

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DIE ABHÄNGIGKEIT DES PROTONEMAWACHSTUMS UND DER PROTONEMAPOLARITÄT BEI FARNEN VOM LICHT

Von

HANS MOHR

Mit 36 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. Januar 1956)

1. Einleitung

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Beeinflussung der Farnsporenenkeimung durch Licht verschiedener Wellenlängen (MOHR 1956) wurde auch das Wachstum der Farnprotonemen unter verschiedenen Lichtqualitäten untersucht. Dabei hat sich gezeigt, daß nicht nur das Längenwachstum, sondern daß auch die polare Struktur der Farnprotonemen in charakteristischer Weise von den Lichtverhältnissen abhängt. Es hat sich erwiesen, daß Längenwachstum und Polarität im Protonema so eng zusammenhängende Phänomene sind, daß sie gemeinsam untersucht und behandelt werden müssen.

KLEBS (1917), STEPHAN (1928) und ORTH (1937) haben für das Protonemenwachstum übereinstimmend eine antagonistische Wirkung kurz- und längerwelliger Strahlen festgestellt, was ich, um dies vorwegzunehmen, voll bestätigen kann.

Qualitativ hat schon KLEBS die wesentlichsten Zusammenhänge richtig erkannt. Während im blauen Licht das Längenwachstum der Protonemen gehemmt ist und sich kurze, mehrzellige Prothallien bilden, übt das längerwellige sichtbare Licht eine fördernde Wirkung auf das Längenwachstum der Protonemen aus, so daß lange Keimfäden entstehen. Über die Wirkung der infraroten Strahlung (in der Bedeutung von $\lambda > 760 \text{ m}\mu$!) stimmen die Angaben der genannten Autoren nicht überein. Während KLEBS keinen erheblichen Einfluß dieser Strahlung nachweisen konnte, stellte ORTH eine Hemmwirkung des Infrarots um $1000 \text{ m}\mu$ auf die Protonemen fest.

Der Polarität der Protonemen und ihrer Beeinflussung durch das monochromatische Licht haben die erwähnten Autoren keine Beachtung geschenkt. Meine Aufgabe war nun, das Aktionsspektrum des Protonemenwachstums und der Polaritätsbeeinflussung mit Hilfe schmaler Spektralbereiche genauer zu untersuchen und mit dem Aktionsspektrum der Farnsporenenkeimung zu vergleichen.

2. Methodik

Ein Teil der Methodik der vorliegenden Arbeit wurde bereits in der Arbeit über Farnsporenenkeimung besprochen (vgl. MOHR 1956).

a) *Das Ausgangsmaterial.* Zur Gewinnung eines möglichst homogenen Ausgangsmaterials wurden die Sporen wie bei den Keimversuchen ausgesät, jedoch weniger dicht. Das Schälchen wird dann mit einem Glasdeckel versehen, mit Wollfett abgedichtet und 4 Tage mit Fluoreszenzlicht im Lichtfeld bei etwa 650 Lux belichtet (20° C). Anschließend wird das Schälchen 2 Tage ins Dunkle gebracht. Nach 6 Tagen sind praktisch alle keimfähigen Sporen gekeimt, aber nicht ausgewachsen. Jetzt erst wird Nährlösung hinzugefügt. Dazu wird am Rand des Schälchens aus dem Agar ein Streifen von 5 mm Breite herausgeschnitten, so daß nur noch eine Agarscheibe von 2 cm Durchmesser in der Schale verbleibt, auf der die nun angekeimten Sporen liegen. In den entstandenen Raum werden 0,4 ml Nährlösung gegeben (Abb. 1), die Schale mit einem Filter versehen und für die Wachstumsversuche verwendet.

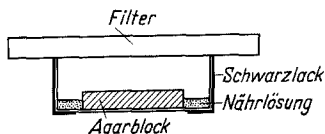


Abb. 1. Schema der Anordnung von Agar, Nährlösung und Filter

Fügte ich die Nährlösung schon bei der Sporenaussaat hinzu, so wurde das Ausgangsmaterial nicht so homogen, da die Protonembildung dann schon in zahlreichen Fällen im Dunkeln einsetzte, während manche Sporen noch nicht voll gekeimt waren.

b) *Die Nährlösung.* Die verwendete Nährlösung hat folgende Zusammensetzung:

0,25 g $MgSO_4$
 1,00 g $Ca(NO_3)_2$
 0,25 g KH_2PO_4
 0,12 g KNO_3
 Spur $FeCl_3$

auf 1000 cm³ Aqua bidest.

Der p_H-Wert der Nährlösung lag bei $5,0 \pm 0,1$.

c) *Die Lichtverhältnisse.* Alle Wachstumsversuche wurden im Dauerlicht (weiß oder monochromatisch) vorgenommen.

Neben den früher (MOHR 1956) besprochenen Interferenzfiltern wurden noch SCHOTTSCHE Farbgläser (Glasfilter) benutzt, und zwar die Filter RG 9 (Langwelliges Rot und nahes Infrarot), R 2 (Rot), OG 4 (Orange gelb), VG 9 (Gelbgrün), BG 7 (Blau) und BG 3 (Blauviolett). Es ist hier an die kritischen Bemerkungen zu erinnern, die über die Interferenzfilter gemacht wurden. Was die Glasfilter angeht, so wird hier der Fehler, der durch die Art der Energieverteilung im Emissionsspektrum der Glühwendel entsteht, größer. Der langwellige Teil des durchgelassenen Lichtes ist stets relativ stärker vertreten, als die Durchlässigkeitskurven angeben. Dazu kommt noch, daß sich, da aus technischen Gründen nur eine 4,5 cm dicke Wasserschicht vorgeschaltet werden konnte, die mehr oder weniger große Durchlässigkeit der Glasfilter für Infrarot bei der Energiemessung störend auswirkte. Somit bleibt die Einstellung der Glasfilter auf gleiche Energie problematisch. Da aber die Versuche mit Glasfiltern lediglich Ergänzungen zu dem mit Interferenzfiltern gewonnenen Wirkungsspektrum darstellen, stand ihrer Anwendung nichts im Wege. Wenn man z. B. lediglich feststellen will, wie sich eine erhöhte Einstrahlung von Blaulicht auswirkt, so ist Filter BG 7 sehr wohl brauchbar, und eine genaue Messung der durchgelassenen Energie bietet die Möglichkeit, wenigstens näherungsweise eine Beziehung zwischen der Intensität und der beobachteten Wirkung herzustellen.

d) *Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Luftvolumen.* Alle Versuche mit Interferenzfiltern wurden in einer Klimaanlage bei 20° C ausgeführt. Bei den Versuchen mit Glasfiltern waren geringere Temperaturschwankungen nicht zu vermeiden.

Aus räumlichen Gründen konnten diese Versuche nicht in einer Klimaanlage durchgeführt werden, sondern mußten in einer normalen Dunkelkammer vorgenommen werden, deren Temperatur im Bereich von $21 \pm 2^\circ \text{C}$ gehalten wurde. Besonders infolge der sekundären Wärmestrahlung der belichteten Glasfilter stieg, trotz dauernder Kühlung mit Ventilatoren, die Temperatur im Agar etwas über die Temperatur der Umgebung an. Die größte festgestellte Erhöhung betrug etwa $1,5^\circ \text{C}$ (Messung mit Thermonadel).

Aus Vorversuchen ging hervor, daß der Luftfeuchtigkeit eine gewisse Rolle zukommt. Wie Abb. 1 zeigt, wachsen die Protonemen bei hoher relativer Luftfeuchtigkeit heran. Weiterhin war dafür zu sorgen, daß aus den Schälchen kein Wasser verdunstete, da dies zu unkontrollierbaren Veränderungen der Konzentration von Agar und Nährlösung geführt hätte. Durch den luftdichten Verschuß der Schälchen wurde dies erreicht.

Auf Grund von Vorversuchen war die Annahme berechtigt, daß für ein 6tägiges Protonemenwachstum das abgeschlossene Luftvolumen in der Schale ausreicht. KLEBS (1917) hat ähnliche Erfahrungen gemacht. Es mußte beachtet werden, daß Interferenzfilter aus technischen Gründen nur in Räumen mit niedriger Luftfeuchtigkeit benutzt werden können und daß kein Wasser aus dem Reaktionsgefäß verdunsten darf. Die in Abb. 1 skizzierte Anordnung zeigt einen möglichen Kompromiß. Das abgeschlossene Luftvolumen mußte dabei in Kauf genommen werden.

e) *Die Ausmessung der Protonemen.* Bei 120facher Vergrößerung (10fache Objektivvergrößerung) betrug die Protonemendichte je Blickfeld 4—8. Da eine sorgfältige Ausmessung der Protonemen sehr langwierig ist, konnten je Versuch nur 30—50 Protonemen gemessen werden, und zwar im Mittel je Blickfeld 1—2 gut ausmeßbare Formen, wobei Kümmerexemplare vermieden wurden. Die Bestimmung der Länge erfolgte mit einem der üblichen Okularmikrometer, die der Breite mit einem sehr genauen Fadenokularmikrometer der Firma Leitz. Da die Protonemen sich oft, z. B. infolge phototropischer Reaktion, vom Substrat abheben, müssen sie für die Längenmessung mit einem leichten Fingerdruck an das Substrat gepreßt werden. Da dabei die Gefahr besteht, daß die Breite etwas verändert wird, so wurde die Breitenmessung von der Längenmessung getrennt und vor dem Anpressen vorgenommen. Es ließ sich also nicht vermeiden, daß für die Messung von Länge und Breite nicht dieselben Individuen benutzt werden konnten. Waren die Protonemen nicht annähernd gleichmäßig breit, so wurde die Breite der 2. Zelle, von der Basis her gesehen, als Protonemenbreite bezeichnet.

Der mittlere Fehler des arithmetischen Mittels der Breite und Länge wurde nach der üblichen Formel:

$$m_{\bar{x}} = \pm \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n(n-1)}}$$

berechnet. Der mittlere Fehler des Quotienten Länge : Breite wurde nach dem GAUSSSchen Fehlerfortpflanzungsgesetz bestimmt (nach KOHLRAUSCH 1943). Ist $A = f(A_1, A_2)$, so ist der mittlere Fehler von A:

$$m_A = \pm \sqrt{\left(m_1 \frac{\partial f}{\partial A_1}\right)^2 + \left(m_2 \frac{\partial f}{\partial A_2}\right)^2}.$$

3. Das Objekt der Untersuchungen

Als Untersuchungsobjekte dienten Protonemen von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Von der Farnspore bis zum fertigen Prothallium

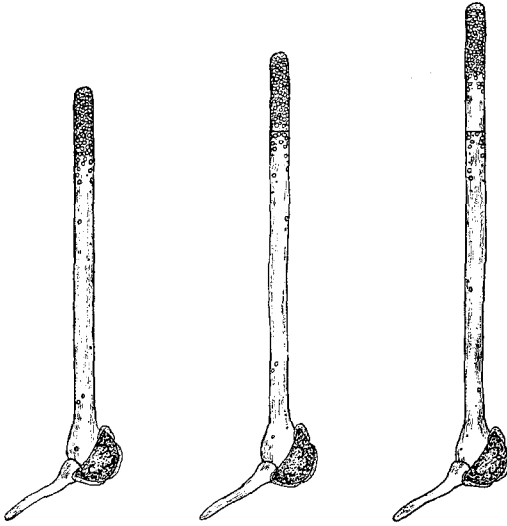


Abb. 2

Abb. 3

Abb. 4

Abb. 2. Einzelliges Chloronema mit Rhizoid
(135fach vergr.)

Abb. 3. Junges zweizelliges Chloronema mit Rhizoid
(135fach vergr.)

Abb. 4. Älteres zweizelliges Chloronema mit Rhizoid
(135fach vergr.)

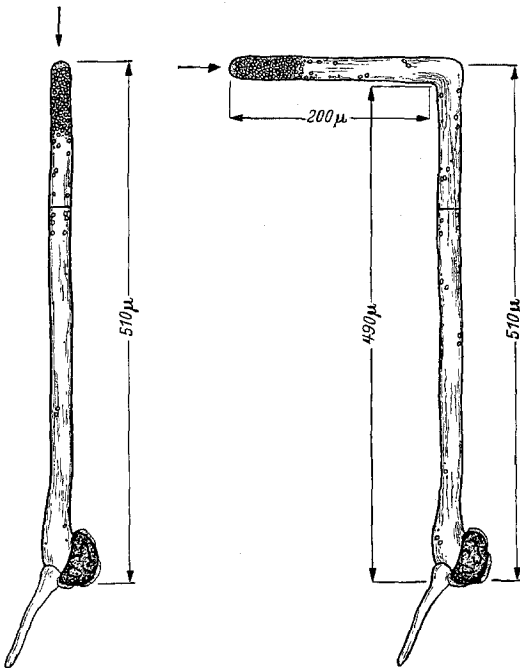


Abb. 5

Abb. 6

lassen sich unter normalen Bedingungen drei verschiedene Stadien leicht unterscheiden: 1. Das Stadium der Keimung. 2. Das Stadium des Protonemas, in dem sich ein mehrzelliger Zellfaden bildet. 3. Das Stadium des Prothalliums. Dieses geht aus dem Protonema hervor, wenn dort Zellteilungen einsetzen, die ein flächiges Gebilde entstehen lassen.

Das „Protonema“ kann aufgegliedert werden in das nahezu farblose Keimrhizoid und das chloroplastenführende Chloronema. Das Rhizoid wird im Verlauf der Keimung durch eine Zellwand vom Chloronema abgetrennt.

Die nun folgende Beschreibung gilt für Protonemen, die im Dunkeln gewachsen sind. Abb. 2 zeigt das junge einzellige Chloronema. Seine polare Struktur ist deutlich ausgeprägt. Der basale Pol trägt das Keimrhizoid, am apikalen Pol sind nahezu alle

Abb. 5. Protonema nach 5 Tagen. (Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an. Vergr. 135fach)

Abb. 6. Protonema nach 7 Tagen. (Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an. Vergr. 135fach)

im Verlauf der Keimung entstandenen Chloroplasten versammelt. Der übrige Teil des Chloronemas ist durchsichtig und fast frei von Plastiden. Auf den Zusammenhang von Chromatophorenlage und Polarität ist schon öfters hingewiesen worden, z. B. von NIENBURG (1924) und von MÜLLER-STOLL (1952). Auch ist das meiste Plasma der Zelle am apikalen Pol angehäuft, und ebenso ist der Zellkern apikalwärts verlagert.

Auf den apikalen Pol ist auch das Wachstum des Chloronemas beschränkt. Dies hängt sicherlich mit der apikalen Plasmaanhäufung zusammen. Relativ einfache Versuche vermitteln eine genauere Kenntnis von der Stelle, an der das Wachstum des Chloronemas, also die Einlagerung von Membransubstanzen, erfolgt. Es muß hier vorausgreifend festgestellt werden, daß das Chloronema schon auf kleine Lichtintensitäten empfindlich phototropisch reagiert und daß die Chloronemen, die bei diesen geringen Weißlichtintensitäten entstehen, sich in ihrem Aufbau nicht wesentlich von den Dunkelformen unterscheiden.

Diese Umstände gestatten folgende Versuchsanordnungen: Durch einseitige Belichtung wird das Wachstum der Chloronemen, welche positiv phototropisch reagieren, auf die Lichtquelle hin ausgerichtet. Nach 5 Tagen werden einige markierte Protonemen schnell aber genau ausgemessen, dann die Schale um 90° gedreht und weiterhin in derselben Weise seitlich beleuchtet. Nach weiteren 2 Tagen werden die markierten Protonemen erneut ausgemessen und mit den erstgewonnenen Ergebnissen ein Vergleich angestellt. In Abb. 5 und 6 ist ein typischer Fall aufgezeichnet. Der Pfeil gibt die jeweilige Lichtrichtung an. Der Vergleich zeigt, daß als Ort des Längenwachstums des Chloronemas nur ein schmaler Bereich am apikalen Pol der Zelle in Frage kommt (Abb. 7).

Apikale Plasmaanhäufung, apikale Plastidenansammlung, apikale Wachstumszone, basales Rhizoid dürften für die Charakterisierung der Polarität des Chloronemas ausreichend sein.

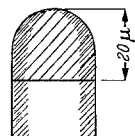
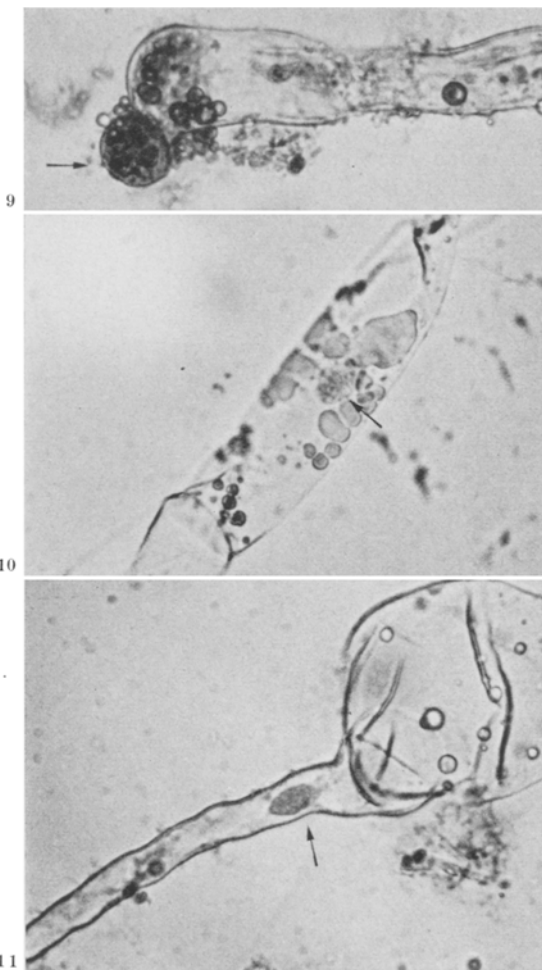


Abb. 7. Die Wachstumszone des Chloronemas (schematisch)



Abb. 8. Verzweigtes Chloronema. Verzweigungen nur am apikalen Ende der Zellen (135fach vergr.)

Wenn es im Chloronema zu einer Zellteilung kommt, so steht die neugebildete Zellwand senkrecht auf der Längsachse des Chloronemas. Den Bereich der Wandbildung gibt Abb. 3 an. Die Zellteilung ist



typisch inäqual. Es trennt sich eine plasmareiche, plastidenführende, wachstumsfähige Zelle von einer plasma- und plastidenarmen, nicht mehr wachstumsfähigen Zelle. Abb. 4 zeigt ein älteres zweizelliges Chloronema. Es sei hier eine Apikalzelle von einer Basalzelle unterschieden. (Wird das Chloronema dreizellig, so kann man die mittlere Zelle „Binnenzelle“ nennen.) Die Basalzelle erscheint auch noch polarisiert, was verständlich ist, da sie ja von einer polarisierten Zelle abstammt. Den Beweis für die Polarität von Binnen-

Abb. 9. Kern der Apikalzelle (Karmin-Essigsäure. 585fach vergr.)

Abb. 10. Kern der Basalzelle (Karmin-Essigsäure. 585fach vergr.)

Abb. 11. Kern der Rhizoidzelle (Karmin-Essigsäure. 585fach vergr.)

und Basalzellen liefert folgende Beobachtung: Wenn es, wie es unter bestimmten Bedingungen geschehen kann, zu einer Verzweigung des Chloronemas kommt, so bilden sich die Chloronemenverzweigungen stets am apikalen Pol der Chloronemazellen (Abb. 8). Die Stelle der Auszweigung kündigt sich durch eine Plasmaanhäufung an. Neue Rhizoide bilden sich mehr am basalen Ende. Während sich seitliche Chloronemen nur in unmittelbarer Nähe des apikalen Pols bilden

können, ist der Bereich, in dem neue Rhizoide entstehen, größer. Der Schwerpunkt der Bildung sekundärer Rhizoide liegt aber im Bereich des basalen Pols der Zellen, unmittelbar am apikalen Pol wurde niemals eine Rhizoidbildung beobachtet. Über ähnliche Befunde an Moosprotonemen berichtet v. WETTSTEIN (1953).

Man kann in diesen mehrzelligen Stadien eine Polarität des Chloronemas von einer Polarität der einzelnen Chloronemazelle unterscheiden, ähnlich, wie es CZAJA (1930) für *Chladophora*-Fäden getan hat. Die Polarität der Einzelzelle erscheint jedoch in die Polarität des Chloronemas eingefügt. Der Polarität der Apikalzelle, die besonders stark ausgeprägt ist, kommt für Wachstum und Struktur des Fadens eine besondere Bedeutung zu. Nur solange die Apikalzelle wächst, kann im Chloronema eine Polarität nachgewiesen werden (vgl. REUTER 1953).

Auch hinsichtlich der Gestalt und Größe der Kerne ergibt sich eine gleitende Reihe von der Spitze des Chloronemas bis zum Rhizoid (Abb. 9—11). Der Kern der Apikalzelle ist rund und verhältnismäßig groß (Abb. 9). Zum Photographieren wurde der Kern durch einen leichten Druck am apikalen Ende der Zelle ausgepreßt, da die Plastiden, von denen er in seiner natürlichen Lage umgeben ist, die Aufnahme gestört hätten. Der Kern der Basalzelle ist oval und kleiner als der apikale Kern (Abb. 10). Der Kern der Rhizoidzelle (Abb. 11) ist spindelförmig. Dieser Gestaltwandel der Kerne spricht für polar abgestufte Funktionsleistungen der Kerne.

BOPP (1955) hat für *Funaria*-Caulonemen ganz entsprechende Veränderungen der Kernformen beschrieben. Aus der weiteren Beschreibung von BOPP geht hervor, daß in den Caulonemen polare Verhältnisse herrschen, die den hier für Farnchloronemen dargestellten ähnlich sind.

Über die Abwandlungen, die eintreten, wenn man die Protonemen im monochromatischen Licht statt im Dunkeln wachsen läßt, soll nach einem kurzen Überblick über die Problematik der Polarität berichtet werden.

4. Das Polaritätsproblem

Die große Bedeutung der Zellpolarität für das Entwicklungsgeschehen der Lebewesen ist heute allgemein erkannt. In jüngster Zeit haben z. B. BÜNNING (1953), SEIDEL (1953) und KÜHN (1955) das Problem eingehend diskutiert. Wesentliche Fragen stehen gegenwärtig noch offen. Als besonders wichtig können zwei Fragen herausgestellt werden: 1. Wie kommt in einer Zelle eine polare Struktur zustande? 2. Wie bleibt diese polare Struktur der Zelle erhalten?

Über die Induktion einer Zellpolarität ist öfters berichtet worden (s. Zusammenfassung von BLOCH 1943). Zahlreiche Außenbedingungen sind in der Lage, eine

polare Struktur in der noch unpolarisierten Zelle zu induzieren. Eine besonders wichtige Rolle fällt dabei dem Licht zu.

Innerhalb polarisierter Zellen konnten stoffliche Gefälle nachgewiesen werden, z. B. von HÄMMERLING (1934). Diese Gradienten äußern sich auch noch anderweitig, etwa in einem Potentialgefälle oder in einem Gefälle des p_H -Wertes.

BÜNNING (1953) weist darauf hin, daß das Gesamtphänomen der Polarität nicht mit diesen stofflichen Gradienten identifiziert werden darf, da die Frage offenbleibt, wie solche Gradienten aufrecht erhalten werden. Er nimmt deshalb eine „stabile, strukturelle Polarität“ an, die ihrerseits die stofflichen Gefälle erklären soll. Er kommt weiter zu dem Schluß, daß die Polarität „an die mehr starren, peripheren Schichten des Protoplasmas“ gebunden sei.

Damit ist ein statisches Bild der Polarität entworfen: Die polare Differenzierung der Zelle ist an eine plasmatische Asymmetrie gebunden, die in den äußersten Plasmaschichten ihren Sitz hat. Danach ist eine Zerstörung dieser Polarität nur möglich, wenn ein Eingriff in die plasmatische Struktur vorgenommen wird, wie es z. B. mit Colchicin möglich ist.

In meinen Versuchen wurde der Einfluß des sichtbaren Lichtes und des nahen Infrarot auf die Zellpolarität untersucht. Durch die Verwendung dieser Wellenlängen wurde die Möglichkeit einer direkten Beeinflussung des Eiweißes ausgeschaltet, da Licht dieser Wellenlängen von den Proteinen nicht absorbiert wird.

Wenn sich nun zeigen läßt, daß die Zellpolarität durch die angewendeten Lichtqualitäten verändert oder gar aufgehoben werden kann, so gibt es zwei Möglichkeiten: 1. Durch Vermittlung sensibilisatorischer Pigmente kann die eingestrahlte Energie sich doch auf das Eiweißgerüst auswirken. 2. Man muß damit rechnen — wie es auch schon ältere Autoren vermutet haben —, daß in manchen polarisierten Zellen nur eine labile „Gefällepolarität“ vorhanden ist, die nicht auf der Struktur bestimmter Plasmaschichten beruht.

5. Versuche mit Interferenzfiltern

Eben gekeimte Sporen (vgl. Abschnitt 2a) wurden in monochromatisches Licht gebracht und nach 6 Tagen Länge, Breite und Zellzahl der Chloronemen bestimmt. Das monochromatische Licht der Interferenzfilter war intensitätsgleich (Intensität: 200 $\text{erg}/\text{cm}^2\text{sec}$).

Bei diesen Versuchen erwies sich bereits ein fester Zusammenhang zwischen der polaren Differenzierung des Chloronemas und seinem Längenwachstum. Ist das Längenwachstum eingeschränkt, so ist auch die Polarität, z. B. erkennbar an der Verteilung von Plasma und Plastiden, nicht mehr so streng wie in den Fällen, wo das Längenwachstum gefördert ist.

In Abb. 12 ist der Quotient mittlere Chloronemalänge durch mittlere Chloronemabreite ($= L/B$) als Funktion der Wellenlänge dargestellt.

Durch die Benutzung dieses Quotienten an Stelle der Länge sollen Fehler durch einen Einfluß der in den verschiedenen Spektralbereichen verschiedenen Assimilationsleistung möglichst vermieden werden. Eine hohe Assimilationsleistung und eine hohe Stoffproduktion werden sich vermutlich in einem vermehrten Längen- und Breitenwachstum ausdrücken, so daß L/B ein günstigeres Maß ist als die Länge allein, wenn es gilt, die Tendenz zum Längenwachstum in Abhängigkeit von der Wellenlänge aufzutragen.

Nach Abb. 12 tritt im Blaulicht eine starke Hemmung des Längenwachstums ein, dagegen im Bereich zwischen 520 und 760 $m\mu$ eine Förderung des Längenwachstums gegenüber der Dunkelform. Der geprüfte Infrarotbereich (760—1100 $m\mu$) scheint ziemlich wirkungslos zu sein. Die stärkste Förderung des Längenwachstums findet im grüngelben und im langwelligeren Spektralbereich statt, während im Rotlicht die Förderung etwas weniger stark ist.

Grundsätzlich stimmt das hier vorgelegte Aktionsspektrum mit den Angaben von KLEBS, STEPHAN und ORTH überein. Ein genauer Vergleich soll nicht vorgenommen werden, da die erwähnten Forscher mit relativ breiten Spektralbereichen gearbeitet haben und die Länge der Protonemen (nicht L/B) beobachtet haben. Erwähnt sei lediglich, daß STEPHAN und ORTH ebenfalls im gelben Spektralbereich ein Maximum des Längenwachstums gefunden haben. Für den Infrarotbereich über 760 $m\mu$ werden die Befunde von KLEBS bestätigt: Es kann kein erheblicher Effekt dieser Strahlung auf das Protonemenwachstum nachgewiesen werden. Die aktive Hemmung, die ORTH für diesen Bereich angibt, wurde nicht gefunden.

Die starke Hemmwirkung des langwelligen Rotlichtes und des nahen Infrarot auf die Sporenkeimung wiederholt sich also beim Protonemenwachstum nicht. Ein entsprechendes Phänomen bei Samen hat schon RESÜHR (1939) festgestellt. Er fand — zu seiner Überraschung —, daß das langwellige Rot die Samenkeimung zwar sehr stark hemmt, auf das Wachstum der Radicula aber keinerlei hemmenden Einfluß ausübt.

Die Vermutung liegt nahe, daß der Fördereffekt des längerwelligen Lichtes letztlich eine Folge der Photosynthese ist. Nach URSPRUNG (1918) liegt die Grenze der Stärkebildung gegen das Langwellige hin im gleichen Bereich, wo auch die Förderung des Längenwachstums der

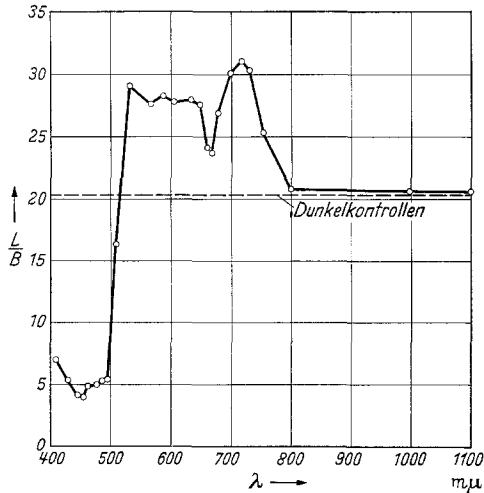


Abb. 12. Mittlere Länge durch mittlere Breite der Chloronemen in Abhängigkeit von der Wellenlänge (nach 6 Tagen Kultur bei einer Intensität von 200 erg/cm^2sec). Mittlere Fehler: 410—495 $m\mu$ 0,1—0,2; 510—754 $m\mu$ 0,5—0,8; 801—1100 $m\mu$ und Dunkelkontrolle 0,7—0,8

Protonemen aufhört. Es ist bekannt, daß auch das Absorptionsspektrum des Chlorophylls in diesem Bereich endet.

Abb. 13 und 14 geben einen Eindruck von einer Rotform (Filter 649) und einer Blauform (Filter 445). Die Rotform stimmt, wie alle Formen zwischen 530 und 1100 $m\mu$, in ihrem Aufbau prinzipiell mit der Dunkelform überein. Jedoch ist das Längenwachstum erheblich gesteigert, und die Polarität des Chloronemas ist noch deutlicher ausgeprägt, z. B. sind die Plastiden und die Kerne noch enger an den apikalen Pol gelagert. Es hat sich gezeigt, daß die Polarität im Chloronema, gemessen an der Anordnung der Plastiden in der Apikalzelle, in dem Bereich am straffsten ist, wo das Längenwachstum des Chloronemas am meisten gefördert wird.

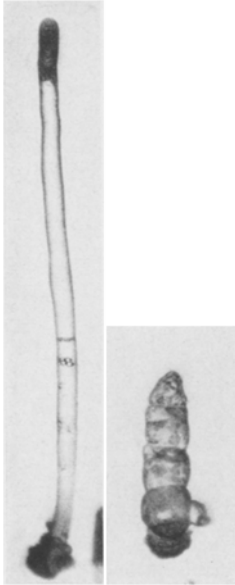


Abb. 13 Abb. 14
Abb. 13. Protonema nach
6 Tagen Rotlicht (135fach
vergr., Filter 649,
200 $\text{erg/cm}^2\text{sec}$)

Abb. 14. Protonema nach
6 Tagen Blaulicht
(135fach vergr., Filter
445, 200 $\text{erg/cm}^2\text{sec}$)

Das im Blaulicht gewachsene Chloronema (Abb. 14) ist zwar auch noch fädig, von einer apikalen Anordnung der Plastiden ist aber nichts mehr zu bemerken. Alle Zellen enthalten reichlich Plasma; die Apikalzelle besitzt anscheinend etwas mehr als die anderen, was mit ihrer höheren Embryonalität zusammenhängt. Dadurch ist die Apikalzelle immer noch von den anderen Zellen im Chloronema unterschieden. Bei der Teilung der Apikalzelle kann aber nur noch von einer „partiell inäqualen“ Teilung gesprochen werden. Die neue Zellwand steht auch bei diesen Formen noch immer senkrecht auf der Längsachse des Chloronemas. Auf Grund der Lage der Plastiden und der Verteilung des Plasmas, auf Grund des ganzen übrigen Aussehens der Zellen kann man sagen, daß Längenwachstum *und* Polarität im Blaulicht eingeschränkt sind.

Die Zellteilung ist im Blaulicht gefördert (Abb. 15). Die Zellteilung ist also offensichtlich in den Bereichen gefördert, die das Längenwachstum der Zellen hemmen.

Dieses Resultat steht in merkwürdigem Gegensatz zu den Verhältnissen, die von AVERY und Mitarbeitern (1937) bei der Untersuchung des polaren Längenwachstums der *Avena*-Mesokotyle gefunden wurden, wo besonders die Zellteilung mit steigender Intensität des hemmenden Lichtes stark abnimmt.

Im Verlauf der Untersuchungen für Abb. 12 fiel es auf, daß die Rhizoide ebenfalls eine Abhängigkeit von der Lichtqualität zeigen. Obwohl kein Aktionsspektrum des Längenwachstums der Rhizoide aufgestellt werden konnte, läßt sich doch auf Grund zahlreicher Unter-

suchungen sagen, daß sich die Rhizoide unter den angegebenen Bedingungen hinsichtlich des Längenwachstums etwa umgekehrt verhalten wie die Chloronemen. Bei einer Intensität von $200 \text{ erg/cm}^2\text{sec}$ ist im Blaulicht das Wachstum der Rhizoide gefördert; im Bereich des intensivsten Längenwachstums der Chloronemen, im langwelligen Rot, wachsen die Rhizoide dagegen überhaupt nicht, sondern bilden lediglich kleine, verbreiterte Stummel. Bei der genannten Intensität beträgt z. B. nach 6 Tagen die mittlere Länge der Rhizoide unter Filter 486 = 171μ und unter Filter 733 = 35μ .

LAAGE (1907) fand, daß diejenigen Konzentrationen der Nährlösung, die das Rhizoidwachstum begünstigen, das Chloronemenwachstum

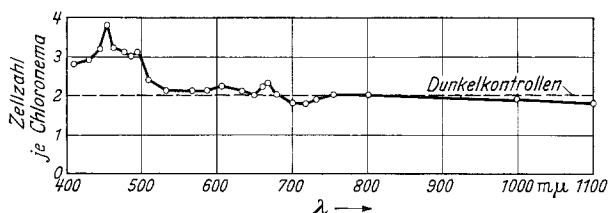


Abb. 15. Zellzahl je Chloronema in Abhängigkeit von der Wellenlänge. (Zellzahl nach 6 Tagen Kultur, Bedingungen wie bei Abb. 12)

hemmen und umgekehrt. In meinen Versuchen, wo die Nährstoffkonzentration in allen Fällen einigermaßen konstant ist, zeigt sich nun, in Abhängigkeit von der Lichtqualität, ein ähnliches Verhältnis von Chloronema- und Rhizoidwachstum. Nur dort, wo die Polarität sehr ausgeprägt ist, ist das Rhizoidwachstum minimal. Sobald die Polarität auch nur geringfügig gestört wird, werden die Rhizoide länger.

6. Versuche mit Farbglasfiltern (höhere Intensität)

Um das Verhalten der Protonemen bei höherer Intensität zu prüfen, konnten nur Farbglasfilter benützt werden, da sich mit den zur Verfügung stehenden Lampen die Intensität unter den Interferenzfiltern nicht wesentlich steigern ließ. Auch werden bei hoher Intensität die Restlichteffekte bei Verwendung von Interferenzfiltern unter Umständen beträchtlich.

Die Glasfilter wurden für diese Versuchsserie auf $4000 \text{ erg/cm}^2\text{sec}$ eingestellt. (Intensität unter den Filtern unter Vorschaltung von 4,5 cm Wasserschicht!) Wie bei den Versuchen mit Interferenzfiltern wurde nach 6 Tagen ausgewertet (Tabelle I).

Die Werte zeigen, wie die breiten Spektralbereiche einbrennend wirken. Vor allem das Blaulicht, das durch die Grün- und Gelbfilter hindurchgeht, beeinflusst die Ergebnisse in diesen Bereichen. Das eigentliche Ziel dieser Versuchsreihe ist jedoch erreicht: Es ist deutlich gezeigt,

daß der grundsätzliche Antagonismus zwischen kurz- und längerwelliger Strahlung bei höherer Intensität noch stärker ausgeprägt ist (besonders zu beachten sind Filter BG 7 und RG 9). Im Blaulicht ist das Längenwachstum vollständig unterdrückt, während im Bereich

Abb. 17

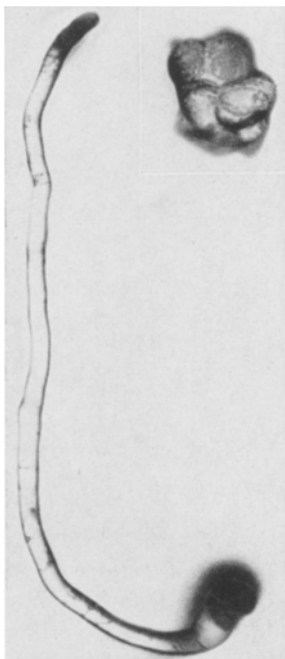


Abb. 16

Abb. 16. Protonema nach 6tägiger Kultur unter Filter RG 9 (langw. Rot) bei einer Intensität von 4000 erg/cm²sec (135fach vergr.)

Abb. 17. Der an Stelle eines Protonemas entstehende mehrdimensionale Zellverband nach 6tägiger Kultur unter Filter BG 7 (Blaulicht) bei einer Intensität von 4000 erg/cm²sec (135fach vergr.)

von 700—750 m μ das Längenwachstum noch um einiges gesteigert ist gegenüber den Verhältnissen bei niedriger Intensität.

Bei der Rotform (Abb. 16) ist der Aufbau prinzipiell derselbe wie bei den Dunkelformen und bei den Chloronemen im schwachen Rotlicht. Jedoch ist das Längenwachstum noch gesteigert und die Polarität noch stärker ausgeprägt. Die Chloronemen neigen oft zu Nutationen und zu gewundenem Wachstum (vgl. auch Abb. 23), was die Ausmessung erschwert. Wahrscheinlich sind Faktoren des Substrates für die Nutationen mit verantwortlich zu machen.

Bei der Blauform (Abb. 17) kann ein polares Wachstum nicht mehr festgestellt werden. Es entsteht nicht mehr ein fädiges Chloronema, sondern ein zwei- oder meist dreidimensionaler Zellverband, der aus annähernd gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist. Die Zellteilungen sind also weitgehend äqual, entsprechend sind Plastiden und Plasma auf die Zellen annähernd gleichmäßig verteilt, und auch die Kerne unterscheiden sich in ihrer Gestalt nicht wesentlich. Eine Polaritätsachse, zu der die bei der Zellteilung gebildete Wand eine strenge Beziehung hat, ist nicht mehr feststellbar. (Die Zellen können nur als „annähernd gleichartig“ bezeichnet werden, da jene Zellen, die sich zur Teilung anschicken, etwas

Tabelle 1. *Mittlere Länge durch mittlere Breite der Chloronemen in Abhängigkeit von der Lichtqualität* (nach 6 Tagen Kultur unter Glasfilter bei 4000 erg/cm²sec)

Filter	L/B	Filter	L/B
BG 3 (Violett) . . .	3,5 \pm 0,1	RG 2 (Rot)	23,4 \pm 0,7
BG 7 (Blau)	1,1 \pm 0,1	RG 9 (langw. Rot) .	36,1 \pm 0,9
VG 9 (Grün)	5,5 \pm 0,3	Dunkelkontrolle . .	20,3 \pm 0,7
OG 4 (Gelb)	19,3 \pm 0,6		

mehr Plasma enthalten, besonders wenn sie die Funktion von „Scheitelzellen“ haben.)

Beim Vergleich mit den Blauformen, die unter den Interferenzfiltern entstanden sind (vgl. Abb. 14), kann also nun festgestellt werden: Das polare Wachstum der Chloronemen, das schon bei der niederen Intensität eingeschränkt war, kann bei höherer Intensität im Blaulicht nicht mehr stattfinden. Es entstehen sofort zwei-, meist aber dreidimensionale Gebilde, die man als überstürzt entstandene, junge Prothallien auffassen kann. Sie sollen fernerhin Prothallien genannt werden.

7. Das Wachstum der Chloroplasten im monochromatischen Licht

Schon bei den Versuchen mit Interferenzfiltern war es aufgefallen, daß die Chloroplasten im Blaulicht wesentlich größer waren als in den übrigen Teilen des geprüften Spektrums. Ferner hatte sich gezeigt, daß eine erhebliche Neubildung von Plastiden über die Zahl der bei der Keimung gebildeten hinaus nur dort stattfand, wo das Längenwachstum und die polare Lagerung der Plastiden eine Einschränkung erfahren hatten, also im wesentlichen im Blaubereich. Die Verhältnisse wurden nun bei höherer Intensität im Glasfilterlicht etwas näher untersucht. Die Kulturbedingungen waren dieselben wie bei den soeben beschriebenen Versuchen mit Glasfiltern.

Tabelle 2. Die Chloroplastengröße in Abhängigkeit von der Lichtqualität (nach 6tägiger Kultur unter Glasfiltern bei 4000 erg/cm²sec. 1 relative Einheit = $\frac{1}{16} \mu$)

Filter	Plastidendurchmesser (in rel. Einheiten)
RG 9 (langw. Rot)	55 ± 1,4
RG 2 (Rot)	72 ± 1,2
OG 4 (Gelb)	74 ± 1,4
VG 9 (Grün)	94 ± 1,5
BG 7 (Blau)	135 ± 1,6
BG 3 (Violett)	108 ± 1,3

Auch hier zeigte sich, daß die Plastidenneubildung nur dort erhebliche Ausmaße erreicht, wo das polare Wachstum gehemmt wird. Die Zellen der im Blaulicht gebildeten Prothallien sind mit großen Plastiden reichlich versehen. Im Rotlicht (RG 2) kommen bei der höheren Intensität auch Neubildungen vor, relativ zum Blaulicht ist die Neubildung jedoch geringer.

Um die Größenverhältnisse der Plastiden quantitativ zu untersuchen, wurden nach 6tägiger Kultur der Protonemen unter Glasfiltern die Plastiden mit dem Fadenokularmikrometer bei 750facher Vergrößerung gemessen, und zwar stets der größte Durchmesser. Im Durchschnitt wurden jeweils 40 Plastiden ausgemessen (Tabelle 2).

Auch nach relativ langer Kultur unter Glasfiltern sind die Größenunterschiede der Chloroplasten noch genau so beträchtlich, wie es eben für 6-Tage-Kulturen dargestellt wurde (Abb. 18 und 19).

Der Vergleich der Tabellen 1 und 2 legt die Vermutung nahe, daß Wachstum und Vermehrung der Plastiden dann gefördert werden, wenn Polarität und Längenwachstum reduziert werden. Je größer der Quotient L/B ist, um so kleiner bleiben die Plastiden. Die Größenunterschiede der Plastiden beruhen sicherlich nicht auf einem so großen Unterschied im Stärkegehalt; wie das Licht aber wirkt und welche Korrelationen eine wichtige Rolle spielen, ist gänzlich unbekannt.

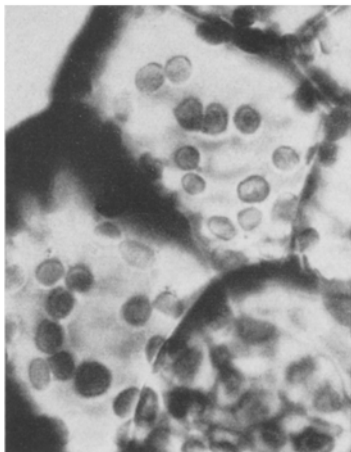


Abb. 18. Blaulichtplastiden (nach 20tägiger Kultur unter BG 7 bei einer Intensität von 4000 erg/cm²sec, 585fach vergr.)



Abb. 19. Rotlichtplastiden (nach 20tägiger Kultur unter RG 9 bei einer Intensität von 4000 erg/cm²sec, 585fach vergr.)

Ein anderes der dargestellten Phänomene, nämlich die erhöhte Zellteilung im Blaulicht, kann aber vielleicht nun eine gewisse Erklärung finden (vgl. Abb. 15).

BAUER (1942) gibt für Moosprotonemen an, daß der normalen Kern- und Zellteilung eine Teilung der Plastiden vorangehe und daß die Chloroplastenteilung offenbar als begrenzender Faktor der Zellteilung auftrete. Vielleicht ist es bei den Farnprotonemen ähnlich. Da Wachstum und Teilung der Chloroplasten unter den angegebenen Bedingungen außerhalb des Blaubereiches gering sind, so kann man die außerhalb des Blaubereiches geringe Intensität der Zellteilung korrelativ deuten. Die Frage, in welcher Weise das Licht auf Wachstum und Teilung der Plastiden einwirkt, bleibt aber unbeantwortet.

8. Glasfilterversuche mit verschiedenen Intensitäten

Aus den bisher dargestellten Untersuchungen geht hervor, daß Längenwachstum und Struktur der Chloronemen entscheidend von der Qualität des eingestrahnten Lichtes abhängen und daß innerhalb der einzelnen Lichtqualitäten die verwendete Intensität eine große Rolle spielt. Für Blau, Rot und langwelliges Rot wurde nun diese Intensitätsabhängigkeit etwas näher untersucht.

Die Durchführung der Versuche erfolgte in der üblichen Weise. Tabelle 3 enthält die gefundenen Werte.

a) *Die Blaulichtserie.* Bei sehr geringer Intensität unter Filter BG 7 wird das Längenwachstum der Chloronemen gegenüber der Dunkelform nur wenig verändert. Auch bleibt die polare Struktur der Dunkelform weitgehend erhalten. Bei seitlicher Beleuchtung genügt aber diese geringe Intensität durchaus, um die Chloronemen phototropisch zu beeinflussen. Die phototropische Empfindlichkeit ist also größer als die Empfindlichkeit der polaren Struktur. Die Beeinflussung der Chloronemengestalt erfordert höhere Intensitäten als die Beeinflussung der

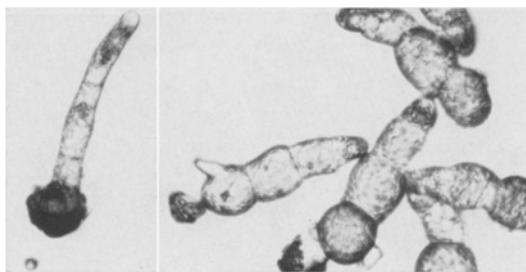


Abb. 20

Abb. 21

Abb. 20. Protonema nach 6tägiger Kultur unter Blaufilter (BG 7) bei niederer Intensität (400 erg/cm²sec, 135fach vergr.)

Abb. 21. Protonemen nach 6tägiger Kultur unter Blaufilter (BG 7) bei mittlerer Intensität (1200 erg/cm²sec, 135fach vergr.)

Wachstumsrichtung. Bei dieser niederen Intensität unter BG 7 findet noch keine wesentliche Neubildung von Plastiden statt, sondern auch in dieser Hinsicht bleiben die Verhältnisse wie bei der Dunkelform.

Bei einer Intensität von 400 erg/cm²sec unter Filter BG 7 ist das Längenwachstum schon deutlich eingeschränkt und die polare Struktur aufgelockert (Abb. 20). Bei einer Intensität von 1200 erg/cm²sec ist die polare Struktur weiter verwischt, Zellteilung, Chloroplasten- und Plasmabildung sind gefördert (Abb. 21). Die Ergebnisse der Versuche mit höherer Intensität (4000 erg/cm²sec) sind bereits besprochen (vgl. Abb. 22).

Tabelle 3. *Mittlere Länge durch mittlere Breite der Chloronemen in Abhängigkeit von der Intensität im Blaulicht, Rotlicht und langwelligen Rotlicht* (nach 6tägiger Kultur unter Glasfiltern. 1 Intensitätseinheit = 1 I.E. beträgt etwa 400 erg/cm²sec)

	L/B bei 1 I. E.	L/B bei 3 I. E.	L/B bei 10 I. E.
RG 9 (langw. Rot)	31,1 ± 0,6	32,9 ± 0,8	36,1 ± 0,9
RG 2 (Rot)	27,1 ± 0,6	26,5 ± 0,5	23,4 ± 0,7
BG 7 (Blau)	7,0 ± 0,3	3,4 ± 0,1	1,1 ± 0,1
Dunkelkontrolle	20,3 ± 0,7		

Zusammenfassend zeigt diese Blauserie, daß offensichtlich eine Abhängigkeit der Einschränkung des Längenwachstums und der Aufhebung der Polarität von der eingestrahlichten Intensität besteht.

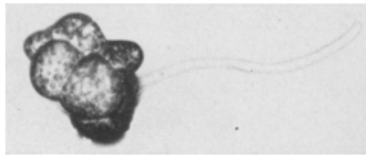


Abb. 22. Der an Stelle eines Protonemas sich bildende mehrdimensionale Zellverband nach 6tägiger Kultur unter Blaufilter (BG 7) bei höherer Intensität (4000 erg/cm²sec, 135fach vergr.). Entspricht Abb. 17

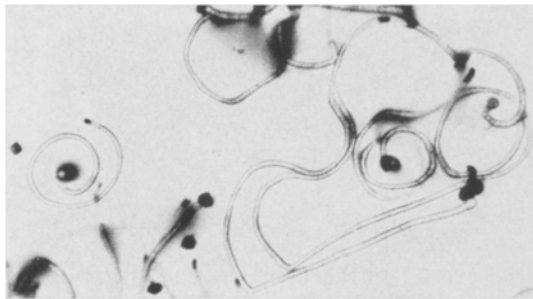


Abb. 23. Protonemen nach 24tägiger Kultur unter Rotfilter (RG 2) bei einer Intensität von 1200 erg/cm²sec (45fach vergr.)

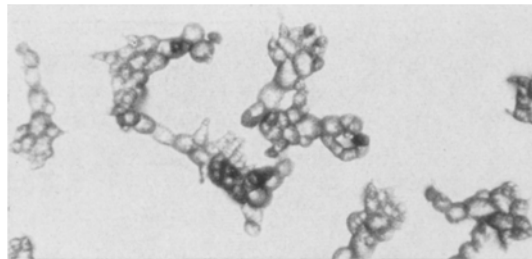


Abb. 24. Junge Prothallien nach 24tägiger Kultur unter Blaufilter (BG 7) bei einer Intensität von 1200 erg/cm²sec (45fach vergr.)

Hinsichtlich der Wirkung abgestufter Intensitäten gilt: Sehr geringe Intensitäten: Nur für phototropische Beeinflussung ausreichend. Schwache bis mittlere Intensität: Einschränkung des Längenwachstums, Beginn der Polaritätsstörung, Förderung der Plastidenbildung und der Zellteilung. Höhere Intensität: Aufhebung des polaren Wachstums der Zellen.

b) *Die Rotlichtserien.* Nach einer anfänglichen starken Förderung bei niedriger Intensität wird mit steigender Intensität im Rotlicht (RG 2)

der Quotient L/B langsam wieder kleiner, während das Längenwachstum der unter Filter RG 9 (langw. Rot) wachsenden Chloronemen innerhalb des geprüften Bereichs mit steigender Intensität langsam weiter zunimmt. Allerdings sind diese Veränderungen nur quantitativer Art und relativ gering. Auffällig ist, daß der schwachen Verringerung des Längenwachstums im Rotlicht (RG 2) eine leichte Störung der Polarität (erkennbar an der Lagerung der Plastiden) und eine erhebliche Zunahme der Rhizoidlänge parallel gehen, während unter RG 9 stets eine straffe Polarität zu beobachten ist und bei der höheren Intensität nur Stummelrhizoide festzustellen sind.

c) An dieser Stelle soll noch ein Versuch erwähnt werden, der Aufschluß gibt über die Verhältnisse nach 24tägiger Kultur im Rot- und im Blaulicht (Intensität: $1200 \text{ erg/cm}^2\text{sec}$). Abb. 23 zeigt die Rotform. Die Chloronemen sind sehr lang geworden (bis $2,6 \text{ mm}$!), haben ihren Aufbau im Prinzip aber nicht geändert. Im Gegensatz dazu haben sich im Blaulicht kleine Prothallien gebildet (Abb. 24). Abb. 25 zeigt Prothallien nach 20tägiger Kultur unter BG 7 bei einer Intensität von $4000 \text{ erg je cm}^2\text{sec}$.

Im Rotlicht erfolgt also keine Prothallienbildung, sondern die Form des polar differenzierten Chloronemas wird beibehalten. Ohne kurzweilige Strahlen kann der Übergang vom Protonema- zum Prothalliumstadium anscheinend nicht erfolgen. Erst wenn die Polarität im Chloronema abgebaut wird, kann es zum mehrdimensionalen Wachstum und damit zur Prothallienbildung kommen. Bei höherer Intensität im Blaulicht erfolgt die Aufhebung der Polarität überstürzt, und es entstehen sofort dreidimensionale Zellverbände, die jungen Prothallien entsprechen. Bei mäßiger Intensität des Blaulichtes tritt, wie im Fall der Abb. 24, ein genügend großer Polaritätsverlust im Chloronema erst nach 1—3 Zellteilungen ein, so daß ein 2—4zelliges Chloronema gebildet wird, ehe das zweidimensionale Wachstum des Prothalliums beginnt.

Der eben geschilderte Vorgang dürfte auch der normale Ablauf der Farnvorkementwicklung im natürlichen Biotop sein: Sobald blaues Licht in genügend hoher Intensität zugegen ist — was dann der Fall ist, wenn die Intensität des weißen Lichtes ansteigt —, kommt es mehr oder weniger schnell zu einem Polaritätsverlust der Apikalzelle und damit des Chloronemas. Dadurch wird ein zwei- oder dreidimensionales Wachstum ermöglicht.



Abb. 25. Prothallien nach 20tägiger Kultur unter Blaufilter (BG 7) bei einer Intensität von $4000 \text{ erg/cm}^2\text{sec}$ (135fach vergr.)

Ähnliche Beziehungen bestehen wohl auch bei anderen Pflanzen. So berichtet BETH (1955) von *Acetabularia*, daß für die Hutbildungsprozesse unbedingt Licht nötig ist, daß eine Erhöhung der Lichtmenge die Hutbildung beschleunigt und die Stiele um so kürzer bleiben, je mehr Licht geboten wird. DAO (1954) gibt an, daß bei Lichtintensitäten zwischen 150 und 2400 Lux *Acetabularia mediterranea* das Optimum des Längenwachstums bei 1300 Lux zeigt. Eine prinzipiell ähnliche Optimumkurve für verschiedene Weißlichtintensitäten ließe sich auch für die Farnprotonemen aufstellen. Sie kann folgendermaßen gedeutet werden: Die das Längenwachstum fördernde Wirkung langwelligen Lichtes erreicht schon bei relativ niedriger Intensität ein Maximum, während der intensitätsabhängige Blaulichteffekt mit zunehmender Intensität dieser Lichtqualität immer stärker wird und bei höherer Intensität des Weißlichtes ganz in den Vordergrund tritt. Die Wuchsform bei einer bestimmten Weißlichtintensität ist das Ergebnis antagonistischer Beeinflussungen durch verschiedene Spektralbereiche! Die Stärke der verschiedenartigen Effekte ist von den jeweiligen Intensitäten der verschiedenen Lichtqualitäten abhängig. Hinter dem einheitlich erscheinenden Weißlichteffekt verbergen sich somit ganz verschiedenartige Beeinflussungen des Zellwachstums. Es scheint mir möglich, daß auch bei *Acetabularia* eine spektrale Analyse der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge zu ähnlichen Resultaten führen könnte wie bei Farnprotonemen.

Aus der älteren Literatur sei noch erwähnt: An den Vorkeimen von *Batrachospermum* bilden sich nur bei höherer Lichtintensität *Batrachospermum*pflanzen aus (GOEBEL 1889). Zur Anlage der Moosknospen am Protonema ist höhere Lichtintensität erforderlich als zum Wachstum des Protonemas (KLEBS 1893). Die Vorkeime von *Preissia commutata*, die sich nur bei höherer Intensität aus der Fadenform entwickeln, bilden beim Sinken der Lichtintensität wieder Keimschläuche aus (SCHOSTAKOWITSCH 1894). Diese Beobachtung von SCHOSTAKOWITSCH wird im nächsten Abschnitt ihre Erklärung finden.

9. Versuche über die Wirkung von Blaulicht nach vorhergegangener Rotlichteinstrahlung und umgekehrt

Weiterhin war nun zu untersuchen, wie sich die streng polar differenzierten Rotlichtchloronemen verhalten, wenn sie plötzlich Blaulicht ausgesetzt werden, und wie sich die im Blaulicht entstandenen prothallienähnlichen Gebilde verhalten, wenn man sie mit Rotlicht bestrahlt.

Von KLEBS (1893, 1916, 1917) und STEPHAN (1928) war schon festgestellt worden, daß ein Wechsel in den Lichtverhältnissen ein Auswachsen von Prothalliumzellen zur Folge haben kann. Es wurde auch gefunden, daß Spektralbereiche, die für das Längenwachstum der Keimschläuche günstig sind, auch das Auswachsen fördern.

Die Versuchsanordnung ist folgende: Protonemen werden 6 Tage im langwelligen Rotlicht gehalten (RG 9). Dann werden sie weitere 6 Tage intensitätsgleichem Blaulicht (BG 7) ausgesetzt. Die Intensität beträgt 4000 erg/cm²sec. Umgekehrt werden die nach 6tägiger Kultur im Blaulicht entstandenen Formen weitere 6 Tage dem intensitätsgleichen Licht unter Filter RG 9 ausgesetzt.

Nach 12 Tagen zeigen sich folgende Ergebnisse: Die Rotlichtchloronemen werden sogleich nach Einsetzen des Blaulichtes in ihrem polaren

Wachstum gehemmt. Es kommt zu einer Auflösung der Polarität im Chloronema, damit zu einem allseitigen Wachstum in der Apikalzelle und zu Zellteilungen, die zu zwei- oder dreidimensionalen Gebilden führen. Diese Gebilde entsprechen genau den Prothallien, die im Blaulicht an Stelle eines primären Chloronemas entstehen (Abb. 26).

Die Zellfäden, die im Rotlicht entstanden sind, wirken nach der Blaulichtbehandlung leicht verbreitert. Es bilden sich in ihnen nachträglich im Blaulicht zahlreiche Plastiden aus, die nun aber nicht mehr polar angeordnet sind, sondern gleichmäßig die Zellen erfüllen. Dies dürfte ein Zeichen dafür sein, daß die Polarität im gesamten Chloronema aufgelöst ist.

Bei den Blaulichtformen sind nach der Rotlichtbehandlung an fast allen Prothallien eine oder seltener mehrere Zellen zu langen Schläuchen ausgewachsen, die in ihrem Aufbau identisch sind mit Rotlichtchloronemen (= primären Chloronemen). Es wird also in gewissen Prothalliumzellen eine neue Polarität ausgebildet und ein polar strukturierter Keimschlauch ausgetrieben (Abb. 27). Die auswachsenden Zellen werden oft an ihrer Basis ziemlich plastidenfrei; denn die meisten Plastiden wandern an die Spitze des austretenden „Sekundärchloronemas“.

Man kann dieses Auswachsen der Prothalliumzellen mit bereits beschriebenen Regenerationsvorgängen, z. B. mit der Bildung von Adventivprothallien vergleichen.

So hat ISABURO NAGAI (1914) durch Plasmolyse an Prothallien das Auswachsen von Zellen angeregt. Man vergleiche ferner die Darstellungen von LINSBAUER (1926) und ALBAUM (1938). Beide Autoren erreichten das Auswachsen von Prothalliumzellen, wenn sie die Verbindung dieser Zellen mit dem Meristem auflösten. Der Schluß liegt nahe, daß im normalen Wachstum des Prothalliums ein im Meristem entstehender Stoff das Auswachsen der Prothalliumzellen verhindert.



Abb. 26. Das Ergebnis einer 6tägigen Bestrahlung mit Blaulicht (4000 erg/cm²sec) nach vorhergegangener 6tägiger Kultur im langw. Rotlicht gleicher Intensität (135fach vergr.)

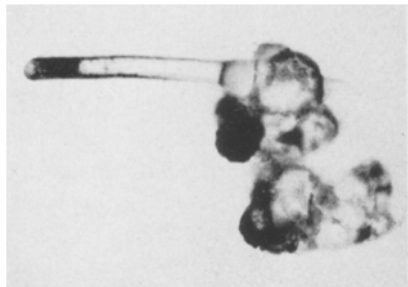


Abb. 27. Auswachsendes Sekundärchloronema nach 6tägiger Kultur im langw. Rotlicht (RG 9) nach vorhergegangener 6tägiger Kultur im Blaulicht (Intensität 4000 erg je cm²sec, 135fach vergr.)

In unserem Fall erhebt sich die Frage, wie es zu erklären ist, daß aus den jungen, wenigzelligen, dreidimensionalen Prothallien, deren Zellen noch weitgehend embryonal sind, im Rotlicht sofort 1 oder seltener mehrere Schläuche auswachsen, die in ihrem ganzen Aufbau den primären Chloronemen entsprechen.

Hält man im Anschluß an die Blaulichtkultur die gebildeten kleinen Prothallien im Dunkeln, so kann man nach 6 Tagen feststellen, daß nur an wenigen Prothallien (< 10%) Zellen ausgewachsen sind. Dies

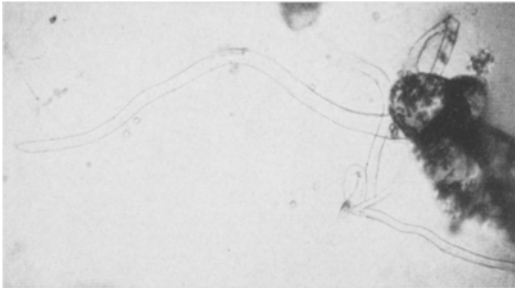


Abb. 28. Riesensrhizoide, wie sie z. B. im schwachen Blaulicht an Blaulichtprothallien entstehen; vgl. Text. (135fach vergr.)

es Ergebnis zeigt, daß durch langwelliges Licht das Auswachsen außerordentlich begünstigt wird.

In schwachem Blaulicht von einer Intensität, die auf die Chloronemen noch keine erhebliche morphogenetische Wirkung ausübt, findet kein Auswachsen von Sekundärchloronemen statt.

Lediglich das Wachstum der Rhizoide ist unter diesen Bedingungen energisch gefördert. Es entstehen sehr lange und auch relativ breite Rhizoide, die zuweilen eine stattliche Anzahl von Chloroplasten enthalten, aber niemals eine polare Differenzierung zeigen wie etwa Chloronemen (Abb. 28).

Ob es Umwandlungen von Chloronemen und Rhizoiden auch bei Farnvorkeimen gibt, wie es FITTING (1950) für Moosprotonemen beschrieben hat, ist noch nicht sicher zu entscheiden. Wohl konnten Rhizoide beobachtet werden, die relativ sehr breit und lang geworden waren, die zahlreiche kleine Plastiden enthielten und einen ovalen Kern besaßen. Es ist mir aber nicht gelungen, ein Rhizoid aufzufinden, in welchem allmählich eine polare Anordnung des Kerns und der Plastiden eingetreten wäre, auch erwiesen sich alle beobachteten Rhizoide immer noch als wesentlich schmaler als die dazugehörigen Chloronemen.

Ob eine Prothalliumzelle also auswachsen kann oder nicht, ist, bei sonst konstanten Kulturbedingungen, von der Wellenlänge des einstrahlten Lichtes abhängig, nicht etwa von der Intensität, wie zuweilen vermutet wurde, weil nur bei niederen Weißlichtintensitäten ein Auswachsen beobachtet wurde (ISABURO NAGAI 1914). Lediglich jener Spektralbereich, der das Längenwachstum und die polare Differenzierung der Primärchloronemen fördert, ist auch wirksam bei der Bildung von Sekundärchloronemen. Der Effekt verschiedener Weißlichtintensitäten läßt sich indessen auch hier leicht erklären: Wie in Abschnitt 8 festgestellt wurde, hat die fördernde Rotlichtwirkung schon

bei niederer Intensität fast ein Maximum erreicht, während die Wirkung des Blaulichtes erst bei höherer Intensität voll zur Geltung kommt.

Bei niederer Intensität des Weißlichtes ist also der Rotlichteffekt zu erwarten und bei hoher Intensität der Blaulichteffekt, wie es auch von NAGAI, KLEBS u. a. beobachtet wurde.

Man könnte vermuten, daß im Dunkeln deshalb das Auswachsen so selten erfolgt, weil ein Mangel an Assimilaten herrscht. Dies scheint aber nicht zuzutreffen, denn man kann oft in den Chloroplasten der 6 Tage im Dunkeln gehaltenen Prothallien noch stattliche Stärkekörner nachweisen. Oft wächst je Prothallium nur *eine* Zelle aus, seltener mehrere. Es scheint, daß das auswachsende Sekundärchloronema die übrigen Zellen am Auswachsen hindert.

10. Phototropische Reaktionen der Protonemen

Wie schon eingangs erwähnt, sind die Chloronemen phototropisch sehr empfindlich, im Gegensatz zu den Rhizoiden, die unter den angewandten Bedingungen sehr viel träger oder gar nicht reagieren.

Es liegen orientierende Versuche mit schwachem Weißlicht (seitliche Beleuchtung, Wasserfilter) und mit farbigem Licht vor (Glasfilter, etwa $400 \text{ erg/cm}^2\text{sec}$, seitliche Beleuchtung, Wasserfilter).

Die Protonemen erhielten 4 Tage seitliches Weißlicht, dann, nach Drehung um 90° , 2 Tage Filter- oder Weißlicht. Nach jeweils 6 Tagen wurde der Versuch abgebrochen.

Die Schwerpunkte der phototropischen Wirksamkeit liegen im blauen *und* im roten Spektralbereich. Oberhalb von $700 \text{ m}\mu$ ist die Wirksamkeit sehr gering, geringer als im Rotlicht ist der Effekt auch zwischen 500 und $600 \text{ m}\mu$.

Bei den Versuchen fiel auf, daß zwar die Mehrzahl der Chloronemen positive Krümmungen ausführt, aber auch negative Krümmungen vorkommen. Wenn die Anzucht unter den angegebenen Bedingungen im seitlichen schwachen Weißlicht erfolgte, so reagierten etwa 10% der Chloronemen negativ phototropisch (Abb. 29).

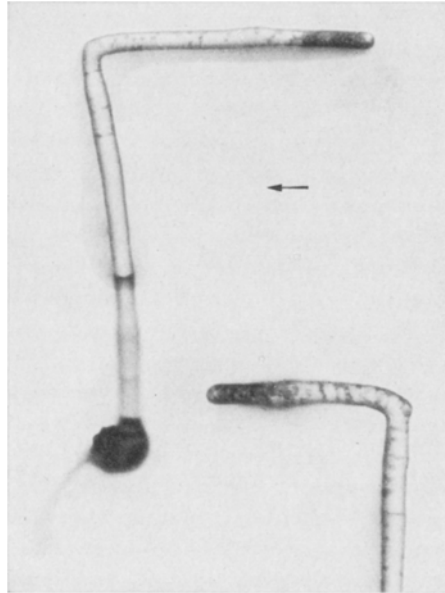


Abb. 29. Positive und negative phototropische Krümmungen bei Chloronemen. (Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an; 135fach vergr.)

11. Besprechung der bisherigen Versuchsergebnisse

Ein gemessenes Aktionsspektrum hängt entscheidend davon ab, in welcher Weise man das farbige Licht dem Organismus bietet. Der Effekt energiegleicher Spektralbereiche scheint z. B. ganz verschieden zu sein, wenn man höhere Pflanzen einmal ausschließlich im farbigen Licht höherer Intensität aufzieht und das andere Mal die einzelnen Spektralbereiche lediglich als Zusatzlicht geringerer Intensität bietet [vgl. besonders die Zusammenfassungen von WASSINK (1954) und STOLWIJK (1954); dort die weitere Literatur].

Am besten lassen sich die an Protonemen gewonnenen Ergebnisse mit denen vergleichen, die erzielt wurden, als man höhere Pflanzen ausschließlich im Licht bestimmter, energiegleicher Spektralbezirke kultivierte (Zusammenfassung von WASSINK 1954). Es zeigte sich, daß im violetten und im blauen Licht die Pflanzen den Weißlichtkontrollen sehr ähnlich sind, daß aber in den längerwelligen Bereichen des grünen, gelben und roten Lichtes ein starkes Etiolement der Internodien auftritt. Auch im nahen Infrarot ($\lambda > 700 \text{ m}\mu$) zeigte sich eine sehr starke Verlängerung der Internodien, und die Blätter blieben klein.

Man sieht, daß bei diesen Experimenten, die in der Versuchsdurchführung den Protonemenversuchen am meisten entsprechen, ganz ähnliche Resultate gewonnen wurden wie bei der Untersuchung der Chloronemen.

Nach unseren Ergebnissen besteht zwischen dem Längenwachstum und der polaren Struktur der Chloronemazelle eine sehr enge Beziehung. Wo das Längenwachstum am stärksten ist, ist auch die polare Struktur der Zelle am intensivsten ausgeprägt. Umgekehrt bedeutet eine Einschränkung des Längenwachstums einen Zerfall der Polarität. Längenwachstum und Polarität des wachsenden Chloronemas lassen sich wohl begrifflich trennen, faktisch sind sie aber aufs engste verbunden.

Es darf also mit Recht vermutet werden, daß Faktoren, die das Längenwachstum fördern, auch für die Aufrechterhaltung der polaren Struktur wesentlich sind.

ALBAUM (1938) konnte zeigen, daß der Wuchsstoff der Farnprothallen mit dem Wuchsstoff der *Avena*-Koleoptile wahrscheinlich identisch ist, daß er polar geleitet wird und durch IES ersetzbar ist. Es soll deshalb hier versucht werden, diesen stofflichen Faktor Auxin auch für das Verständnis der polaren Struktur im Chloronema heranzuziehen. Dabei muß aber folgende wesentliche Voraussetzung gemacht werden: Die Polarität des Chloronemas hat sich als labil erwiesen. Die Vorstellung einer an die starren, peripheren Schichten des Plasmas gebundenen Polarität entspricht hier also nicht den Tatsachen. Die Polarität der Zelle ist bei unserem Objekt das Ergebnis eines dynamischen Gleichgewichtszustandes, welcher unter bestimmten Bedingungen zu

einer asymmetrischen Stoffverteilung und zu einer strukturellen Asymmetrie in der Zelle führt.

Eine wesentliche Komponente des hochkomplexen, dynamischen Systems in der polarisierten Zelle ist der Auxingradient, der vom apikalen zum basalen Pol reicht. Wird dieser Auxingradient zerstört, so bricht das dynamische Gefüge der Zelle und damit die Polarität zusammen. Es sei angenommen, das Auxin werde apikal gebildet und werde polar zum basalen Pol transportiert. Dadurch kann ein Gradient zustande kommen.

Je größer nun die Produktion von Auxin ist, um so optimaler ist der Gradient ausgebildet, um so straffer wird die polare Struktur, um so intensiver wird das Längenwachstum (wenigstens solange, bis andere Faktoren das Ausmaß des Längenwachstums begrenzen oder eine überoptimale Wuchsstoffkonzentration erreicht wird). Solange die polare Struktur des Chloronemas und damit der Wuchsstoffgradient vorhanden sind, kommt es nicht zur Bildung eines zwei- oder dreidimensionalen Prothalliums.

Hinsichtlich der hemmenden Wirkung des kurzwelligen sichtbaren Lichtes auf Längenwachstum und Polarität gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder wirkt das Licht zerstörend auf das Auxin, was der vieldiskutierten Photolyse der IES durch Vermittlung gelber Pigmente entspricht, oder das Licht hemmt die Produktion von Auxin, was gleichfalls zu einer Auflösung des Auxingradienten führen kann.

Es konnte in der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, daß im Blaulicht mit steigender Intensität die Polarität des Chloronemas immer mehr aufgehoben wird und entsprechend das polare Längenwachstum der Apikalzelle immer mehr nachläßt. Bei genügend hoher Intensität kommt es zu einem allseitigen Wachstum und somit zu nahezu isodiametrischen Zellen. Die Annahme einer durch Vermittlung gelber Pigmente (etwa Riboflavin) im Blaulicht ablaufenden Inaktivierung des Auxins erklärt den Zerfall des Gradienten und damit den Zusammenbruch der polaren Struktur. Das bei der Sporenkeimung wirksame blauabsorbierende Pigment ist vielleicht mit dem beim Chloronemenwachstum wirksamen Sensibilisator identisch (MOHR 1956).

Vermutlich geht die Förderung des Längenwachstums der Chloronemen auf die Absorption im Chlorophyll und den dadurch bedingten Aufbau von Verbindungen zurück, die für das Wachstum wesentlich sind. Auch Wuchsstoffe könnten zu diesen Verbindungen gehören. Überlagert wird diese Chlorophyllwirkung durch die Absorption in zwei anderen Pigmenten, einem blauabsorbierenden, dessen Wirkungsweise bereits diskutiert wurde, und einem rotabsorbierenden.

Das Rotlicht wirkt schwach hemmend auf das Längenwachstum, verglichen mit den angrenzenden Spektralbereichen. Während also das

vom Chlorophyll absorbierte Rotlicht das Längenwachstum fördert und vielleicht auch die Auxinsynthese begünstigt, bewirkt die von dem anderen rotabsorbierenden Pigment aufgenommene Strahlung vielleicht eine Inaktivierung des Auxins und damit eine Einschränkung des Längenwachstums und der polaren Struktur. Während die synthetischen Vorgänge in der Zelle, die mit dem Längenwachstum zusammenhängen, schon bei einer relativ geringen Energieeinstrahlung fast das Maximum erreichen, ist das Ausmaß der Inaktivierung von Wuchsstoff durch das Rotlicht der absorbierten Strahlung proportional und nimmt deshalb mit steigender Lichtintensität zu, allerdings ziemlich langsam. Daraus ergibt sich die Situation, daß bei einer relativ geringen Energieeinstrahlung das Längenwachstum stärker gefördert wird als bei höherer Intensität, weil mit steigender Absorption in dem angenommenen Rotpigment die Wuchsstoffinaktivierung zunimmt und der Wuchsstoff dann als limitierender Faktor des Längenwachstums in Erscheinung tritt. Verglichen mit der Auxininaktivierung im Blaulicht bleibt die Inaktivierung im Rotlicht stets gering. Deshalb werden im Rotlicht auch bei höherer Intensität keine Prothallien gebildet.

Eine morphogenetische Wirksamkeit von Rotlicht wurde schon öfters gezeigt, z. B. von LANGE (1929) bei der Untersuchung der Lichtwirkung auf das *Avena*-Mesokotyl. WENT (1941) und PARKER und Mitarbeiter (1949) fanden eine besonders starke Hemmwirkung des Rotlichts auf das Längenwachstum der Internodien etiolierter Erbsenkeimlinge.

Es ist schon vor längerer Zeit erkannt worden (vgl. BÜNNING 1937), daß offensichtlich auch rotabsorbierende Pigmente phototropische Reaktionen einleiten können, ohne daß dabei allerdings die Wirksamkeit der gelben Pigmente erreicht wird. Man muß vermuten, daß das wirksame Rotlicht vom Chlorophyll oder von chlorophyllähnlichen Verbindungen absorbiert wird (GALSTON 1950). Auch bei den Chloronemen ließ sich eine starke phototropische Wirksamkeit des roten Lichtes nachweisen. Diese könnte grundsätzlich auch mit einer Auxininaktivierung, und zwar durch Absorption in einem rotabsorbierenden Pigment erklärt werden. Daß hier neben positiven Krümmungen auch negative auftreten, wird unter der Annahme erklärbar, daß der Auxingehalt bei den meisten Chloronemen unter den angeführten Bedingungen nahezu optimal, bei einem gewissen Prozentsatz aber überoptimal ist. Diese letzteren müßten dann bei Auxininaktivierung eine negative Krümmung zeigen.

Eine Deutung des unterschiedlichen Verhaltens von Chloronema- und Rhizoidwachstum kann nicht gegeben werden. Vielleicht spielt der Auxingehalt an der Basis der Chloronemen eine wesentliche Rolle, vielleicht ist auch die Konkurrenz um gewisse Stoffe daran beteiligt, daß das Rhizoid kurz bleibt, wenn das Längenwachstum der Chloronemen sehr stark ist, und daß das Rhizoid dann wächst, wenn Polarität und Längenwachstum im Chloronema eingeschränkt sind. Da das Rhizoid

meist äußerst plastidenarm ist und auch phototropisch wenig empfindlich ist, so darf man wohl annehmen, daß es direkt vom Licht nur wenig beeinflußt wird.

Das Auswachsen der Prothalliumzellen im langwelligen Licht läßt sich folgendermaßen erklären: Das prothalliumähnliche Blaugebilde ist verarmt an Wuchsstoff. Deshalb kommt es im Dunkeln nur selten zum Auswachsen von Sekundärchloronemen, denn die Ausbildung dieser Keimschläuche setzt voraus, daß in der Zelle sich von neuem eine polare Struktur ausbildet, also auch die Ausbildung eines Auxingradienten möglich ist. Dies kann aber in den meisten der vorliegenden Zellen nur im Licht geschehen, und zwar nur im Licht jener Spektralbereiche, die auch das Längenwachstum der primären Chloronemen fördern. In der Apikalregion der im längerwelligen Licht auswachsenden Sekundärchloronemen wird reichlich Auxin gebildet, welches basalwärts strömt und sich in den umgebenden Zellen des Prothalliums in überoptimaler Konzentration anreichert und somit einem Auswachsen der anderen Prothalliumzellen entgegenwirkt. Diese Vorstellung entspricht den Ergebnissen von LINSBAUER (1926) und ALBAUM (1938), die das Auswachsen von Prothalliumzellen dadurch erreichten, daß sie ihre Verbindung mit dem Meristem auflösten. Ähnliches berichtet MEYER (1953).

Es zeigt sich also, daß der Wechsel *eines* Außenfaktors das dynamische Gleichgewicht der Zelle so ändert, daß aus der weitgehend isodiametrischen Blaulichtzelle ein Sekundärchloronema wird. In den hier beschriebenen Versuchen ist eindeutig das Blaulicht der entscheidende Faktor, der die isodiametrische Zellform bedingt. Fällt dieser Faktor weg, so kann sich in der Zelle ein anderer Gleichgewichtszustand einstellen, was im Dunkeln selten, im längerwelligen Licht häufig eintritt.

Wenn im Chloronema ein Auxingradient eine wesentliche Komponente der Zellpolarität ist, so muß sich die Polarität im Chloronema dadurch aufheben lassen, daß das Auxin zerstört wird. Dies kann offenbar durch Blaulicht geschehen. Das Ergebnis sind Zellen ohne polares Wachstum. Man könnte aber den Gradienten auch dadurch vernichten, daß im Überschuß allseitig IES zugeführt wird. Die weiteren Versuche, die nun zu schildern sind, gingen von dieser Vorstellung aus.

12. Versuche mit IES

a) *Einleitung und Methode.* Nach HEITZ (1940) und VON WETTSTEIN (1953) ist es möglich, aus *Funaria*-Sporen durch Zusatz von IES an Stelle von Protonemen apolare Riesenkugeln zu erhalten. VON WETTSTEIN fand, daß nicht nur die Polaritätsausbildung, sondern auch die Zellteilung durch IES verhindert wird. Es gibt aber für Farnvorkeime Konzentrationen von IES, bei denen zwar die Polarität im Chloronema weitgehend gestört wird, die Fähigkeit zur Zellteilung aber erhalten bleibt.

In den Versuchen wurden die Sporen wie üblich auf reinem Agar zum Keimen gebracht. Die Kultur der Protonemen erfolgte im Glühlampenlicht von etwa 1000 Lux, welches durch Neutralglas (Filter BG 21) gefiltert wurde, um einen Teil der infraroten Wärmestrahlung abzuschirmen. Die IES-Lösung wurde erst mit der Nährlösung zugefügt. Zusammen mit dieser diffundiert der Wuchsstoff in den

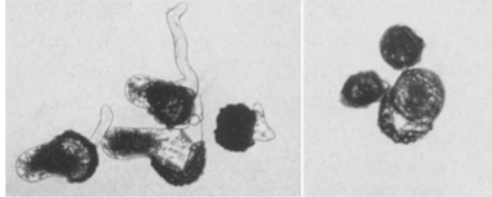


Abb. 30

Abb. 31

Abb. 30. Normale Sporenkeimung. Differenzierung in Chloronema und Rhizoidzelle (135fach vergr.)

Abb. 31. Keimung nach Zusatz von IES. Die Differenzierung bleibt aus (135fach vergr.)

Agar und gelangt an die Protonemen. Diese Methode bietet folgenden Vorteil: Die Keimung der Sporen wird durch die IES bei dieser Art der Zugabe nicht gestört. Die verwendeten höheren Konzentrationen wirken sich nämlich, ähnlich wie es DRAWERT (1949) von Samen berichtet, auf die Keimung mehr oder weniger hemmend und verzögernd aus. Wird die IES mit der Nährlösung zugefügt, so wirkt sie



Abb. 32

Abb. 33

Abb. 32. Protonemen der Kontrollversuche ohne IES (135fach vergr., 6 Tage nach Versuchsbeginn)

Abb. 33. Der Einfluß von IES auf die Form der Protonemen (s. Text). Teilungsfähigkeit erhalten (135fach vergr., 6 Tage nach Versuchsbeginn)

erst in dem Zeitpunkt, wo das Wachstum beginnt, auf die Chloronemen ein. Zu dieser Zeit liegen bereits polar differenzierte Protonemen vor, da die Polarität bereits beim Keimvorgang in Erscheinung tritt. Daß IES, wenn man sie auf die keimenden Sporen in wirksamer Konzentration einwirken läßt, oft die Bildung des Rhizoids und offenbar auch die damit zusammenhängende polare Differenzierung verhindert, ließ sich auch nachweisen (Abb. 30 und 31).

Welche IES-Konzentrationen in der unmittelbaren Umgebung der Protonemen herrschen, kann bei dieser Methode nicht genau festgestellt werden.

b) *Die Ergebnisse.* Die ersten Effekte traten ein, wenn die zugefügte IES-Lösung etwa die Konzentration $17,5\text{--}35 \cdot 10^{-6}$ g/ml hatte und 0,4 ml hinzugefügt wurden. Es zeigte sich eine Einschränkung des Längenwachstums und eine Auflockerung der Polarität, was schließlich, bei Konzentrationen von $35\text{--}70 \cdot 10^{-6}$ g/ml, zu Formen führte, deren polares Wachstum weitgehend oder vollständig aufgehoben war (Abb. 33). Zellteilungen konnten aber trotzdem noch stattfinden. Wurde die Konzentration der zugefügten IES-Lösung noch mehr gesteigert ($1 \cdot 10^{-4}$ bis $1 \cdot 10^{-3}$ g/ml), so wurde auch die Teilungsfähigkeit in Mitleidenschaft gezogen und es entstanden statt der Chloronemen jene schon von Moossporen her bekannten kugeligen Gebilde (Abb. 34).

Wie durch Blaulicht, so läßt sich also auch durch die Zugabe abgestufter IES-Mengen zum Substrat eine teilweise oder vollständige Aufhebung der Polarität erreichen. Die Vitalität der Zellen wird dabei zunächst nicht erheblich geschädigt, wie Abb. 33 zeigt.

Um zu prüfen, ob der IES-Effekt nicht ein p_H -Effekt ist, wurde statt der IES-Lösung eine HCl-Lösung entsprechenden p_H -Wertes der Nährlösung zugefügt (p_H -Wert einer IES-Lösung der Konzentration $35 \cdot 10^{-6}$ g/ml = 4,2; p_H -Wert der zugefügten HCl-Lösung = 4,0; Messungen mit p_H -Meter). Ein Effekt ließ sich hierbei nicht feststellen. Auch bei Pilzen ist es noch ungeklärt, ob derartige Effekte als p_H -Wirkungen aufgefaßt werden dürfen (vgl. RITTER, YOSHIMURA).

YAMASAKI (1954) hat gezeigt, daß auch eine Behandlung auskeimender Farnsporen mit Colchicin zu ganz ähnlichen Gebilden führt, wie hier in dieser Arbeit als Folge einer IES-Behandlung entstanden sind. Auch Colchicinscheint also in polaritätswirksamen Konzentrationen die Zellteilung bei Farnvorkeimen nicht total zu hemmen.

Bekanntlich kann auch in wachsenden Zellen höherer Pflanzen eine allseitige Zufuhr von Wuchsstoff die polaren Leistungen der Zellen verschwinden lassen.

Daß auch durch einige andere Stoffe, wie etwa Colchicin (YAMASAKI 1954) oder Gesarol (DÖPP 1955), die polare Struktur der Farnchloronemen beeinflußt wird, spricht nicht gegen die Annahme eines Auxingradienten in der polaren Zelle. Es ist vielmehr ein weiteres Zeichen für die große Labilität solcher Gleichgewichtszustände, auf denen die Asymmetrie der Zelle beruht, daß sie leicht und durch recht verschiedene Außeneinflüsse gestört werden können.

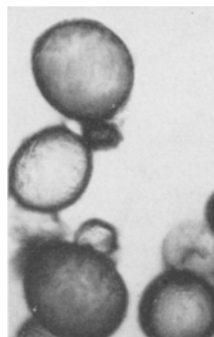


Abb. 34. An Stelle von Protonemen entstehende Riesenkugeln, bei hoher Konzentration von IES (135fach vergr., 15 Tage nach Versuchsbeginn)

13. Die Keimung der Sporen bei seitlich einfallendem Licht

Bei seitlich einfallendem Licht wird die Polarität in der keimenden Spore von der Lichtrichtung bestimmt. Das erste sichtbare Ereignis bei der Keimung ist die Sprengung des Exospors an einer vorgezeichneten

Naht. Wenn das Sporennere sichtbar wird, kann man mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskopes schon zahlreiche, scharf begrenzte Chloroplasten beobachten. An der noch ungeteilten Sporenzelle tritt nun auf der lichtabgewandten Seite eine Vorwölbung auf, die sich als Keimrhizoid bald von dem übrigen Sporenhalt durch eine feine Querwand abtrennt. Das Keimrhizoid ist nahezu chloroplastenfrei. Die chloroplastenhaltige, grüne Sporenzelle streckt sich nun in der dem Keimrhizoid entgegengesetzten Richtung, also dem Licht entgegen. Dadurch

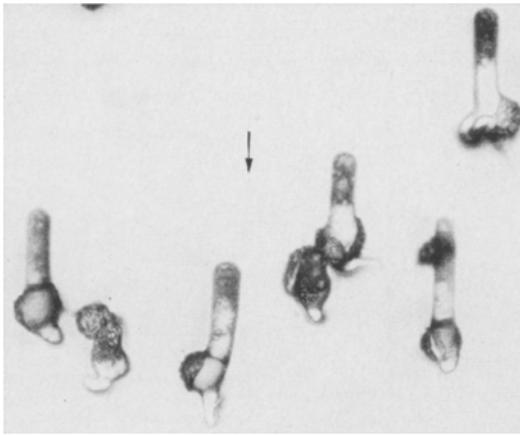


Abb. 35

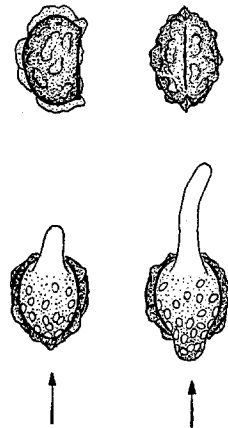


Abb. 36

Abb. 35. Der Einfluß seitlich einfallenden Lichtes auf die polare Differenzierung der keimenden Sporen. (Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an)

Abb. 36. Oben links: Spore von der Breitseite. Oben rechts: Spore von der Schmalseite mit „Naht“. Unten links: Austretendes Rhizoid. Unten rechts: Austretendes Chloronema. (Die Pfeile geben die Lichtrichtung an.) Schematisiert

entsteht das Chloronema. Abb. 35 zeigt die Beeinflussung der Polarität durch einseitige Belichtung, Abb. 36 gibt einen Überblick über die beschriebenen, beim eigentlichen Keimvorgang beobachtbaren Vorgänge.

Form und Struktur des Exospors wirken sich auf den Keimvorgang erheblich aus, denn nur an der vorgezeichneten „Naht“ reißt das Exospor auf und gibt den Sporenhalt frei. Dies führt z. B. auch dazu, daß die Rhizoidzelle meistens dem basalen Pol des Chloronemas etwas seitlich ansitzt.

Fällt das Licht von oben auf die Sporen, so verlaufen Keimung und polare Differenzierung im Prinzip genau so, wie es eben für die seitliche Belichtung geschildert wurde, d. h. es tritt erst das Rhizoid auf, dann erfolgt das Auswachsen des Chloronemas. Jedoch ist in diesem Fall ein Einblick in polaritätsbeeinflussende Faktoren weniger gut möglich. Der Keimvorgang verläuft nicht immer nach dem angegebenen Schema, sondern kann erheblich variiert sein, z. B. kann die Ausbildung eines

Rhizoids unterbleiben oder erst erfolgen, wenn das Chloroneum bereits ausgewächst. Auch Einwirkungen des Substrates können den normalen Verlauf der Keimung abändern.

14. Schlußbesprechung

Die am meisten auffallende polare Leistung des Chloronemas ist das polare Wachstum. Es handelt sich also bei der Polarität des Chloronemas um die *labile* Polarität einer wachsenden Zelle bzw. eines wachsenden Fadens. Wir haben gesehen, daß durch Außeneinflüsse, die wahrscheinlich nicht direkt auf ein Proteingerüst der Zelle wirken können, ein Totalverlust der Polarität erreichbar ist.

Es wurde die Hypothese gebildet, daß im längerwelligem Licht ein bestimmter Auxingradient erhalten bleibt, während er im Blaulicht zerstört wird. Und wir hatten weiter geschlossen, daß für das dynamische Gleichgewicht der Zelle, welches eine asymmetrische Struktur zur Folge hat, das Bestehen eines Auxingradienten wesentlich ist.

Die Polarität des Chloronemas ist äußerst labil. Man kann sich aber vorstellen, daß die Polarität einer Zelle allmählich stabiler wird, daß sie nicht mehr so eng mit der polaren Wachstumsleistung verbunden ist und dann die leichte Beeinflußbarkeit aufhört. In diesem Zustand der Stabilisierung könnte dann die Anordnung mehr starrer plasmatischer Elemente besonders charakteristisch für die Asymmetrie der Zelle sein. Das statische Bild der Polarität dürfte für diesen Zustand stabiler Asymmetrie, der vielleicht bevorzugt bei manchen Zelltypen höherer Pflanzen und bei vielen zoologischen Objekten ausgebildet ist, zutreffend sein.

VÖCHTING (1906) mag eine ähnliche Gegenüberstellung im Auge gehabt haben, da er, im Hinblick auf Untersuchungen an Meeresalgen und an *Equisetum*-Sporen, die Meinung ausspricht, daß die hier gewonnenen Vorstellungen sich nicht unmittelbar auf die Verhältnisse übertragen lassen, die wir bei höheren Pflanzen beobachten. „Was dort noch beweglich, labil ist, hat hier eine festere Gestalt angenommen.“ Ob die Polarität in den Zellen der höheren Pflanzen immer so stabil ist, wie VÖCHTING vermutet hat, soll im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter diskutiert werden. Dieses Problem ist schon zu VÖCHTINGS Zeit lebhaft umstritten gewesen und auch in neuerer Zeit immer wieder kritisch behandelt worden (vgl. BLOCH 1943 und BÜNNING 1953).

Zusammenfassung

Es wurde das Wachstum von Farnprotonemen (*Dryopteris filix-mas*) im monochromatischen Licht (Interferenzfilter) untersucht. Geprüft wurde der Bereich zwischen 400 und 1100 m μ . Eine im Blaulicht

eintretende starke Hemmung des Längenwachstums der Chloronemen ist mit einem teilweisen Verlust der polaren Struktur der Chloronemen verbunden. Zwischen 500 und 760 $m\mu$ werden Längenwachstum und polare Differenzierung gefördert, im roten Spektralbereich etwas weniger als in den angrenzenden Bereichen. Zwischen 760 und 1100 $m\mu$ konnte kein Einfluß der Strahlung auf die Protonemen festgestellt werden. Das Wachstum der Rhizoide ist unter diesen Bedingungen dem Längenwachstum der Chloronemen etwa umgekehrt proportional.

Bei höherer Intensität im Blaulicht (Glasfilter) ist das polare Wachstum des Chloronemas vollkommen gehemmt. Es entsteht sofort ein zwei- oder dreidimensionaler Zellverband, der einem Prothallium entspricht. Der Blaulichteffekt ist proportional der eingestrahlten Intensität. Dagegen sind im längerwelligen Licht auch bei höherer Intensität Längenwachstum und Polaritätsausbildung begünstigt. Allerdings scheint im Rotlicht mit steigender Intensität die Förderung des Längenwachstums langsam wieder abzunehmen.

Der Übergang vom Protonema zum Prothallium erfolgt offensichtlich nur dann, wenn kurzwelliges Licht in genügend hoher Intensität vorhanden ist. Denn nur durch kurzwelliges Licht ($\lambda < 500 m\mu$) von ausreichender Intensität wird das polare Wachstum des Chloronemas so stark gehemmt, daß es zu einem flächigen oder dreidimensionalen Wachstum kommen kann.

Die Größe der Chloroplasten ist dem Längenwachstum der Chloronemen etwa umgekehrt proportional.

Läßt man auf Chloronemen, die im längerwelligen Licht entstanden sind, Blaulicht höherer Intensität einwirken, so geht die Polarität in den Chloronemen sofort verloren. Wird das Blaulicht durch längerwelliges Licht ersetzt, so wachsen aus Zellen der im Blaulicht entstandenen Prothallien Sekundärchloronemen aus, die im ganzen Aufbau den aus den Sporen hervorgegangenen Primärchloronemen entsprechen.

Die Chloronemen sind phototropisch sehr empfindlich. Besonders wirksam sind blaues und rotes Licht.

Durch Einwirkung von IES kann ebenfalls ein Polaritätsverlust beim Chloronemenwachstum erreicht werden, wobei die Fähigkeit zur Zellteilung erhalten bleibt.

Die Polarität in der keimenden Spore wird bei seitlich einfallendem Licht von der Lichtrichtung bestimmt.

Die Untersuchungen zeigen, daß bei dem Versuchsobjekt eine labile Polarität besteht.

Für die Überlassung des Themas sowie für das stets rege Interesse am Fortgang der Arbeit danke ich Herrn Professor Dr. E. BÜNNING. Auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Literatur

- ALBAUM, H. G.: Inhibitions due to growth hormones in fern prothallia and sporophytes. *Amer. J. Bot.* **25**, 124—133 (1938). — AVERY, G. S., P. R. BURKHOLDER and H. B. CREIGHTON: Polarized growth and cell studies in the first internode and coleoptile of *Avena* in relation to light and darkness. *Bot. Gaz.* **99**, 125—143 (1937). — BAUER, L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. *Flora (Jena)* **136**, 30—84 (1942). — BETH, K.: Beziehungen zwischen Wachstum und Formbildung in Abhängigkeit von Licht und Temperatur bei *Acetabularia*. *Z. Naturforsch.* **10b**, 267—276 (1955). — Unterschiedliche Beeinflussung von Wachstum und Teilung durch Veränderung von Licht und Temperatur. *Z. Naturforsch.* **10b**, 276—281 (1955). — BLOCH, R.: Polarity in plants. *Bot. Rev.* **9**, 261—310 (1943). — BOFF, M.: Die Entwicklung von Zelle und Kern im Protonema von *Funaria hygrometrica* Sibth. *Planta (Berl.)* **45**, 573—590 (1955). — BÜNNING, E.: Phototropismus und Karotinoide III. Weitere Untersuchungen an Pilzen und höheren Pflanzen. *Planta (Berl.)* **27**, 583—610 (1937). — Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, 3. Aufl. Heidelberg 1953. — CZAJA, A. TH.: Zellphysiologische Untersuchungen an *Cladophora glomerata*. Isolierung, Regeneration und Polarität. *Protoplasma (Wien)* **11**, 601—627 (1930). — DAO, S.: Comportement de l'*Acetabularia mediterranea* Lamour en culture. *Étude de sa croissance*. *Rev. Bot.* **61**, 573—606 (1954). — DÖPP, W.: Polyploidie und andere Erscheinungen bei Farnprothallien durch Wirkung von Gesarol und seinen Bestandteilen. *Naturwiss.* **42**, 99—100 (1955). — DRAWERT, H.: Beiträge zur Stimulation des Pflanzenwachstums. II. Mitteilung. Der Einfluß von Heteroauxin auf die Samenkeimung. *Planta (Berl.)* **37**, 1—5 (1949). — FITTING, H.: Über die Umkehrung der Polarität in den Sporenkeimlingen einiger Laubmoose. *Planta (Berl.)* **37**, 635—675 (1950). — GALSTON, A. W.: Phototropism. II. *Bot. Rev.* **16**, 361—378 (1950). — GOEBEL, K.: Über die Jugendzustände der Pflanzen. *Flora (Marburg)* **72**, 1—45 (1889). — HÄMMERLING, J.: Über formbildende Substanzen bei *Acetabularia mediterranea*, ihre räumliche und zeitliche Verteilung und ihre Herkunft. *Roux' Arch.* **131**, 1—81 (1934). — HEITZ, E.: Die Polarität keimender Moossporen. *Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges.*, Locarno, S. 168, 1940. — KLEBS, G.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. *Biol. Zbl.* **13**, 641—656 (1893). — Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. Teil I. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. B **7B** (1916). — Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. Teil II und III. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. B **8B** (1917). — KOHLRAUSCH, F.: Lehrbuch der praktischen Physik, 18. Aufl. Leipzig 1943. — KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Heidelberg 1955. — LAAGE, A.: Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. *Beih. bot. Cbl.* **21**, 76—115 (1907). — LANGE, S.: Über den Einfluß weißen und roten Lichtes auf die Entwicklung des Mesokotyls bei Haferkeimlingen. *Jb. Bot.* **71**, 1—25 (1929). — LINSBAUER, K.: Über Regeneration der Farnprothallien und die Frage der „Teilungssstoffe“. *Biol. Zbl.* **46**, 80—96 (1926). — MEYER, D. E.: Über das Verhalten einzelner isolierter Prothalliumzellen und dessen Bedeutung für Korrelation und Regeneration. *Planta (Berl.)* **41**, 642—645 (1953). — MOHR, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. *Planta (Berl.)* **1956** (im Druck). — MÜLLER-STOLL, W. R.: Über Regeneration und Polarität bei *Enteromorpha*. *Flora (Jena)* **139**, 148—180 (1952). — NAGAI, I.: Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. *Flora (Jena)* **106**, 281—330 (1914). — NIENBURG, W.: Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Equisetumspore. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **42**, 95—99 (1924). — ORTH, R.: Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektral-

bereichen. Jb. Bot. 84, 358—426 (1937). — PARKER, W. M., S. B. HENDRICKS, H. A. BORTHWICK and F. W. WENT: Spectral sensitivities for leaf and stem growth of etiolated pea seedlings and their similarity to action spectra for photoperiodism. Amer. J. Bot. 36, 194—204 (1949). — RESÜHR, B.: Beiträge zur Lichtkeimung von *Amaranthus caudatus* L. und *Phacelia tanacetifolia* Benth. Planta (Berl.) 30, 471—506 (1939). — REUTER, L.: A contribution to the cell-physiologic analysis of growth and morphogenesis in Fern-prothallia. Protoplasma (Wien) 42, 1—29 (1953). — RITTER, G.: Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. Ber. dtsh. bot. Ges. 25, 255—266 (1907). — SCHOSTAKOWITSCH, W.: Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora (Marburg) 79, Erg.-Bd. 350—384 (1894.) — SEIDEL, F.: Entwicklungsphysiologie der Tiere. Berlin 1953. — STEPHAN, J.: Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmter Spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitäten auf die Keimung und das Wachstum einiger Farne und Moose. Planta (Berl.) 5, 381—443 (1928). — STOLWIJK, J. A. J.: Antagonistic effects of supplementary light of various wave length regions. 8. Congrès int. de Bot., Sect. 11, S. 320—321. Paris 1954. — URSPRUNG, A.: Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. Ber. dtsh. bot. Ges. 36, 86—100 (1918). — VÖCHTING, H.: Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg 64, 101—148 (1906). — WASSINK, E. C.: On plants grown exclusively in light of restricted spectral regions. 8. Congrès int. de Bot., Sect. 11, S. 316—318. Paris 1954. — WENT, F. W.: Effects of light on stem and leaf growth. Amer. J. Bot. 28, 83—95 (1941). — WETTSTEIN, D. v.: Beeinflussung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen. Z. Bot. 41, 199—226 (1953). — YAMASAKI, N.: Über den Einfluß von Colchizin auf Farnpflanzen I. Cytologia 19, 249—254 (1954). — YOSHIMURA, F.: Spherical cell formation in *Aspergillus oryzae* with special reference to heavy metal impurities in culture solution. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. V 3, 89—99 (1934).

H. MOHR, Tübingen, Botan. Inst. d. Univ.
