

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DER EINFLUSS DES LICHTES AUF DIE BEWEGUNG
DER CYANOPHYCEEN

III. Mitteilung

PHOTOPHOBOTAXIS VON *PHORMIDIUM UNCINATUM*

Von

WILHELM NULTSCH

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 6. Juni 1962)

In einer früheren Arbeit wurde über das phototopotaktische Reaktionsverhalten von *Phormidium autumnale* berichtet (NULTSCH 1961). Wie an Hand des Aktionsspektrums gezeigt werden konnte, sind bei dieser Alge an der Perzeption des Lichtreizes offensichtlich die Carotinoide beteiligt, was sich durchaus mit den bei anderen Organismen, z. B. den Flagellaten, gefundenen Verhältnissen deckt (BÜNNING u. SCHNEIDERHÖHN 1956, HAUPT 1959). Darüber hinaus spielen aber auch die akzessorischen Pigmente der Cyanophyceen, die Phycobiline, eine maßgebliche Rolle bei der topischen Orientierung.

Wie damals bereits angedeutet, gehörte es zu den nächsten Aufgaben, auch das photophobotaktische Verhalten dieser Art genauer zu studieren, um hieraus gegebenenfalls Aufschluß über eventuelle Beziehungen zwischen diesen beiden Reaktionstypen zu erhalten. Ein solcher Vergleich erschien um so interessanter, als sich nach den Untersuchungen von DREWS (1959) die beiden Reaktionsmodi offenbar in ihrer spektralen Empfindlichkeit unterscheiden, was darauf schließen läßt, daß die Perzeption des Lichtreizes in den beiden Fällen nicht über den gleichen Primärprozeß läuft.

Nun ist *Ph. autumnale* zwar grundsätzlich auch zu phobischen Reaktionen befähigt, doch schien es für die geplanten Versuche, die langfristige Verdunkelungen erforderlich machten, wegen seiner starken photokinetischen Abhängigkeit (NULTSCH 1962a) weniger geeignet. Für die photophobotaktischen Versuche benutzten wir deshalb *Phormidium uncinatum*, das sich sowohl morphologisch als auch in seinem physiologischen Verhalten und seiner Pigmentausrüstung nur wenig von der vorgenannten Art unterscheidet, jedoch ein ungleich geringeres Maß an photokinetischer Abhängigkeit zeigt. Vorher vergewisserten wir uns, daß auch im topischen Reaktionsverhalten keine grundsätzlichen

Unterschiede gegenüber *Ph. autumnale* bestehen, und zwar weder hinsichtlich des Reaktionsmodus noch in der spektralen phototaktischen Empfindlichkeit (vgl. NULTSCH 1962 c).

Material und Versuchsmethodik

Phormidium uncinatum GOM. wurde aus einem Wasserbottich des Palmenhauses des Botanischen Gartens isoliert. Die Bestimmung erfolgte nach dem Geitlerschen Schlüssel (GEITLER 1932). Obwohl diese Art heute vielfach mit *Phormidium autumnale* zu einer Sammelart zusammengefaßt wird, zeigte sie doch gegenüber dieser Form unter gleichen Kulturbedingungen einige konstante Unterschiede. Sie sei daher nachstehend kurz charakterisiert:

Trichome gerade oder wenig gebogen, an den Querwänden nicht eingeschnürt, undeutlich granuliert, 5—7 μ breit. Länge der Zellen 2—4 μ . Die Enden der Trichome sind schwach gebogen und die Endzellen im typischen Falle kopfig ausgestaltet. Calyptra abgerundet. Scheiden starr, nicht mit Chlorzinkjod reagierend. Die Kulturen hatten in der Regel eine schmutzig-grüne Farbe, doch ist, wie ja auch bei *Phormidium autumnale* (NULTSCH 1961), die Färbung trotz konstanter Kulturbedingungen innerhalb gewisser Grenzen variabel.

Die Isolierung und die Kultur erfolgte in der gleichen Weise, wie dies für *Ph. autumnale* angegeben wurde (NULTSCH 1961). Auch hier wurde vor Beginn eines jeden Versuches mit Hilfe einer Testplatte nur solches Material ausgewählt, das gut beweglich war. Die durchschnittliche Geschwindigkeit im Objektträgerpräparat beträgt nach unseren Messungen 140 μ /sec, was gut mit dem von DREWS (DREWS u. NULTSCH 1962) angegebenen Wert übereinstimmt.

Das Schwergewicht der Untersuchungen lag zunächst auf der Ausarbeitung einer geeigneten Methode zur quantitativen Auswertung der Versuche. Prinzipiell ließe sich hierzu die Methode der Einzelbeobachtung verwenden, indem man die Häufigkeit der durch eine bestimmte Intensitätsänderung induzierten Umkehr ermittelt. Für größere Versuchsreihen ist dieses von HARDER (1920) mit Erfolg benutzte Verfahren jedoch zu umständlich und zeitraubend. Wir gaben daher der bereits von ENGELMANN (1882) und BUDER (1915) beschriebenen Lichtfeldermethode den Vorzug, bei der ein helles Spaltfeld in ein verdunkeltes Umfeld projiziert wird, was bei positiver Reaktion zu einer Ansammlung der Organismen im Lichtfeld führt. Infolge der im Vergleich zu den Flagellaten geringen Bewegungsgeschwindigkeit der Cyanophyceen blieben die Ansammlungen auch nach der Entfernung der Spaltblende noch eine Zeitlang randscharf und exakt auswertbar, so daß eine räumliche Trennung von Bestrahlungsapparatur und Auswertungsgerät möglich war, was die Versuchsdurchführung erheblich vereinfachte.

Zur Vorbereitung der Versuchsschalen wurde das Material, ähnlich wie in den topotaktischen Versuchen (NULTSCH 1961), strichförmig auf einen 0,5%igen Wasseragar übertragen, so daß der 6—8 cm lange Impfstrich die Platte etwa halbierte (Abb. 1). Dabei ist es von Vorteil, die Oberfläche des Agars mit etwas Aqua dest. anzufeuchten, doch muß das überstehende Wasser wieder abgossen werden. Während der anschließenden 12stündigen Vorbelichtung, die senkrecht von oben erfolgte (2000 Lux), breitete sich das Material vom Impfstrich nach allen Seiten gleichmäßig aus, so daß die Platten, wie vergleichende Messungen ergaben, an allen Stellen etwa die gleiche optische Dichte hatten. Dann wurden sie 12 Std dunkel gestellt (vgl. hierzu unten).

Nun erst begann der eigentliche Versuch. Hierzu wurden die Platten in der aus Abb. 1 ersichtlichen Weise in Pappkästchen gestellt, in deren Boden jeweils in bestimmten Abständen vier quadratische Spalten von je 3 mm Kantlänge

eingeschnitten waren. Dann wurden die Deckel aufgesetzt und die Kästchen der senkrecht von oben einfallenden Strahlung so exponiert, daß die durch die Spalte eintretenden Lichtstrahlen den Boden der umgekehrt aufgestellten Petrischale und die Agarschicht passierten (Abb. 2). Die hierdurch bedingten unvermeidlichen Absorptionsverluste sind ein geringerer Nachteil als die bei normaler Aufstellung der Schale mögliche Linsenwirkung eventueller Kondenswassertropfen am Schalendeckel, die eine ungleichmäßige Ausleuchtung der Lichtfelder zur Folge haben würde, sowie die durch Vergrößerung des Abstandes zwischen Spalt und Substrat verminderte Randschärfe der Ansammlung.

Im übrigen fanden sowohl für die Weißlichtversuche als auch für die Versuche mit monochromatischer Strahlung die gleichen apparativen Hilfsmittel Verwendung wie in den früheren Versuchen (NULTSCH 1961, 1962 a). Die Versuchsdauer betrug in der Mehrzahl der Fälle 8 Std, in einigen Versuchsreihen aber auch 10 und 14 Std. Diese Zeiten waren technisch bedingt (s. unten).

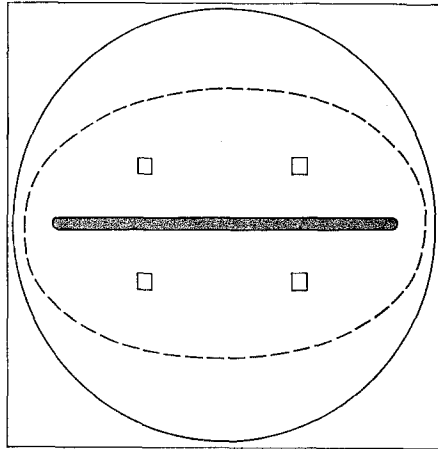


Abb. 1. Versuchsschale im Kästchen für phototaktische Versuche

Zur Auswertung bedienten wir uns eines Schwärzungsmessers der Firma Dr. B. Lange, Berlin, der für unsere Zwecke etwas umgebaut und mit einer stärkeren Lampe versehen wurde. Die Beleuchtungsstärke des Meßlichtes konnte durch einen Regeltrafo (6 V) verändert werden. Die Photozelle des Spaltoculars wurde mit einem Multiflex-Galvanometer (Dr. B. Lange) verbunden. Die verstellbare Spaltbreite des Oculars gestattete dann eine stufenlose Feineinstellung der Beleuchtungsstärke des zur Messung verwandten Lichtes.

Zur Bestimmung der Ansammlungsdichte wurde die Schale dem Versuchskästchen entnommen und auf einem Auswertegerät zunächst eine Stelle neben der Ansammlung eingestellt, an der die Algen in dünner, gleichmäßiger Verteilung lagen. Mit dem Regeltrafo bzw. dem Spaltbreiteregler wurde nun die Stärke des Meßlichtes so eingestellt, daß das Galvanometer den Durchlässigkeitswert 100, entsprechend einer Extinktion Null, anzeigte. Auf diese Weise werden also die Absorptionsverluste am Glas und im Agar eliminiert. Führt man jetzt die Schale mit Hilfe der gerastert verschiebbaren Transportschiene am Objektiv der Meßvorrichtung vorbei, so zeigt das Galvanometer zunächst nur geringe Ausschläge, die auf die nicht ganz exakt homogene Verteilung der Trichome zurückzuführen sind. Wie die Erfahrung zeigt, können sie vernachlässigt werden. Sobald jedoch die 3×3 mm große Ansammlung in das Spaltfeld der Meßvorrichtung einwandert, nimmt die Extinktion zu und erreicht einen der Ansammlungsstärke entsprechenden

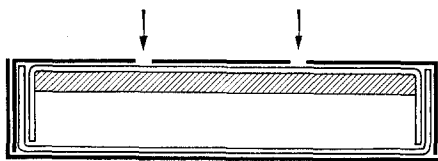


Abb. 2. Schale in phototaktischer Versuchsaufstellung. Lichteinfall von oben

Wert, um schließlich wieder auf den Ausgangswert abzusinken. Um eine höhere Ablesegenauigkeit zu erreichen, wurden allerdings nicht die Extinktionswerte direkt, sondern zunächst die Durchlässigkeit abgelesen und hieraus nachträglich der entsprechende Extinktionswert errechnet. Bedingt durch den Transport mit Hilfe des Rasters erhält man pro Ansammlung jeweils 3—4 Meßwerte, aus denen dann der Durchschnitt ermittelt wird. Bei vier Ansammlungen pro Versuchsschale ergibt das also vier Versuchswerte, die gut reproduzierbar sind, wenn man darauf achtet, daß die Mitte der Ansammlung genau die Mitte des Meßspaltes passiert.

Als phobotaktischer Reaktionswert R_p dient also der Extinktionswert selbst. Er ist um so größer, je dichter die Ansammlung, d. h. je stärker die Reaktion ist. In besonderen Fällen ist es jedoch von Vorteil, ihn auf einen Standard-Vergleichswert zu beziehen und in Prozent auszudrücken. Die Tabelle gibt die phobotaktischen Reaktionswerte aus 20 Weißlichtversuchen bei 2500 Lux wieder. Jeder dieser Werte ist, wie bereits dargelegt, selbst ein Durchschnitt aus vier Einzelwerten. Wie ersichtlich, liegt die Mehrzahl der Werte in der Größenordnung des Mittelwertes. Führt man die Versuche bei den zu vergleichenden Wellenlängen oder Intensitäten gleichzeitig und mit gleichem Material durch, so genügen in der Regel zehn Einzelwerte, um reproduzierbare Durchschnittswerte zu erhalten. Besonders interessierende Bereiche wurden durch doppelt oder dreimal so viele Werte gesichert.

Tabelle. *Phobotaktische Reaktionswerte aus 20 Weißlichtversuchen bei 2500 Lux*

0,398	0,649
0,602	0,796
0,469	0,553
0,538	0,569
0,659	0,602
0,533	0,569
0,533	0,569
0,469	0,483
0,376	0,569
0,885	0,469

Durchschnitt: 0,567

Der Reaktionsverlauf und der Einfluß von Vorbelichtung bzw. Vorverdunkelung auf die phototaktische Sensibilität

Läßt man in der beschriebenen Weise Licht durch den Spalt auf eine Agarplatte fallen, auf der die Trichome etwa gleichmäßig verteilt sind, so zeigt sich nach 5—10 min als erste Andeutung einer Reaktion eine schwache, den Spaltrand nachzeichnende Linie. Die Ansammlungsdichte nimmt dann kontinuierlich zu und erreicht bereits nach $\frac{1}{2}$ —1 Std eine Stärke, die mit dem benutzten Auswertegerät meßbar ist. Wie Abb. 3 zeigt, sind die Ansammlungen randscharf, wenn auch hier und da einzelne Trichome über den Rand hinausragen. Die Randschärfe bleibt einige Zeit erhalten, so daß sich die Ansammlungen bequem auswerten lassen. Im Falle der Abb. 3 waren zwischen Versuchsende und dem Zeitpunkt der Aufnahme 15 min vergangen.

Die mit zunehmender Ansammlungsdichte stärker werdende gegenseitige Beschattung der mehrfach übereinanderliegenden Trichome machte es wahrscheinlich, daß die Stärke der Ansammlung und somit der phobische Reaktionswert bei anhaltender Bestrahlung allmählich einem der Wirksamkeit der Bestrahlung entsprechenden Endwert zustreben würde, sofern nicht sogar, etwa infolge negativer Chemotaxis (PIEPER 1915), nach Erreichen des Maximalwertes eine Abnahme der Ansammlungsdichte zu verzeichnen sein sollte. Es wurde deshalb

zunächst der Reaktionsverlauf verfolgt, indem acht Platten, die mit gleichem Material beimpft und in gleicher Weise vorbehandelt waren, bei 2000 Lux aufgestellt wurden. In Abständen von je 1 Std wurde eine Platte ausgewertet und so die Veränderung der Ansammlungsstärke über 8 Std beobachtet.

Die Ergebnisse sind in Abb. 4 graphisch dargestellt. Wie ersichtlich, nimmt die Ansammlungsstärke zunächst rasch, nach 3 Std langsamer zu, um nach etwa 5 Std den Endwert zu erreichen, der dann erhalten bleibt. In einem anderen Versuch ließen wir die Platte 16 Std stehen, ohne daß die Ansammlungsstärke sich in diesem Zeitraum noch meßbar geändert hätte. Eine Störung der phototaktischen Reaktionen durch negative Chemotaxis ist demnach auch bei längerer Versuchsdauer nicht zu befürchten. Aus technischen Gründen wählten wir eine Versuchsdauer von 8 Std, von der wir nur in einigen Fällen abgingen.

Bereits bei den ersten Vorversuchen zur Erprobung der Methode hatte sich gezeigt, daß Kulturen, die längere Zeit im Dunkeln oder bei schwachem Licht gestanden hatten, stärker reagierten als im Starklicht kultivierte. Da schon PIEPER (1915) über eine Sensibilitätssteigerung durch Vorverdunkelung berichtet, war die Prüfung dieser Frage eine unerläßliche Voraussetzung der quantitativen Versuche. Zu diesem Zweck wurden Agarplatten, die wiederum mit gleichem Material beimpft und in gleicher Weise vorbehandelt waren, bei 5000 Lux aufgestellt. In einstündigen Abständen wurde je eine Schale verdunkelt, so daß zu Beginn des Phobotaxis-Versuches 6 Schalen zur Verfügung standen, die 0—5 Std im Dunkeln bzw. bei 5000 Lux gestanden hatten. Sie

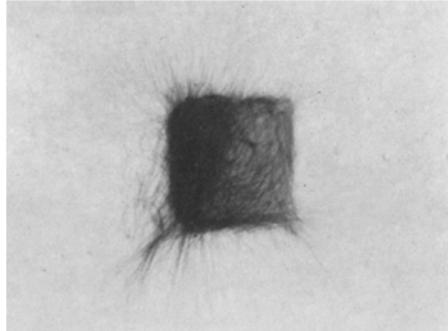


Abb. 3. Photophobotaktische Ansammlung (Vergr. etwa 6 ×)

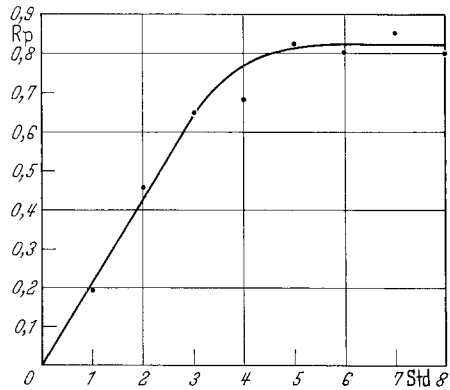


Abb. 4. Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Bestrahlungsdauer. Abszisse: Versuchsdauer in Stunden, Ordinate: Phobotaktischer Reaktionswert R_p bei 2000 Lux

wurden dann in die Kästchen gestellt und abermals mit 5000 Lux beleuchtet. Die Ansammlungsstärke wurde nach 4 Std gemessen.

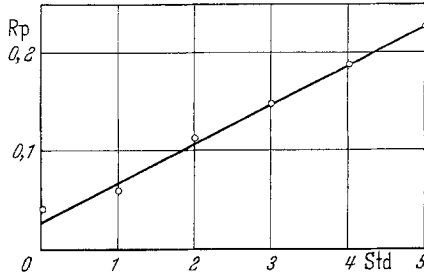


Abb. 5. Einfluß von Vorbelichtung (5000 Lux) bzw. Vorverdunkelung auf die phobotaktische Reaktion. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden, Ordinate: Phobotaktischer Reaktionswert R_p bei 5000 Lux

Die Ergebnisse, die in Abb. 5 graphisch dargestellt sind, lassen erkennen, daß die ständig vorbelichteten Organismen am schwächsten reagieren. Mit zunehmender Dauer der Vorverdunkelung steigt der Reaktionswert an, ohne jedoch den Endwert, d. h. die mit dieser Intensität maximal erzielbare Ansammlungsdichte, zu erreichen.

Wir wiederholten daher den Versuch unter anderen Versuchsbedingungen (2000 Lux, Vor-

verdunkelung bis zu 9 Std). Auch in diesem Falle stiegen die Reaktionswerte mit zunehmender Dauer der Vorverdunkelung an (Abb. 6),

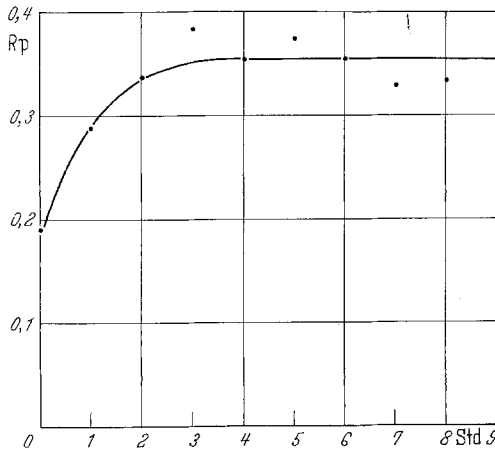


Abb. 6. Einfluß von Vorbelichtung (2000 Lux) bzw. Vorverdunkelung auf die phobotaktische Reaktion. Abszisse: Verdunkelungsdauer in Stunden, Ordinate: Phobotaktischer Reaktionswert R_p bei 2000 Lux

erreichten jedoch infolge der geringeren Intensität der Vorbelichtung schon nach 3 Std den Endwert der phobotaktischen Empfindlichkeit, der sich dann nicht mehr änderte.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß sich durch Vorverdunkelung eine erhebliche Sensibilitätssteigerung erreichen läßt, wohingegen die Organismen um so schlechter reagieren, je größer die Intensität der Vorbelichtung ist. In allen weiteren

Versuchen fanden deshalb nur solche Platten Verwendung, die mindestens 8 Std vorverdunkelt und somit maximal empfindlich waren.

Die Intensitätsabhängigkeit der Reaktion. Nullschwelle

Nach den Angaben von DREWS (1959) ist bei *Ph. uncinatum* ein sehr breiter Intensitätsbereich photophobotaktisch wirksam. Er erhielt positive Reaktionen bei Intensitäten von 0,09—10 000 Lux. Es war somit

von vornherein zu erwarten, daß die Weißlichtkurve sich erheblich von der der Topotaxis unterscheiden würde. In unseren Versuchen prüften wir einen Intensitätsbereich von 0,1—50000 Lux.

Wie Abb. 7 zeigt, hat die Weißlichtkurve auch im Falle der phobischen Reaktion den Verlauf einer Optimumskurve, was bereits früher für die Phototopotaxis und die Photokinesis festgestellt wurde (NULTSCH 1961, 1962a). Auffällig ist, daß das Reaktionsoptimum mit 5000 Lux sehr viel höher liegt als das der Topotaxis, das im Falle von *Ph. autumnale* bei 200 Lux gefunden wurde (NULTSCH 1961) und das auch bei

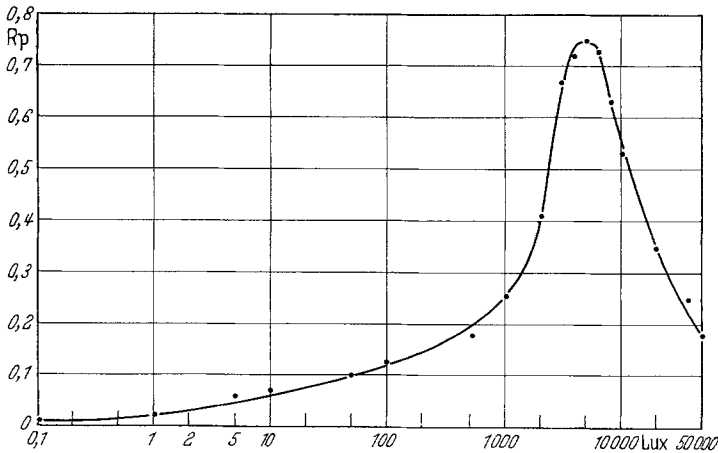


Abb. 7. Photophobotaxis im Weißlicht. Abszisse: Lichtintensität in Lux (logarithmisch), Ordinate: Phobotaktischer Reaktionswert Rp

Ph. uncinatum die gleiche Größenordnung hat (NULTSCH 1962c). Von hier aus fällt die Reaktionskurve nach den höheren Intensitäten hin steil ab, doch ist auch die höchste mit der benutzten Apparatur erreichbare Intensität von 50000 Lux noch deutlich positiv wirksam. Negative Reaktionen konnten also bei dieser Art nicht beobachtet werden.

Auch nach den schwächeren Intensitäten hin werden die Reaktionswerte rasch kleiner. Unter 1000 Lux vermindert sich allerdings die Steilheit des Abfalles der Reaktionskurve erheblich, und unterhalb von etwa 100 Lux verläuft die Kurve so flach, daß insgesamt ein sehr großer Bereich niederer Intensitäten phobisch wirksam ist.

Die Ermittlung der Nullschwelle war insofern schwierig, als einerseits die exakte Bestimmung des Reaktionswertes bei so geringen Ansammlungsdichten sehr erschwert ist und andererseits bei den niedrigsten Intensitäten die Ansammlungen bisweilen ganz ausbleiben, bisweilen aber doch deutlich sind. Da unterhalb 0,1 Lux Ansammlungen

nicht mehr mit Sicherheit ausgemacht werden konnten, kann dieser Wert wohl als Nullschwelle angenommen werden. Nach den Ergebnissen der Vorbelichtungsversuche ist die Nullschwelle ja ohnehin kein Absolutwert, sondern gilt nur für die jeweils gewählten Versuchsbedingungen. Trotzdem stimmt unser Wert mit dem von DREWS (1959) gefundenen auffällig gut überein, obwohl dieser sowohl mit einem anderen Stamm als auch unter anderen Bedingungen arbeitete. Das Optimum wird von DREWS nicht angegeben und das Maximum wurde auch in seinen Versuchen nicht erreicht.

Obwohl also das Reaktionsoptimum der phobischen Reaktion bei wesentlich höheren Intensitäten liegt als das der topischen, liegt die Nullschwelle um mehr als eine Zehnerpotenz tiefer als die der Topotaxis. Es ist also nicht zulässig, die Empfindlichkeit phototaktischer Reaktionen lediglich an Hand der Nullschwellen zu vergleichen.

Entsprechend den topotaktischen Versuchen (NULTSCH 1961) wurden kurSORISCH einige Versuche mit polarisiertem Licht durchgeführt. Wie die Ergebnisse zeigten, hat auch im Falle der Phobotaxis die Ebene der Polarisierung weder einen Einfluß auf die Stärke der Reaktion noch auf die Orientierung der Trichome im Lichtfeld.

Versuche mit monochromatischer Strahlung

Bei den Versuchen mit monochromatischer Strahlung, die der Aufnahme des Aktionsspektrums dienten, war die wichtigste Frage wieder die nach dem günstigsten Energieniveau, bei dem die Versuche durchgeführt werden sollten. Zwar war aus den Weißlichtversuchen der Intensitätswert des Reaktionsoptimums bekannt, doch ist eine exakte Umrechnung von Lux in $\text{erg/cm}^2 \cdot \text{sec}$ bekanntlich nicht möglich. Im Hinblick auf die beträchtliche Höhe des Intensitätsmaximums war allerdings die Gefahr einer Überschreitung desselben von vornherein gering, da schon aus technischen Gründen mit Intensitäten gearbeitet werden mußte, die weit unter dem Energieoptimum liegen dürften. Aus dem gleichen Grunde verbot sich auch das Arbeiten mit quantengleicher Strahlung, da in diesem Falle die Energiewerte in dem besonders interessierenden langwelligen Teil des Spektrums mit Rücksicht auf die maximal erreichbaren Werte im Blau noch niedriger hätten angesetzt werden müssen. Als Kompromiß wählten wir für alle Wellenlängen eine konstante Energie von $5000 \text{ erg/cm}^2 \cdot \text{sec}$, obwohl sich selbst dieser Wert mit den zur Verfügung stehenden Lichtquellen und Filtern bei einigen Wellenlängen nicht, bei anderen nur unter Verwendung von Bandfiltern realisieren ließ. Immerhin liegen auch im kurzwelligen Teil des Spektrums die erhaltenen Reaktionswerte dicht genug, um den Kurvenverlauf einigermaßen sichern zu können. Im übrigen Teil des sichtbaren Bereichs betragen die Abstände zwischen den Wellenlängen maximaler Durchlässigkeit der benachbarten Filter 10—15 nm.

Nicht realisierbar sind so hohe Energiewerte im UV, weshalb im Bereich der Filter 402 bis 347 nm mit einer Energie von $500 \text{ erg/cm}^2 \cdot \text{sec}$ gearbeitet wurde. Allerdings waren die damit erzielten Reaktionswerte, wie aus Abb. 8 hervorgeht, durchweg so gering, daß ihre Lage doch recht unsicher ist, weshalb auf die Weiterführung der Kurve in diesem Abschnitt verzichtet wurde. Es kommt hinzu, daß die Ansammlungen im UV, wie übrigens auch im Violett und äußersten Blau, häufig nicht

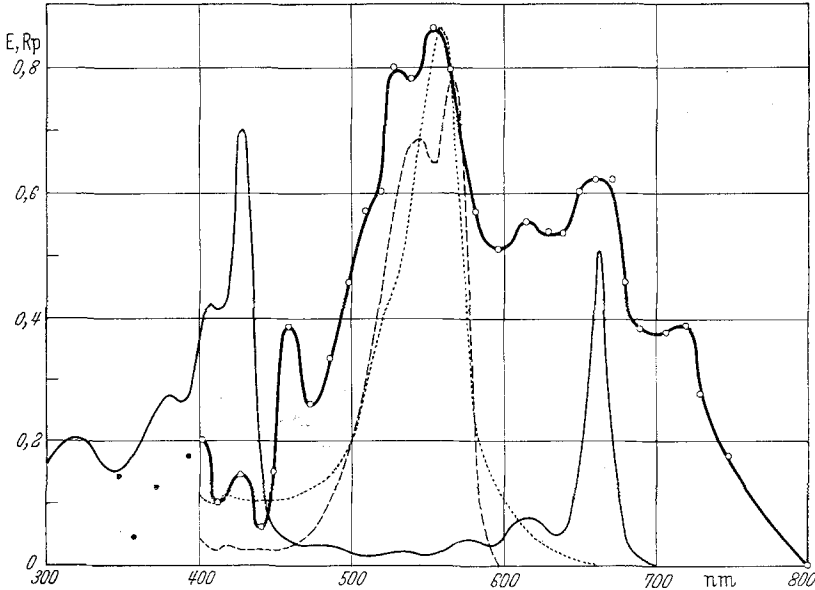


Abb. 8. Aktionsspektrum der Photophobotaxis. Abszisse: Wellenlänge in nm, Ordinate: Reaktionswert R_p bzw. Extinktion. Zum Vergleich die Absorptionskurven von Chlorophyll a —, C-Phycocerythrin - - - - und B(C)-Phycocerythrin

randscharf waren, so daß nicht sicher ist, ob diese Reaktionen überhaupt mit den randscharfen des längerwelligen Bereichs identisch sind. Eine spezifische UV-Empfindlichkeit, wie sie im Falle der Topotaxis und der Photokinesis gefunden wurde (NULTSCH 1961, 1962a), ist also bei der Phototaxis sicher nicht vorhanden.

Auch der kurzwellige Blaubereich ist nur wenig wirksam. Das längerwellige Blau und Blaugrün, d. h. also der Bereich zwischen 450 und 500 nm, zeigte dagegen eine deutliche Wirksamkeit mit einem signifikanten Nebenmaximum bei dem Filter 458 nm, das sich durch drei voneinander unabhängige Versuchsreihen sichern ließ. Von etwa 480 nm an steigt die Kurve steil zum Hauptmaximum der photobischen Empfindlichkeit zwischen 550 und 560 nm an. Dann nimmt die Empfindlichkeit auf etwa die Hälfte des Reaktionswertes ab, ohne im folgenden Bereich stärkere Schwankungen zu zeigen. Bei 660—670 nm tritt signifikant

ein zweites Maximum hervor, das allerdings um etwa $\frac{1}{3}$ des Reaktionswertes niedriger liegt als das Hauptmaximum. Nun nimmt die Reaktionsfähigkeit stärker ab, erreicht aber auch im Dunkelrot, wo die Kurve eine Schulter hat (719 nm), sowie im Infrarot noch deutlich meßbare Werte, um erst bei 800 nm den Wert Null zu erreichen. Allerdings wurden selbst bei dieser Wellenlänge in einigen Versuchen noch ganz schwache, nicht mehr exakt auswertbare Ansammlungen festgestellt.

Bis zu einem gewissen Grade stimmt das von uns ermittelte Aktionsspektrum mit den aus der Literatur bekannten Daten überein. Schon DANGEARD (1910, 1927) fand bei den von ihm untersuchten Formen eine starke Wirksamkeit von Rot und Infrarot im Vergleich zu Violett und Blau, was durch die wesentlich genaueren Untersuchungen von DREWS (1959) bestätigt wurde. Überraschen mußte allerdings die von DREWS gefundene geringe Wirksamkeit des Filters IF 541,6, dessen λ_{\max} in unmittelbarer Nähe des von uns gefundenen Hauptmaximums liegt. Da die Aufklärung dieser Diskrepanz für die Interpretation des Aktionsspektrums von großer Bedeutung war, wiederholten wir die Versuche mit dem von DREWS benutzten Stamm¹. In Bestätigung unserer Ergebnisse fanden wir auch bei dieser Form das Hauptmaximum bei den Filtern 554 und 568 nm. Der abweichende Befund von DREWS, der ja nicht mit energiegleicher Strahlung arbeitete, ist sicherlich auf die schwache Durchlässigkeit des von ihm benutzten Filters IF 541,6 zurückzuführen, was ein Blick auf die Tabelle 8 bei NULTSCH (1956), der seinerzeit mit dem gleichen Filter arbeitete, bestätigt. Da der Bereich um 458 nm von DREWS nicht geprüft wurde, führten wir auch mit diesem Filter einen Parallelversuch durch. In unseren Versuchen reagierte auch der Drewsche Stamm bei dieser Wellenlänge erheblich stärker als bei den beiden benachbarten Filtern (447 und 472 nm). Somit herrscht also zwischen den beiden Stämmen von *Ph. uncinatum* volle Übereinstimmung.

Versuchen wir, die gefundenen Maxima der Reaktion bestimmten Pigmenten zuzuordnen, wie wir dies auch im Falle der Topotaxis getan haben (NULTSCH 1961), so fällt dies beim Hauptmaximum nicht schwer, da es eindeutig im Hauptabsorptionsbereich der beiden Phycoerythrine liegt, deren Maxima von NULTSCH (1962b) mit 560 nm für das C-Phycoerythrin sowie 543 und 565 nm für das B(C)-Phycoerythrin angegeben werden. Die flache Schulter bei 615 nm, die man sowohl dem Phycocyan als auch dem 615-Maximum des Chlorophylls a zuordnen könnte, ist nicht signifikant. Da allerdings das Phycocyan bei *Ph. uncinatum* ohnehin nur in geringer Menge vorkommt, erscheint die Klärung dieser Frage zweitrangig. Das Maximum zwischen 660 und 670 nm läßt sich mit einiger Sicherheit dem Chlorophyll a zuordnen. Dabei fällt natürlich sofort auf, daß die von Chlorophyll a absorbierten Spektralbereiche weit weniger wirksam sind als die von den Phycoerythrinen absorbierten, und daß besonders der kurzwellige Blaubereich so schwach wirksam ist. Bei 430 nm wurde zwar stets ein kleines Maximum gefunden, doch läßt sich auch dieses nicht statistisch sichern. Offensichtlich sind die beteiligten Pigmente nicht gemäß ihrer Strahlungsabsorption, sondern

¹ Herrn Prof. Dr. G. DREWS danken wir für die Überlassung seines Stammes.

entsprechend der photosynthetischen Wirksamkeit der in den einzelnen Wellenbereichen absorbierten Energie wirksam (DUYSENS 1952, HAXO 1960 a, b, FRENCH 1961), was den Schluß nahelegt, daß die phobische Reaktion eng mit der Photosynthese zusammenhängt.

In diesem Zusammenhang interessiert natürlich besonders die Frage nach der Beteiligung der Carotinoide an der phobischen Reaktion. Eine vergleichende Betrachtung des phobischen Aktionsspektrums mit dem der Topotaxis (NULTSCH 1961) zeigt, daß ihnen hier bei weitem nicht die Bedeutung zukommt, die sie offenbar für die topische Reaktion haben. Andererseits stimmt das signifikante Nebenmaximum bei Filter 458 nm recht gut mit dem Hauptabsorptionsbereich des β -Carotins überein, das in großer Menge vorhanden ist. Der Hauptgipfel des zweiten hauptsächlich vorkommenden Carotinoids, des Myxoxanthophylls, der nach KARRER-JUCKER (1948) bei 489 nm (in Pyridin) liegt, sowie sein zweiter Nebengipfel bei 526 nm fallen bereits in den steil aufsteigenden Ast des Phycoerythrinmaximums, wo sie nicht mehr distinkt hervortreten können. Ob die an sich nicht ganz signifikanten Unregelmäßigkeiten in diesem Kurvenabschnitt auf eine Überlagerung der Phycoerythrine durch das Myxoxanthophyll (Schulter bei 528 nm!) zurückzuführen sind, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Das kurzwellige Maximum des Myxoxanthophylls fällt etwa mit dem Hauptmaximum des β -Carotins zusammen, kann also ebenfalls nicht in Erscheinung treten.

Es muß natürlich verwundern, warum der Carotinoidbereich, dessen Maximum in vivo zwischen 480 und 500 nm liegt (NULTSCH 1962a), nicht als Ganzes wirksam ist, wie etwa bei der Topotaxis, wo er sich als Maximum deutlich heraushebt. Dies erklärt sich wahrscheinlich aus dem Grade, in dem die betreffenden Carotinoide an der Photosynthese beteiligt sind, doch läßt sich darüber erst dann Genaueres sagen, wenn wir über die Beteiligung der in den Cyanophyceen vorkommenden Carotinoide an der Photosynthese besser informiert sind (EMERSON u. LEWIS 1942, DUYSSENS 1952, HAXO 1960 a, b). Immerhin verdient es Beachtung, daß das von HAXO und NORRIS (HAXO 1960 b) aufgenommene Aktionsspektrum der Photosynthese von *Phormidium ectocarp* im Carotinoidbereich Unregelmäßigkeiten zeigt, die denen unseres phobotaktischen Aktionsspektrums bis zu einem gewissen Grade ähnlich sind.

Die Schulter bei Filter 719 nm wie überhaupt die verhältnismäßig starke phobotaktische Wirksamkeit des dunkelroten und infraroten Bereiches lassen sich z. Z. kaum befriedigend interpretieren. Da auch DREWS die Grenze der phobischen Empfindlichkeit zwischen den Filtern IF 782 und IF 795 nm fand, kann an der Tatsache selbst wohl kein Zweifel bestehen. Man erinnert sich in diesem Zusammenhang der

Angaben DANGEARDS (1910, 1927), der bei einigen *Oscillatoria*-Arten ähnliche Beobachtungen machte und ein zusätzliches Photosynthesemaximum bei 720 nm gefunden zu haben glaubt. Die Grenze der photosynthetisch wirksamen Strahlung gibt er mit 740 nm an. Nun konnten diese Angaben zwar durch die neueren Untersuchungen von DUYSSENS (1952) und HAXO (1960 a, b) nicht bestätigt werden, doch liegen aus der allerneuesten Zeit Befunde vor, die für die Existenz eines Pigmentes sprechen, das auch Strahlen einer Wellenlänge von mehr als 700 nm zu absorbieren und photosynthetisch zu nutzen vermag (KOK u. HOCH 1961, ALLEN 1961, BRODY u. BRODY 1961). Da dies von KOK und HOCH auch für die Blaualge *Anacystis nidulans* angegeben wird, ergeben sich interessante Aspekte für eine weitere Untersuchung dieses Fragenkomplexes. Jedenfalls muß also die starke Dunkelrot- und Infrarotempfindlichkeit der phobischen Reaktion nicht unbedingt gegen einen Zusammenhang mit der Photosynthese sprechen.

Diskussion

Vergleichen wir die oben dargelegten Befunde mit den Ergebnissen der phototopotaktischen Versuche, so wird klar, daß zwischen den beiden Reaktionen kein unmittelbarer Zusammenhang bestehen kann. Dies zeigte sich sowohl in den Weißlichtversuchen, in denen die Intensitätsoptima der Reaktion um mehr als eine Zehnerpotenz differierten und auch die Nullschwellen erhebliche Unterschiede zeigten, als auch in den Versuchen mit monochromatischer Strahlung. Topotaktisch wirksam sind vor allem die Hauptabsorptionsbereiche der Carotinoide und der Biliproteine, während rote Strahlung oberhalb 650 nm absolut unwirksam ist. Nun stimmt zwar der Bereich der maximalen phobotaktischen Wirksamkeit ebenfalls mit dem Hauptabsorptionsbereich der Phycoerythrine überein, doch zeichnen sich die phobischen Reaktionen durch eine ausgesprochene Rotempfindlichkeit mit einem zweiten Maximum aus, das seiner Lage nach dem Rotmaximum des Chlorophylls a entspricht. Die Beteiligung der Carotinoide ist bei diesem Reaktionsmodus nicht eindeutig.

Die Übereinstimmung der Wellenbereiche maximaler phobotaktischer Empfindlichkeit mit den Absorptionsmaxima der an der Photosynthese beteiligten Pigmente sowie eine gewisse Parallelität zwischen dem gefundenen Aktionsspektrum und dem photosynthetischen Aktionsspektrum von *Ph. ectocarpus* (HAXO 1960 b) legen den Schluß nahe, die phobische Reaktion als eine Funktion der Photosynthese aufzufassen. Damit in Einklang steht die bekannte Tatsache, daß auch bei den Purpurbakterien, die ja nur zu phobischen Reaktionen befähigt sind, ein solcher Zusammenhang besteht (MANTEN 1948, THOMAS u. NIJENHUIS 1950, MILATZ u. MANTEN 1953, CLAYTON 1953, DUYSSENS 1956).

Diese Überlegung führt zu der folgenden Vorstellung: Gelangt ein kriechendes Trichom, sei es durch Überschreiten der Spaltgrenze, sei es durch Herabsetzung der Intensität, in einen Bereich geringerer Beleuchtungsstärke, so führt dies zwangsläufig zu einer Verringerung der photosynthetischen Leistung. Die hierdurch bewirkte Verminderung in der Zufuhr irgendeines Photosyntheseproduktes (man könnte z. B. an ATP denken) löst dann, wenn ein bestimmter Schwellenwert unterschritten wird, die Umkehrreaktion aus, die das Trichom wieder in den Spalt zurückführt. Der nun erfolgende Wiederanstieg in der Zufuhr des hypothetischen Photosyntheseproduktes löst keine Reaktion aus. Diese Vorstellungen finden auch in den folgenden Beobachtungen eine Stütze.

Aus den Partialbelichtungsversuchen, wie sie von NIENBURG (1916) und DREWS (1959) durchgeführt wurden, wissen wir, daß im typischen Falle stets ein größerer Abschnitt des Trichoms verdunkelt werden muß, ehe die Reaktion eintritt. NIENBURG gibt sogar an, daß der Reizerfolg etwa proportional der Länge des verdunkelten Stückes ist, was allerdings von SCHMID (1923) und DREWS (1959) bezweifelt wird. Sicher ist jedoch, daß die Reizaufnahme auf keine morphologisch begrenzte Zone beschränkt ist. Die von NIENBURG und DREWS beobachtete Polarisierung der Fäden, die sich darin äußert, daß die Trichome nur auf eine Verdunkelung des jeweiligen Vorderendes reagieren, erklärt sich sicherlich aus der Bewegungsmechanik. Schließlich läßt auch die Beobachtung, daß zwischen Reiz und Reaktion stets eine beträchtliche Zeit verstreicht, auf eine indirekte Lichtwirkung schließen.

Als Argument für den Zusammenhang zwischen Phobotaxis und Photosynthese lassen sich schließlich noch die oben beschriebenen Vorbelichtungsversuche anführen. Die gefundene Sensibilitätsabnahme nach Vorbelichtung mit hohen Beleuchtungsstärken läßt sich wohl nur so deuten, daß mit Annäherung an den Sättigungspunkt der Photosynthese auch eine Sättigung der Zellen mit dem oben postulierten hypothetischen Photosyntheseprodukt eintritt. Die durch die kurzfristige Verdunkelung beim Überschreiten der Spaltgrenze hervorgerufene Mengenabnahme dieser Substanz ist dann im Vergleich zur vorhandenen Menge prozentual so gering, daß der Schwellenwert nicht erreicht wird und die Reaktion ausbleibt. Ähnliche Überlegungen haben auch MANTEN (1948) sowie THOMAS und NIJENHUIS (1950) für die Purpurbakterien (*Rhodospirillum rubrum*) angestellt, obwohl hier die Verhältnisse insofern anders liegen, als die Reaktion viel rascher erfolgt. Bei gewissen Thiorhodaceen, wie etwa *Thiospirillum*, kommt hinzu, daß der Geißelpol empfindlicher reagiert als der geißellose (BUDER 1915).

Obwohl alle bisher angeführten Beobachtungen und Überlegungen für eine enge Beziehung zwischen Phobotaxis und Photosynthese sprechen, führten wir ergänzend noch einige Experimente durch, von denen

wir weitere Aufschlüsse erwarteten. So prüften wir den Einfluß von Photosyntheseprodukten, wie z. B. Glucose und ATP, auf das phobische Verhalten, indem wir die Reaktion des Versuchsmaterials auf Platten, die die genannten Substanzen enthielten (0,1—1,0% Glucose, 0,001% ATP), mit der Reaktion auf den üblichen Wasseragarplatten verglichen. Es konnten jedoch in keinem Falle Unterschiede festgestellt werden. Allerdings beweist der negative Ausfall der Versuche nichts, da wir nicht wissen, ob die geprüften Substanzen überhaupt von den Cyanophyceenzellen aufgenommen werden. Ergänzend sei bemerkt, daß wir entsprechende Versuche auch mit *Chromatium Okenii* und *Chromatium vinosum* durchgeführt haben, die ebenfalls erfolglos verliefen.

Wir beschränkten nun den umgekehrten Weg, indem wir den Einfluß von Photosynthesegiften auf die phobische Reaktion prüften, wobei wir erwarteten, daß eine Blockierung der Photosynthese eine Verminderung der phototaktischen Sensibilität zur Folge haben würde, wenn unsere Voraussetzung richtig war (THOMAS u. NIJENHUIS 1950). Leider brachten auch diese Versuche keinerlei Aufschlüsse, da sowohl o-Phenanthrolin als auch Hydroxylamin-hydrochlorid selbst in sehr hohen Verdünnungen die Bewegung total blockierten. Erst bei Konzentrationen von 10^{-5} — 10^{-6} mol war die Bewegung wieder normal, wie ein Vergleich der Ausbreitungsgeschwindigkeit mit der auf normalen Wasseragarplatten zeigte. Bei dieser Konzentration war dann aber auch die phobische Reaktion auf beiden Platten gleich. Diese Versuche zeigen, wie überaus empfindlich der Bewegungsvorgang gegen äußere Eingriffe ist, was derartige Versuche natürlich sehr erschwert. Parallel hierzu führten wir wieder Versuche mit den oben genannten Thiorhodaceen durch, die das gleiche Ergebnis hatten. Auch hier wurde die Bewegung der Geißeln blockiert. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß sich bei weiterer Prüfung geeigneter Substanzen finden lassen.

Da keines der zuletzt geschilderten Experimente uns der Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage näher gebracht hat, wird es sich nicht umgehen lassen, auch das photosynthetische Aktionsspektrum von *Ph. uncinatum* aufzunehmen. Ein Vergleich der beiden Spektren wird dann zeigen, ob diese Prozesse miteinander verknüpft sind. Darüber hinaus bieten sich noch andere Wege an, wie z. B. Partialbelichtungsversuche und die Ermittlung von Unterschiedsschwellen, die weitere Aufschlüsse erhoffen lassen.

Unabhängig davon, welches Ergebnis diese Versuche bringen werden, steht jedoch heute schon fest, daß Phototaxis und Photophobotaxis bei den Cyanophyceen des *Oscillatoria-Phormidium*-Typus zwei grundsätzlich voneinander verschiedene Prozesse sind, die sich sowohl in ihrem Energiebedarf als auch in ihrer spektralen Empfindlichkeit voneinander unterscheiden. Wir sind in diesem Falle also sicher, daß

beide Reaktionen nicht auf dem gleichen Primärprozeß basieren, weshalb die Cyanophyceen für derartige Versuche ungleich geeigneter sind als etwa die Flagellaten, für die ein solcher Beweis heute noch aussteht (HAUPT 1959). Zugleich zeigt sich, wie wichtig es ist, diese beiden Reaktionsmodi in phototaktischen Experimenten scharf voneinander zu trennen, da es sonst zu Überlagerungen beider Reaktionen kommen kann, die eine exakte Aussage unmöglich machen. Schließlich bringen diese Versuche den Beweis, daß sich, zum mindesten im Falle der hier zur Debatte stehenden Cyanophyceen, die topische Orientierung nicht als Ergebnis einer Summation phobischer Reize auffassen läßt.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Unterstützung der Arbeit, Fräulein W. HAUBER für zuverlässige Assistentz bei den Versuchen. Den Herren W. NEUSCHELER und A. HAUG danke ich für ihre Mitarbeit bei einigen der hier wiedergegebenen Versuche.

Summary

A method is described for quantitative evaluation of photophobotactic sensitivity in Cyanophyceae. The phobotactic action of *Phormidium uncinatum* was measured after 8 hours illumination of white or monochromatic light. The density of aggregations was determined by means of a chromatometer.

In white light the zero threshold is at 0.1 lux and the reaction optimum at 5000 lux, whereas the maximum, i. e. region of indifference, is not reached at 50000 lux. The phobotactic sensitivity decreases after preillumination with high light intensities.

The action spectrum of photophobotaxis was determined by means of an interference filter monochromator system for the range between 317 and 800 nm using a constant energy of 5000 erg/cm² · sec. The results were compared with absorption curves of pigments *in vitro* and *in vivo*.

The main maximum between 550 and 560 nm coincides with the absorption maxima of C-phycoerythrin and B(C)-phycoerythrin. The second maximum at about 670 nm and the small peak at 430 nm are comparable with peaks of chlorophyll a. The participation of carotenoids in photophobotaxis is not clearly established. The phycobilins and chlorophyll a are not as active as the light absorption would suggest, but in good correlation with the photosynthetic efficiency of the absorbed light quality. UV has only little influence.

These data show that photophobotaxis of *Phormidium uncinatum* may be based on photosynthetic processes.

Literatur

ALLEN, M. B.: Evidence for pigments adsorbing at 705—710 m μ in photosynthetic organisms. In *Light and Life*, S. 479—482. Baltimore: Johns Hopkins Press 1961.

- BRODY, S. S., and M. B. BRODY: Action spectra of sensitization of light emission from monomeric and aggregated chlorophyll at physiological and liquid nitrogen temperatures. *Arch. Biochem.* **95**, 521—525 (1961).
- BUDER, J.: Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktion auf Lichtreize. *Jb. wiss. Bot.* **56**, 529—584 (1915).
- Zur Kenntnis phototaktischer Richtungsbewegungen. *Jb. wiss. Bot.* **58**, 105—220 (1917).
- BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDERHÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktion von *Euglena*. *Arch. Mikrobiol.* **24**, 80—90 (1956).
- CLAYTON, R. K.: Studies in the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. *Arch. Mikrobiol.* **19**, 107—165 (1953).
- DANGEARD, P.-A.: Les spectrogrammes en physiologie végétale. *Bull. Soc. bot. France* **57**, 91—93 (1910).
- Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les questions qui s'y rattachent. *Botaniste* **19**, 1—422 (1927).
- DREWS, G.: Beiträge zur Kenntnis der phototaktischen Reaktionen der Cyanophyceen. *Arch. Protistenk.* **104**, 389—430 (1959).
- , u. W. NULTSCH: Bewegungsmechanismen von Einzellern (Bakterien, Algen). In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 17/2, S. 876—919. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1962.
- DUYSENS, L. N. M.: Transfer of excitation energy in photosynthesis. *Diss. Utrecht* 1952.
- Energy transformations in photosynthesis. *Ann. Rev. of Plantphysiol.* **7**, 25—50 (1956).
- EMERSON, R., and C. M. LEWIS: The photosynthetic efficiency of phycocyanin in *Chroococcus*, and the problem of carotenoid participation in photosynthesis. *J. gen. Physiol.* **25**, 579—595 (1942).
- ENGELMANN, TH. W.: Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **29**, 387—400 (1882).
- FRENCH, C. S.: Light, pigments and photosynthesis. In *Light and Life*, S. 447—471. Baltimore: Johns Hopkins Press 1961.
- GEITLER, L.: Cyanophyceae. In *RABENHORST, Kryptogamenflora*, Bd. 14. Leipzig 1932.
- HARDER, R.: Über die Reaktionen frei beweglicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. *Z. Bot.* **12**, 353—462 (1920).
- HAUPT, W.: Die Phototaxis der Algen. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 17/1, S. 318—370. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- HAXO, F. T.: Photosynthesis in algae containing special pigments. In *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 5/2, S. 349—363. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960 a.
- The wavelength dependence of photosynthesis and the role of accessory pigments. *Comp. Biochem. of Photoreact. Syst.*, p. 339—360. New York: Academic Press 1960 b.
- KARRER, P., u. E. JUCKER: *Carotinoide*. Basel: Birkhäuser 1948.
- KOK, B., and G. HOCH: Spectral changes in photosynthesis. In: *Light and Life*, S. 397—416. Baltimore: Johns Hopkins Press 1961.
- MANTEN, A.: Phototaxis, phototropism and photosynthesis in purple bacteria and blue-green algae. *Diss. Utrecht* 1948.
- MILATZ, J. M. W., and A. MANTEN: The quantitative determination of the spectral distribution of phototactic sensitivity in the purple bacterium *Rhodospirillum rubrum*. *Biochim. biophys. Acta (Amst.)* **11**, 17—27 (1953).
- NIENBURG, W.: Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. *Z. Bot.* **8**, 161—193 (1916).

- NULTSCH, W.: Studien über die Phototaxis der Diatomeen. Arch. Protistenk. **101**, 1—68 (1956).
- Der Einfluß des Lichtes auf die Bewegung der Cyanophyceen. I. Mitt. Phototaxis von *Phormidium autumnale*. Planta (Berl.) **56**, 632—647 (1961).
- Der Einfluß des Lichtes auf die Bewegung der Cyanophyceen. II. Mitt. Photokinesis bei *Phormidium autumnale*. Planta (Berl.) **57**, 613—623 (1962 a).
- Trennung von Chromoproteiden durch Gelfiltration. Biochim. biophys. Acta (Amst.) **59**, 213—215 (1962 b).
- Phototaktische Aktionsspektrum von Cyanophyceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **75** (im Druck).
- PIEPER, A.: Die Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin 1915.
- SCHMID, G.: Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria jenensis*. Jb. wiss. Bot. **62**, 328—419 (1923).
- THOMAS, J. B., and L. E. NIJENHUIS: On the relation between phototaxis and photosynthesis in *Rhodospirillum rubrum*. Biochim. biophys. Acta (Amst.) **6**, 317—324 (1950).

Dozent Dr. W. NULTSCH,
74 Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstraße 5