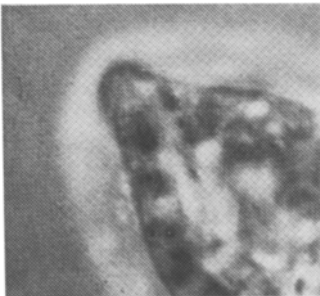


Abb. 2a und b. *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ-G4 (farblos). Vorderende der Zelle ohne Stigma, aber mit Photoreceptor an der Geißelverzweigung

Nährlösungen für:

Euglena gracilis (grüner Stamm) und *Euglena gracilis* var. *bacillaris* (farbloser Stamm mit Stigma) nach PRINGSHEIM: Natriumacetat 0,2%, Pepton (aus Fleisch, Merck) 0,2%, Fleischextrakt 0,2%, gelöst in Aqua bidest.

Euglena gracilis var. *bacillaris* Stamm PBZ-G4 nach GROSS, JAHN und BERNSTEIN: Pepton (Merck) 0,5% (anstatt je 0,25% Trypton und Proteose-Pepton wie angegeben), Glucose 0,1%, Natriumacetat 0,1%, K_2HPO_4 0,1%, Hefeextrakt 0,02%, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 0,01%, gelöst in Aqua bidest. pH 7,5.

Astasia longa nach PRINGSHEIM: Natriumacetat 0,1%, Fleischextrakt 0,1%, Pepton (Merck) 0,2%, Hefeextrakt 0,2%, gelöst in Aqua bidest. Der Hefeextrakt

wurde durch Autolysieren von Bäckerhefe bei 50° C für 24 Std und nachfolgendem Abzentrifugieren gewonnen.

Phacus acuminatus nach PRINGSHEIM: Eine Spur lösliche Stärke und ungefähr 2 ml lehmige Gartenerde wurden mit 15 ml Leitungswasser bedeckt.

Die Nährlösungen mit Erde oder Hefeextrakt wurden im strömenden Dampf an drei aufeinanderfolgenden Tagen je 20 min keimfrei gemacht, ohne diese Zusätze bei 1 Atm Überdruck 20 min lang.

Mit Hilfe des Phasenkontrastmikroskops (Ölimmersion 90 × 12) ließen sich bei den farblosen Euglenen die Strukturen an der Geißelbasis, die für die weiteren Überlegungen von Interesse sind, sehr schön darstellen.

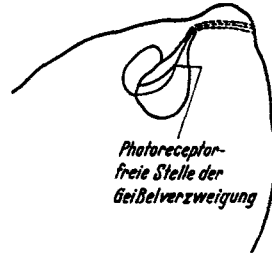


Abb. 3 a und b. *Astasia longa*. Vorderende der Zelle ohne Stigma und ohne Photoreceptor. Alle Aufnahmen im Phasenkontrastmikroskop (Ölimmersion 90 × 12). Vergrößerung ungefähr 1000fach

Vorsichtiges Absaugen der Flüssigkeit legte die Organismen unter dem Deckglas fest. Die leicht zusammengedrückten Zellen lebten eben noch, was an dem pulsierenden Vacuolenkranz um die Hauptvacuole erkennbar war.

Euglena gracilis var. *bacillaris* mit Augenfleck besitzt an der Stelle der Geißelverzweigung eine Anschwellung, die HAYE (1930) als Photoreceptor bezeichnet (vgl. WAGER 1900, MAST 1927, CHADEFAUD u. PROVASOLI 1939, HOLLANDE 1942). Vgl. Abb. 1.

Bei *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ-G4 ließ sich kein Stigma erkennen, aber deutlich der Photoreceptor. Auch nach VAVRA (1956) kann der Photoreceptor bei Verlust des Augenflecks erhalten bleiben, er stellt also ein vom Stigma unabhängiges Organell dar. Vgl. Abb. 2.

Astasia longa zeigt weder Augenfleck noch Photoreceptor. Vgl. Abb. 3.

Versuche

A. Aktionsspektrum der Phototaxis

1. Methodik

Um die relative Wirksamkeit der einzelnen Wellenlängen für die Phototaxis zu ermitteln, wurden die Schwellenwerte bestimmt; das sind die geringsten Lichtmengen bei den verschiedenen Wellenlängen,

die eben noch eine Ansammlung der Versuchsorganismen an der Vorderwand einer Cuvette bei positiver und an der Rückwand bei negativer Phototaxis hervorrufen. Die Reziproken dieser Schwellenwerte stellen die relative Wirksamkeit dar.

Versuchsordnung: Als Lichtquelle diente eine Wildermuth-Leuchte (6V 5A) die über einen Regeltransformator und zum Ausgleich der Spannungsschwankungen über einen Spannungskonstanthalter ans Netz angeschlossen war. Die Glühbirne wurde so zur Frontlinse orientiert, daß ein möglichst paralleles Lichtbündel die Leuchte verließ. Im Abstand von 6 cm von der genau horizontal gestellten Leuchte folgte das Interferenzfilter für die betreffende Wellenlänge, bei der der Schwellenwert der Phototaxis gefunden werden sollte, dicht dahinter ein schwarzer Schirm mit einer runden Öffnung von 6 cm Durchmesser. Nach 8 cm stand auf einem in der Höhe verstellbaren Tischchen eine rechteckige Cuvette (2 cm lang, 1 cm breit), die die Euglenenkulturprobe enthielt. Diese Cuvette erhielt an der Schmalseite zur Abschirmung des Streulichtes eine schwarze Blende mit einer 0,5 : 1 cm großen Öffnung, durch die nur die Flüssigkeit und nicht die Seitenwände der Glasuvette beleuchtet wurde. Zur Vermeidung von Konvektionströmungen wurden nur jeweils 0,5 ml Kulturlösung in die Cuvette gegeben, so daß der obere Meniskus der Flüssigkeit noch vom Licht getroffen wurde. Zur Messung der Lichtintensität folgte direkt hinter dieser Cuvette ein Selenphotoelement S 50, das mit einem Multiflex-Galvanometer verbunden war. Bei der Bestimmung der Lichtintensität, die durch die Strommenge über den Regeltransformator verändert wurde, wurde das Tischchen mit der Cuvette entfernt. Photoelement und Cuvette waren gegen Fremdlicht von außen lichtdicht abgeschirmt. Zur Beobachtung der Ansammlung in der Cuvette diente ein Horizontalmikroskop, als Beobachtungslicht eine Mikroskopierleuchte mit einem Schott-Filter RG 9 (durchlässig für Wellenlängen über 700 m μ ; schon nach den Angaben älterer Autoren ist Rotlicht für die Phototaxis nicht wirksam). Nach jeweils 6 min wurde festgestellt, ob eine Reaktion, d. h. Ansammlung an der Vorder- oder Rückseite der Cuvette stattgefunden hat. Um evtl. eintretende, nicht übersehbare Störungen zu vermeiden, wurde das Beobachtungslicht nur für einige Sekunden eingeschaltet. Damit nicht Ermüdungserscheinungen und Adaptation die Schwellenwerte in höhere oder niedrigere Intensitätsbereiche verlegen, kam stets eine frische Probe der Euglenenkultur zum Versuch. Das Alter der Kulturen, die auf Phototaxis geprüft wurden, betrug 14—18 Tage. Für die Versuche stand eine Dunkelkammer mit einer konstanten Temperatur von 22° C zur Verfügung. Soweit die Euglenen nicht im Dunkeln kultiviert worden waren, kamen sie vor Versuchsbeginn mindestens 2 Std lang ins Dunkle.

Ausgewertet wurden relative Energieeinheiten. Diese ließen sich errechnen, indem die auf dem Multiflex-Galvanometer abgelesenen Werte durch den für die entsprechende Wellenlänge aus einer Eichkurve entnommenen Wert der relativen spektralen Empfindlichkeit für diese Photoelemente dividiert wurde. Eine solche relative Energieeinheit entsprach ungefähr 0,6 erg/cm²/sec. Diese Zahl ergab sich durch Vergleich mit einer geeichten Thermosäule (E 20, Kipp). Die Werte für die relative spektrale Empfindlichkeit, die aus den Schwellenwerten — gemessen in relativen Energieeinheiten — gewonnen wurden, schwankten an den einzelnen Versuchstagen sehr stark. Um vergleichbare Werte zu erhalten, die sich zu einem Mittelwert zusammenfassen ließen, mußten alle Werte der relativen Wirksamkeit auf die Wellenlänge 410 m μ = 100% relativer Wirksamkeit bezogen werden. Daher mußte bei Versuchsbeginn immer zuerst der Schwellenwert für 410 m μ und dann erst diejenigen für die anderen Wellenbereiche ermittelt werden. Aus allen diesen prozentualen relativen Wirksamkeiten ergaben sich schließlich die Mittelwerte, die

in den untenstehenden Diagrammen eingetragen sind. In den Bereichen, in denen ein Maximum oder Minimum der relativen Wirksamkeit auftrat, wurden ungefähr je 10 Bestimmungen durchgeführt, in den anderen Bereichen entsprechend weniger.

Als Fehlerquelle kann die Abschwächung der Lichtintensität durch die Absorption der gelblichen Kulturflüssigkeiten in Frage kommen. Es zeigte sich jedoch, daß z. B. bei der Nährlösung für *Euglena gracilis* var. *bacillaris* (mit Stigma) zwischen 400 $m\mu$ und 600 $m\mu$ bei 2 cm Schichtdicke eine stetige Absorptionsabnahme von 77% auf 8% eintrat. Da aber bei 410 $m\mu$ die Schwellenwerte am geringsten sind (s. u.), könnte die relative Wirksamkeit der kürzerwelligen Bereiche vielleicht etwas höher liegen.

Folgende Interferenzfilter (vorwiegend vom Typ IL der Firma Schott u. Gen., Mainz) dienen zur Isolierung der Wellenbereiche:

Maximum der Durchlässigkeit $m\mu$	Maximale Durchlässigkeit %	Halbwertsbreite $m\mu$	Maximum der Durchlässigkeit $m\mu$	Maximale Durchlässigkeit %	Halbwertsbreite $m\mu$
389	25	11	455	47	12
400	38	17	467	34	8
410	47	17	476	40	10
415	25	11	482	41	7
425	28	9	486	40	9
430	42	14	495	33	14
439	32	9	533	36	9,5
449	33	13			

Unangenehm waren bei diesen Phototaxisversuchen die „Launen“ der *Euglena*-Arten. LUNTZ (1931, II) nannte bei seinen Versuchen mit *Eudorina elegans* diese plötzlich auftretende Trägheit der Kolonien, die auch auf optimale Lichtreize nur mit schwachen, unsicheren, schlecht orientierten Bewegungen reagierten, einfach ein „Versagen“; er konnte diese Störungen längere Zeit beobachten. Ohne Änderung der Kulturbedingungen verschwanden diese Störungen plötzlich wieder. Tagesperiodische Aktivitätsänderungen konnten bei den farblosen Euglenen mit Stigma nicht festgestellt werden; waren sie bereit zu reagieren, so taten sie dies sowohl nachts als auch tags. Dies ist bemerkenswert, da die grünen *Euglena*-Arten starke tagesperiodische Schwankungen zeigen (vgl. POHL 1948, BRUCE u. PITTENDRIGH 1956). BRUCKER (1954) fand als einen für diese Schwankungen verantwortlichen Faktor die Kohlensäurekonzentration, die im Laufe eines Tages im Medium zu- und abnimmt. Vermutlich kommen auch noch jahreszeitliche Schwankungen der Bewegungs- und Orientierungsintensität dazu. In den Monaten November bis Februar war keine phototaktische Orientierung zu erzielen.

2. Ergebnisse

a) Aktionsspektrum von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* mit Stigma

Diese chlorophyllfreie Art mit *Augenfleck* reagierte stets nur negativ phototaktisch. Soweit beide Reaktionsarten vorhanden sind, verursachen hohe Lichtintensitäten negative Phototaxis, niedere dagegen positive. Aber hier gelang es selbst mit den allergeringsten Lichtintensitäten sämtlicher Wellenbereiche, die mit dem Photoelement schon nicht mehr meßbar waren, nicht, positive Reaktionen hervorzurufen. PRINGSHEIM (1937)

stellte fest, daß alle saprophytischen Flagellaten negativ zu reagieren scheinen. Phototaxis komme aber nur den augenfleckführenden Arten zu.

Für den Wellenbereich um $410\text{ m}\mu$ lagen die Schwellenwerte zwischen $0,7\text{--}2,5$ relativen Energieeinheiten. Diese entsprachen also ungefähr $0,4\text{--}1,5\text{ erg/cm}^2\text{/sec}$.

Ein stark ausgeprägtes Maximum der relativen Wirksamkeit liegt bei $410\text{ m}\mu$, nach beiden Seiten hin fällt die Empfindlichkeit stark ab. Bei 449 und $476\text{ m}\mu$ liegen kleinere Maxima. Über $500\text{ m}\mu$ zeigt sich so gut wie keine Wirksamkeit mehr.

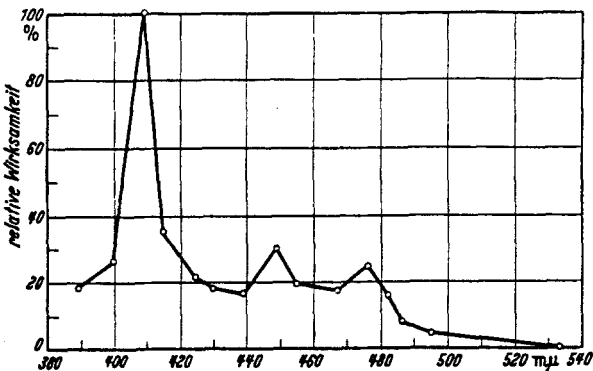


Abb. 4. *Euglena gracilis* var. *bacillaris*, farbloser Stamm mit Augenfleck. Aktionsspektrum der negativen Phototaxis. Abszisse: Wellenlänge. Ordinate: relative Wirksamkeit der Wellenbereiche, bezogen auf $410\text{ m}\mu = 100\%$. Mittelwerte aus rund 4—10 Einzelbestimmungen

Die in Abb. 4 dargestellte Kurve zeigt eine starke Ähnlichkeit mit derjenigen für die negative Phototaxis bei einem grünen *Euglena gracilis*-Stamm, nämlich das Maximum zwischen 400 und $420\text{ m}\mu$ und kleinere Maxima bei 449 und $476\text{ m}\mu$, während das Aktionsspektrum für die positive Phototaxis das Maximum bei $495\text{ m}\mu$ zeigt (BÜNNING u. SCHNEIDERHÖHN 1956).

Die negativ phototaktische Reaktion dieser chlorophyllfreien Euglenen ist phobisch.

b) Aktionsspektrum von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ.G4

Dieser farblose Stamm hat seinen Augenfleck verloren, aber nicht den Photoreceptor (Abb. 2). In einem ganz eng begrenzten Intensitätsbereich ist die Form positiv phototaktisch, darüber negativ. Die Schwellenwerte für die positive Phototaxis bei $410\text{ m}\mu$ liegen zwischen $0,7\text{--}3,5$ relativen Energieeinheiten, ein Bereich, der mit dem für die negative Phototaxis von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* mit Stigma vergleichbar ist.

Das Hauptmaximum der relativen Wirksamkeit (Abb. 5) liegt auch hier bei $410\text{ m}\mu$, der Abfall nach $400\text{ m}\mu$ hin ist allerdings recht schwach, nach $415\text{ m}\mu$ aber sehr steil. Ein Nebenmaximum befindet sich bei $425\text{ m}\mu$. Dieses ist vergleichbar mit einem Nebenmaximum im Aktionspektrum der positiven Phototaxis bei grünen Euglenen (BÜNNING u. SCHNEIDERHÖHN 1956). Der weitere Verlauf der Kurve im UV wäre sehr interessant, da LUNTZ (1931) für *Chilomonas* die Hauptempfindlichkeit bei $366\text{ m}\mu$ gefunden hatte.

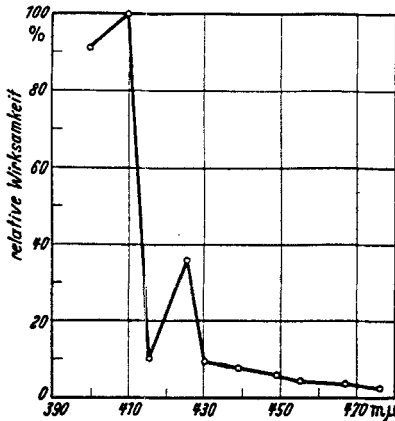


Abb. 5. *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ-G4, farbloser Stamm ohne Augenfleck, mit Photoreceptor. Aktionspektrum der positiven Phototaxis. (Erklärung s. Abb. 4)

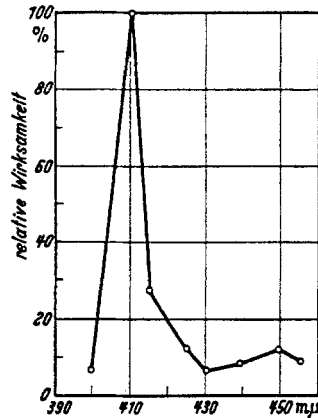


Abb. 6. *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ-G4, farbloser Stamm ohne Augenfleck. Aktionspektrum der negativen Phototaxis. (Erklärung s. Abb. 4)

Die Aktionskurve für die negative Reaktion entspricht, soweit sie zwischen 400 und $455\text{ m}\mu$ bestimmt wurde, derjenigen von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* mit Augenfleck (Abb. 6). Der Gipfel bei $410\text{ m}\mu$ ist sehr stark ausgeprägt. Das Nebenmaximum bei $449\text{ m}\mu$ ist nur schwach vorhanden.

c) Phototaktisches Verhalten von *Astasia longa*

Bei dieser mit *Euglena gracilis* nahe verwandten Art ohne Augenfleck und ohne Photoreceptor konnte keine Phototaxis festgestellt werden. Versuche wurden vorwiegend bei solchen Intensitäten angestellt, die bei den beiden anderen Stämmen zu deutlicher Phototaxis geführt hatten, und mit Weißlicht auch bei höheren. Mit den Angaben aus älteren Arbeiten stimmt dieser Befund überein. Die von PRINGSHEIM (1948) gezogenen farblosen *Euglena gracilis*-Kulturen, die sich weder morphologisch noch cytologisch noch physiologisch von *Astasia longo* unterscheiden, waren ebenfalls nicht phototaktisch und besaßen auch keine Verdickung an der Geißelbasis. Das gleiche stellte TERNETZ (1912) an

einer hyalinen, augenflecklosen *Euglena*form fest. Auch MAINX (1927) fand, daß *Astasia* nicht phototaktisch reagierte. Vielleicht läßt sich aber durch extrem hohe Lichtintensität Phototaxis hervorrufen. Dies müßte noch geprüft werden.

B. Absorption des Augenflecks

1. Versuchsanordnung

Zur Messung der Absorption des Stigmas diente eine neue Apparatur für Mikroabsorptionsmessungen der Firma C. Zeiß, Oberkochen. Sie besteht aus einem Monochromator (M4Q), einem Mikroskop mit achromatischem Kondensator und Hilfsbeleuchtung; nach dem Mikroskop folgt der Sekundär-Elektronenvervielfacher mit Anzeigergerät wie beim Spektralphotometer.

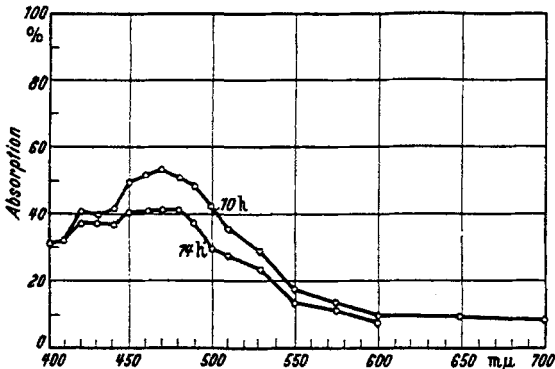


Abb. 7. *Euglena gracilis* var. *bacillaris*, farbloser Stamm. Die Absorption des Stigmas bei ein und derselben Zelle zu verschiedenen Tageszeiten, 10 Uhr und 14 Uhr, gemessen. *Abzisse*: Wellenlänge. *Ordinate*: Absorption in %

Eine runde Blende, durch die das monochromatische Licht nach Verlassen des Austrittspaltes des Monochromators hindurch geht, kann in der Objektebene des Mikroskops scharf abgebildet werden. Es entsteht dabei ein Lichtfleck in der Objektebene, der bei der hier angewendeten Blende (0,05 mm \varnothing) einen Durchmesser von 0,0032 mm hat (gemessener Wert 0,0035 mm). Die Absorptionsmessungen wurden mit der Ölimmersion durchgeführt. Zuerst wurde das Anzeigergerät auf Vollauschlag gebracht; der Lichtstrahl ging nur durch das leere Gesichtsfeld, also durch das Einbettungsmittel. Die Hilfsbeleuchtung erleichterte dann die Orientierung des Augenflecks oder der zu messenden chlorophyllhaltigen Plasmapartie im Lichtpunkt. Bei ausgeschalteter Hilfsbeleuchtung konnte am Anzeigergerät die Transmission in Prozent für den betreffenden Wellenlängenbereich abgelesen werden. Jede Messung für einen bestimmten Wellenlängenbereich wurde fünfmal wiederholt und dann aus diesen Werten der Mittelwert gebildet.

Der Abstand der Wellenbereiche, deren Absorption bestimmt wurde, betrug zwischen 405—510 m μ je 10 m μ , von 510—550 m μ je 20 m μ und von 550—700 m μ je 25 m μ .

Um in den lebenden Zellen die Beweglichkeit auszuschalten, wurden sie in eine ungefähr 10%ige Gelatinelösung eingebettet. Bei den Euglenen störte dann allerdings

die starke Metabolie, die beim Einschalten von Hilfsbeleuchtung oder monochromatischem Lichtpunkt auftrat; aber im Dunkeln beruhigten sich die Organismen wieder.

Die Absorptionskurven zeigten einen recht verschiedenen Verlauf. Selbst ein und dasselbe Stigma ergab unterschiedliche Absorptionskurven, wenn es zu verschiedenen Tageszeiten ausgemessen wurde (Abb. 7). Das hängt wohl damit zusammen, daß der Augenfleck kein unveränderliches, einmal gebildetes Organell darstellt, sondern sich je nach dem physiologischen Zustand der Zellen umwandeln kann. Dabei braucht nicht an Änderungen im Pigmentgehalt gedacht zu werden. Schon Formänderungen, die mit Änderungen der Dicke verbunden sind, müssen in den gemessenen Kurven zum Ausdruck kommen.

Die Zellen der jüngeren Kulturen hatten noch zu wenig Carotinoid in ihren Augenfleck eingelagert, um deutliche Absorption erkennen zu lassen. Erst mit zunehmendem Kulturalter färbte sich der Augenfleck stärker aus und trat deutlicher hervor. Zur Absorptionsmessung gelangten daher Zellen aus 3—4 Wochen alten Kulturen.

In den Einzelkurven traten keine einheitlich ausgeprägten Absorptionsmaxima hervor. Um ein Bild von der durchschnittlichen Absorptionsleistung zu erhalten, wurde deshalb für jeden ermittelten Punkt einer Einzelmessung errechnet, um wieviel Prozent in bezug auf den Punkt der vorhergehenden Wellenlänge die Absorption zu- oder abgenommen hat. Aus diesen prozentualen Absorptionsdifferenzen ließ sich dann ein Mittelwert für jeden Wellenlängenbereich bilden. Die Summe dieser Mittelwerte (von 405 $m\mu$ bis zur betreffenden Wellenlänge) ergab dann ein Bild der durchschnittlichen Hauptabsorptionsgebiete des Stigmas.

2. Ergebnisse

a) Absorption des Augenflecks

der chlorophyllfreien *Euglena gracilis* var. *bacillaris*

Das Stigma war bei der farblosen *Euglena* im Durchschnitt 2,9 μ lang und 2 μ breit (Mittelwert aus 12 Stigmen). Der Punkt des Prüflichtes hatte einen Durchmesser von 3,2 μ . So wurden auch neben dem Stigma liegende Zellteile wie Plasma, Vacuole und Photoreceptor mitphotometriert.

Die in Abb. 8 dargestellte Kurve zeigt die Summe der Mittelwerte der prozentualen Absorptionsänderung von Meßbereich zu Meßbereich von 19 Einzelbestimmungen. Keine dieser Einzelbestimmungen lag mit ihrem Absorptionsmaximum unter 40% Absorption.

Eine ausgeprägte Kurve mit scharf hervortretenden Gipfeln ergab sich nicht. Von 405 $m\mu$ an erfolgt ein sanfter Anstieg bis 460 $m\mu$. Die kleinen Erhebungen bei 420 und 440 $m\mu$ darf man wohl kaum als Sekundärmaxima bezeichnen. Von 460 $m\mu$ an fällt die Absorption bis 600 $m\mu$ stetig ab. Weiter gegen das Langwellige zu bleibt die Durchlässigkeit konstant bei 95—100%, wie sich schon nach den ersten Messungen ergab.

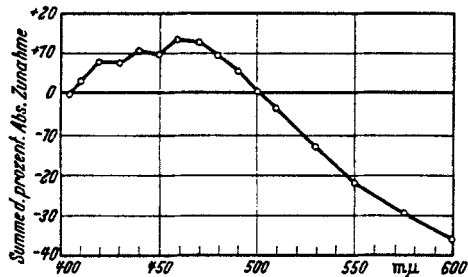


Abb. 8. *Euglena gracilis* var. *bacillaris*. Absorption des Stigma-Bereichs in verschiedenen Wellenbereichen

Abb. 9 und 10 zeigen eine chlorophyllfreie *Euglena*-Zelle, die mit monochromatischem Licht von $540\text{ m}\mu$ und $603\text{ m}\mu$ photographiert wurde (Isolierung der Wellenbereiche geschah durch Interferenzfilter). Deutlich tritt die starke Lichtabsorption des Augenflecks bei $540\text{ m}\mu$ hervor, während bei $603\text{ m}\mu$ der Augenfleck nur in geringem Maße absorbierte, aber immer noch etwas stärker als das umgebende Plasma.



Abb. 9

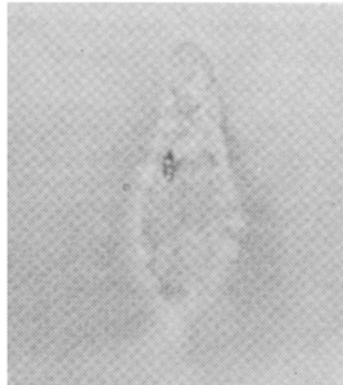


Abb. 10

Abb. 9. *Euglena gracilis* var. *bacillaris*. Aufnahme einer Zelle in monochromatischem Licht (Interferenzfilter) von $540\text{ m}\mu$, Ölimmersion 90×12 ; Vergrößerung ungefähr 1000fach

Abb. 10. Wie Abb. 9, jedoch bei $603\text{ m}\mu$

Die Absorptionsmessungen, ebenso wie die Photographien in monochromatischem Licht, zeigen also, daß der Augenfleck noch über den Grenzbereich der phototaktischen Aktionsspektren hinaus (nämlich zwischen 540 und $600\text{ m}\mu$) absorbiert.

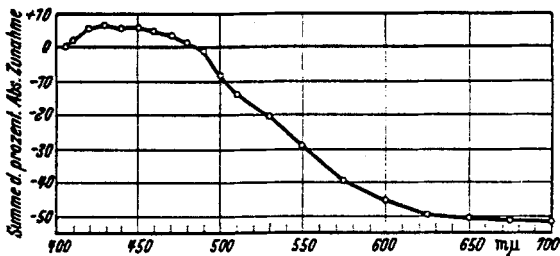


Abb. 11. *Euglena gracilis*, grüner Stamm. Absorption des Stigmas in verschiedenen Wellenbereichen, bestimmt in Quetschpräparaten

b) Absorption des Augenflecks der grünen *Euglena gracilis* in Quetschpräparaten

Das Chlorophyll in den Chloroplasten störte bei den Messungen an den grünen Arten, da es ebenfalls zwischen 400 und $480\text{ m}\mu$ stark absorbiert. Obgleich das Vorderende der Euglenen im allgemeinen als chlorophyllfrei

bezeichnet wird, gelang es nie, reine Stigmaabsorptionskurven zu erhalten. Stets trat das zweite Maximum der Chlorophyllabsorption bei 650—675 $m\mu$ hervor. Durch kräftiges Quetschen der Euglenen unter dem Deckglas wurde erreicht, daß der Augenfleck neben den anderen Zellbestandteilen aus der Zellumhüllung austrat und so ohne Chlorophyllüberlagerung photometriert werden konnte. Aus 20 Einzelbestimmungen ergab sich die in Abb. 11 dargestellte Kurve. Auch hier liegt ein breiter Absorptionsrücken in der Gegend von 450 $m\mu$, der bis 625 $m\mu$ hin absinkt. Ausgeprägte Maxima sind nicht zu erkennen. Die Kurve gleicht qualitativ der in Abb. 8 dargestellten von den farblosen Euglenen.

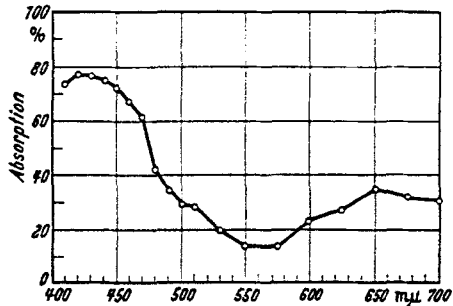


Abb. 12.

Euglena gracilis, grüner Stamm. Absorption im Bereich der chlorophyllführenden Zellteile

c) Absorption des Augenflecks in lebenden Zellen von *Euglena gracilis* (grüner Stamm) und *Phacus acuminatus*

Während bei den farblosen Euglenen die maximale Absorption um 40% lag, ist sie bei den grünen Euglenen höher (80%), wobei berücksichtigt werden muß, daß hier noch die Absorption des Chlorophylls mitspielt. GROSS, JAHN u. BERNSTEIN (1955) hatten im Methanolextrakt von pyribenzamingebleichten Zellen,

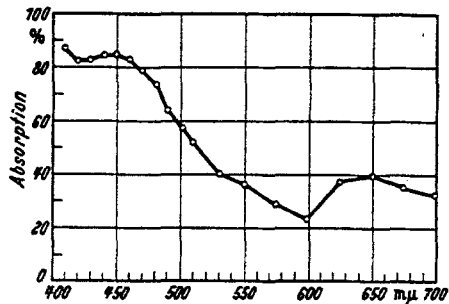


Abb. 13. Wie Abb. 12, jedoch Absorption im Bereich des Augenflecks

die noch ein Stigma besaßen, ebenfalls eine geringere Absorption im Bereich der Carotinoide festgestellt als bei grünen Stämmen.

Die Ausdehnung des Augenflecks betrug bei den grünen Euglenen im Mittel $2,8 \times 2,5 \mu$.

In Abb. 12 und Abb. 13 sind je eine typische Absorptionskurve vom Stigmabereich und vom chlorophyllhaltigen Zellteil einander gegenübergestellt. Deutlich tritt hervor, daß der Absorptionsabfall in der Kurve des Stigmabereichs bis 600 $m\mu$ flacher verläuft als in der des Chlorophylls, d. h. es findet eine Absorption im Stigma bis 600 $m\mu$ statt.

Der nicht metabolische Vertreter der Euglenaceen, *Phacus acuminatus*, ließ sich besser photometrieren; allerdings ist bei ihm das ganze Stigma

von Chloroplasten umgeben. Der Augenfleck ist $5,7 \times 3,2 \mu$ groß. Die beiden charakteristischen Absorptionskurven vom Stigmabereich und vom chlorophyllreichen Teil derselben Zelle (Abb. 14, 15) zeigen auch hier wie bei der grünen *Euglena* einen Absorptionsabfall von 460—480 $m\mu$ an und eine stärkere Absorptionsabnahme des Chlorophylls als des Stigmabereichs bei 600 $m\mu$.

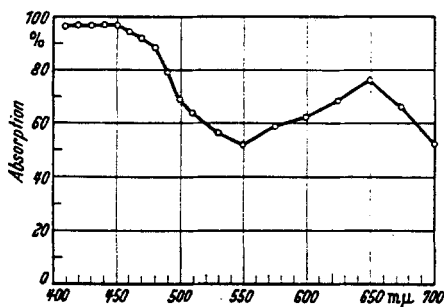


Abb. 14. *Phacus acuminatus*. Absorption im Bereich der chlorophyllführenden Zellteile

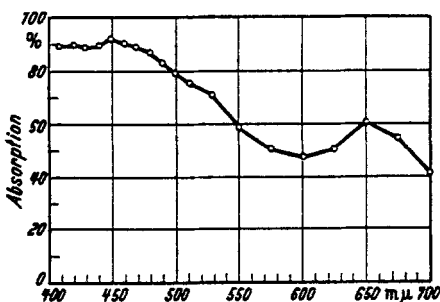


Abb. 15. Wie Abb. 14, jedoch Absorption im Bereich des Augenflecks

Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse legen folgende Schlüsse über das Zustandekommen der Phototaxis nahe:

Die Lichtaufnahme, die den Reaktionsablauf der Phototaxis einleitet, findet in der Geißelverdickung an der Stelle ihrer Gabelung, im Photoreceptor, statt. Bei der stigma- und photoreceptorfreien *Astasia longa* tritt nämlich weder eine positive noch eine negative phototaktische Reaktion ein. Dagegen reagiert aber die chlorophyllfreie, stigmalose *Euglena gracilis* var. *bacillaris* PBZ-G4, die an der Geißelverzweigung einen Photoreceptor besitzt, deutlich positiv und negativ phototaktisch. Die lichtaufnehmende Substanz im Photoreceptor müßte ein Absorptionsmaximum bei 410 $m\mu$ haben;

denn hier liegt bei stigmafremen Formen das Maximum des Aktionspektrums. Ebenso liegt hier auch das Maximum des Aktionsspektrums für die negative Phototaxis der grünen Formen.

Diese negative Reaktion kommt ja in jedem Falle ohne die Mitwirkung des Augenflecks zustande; denn es fehlt für sie eine ausgeprägte Empfindlichkeit der Euglenen im Hauptabsorptionsbereich des Stigmas sowohl bei den grünen als auch bei den farblosen Stämmen mit und ohne Stigma (vgl. BÜNING u. SCHNEIDERHÖHN 1956). *Alle Reaktionen ohne Mitwirkung des Augenflecks deuten also auf eine Substanz, die bei 410 $m\mu$ ihr Absorptionsmaximum zeigt.*

Die positive Phototaxis läßt sich nach den in der Einleitung zitierten Autoren auf folgende Weise erklären: Eine periodische Verdunklung

des Photoreceptors, und damit auch der lichtempfindlichen Substanz mit ihrem Absorptionsmaximum um $410\text{ m}\mu$ bei der Rotation der Zelle um ihre Längsachse durch verschieden dicke Zellteile bei der wie alle Euglenen etwas asymmetrisch gebauten *Euglena gracilis* PBZ-G4 oder in stärkerem Maße bei der grünen *Euglena* durch das Stigma, führt so lange zu Reizen, die mit Änderung des Geißelschlags beantwortet werden, bis eine Einstellung in die Lichtrichtung erfolgt ist. Es treten dann am Photoreceptor keine zeitlichen Intensitätsunterschiede mehr auf. Bei Anwesenheit eines Stigmas muß daher die positive Phototaxis ein weiteres Maximum der Empfindlichkeit im Absorptionsbereich des Stigmas haben. Dies ist der Fall bei allen bis jetzt bekannten Aktionsspektren grüner Flagellaten. Bei der stigmafreien Art könnten vielleicht plasmatische Zellbestandteile und Zellumhüllung als Schattenspende wirken. Die noch unbekannte Absorption dieser Zellteile, die aber vermutlich vom UV gegen das längerwellige Gebiet zu abnimmt (daher die große Wirksamkeit bei $400\text{ m}\mu$), beeinflussen hier das von der lichtempfindlichen Substanz abhängende Wirkungsspektrum der positiven Phototaxis. Das Nebenmaximum bei $425\text{ m}\mu$ tritt sowohl bei der stigmafreien als auch bei der grünen *Euglena* auf und könnte durch die Schattenwirkung des Plasmas erklärt werden, während das stark ausgeprägte Wirkungsmaximum der grünen *Euglena* im Bereich zwischen ungefähr 460 und $500\text{ m}\mu$ durch die Schattenwirkung des Augenflecks verursacht wird. Jedenfalls ist es bemerkenswert, daß auch bei der stigmafreien Form das Aktionsspektrum der positiven Phototaxis deutlich von den Aktionsspektren der negativen Reaktionen verschieden ist.

Die Aktionskurve der positiven Phototaxis muß sich aus dem Zusammenwirken der Absorption der lichtempfindlichen Substanz und der schattenwerfenden Substanz ergeben. Über $540\text{ m}\mu$ zeigt zwar der Augenfleck noch deutliche Absorption, aber vermutlich nicht mehr die lichtempfindliche Substanz; denn bei keiner Form sind hier noch positive oder negative Reaktionen beobachtet worden. Bei 400 bis $410\text{ m}\mu$ absorbieren sowohl lichtempfindliche Substanz als auch Stigma. Daraus kann sich das Nebenmaximum bei $403\text{ m}\mu$ (OLTMANN 1917) erklären.

Nicht ganz gesichert erscheint die Auffassung, daß dieselbe Substanz sowohl die positive als auch die negative Phototaxis einleiten kann. Die beiden verschiedenen Aktionsspektren der stigmalosen *Euglena*, deren Schwerpunkt allerdings bei beiden im Gebiet um $410\text{ m}\mu$ liegt, könnten auch auf zwei verschiedene Substanzen schließen lassen, von denen die eine die negative Phototaxis hervorruft und ein ausgeprägtes Absorptionsmaximum bei $410\text{ m}\mu$ und zwei Nebenmaxima bei 449 und $476\text{ m}\mu$ hat. Die andere lichtempfindliche Substanz zeigte ebenfalls bei $410\text{ m}\mu$ ihr Absorptionsmaximum, aber gegen $400\text{ m}\mu$ zu ist der Absorptionsabfall nur gering und ein Nebenmaximum liegt bei $425\text{ m}\mu$, wie das entsprechende Wirkungsspektrum der positiven Phototaxis der stigmalosen *Euglena* PBZ-G4 mit

Photoreceptor. Eine Reihe der älteren Autoren betont, daß die positive und die negative Phototaxis bei den Flagellaten durch zwei getrennte, entgegengesetzt verlaufende Reaktionsabläufe verursacht werden (LOEB 1906, BANCROFT 1913, BUDER 1919, LUNTZ 1932, MAINX 1928, MAINX und WOLF 1940, MAST 1932). Außenfaktoren konnten die positive und die negative Phototaxis in verschiedener Art und Weise beeinflussen, und die Stärke der Reaktion, d. h. die Schwimgeschwindigkeit und die Exaktheit der Orientierung nahm bei *Volvox* und *Eudorina* mit zunehmender Lichtintensität vom Schwellenwert der positiven Phototaxis an zu, gegen den Indifferenzpunkt ab und stieg mit zunehmender Intensität bei der negativen Phototaxis wieder an. Ferner stellten CHADEFAUD u. PROVASOLI (1939) fest, daß der Photoreceptor sich aus einer chromophilen und einer chromophoben Substanz zusammensetzt. Da jedoch das Hauptmaximum für beide Reaktionen bei der stigmalosen *Euglena* um $410\text{ m}\mu$ liegt, so ist wohl anzunehmen, daß zum mindesten das erste Glied der positiven und der negativen Reaktionskette, nämlich die Lichtreizaufnahme, dasselbe ist. Bei entsprechenden Lichtintensitäten führt dann eine periodische Beschattung oder Belichtung der lichtempfindlichen Substanz zu den weiteren Stufen der positiven Reaktion, während eine Belichtung der lichtempfindlichen Substanz mit höheren Intensitäten, unabhängig von einer Beschattung durch den Augenfleck, zu den negativen Reaktionen führt. Beim stigmalosen Stamm ist die positive Phototaxis nur in einem ganz kleinen Intensitätsbereich möglich, was mit der geringen Fähigkeit einer Schattenbildung einer augenflecklosen Zelle zusammenhängen könnte.

Der Schwerpunkt der Absorption des Stigmas lag bei den spektral-photometrischen Bestimmungen in lebenden Zellen und in Quetschpräparaten bei $460\text{ m}\mu$. Bei $405\text{ m}\mu$ zeigte sich noch eine relativ hohe Absorption, die im langwelligen Gebiet erst nach $600\text{ m}\mu$ aufhörte. Um welches Carotinoid es sich hier handelt, kann nicht gesagt werden, denn in den lebenden Zellen wurden auch alle die Zellbestandteile mitphotometriert, die in der Umgebung des Stigmas lagen, wie Plasma, Vacuolen und Photoreceptor; zudem unterscheiden sich die Absorptionskurven der Stigmen verschiedener Zellen stark. Die von GROSS, JAHN und BERNSTEIN (1955) angegebene Absorptionskurve im Bereich von 400 bis $550\text{ m}\mu$ der Pigmentextrakte verschiedener farbloser Euglenenstämmen stimmt mit der vorliegenden Bestimmung recht gut überein. Allerdings deuten sie nicht auf Astaxanthin (vgl. LWOFF u. LWOFF 1930, HUTNER u. PROVASOLI 1951), das in *Euglena heliorubescens* und *Haematococcus pluvialis* gefunden worden war (TISCHER 1944) und das im Bereich von $500\text{ m}\mu$ sein Maximum hat. Qualitativ ist die Absorption des Augenflecks von farblosen und von grünen Euglenen gleich (vgl. GOODWIN and JAMKORN 1954).

FRINGSHEIM (1956) hält es für möglich, daß der Photoreceptor Lactoflavin enthält, das als Sensibilisator in phototropischen Reaktionen bekannt ist. Doch die Aktionsspektren der negativen und der positiven Phototaxis lassen keine Ähnlichkeit mit der Extinktionskurve von Lactoflavin erkennen, die von $450\text{ m}\mu$ nach $400\text{ m}\mu$ stetig abfällt.

Ungeklärt ist die Frage, weshalb die farblosen Euglenen mit Augenfleck nur negativ reagieren können.

Zusammenfassung

1. Ein chlorophyllfreier Stamm von *Euglena gracilis* var. *bacillaris*, der Augenfleck und Photoreceptor besaß, reagierte bei allen geprüften Wellenbereichen und Intensitäten nur negativ phototaktisch. Das Aktionsspektrum dieser negativen Phototaxis zeigte bei 410 m μ ein Hauptmaximum und zwei Nebenmaxima bei 449 m μ und 476 m μ . Über 530 m μ trat praktisch keine Reaktion mehr auf.

2. Der chlorophyllfreie *Euglena gracilis* var. *bacillaris*-Stamm PBZ-G4, bei dem kein Stigma, aber ein Photoreceptor vorhanden war, reagierte sowohl positiv als auch negativ phototaktisch. Die Maxima des Aktionsspektrums der positiven Phototaxis lagen bei 410 und 425 m μ . Von 410 m μ nach 400 m μ erfolgte ein nur geringer Abfall der relativen Wirksamkeit der Strahlenbereiche. Das Aktionsspektrum der negativen Phototaxis entspricht dem von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* mit Stigma.

3. *Astasia longa*, die an der Geißelbasis keine Verdickung (Photoreceptor) aufwies, reagierte nicht auf Licht.

4. Die Absorption der Stigmen von chlorophyllfreien und grünen Euglenen und von *Phacus acuminatus* — in vivo und in Quetschpräparaten gemessen — lag mit ihrem Schwerpunkt bei 460 m μ und reichte bis 600—625 m μ .

5. Die gefundenen Tatsachen führen zu folgendem Bild: Die positiven und die negativen Reaktionen werden durch Lichtaufnahme im Photoreceptor hervorgerufen. Die negative (phobische) Phototaxis kommt ohne Mitwirkung des Stigmas zustande. Die positive Reaktion ist, wenigstens bei den grünen Formen, nur bei periodischer Verdunklung des Photoreceptors durch den Augenfleck möglich. Es ergibt sich daher für diese Reaktion eine stärkere Wirksamkeit der vom Stigma absorbierten Wellenlängen. Daß eine Lichtabsorption im Stigma allein aber keine Reaktion bedingt, geht aus der phototaktischen Unwirksamkeit von Wellenlängen über 530 m μ hervor, die vom Stigma noch stark absorbiert werden.

Herrn Professor Dr. ERWIN BÜNNING danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein stetiges Interesse an den Untersuchungen.

Literatur

- BANCROFT, F. W.: Heliotropism, differential sensibility and galvanotropism in *Euglena*. J. of Exper. Zool. 15, 383 (1913). — BRUCE, V. G., and PRITENDRICH: Temperature independence in a unicellular „clock“. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 42, 676 (1956). — BRUCKER, W.: Beiträge zur Kenntnis der Phototaxis grüner Schwärmzellen. I. Arch. Protistenkde. 99, 294 (1954). — BUDEB, J.: Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. 58, 105 (1919). — BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDERHÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktionen von *Euglena*. Arch. Mikrobiol. 24, 80 (1956).

CHADEFAUD, M., et L. PROVASOLI: Une nouvelle Euglène graciloïde: *Euglena gracilis* Klebs var. *urophora* n. var. Arch. Zool. expér. 80, 55 (1939).

DOFLEIN, F.: Die Zuckerflagellaten. Biol. Zbl. 86, 439 (1916).

ENGELMANN, T. W.: Über die Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. 29, 387 (1882).

FAMINTZIN, A.: Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Jahrb. wiss. Bot. 6, 1 (1867).

GOJDICS, M.: The genus *Euglena*. Madison 1953. — GOODWIN, T. W.: The comparative biochemistry of the carotenoids. London 1952. — GOODWIN, T. W., and M. JAMIKORN: Studies in the carotenogenesis. Some observations on carotenoid synthesis in two varieties of *Euglena gracilis*. J. Protozool. 1, 216 (1954). — GROSS, J. A., TH. L. JAHN and E. BERNSTEIN: The effect of antihistamines on the pigment of green Protista. J. Protozool. 2, 71 (1955).

HARTSHORNE, J. N.: The function of the eyespot in *Chlamydomonas*. New Phytologist 52, 292 (1953). — HAYE, A.: Über den Exkretionsapparat bei den Protisten nebst Bemerkungen über einige andere feinere Strukturverhältnisse der untersuchten Arten. Arch. Protistenkde. 70, 1 (1930). — HOLLANDE, A.: Etude cytologique et biologique de quelque Flagellés libres. Arch. Zool. expér. 83, 1 (1942). — HUTNER, S. H., and L. PROVASOLI: „Phytoflagellata“ in Biochemistry and Physiology of Protozoa (Lwoff, A.) New York 1951.

JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. (Übers. v. E. MANGOLD.) Leipzig und Berlin 1910.

KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. Bot. Inst. Tübingen 1, 233 (1881/85).

LAURENS, H., and H. D. HOOKER: Studies in the relative physiological value of spectral lights. II. The sensibility of *Volvox* to wavelength of equal energy content. J. of Exper. Zool. 80, 345 (1920). — LOEB, J.: Die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säuren. Pflügers Arch. 115, 564 (1906). — LOEB, J., and WASTENEYS: The relative efficiency of various parts of the spectrum for the heliotropic reactions of animals and plants. J. of Exper. Zool. 20, 217 (1916). — LWOFF, M., et A. LWOFF: Détermination expérimentale de la synthèse massive de pigment carotinoïde par le Flagelle *Haematococcus pluvialis* Flot. C. r. Soc. Biol. (Paris) 105, 454 (1930). — LUNTZ, A.: Untersuchungen über die Phototaxis. I. Die absoluten Schwellenwerte und die relative Wirksamkeit von Spektralfarben bei grünen und farblosen Einzelligen. Z. vgl. Physiol. 14, 68 (1931). — II. Lichtintensität und Schwimmggeschwindigkeit bei *Eudorina elegans*. Z. vgl. Physiol. 15, 652 (1931). — III. Die Umkehr der Reaktionsrichtung bei starken Lichtintensitäten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Theorie der photischen Reizwirkung. Z. vgl. Physiol. 16, 204 (1932).

MAINX, F.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. II. Untersuchungen über die Ernährungs- und Reizphysiologie. Arch. Protistenkde. 60, 355 (1927). — Untersuchungen über den Einfluß von Außenfaktoren auf die phototaktische Stimmung. Arch. Protistenkde. 68, 105 (1928). — MAINX, F., u. H. WOLF: Reaktionsintensität und Stimmungsänderung in ihrer Bedeutung für eine Theorie der Phototaxis. Arch. Protistenkde. 98, 105 (1940). — MAST, S. O.: Light and the behaviour of organisms. New York 1911. — The relation between spectral colour and stimulation in the lower organisms. J. of Exper. Zool. 22, 471 (1917). — Reactions to light in *Volvox*, with special reference to the process of orientation. Z. vgl. Physiol. 4, 637 (1926). — Structure and function of the eye-spot in unicellular and colonial organisms. Arch. Protistenkde. 60, 107 (1927). — Reversal in photic orientation in *Volvox* and the nature of photic stimulation. Z. vgl. Physiol. 5, 730 (1927). — The rate of adaptation to light and to darkness in *Volvox globator*. Z. vgl. Physiol. 17,

644 (1932). — Orientation in light from two sources and its bearing on the function of the eye-spot. Z. vgl. Physiol. 16, 252 (1932). — Motor response in unicellular animals, in „Protozoa in Biological Research“ v. CALKINS and SUMNER, zit. nach GOJDICS (1941). — METZNER, P.: Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwissenschaften 11, 365 u. 395 (1923). — Bewegungsstudien an Peridineen. Z. Bot. 22, 225 (1929). — MÜLLER, F.: Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen. J. wiss. Bot. 49, 421 (1911).

OLTMANN, F.: Über Phototaxis. Z. Bot. 9, 257 (1917).

POHL, R.: Tagesrhythmus im phototaktischen Verhalten der *Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. 3b, 367 (1948). — PRINGSHEIM, E. G.: Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912. — Das Zustandekommen der taktischen Reaktionen. Biol. Zbl. 32, 337 (1912). — Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. II. Zur Physiologie der *Euglena gracilis*. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 12, 1 (1914). — Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten (*Polytoma*, *Astasia*, *Chilomonas*). Beitr. allg. Bot. 2, 88 (1923). — Über das Stigma bei farblosen Flagellaten. Cytologia, Fujii Jubiläumsband S. 234 (1937). — The loss of chromatophores in *Euglena gracilis*. New Phytologist 47, 52 (1948). — Contributions towards a monograph of the genus *Euglena*. Nova acta Leopoldina 18, 3 (1956). — PRINGSHEIM, E. G., u. F. MAINX: Untersuchungen an *Polytoma uvella* Ehb. Planta (Berl.) 1, 583 (1926). — PRINGSHEIM, E. G., and O. PRINGSHEIM: Experimental elimination of chromatophores and eye-spot in *Euglena gracilis*. New Phytologist 51, 65 (1952).

ROTHERT, W.: Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora (Jena) 88, 371 (1901).

STRASBURGER, E.: Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena. Z. Naturwiss. 12, 551 (1878).

TOCHAKHOTINE, S.: La fonction du stigma chez la flagellé *Euglena*, étudiée au moyen de la micropuncture ultraviolette. C. r. Soc. Biol. (Paris) 121, 1162 (1936). — TERNETZ, C.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. J. wiss. Bot. 51, 435 (1912). — TISCHER, J.: Über die Carotinoide von *Haemato-coccus pluvialis* III. Hoppe-Seylers Z. 281, 143 (1944).

VÁVRA, J.: Ist der Photoreceptor eine unabhängige Organelle der Eugleniden? Arch. Mikrobiol. 25, 223 (1956).

WAGER, H.: On the eye-spot and flagellum in *Euglena viridis*. J. Linn. Soc. (Zool.) 27, 463 (1900).

ZUMSTEIN, H.: Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. J. wiss. Bot. 34, 149 (1900).