

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DER EINFLUSS DES LICHTES AUF DIE BEWEGUNG
DER CYANOPHYCEEN

I. Mitteilung

PHOTOTOPOTAXIS VON *PHORMIDIUM AUTUMNALE*

Von

WILHELM NULTSCH

Mit 4 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. Januar 1961)

Die phototaktischen Reaktionen der Cyanophyceen sind schon mehrfach Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Hinsichtlich der älteren Literatur sei auf die ausführlichen Zusammenfassungen von HAUPT (1959) und BENDIX (1960 a, b) verwiesen. Aus neuester Zeit liegen eingehende Untersuchungen von DREWS (1957, 1959) vor.

Soweit sich übersehen läßt, sind alle bisher daraufhin untersuchten Arten zu topischen Reaktionen befähigt, d.h. sie sammeln sich bei einseitiger Beleuchtung an der dem Licht zugekehrten oder, bei negativer Reaktion, an der lichtabgewandten Seite des Versuchsgefäßes an. Darüber hinaus sind viele, nach den Feststellungen von DREWS jedoch keineswegs alle Arten auch zu phobischen Reaktionen befähigt, d.h. sie reagieren auf eine Erniedrigung der Intensität mit einer Bewegungsumkehr und sammeln sich infolgedessen in einer Lichtfalle an. Bei negativer Phobotaxis zeigen sie das umgekehrte Verhalten. Während wir über den Verlauf sowohl der topischen als auch der phobischen Reaktionen heute schon recht gut informiert sind, wissen wir doch über eventuelle Beziehungen zwischen Topotaxis und Phobotaxis so gut wie nichts.

Auch über die phototaktische Wirksamkeit einzelner Spektralbereiche liegen nur wenige, sich teilweise widersprechende Angaben vor. Soweit es sich dabei um ältere Untersuchungen handelt, bei denen mit farbigen Lösungen oder einfachen Farbgläsern gearbeitet wurde, kommt ihnen ohnehin nur ein geringer Wert zu. Die Frage wird noch dadurch kompliziert, daß sich einerseits die einzelnen Arten in ihrem Reaktionsverhalten unterscheiden, andererseits aber auch Phobotaxis und Topotaxis offensichtlich ein verschiedenes Aktionspektrum besitzen. DREWS konnte mit Hilfe von Interferenzfiltern bereits wirksame und weniger wirksame, zum Teil auch völlig unwirksame Spektralbereiche ermitteln. Da er jedoch nicht mit energiegelichem Licht arbeitete und außerdem

die Versuche nicht quantitativ auswertete, war er zur Aufnahme eines Aktionsspektrums nicht in der Lage. Der von ihm vermutete Zusammenhang der spektralen phototaktischen Empfindlichkeit der Cyanophyceen mit ihrem Pigmentgehalt hat daher zunächst nur den Wert einer Arbeitshypothese.

Schließlich wissen wir auch über den Einfluß von Außenfaktoren, insbesondere des Lichtes, auf die Bewegungsgeschwindigkeit nicht viel mehr als eben die Tatsache, daß solche Einflüsse existieren. So kennen wir bei der Photokinesis, die uns hier im besonderen interessiert, weder das Aktionsspektrum, noch wissen wir, ob und in welcher Weise sie mit den beiden Erscheinungsformen der Phototaxis in Zusammenhang steht.

Es wurde deshalb mit einer Reihe von Untersuchungen begonnen, die das Ziel haben, einige der vorstehend aufgeworfenen Fragen zu klären. In der vorliegenden ersten Arbeit, die das phototaktische Verhalten von *Phormidium autumnale* behandelt, wird über eine Methode zur quantitativen Ermittlung des topotaktischen Reaktions Erfolges sowie über die ersten mit dieser Methode erzielten Ergebnisse bei Versuchen mit weißem und monochromatischem Licht berichtet.

Material und Kulturmethodik

Phormidium autumnale (Ag.) Gom. wurde von der Erde eines im Gewächshaus stehenden Blumentopfes, der mit Moos bewachsen war, isoliert. Infolge ihrer guten Beweglichkeit entfernten sich die Trichome in den Rohkulturen rasch vom Impffleck. Einzelne liegende Fäden wurden ausgestochen und auf eine neue Platte übertragen. Die auf diese Weise erhaltenen speciesreinen Kulturen waren natürlich nicht bakterienfrei, doch störten die Bakterien bei den von uns verfolgten Zwecken nicht.

Die Bestimmung erfolgte nach dem Geitlerschen Schlüssel (1932). Da unsere Form jedoch in einigen Punkten von GEITLERS Diagnose abweicht, wie sich ja die kultivierten und die natürlich vorkommenden Formen ein und derselben Art häufig in einigen Merkmalen unterscheiden (DEMETER 1956), sei nachstehend eine kurze Charakteristik der untersuchten Form gegeben, die aber nur für das unter den unten angegebenen Bedingungen kultivierte Material Gültigkeit hat.

Trichome gerade, an den Querwänden nicht eingeschnürt, 5–6 μ breit. Länge der Zellen etwa 2–4,5 μ , also kürzer als breit. Quadratische Zellen wurden nie beobachtet. Die Enden der Trichome sind schwach gebogen und allmählich verjüngt. Kopfig ausgestaltete Endzellen finden sich in der Kultur nur verhältnismäßig selten, da man meist auf frische Bruchstellen trifft. Kopfige Endzellen mit abgerundeter Calyptra. Die Scheiden sind, auch nach Einbringen in Burritusche, kaum zu erkennen. Lediglich an den Bruchstellen, an denen sie meist über das Trichomende hinausragen, lassen sie sich mit Sicherheit ausmachen. Mit Chlorzinkjod geben sie keine violette Färbung.

Die Färbung der Kulturen ist, wenn die Bedingungen nicht streng konstant gehalten werden, außerordentlich variabel, ändert sich aber auch dann noch mit zunehmendem Alter. Durchweg erscheinen sie sehr dunkel, meist braungrün, manchmal fast schwarz. Auf Filterplatten wachsen sie ausgesprochen violett. Ältere Kulturen verfärben sich rotbraun bis violett. Es ist also fast unmöglich, mit einem

Material von stets gleichbleibendem Pigmentgehalt zu arbeiten, was die Versuchsergebnisse natürlich beeinflusst, wie unten noch auszuführen sein wird.

Als Kulturmedium diente die Nährlösung nach STARR (1960) folgender Zusammensetzung: 5 g KNO_3 , 0,1 g K_2HPO_4 , 0,05 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$, Spur Eisenammoniumcitrat, mit Aqua dest. auf 1000 ml. Obwohl *Ph. autumnale* auch in Flüssigkeitskulturen gedeiht, sind für phototaktische Versuche Oberflächenkulturen vorteilhafter. Allerdings dringen die Trichome bei niedrigen Agarkonzentrationen (1,5% und darunter) in den Nährboden ein und durchwachsen die ganze Platte, so daß sie sich nicht mehr von der Kulturplatte abheben lassen. Andererseits breiten sie sich auf Platten mit höherer Agarkonzentration nur langsam aus, und man erhält auf diese Weise selten gut bewegliches und für Versuche geeignetes Material. Nach mehrfacher Modifikation der Kulturbedingungen erhielten wir die besten Ergebnisse mit 2%igen Agarplatten, deren Oberfläche durch Überschwemmen mit destilliertem Wasser ständig feucht gehalten wurde. Die Steifheit des Mediums verhindert das Eindringen der Trichome völlig, und der Flüssigkeitsfilm auf der Agaroberfläche ermöglicht eine ungehinderte Ausbreitung. Sehr günstige Resultate ergab auch die Kultur auf den von DREWS (1955) empfohlenen Glasfilterplatten. Allerdings sind die Schwankungen im Pigmentgehalt bei Anwendung dieser Methode noch stärker, weshalb den Agarplatten der Vorzug gegeben wurde.

Die Kultur erfolgte bei Dauerlicht (2000 Lux) und Zimmertemperatur. Jeden Tag wurden 2—3 Platten mit gut beweglichem Material im Zentrum beimpft. Nach etwa 5—7 Tagen war dann die gesamte Oberfläche der Platte gleichmäßig bewachsen. Wie die Erfahrung lehrte, waren die Trichome zu diesem Zeitpunkt gut beweglich, weshalb nur solche Kulturen für die phototaktischen Versuche benutzt wurden. Dennoch war die Beweglichkeit des Materials von verschiedenen Platten ein und derselben Serie nicht immer gleichmäßig gut, ohne daß hierfür ein Grund angegeben werden könnte. Es wurde deshalb vor Beginn eines jeden Versuches eine Testplatte angesetzt, auf die kleine Mengen der in Frage kommenden Kulturen übertragen wurden. Für die phototaktischen Versuche wurde dann nur solches Material benutzt, das auf den Testplatten nach 2—3 Std einen Ausbreitungshof von 1,5—2 cm Durchmesser zeigte.

Die Versuchsanordnung

Auf Grund der Erfahrungen von DREWS und einigen älteren Autoren, wonach die Cyanophyceen auf einem salzfreien und relativ schwachprozentigen Agar die größte Kriechgeschwindigkeit entwickeln, wurde als Substrat für die phototaktischen Versuche ein 0,5% iger Wasseragar benutzt, auf dem *Ph. autumnale* eine Durchschnittsgeschwindigkeit von $130 \mu/\text{min}$ entwickelt. Als Maximalgeschwindigkeit wurden $168 \mu/\text{min}$ gemessen. Die Neigung zur Bildung strangförmiger Kriechverbände ist auf diesem Substrat gering. Die Trichome kriechen überwiegend einzeln oder in dünnen Strängen von 3—5 Fäden.

Im Prinzip entsprach die Versuchsanordnung der von DREWS gewählten. Die mit einer dünnen Schicht Wasseragar bedeckten Versuchsschalen (Petrischalen von 100 mm Durchmesser) wurden mit Glasplatten abgedeckt und so aufgestellt, daß das Licht einseitig in einem Winkel von etwa 10° einfiel. Die Versuchsdauer betrug bei den Weißlichtversuchen in der Regel 24, bei den Versuchen mit monochromatischer Strahlung 16 Std. Um von vornherein eine Störung der Versuche durch eventuelle, im vorliegenden Falle allerdings nicht beobachtete tagesperiodische Schwankungen der phototaktischen Sensibilität (vgl. POHL 1948) auszuschließen, wurden alle Versuche einheitlich nachmittags in der Zeit von 16—17 Uhr angesetzt und am nächsten Tage, der Versuchsdauer entsprechend, ausgewertet. Auch jahreszeitliche Schwankungen der phototaktischen Empfindlichkeit, wie sie GÖSSEL (1957) bei Euglenen vermutete, wurden bei *Ph. autumnale* nicht festgestellt.

Die Weißlichtversuche wurden in einer Dunkelkammer auf einer etwa 2 m langen optischen Bank durchgeführt. Als Lichtquellen dienten Glühlampen von 15, 40, und 100 W der Normalausführung. Für Versuche mit höheren Intensitäten wurde eine Nitraphotlampe von 500 W benutzt. Mehrere Schalen wurden in verschiedenen Abständen von der Lichtquelle aufgestellt und die jeweils herrschende Beleuchtungsstärke mit einem Luxmeter gemessen, ohne Berücksichtigung der Absorptions- und Reflexionsverluste. Auf diese Weise konnte die Beleuchtungsstärke in einem Bereich von 1—10000 Lux variiert werden. Die Temperatur der Kammer lag zwischen 20 und 25°.

Die Versuche mit monochromatischer Strahlung wurden in klimatisierten Interferenzfilter-Monochromatoranlagen durchgeführt, die für Arbeiten mit längerwelliger sichtbarer sowie infraroter Strahlung mit 500 bzw. 750 W-Projektoren, für Arbeiten im kurzwelligen sichtbaren und langwelligen UV-Bereich mit Xenonbögen ausgerüstet waren. Genaue Beschreibungen der beiden Typen finden sich bei MOHR u. SCHOSER (1959 u. 1960). Die Temperatur der Versuchsräume betrug konstant 20°. Insgesamt standen über 40 Interferenz-Linienfilter der Fa. Schott & Gen., Mainz, zur Verfügung, mit deren Hilfe der gesamte Wellenbereich von 317 bis 800 m μ untersucht werden konnte. Die Wellenlängen der maximalen Durchlässigkeit lagen durchschnittlich 10, im Höchsthalle 20 m μ auseinander. Grundsätzlich wurde mit energiegleicher Strahlung gearbeitet, die durch Einschalten entsprechender Neutralglasfilter bzw. im Falle der Projektoren auch durch Veränderung der Betriebsspannung erhalten wurde. Für die Energiemessungen benutzten wir eine Thermosäule E1 der Fa. Kipp, die mit einem Micrograph BD2 der gleichen Firma bzw. einem Multiflex-Galvanometer der Fa. B. Lange verbunden war.

Für eine quantitative Auswertung der Versuche, die eine unerläßliche Voraussetzung der Aufnahme exakter Wirkungskurven ist, stehen grundsätzlich 3 Wege offen:

1. Messung der Ansammlungsstärke, die an einer bestimmten Stelle, etwa dem Schalenrand, in einem bestimmten Zeitraum erreicht wird;
2. Messung der Zeit, die zum Zurücklegen einer bestimmten Wegstrecke benötigt wird, und
3. Messung des Weges, der in einer bestimmten Zeit zurückgelegt wird.

Da eine exakte Bestimmung der Ansammlungsstärke bei der gewählten Versuchsanordnung kaum möglich und eine Zeitmessung viel zu umständlich ist, wurde der letzte Weg gewählt.

Wie schon DREWS ausführlich beschrieben hat, breiten sich die Cyanophyceen des *Oscillatoria-Phormidium*-Typus auf einer Agarplatte nach allen Seiten gleichmäßig aus, sofern sie senkrecht zu ihrer Bewegungsrichtung belichtet werden. Aus einem punktförmigen Impffleck entsteht hierbei nach einigen Stunden ein kreisförmiger Ausbreitungshof, bei strichförmiger Impfung (Länge des Impfstriches etwa 3 cm) eine Ellipse. Der Durchmesser dieses Hofes läßt sich bei geeigneter Beleuchtung makroskopisch leicht messen. Wird nun die Versuchsschale einseitig beleuchtet, und zwar so, daß der Impfstrich senkrecht zur Lichtrichtung steht, dann verschiebt sich diese Ellipse bei positiv topotaktischer Reaktion zur Lichtquelle hin, bei negativer in entgegengesetzter Richtung (vgl. Abb. 7—9 bei DREWS 1959). Dabei ist, wie die

Vorversuche mit *Ph. autumnale* zeigten, diese Verschiebung um so stärker, je größer die topotaktische Wirksamkeit der gewählten Beleuchtungsverhältnisse ist.

Bezeichnet man den der Lichtquelle zugekehrten Halbmesser der idealisierten Ellipse mit s_1 , den gegenüberliegenden mit s_2 , so ist bei topotaktisch indifferentem Verhalten bzw. bei senkrecht von oben einfallender Beleuchtung innerhalb einer gewissen Grenze $s_1 = s_2$ (Abb. 1a). Bei positiver Reaktion wird $s_1 > s_2$ (Abb. 1b, c), bei negativer Reaktion entsprechend $s_1 < s_2$. Bildet man nun die Differenz dieser beiden in Millimeter gemessenen Strecken, so erhält man einen Wert, der die Stärke der topotaktischen Reaktion zahlenmäßig zum Ausdruck bringt.

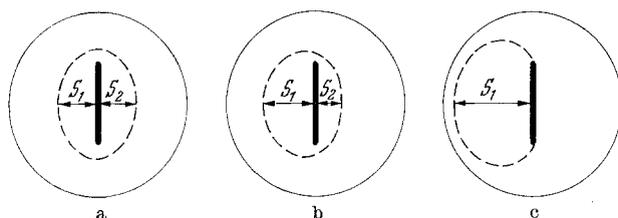


Abb. 1a—c. Schematische Darstellung der Ausbreitung von *Ph. autumnale* auf einer Agarplatte im phototopotaktischen Versuch. a Bei indifferentem Verhalten; b bei positiver Reaktion (Lichteinfall von links). Das Verhältnis $s_1 : s_2$ beträgt hier 2:1, entsprechend einem Reaktionswert $R_t = 33,3$. c Bei stark positiver Reaktion, entsprechend einem Reaktionswert von 100 %

Wesentlich genauer wäre es natürlich, jeweils über den lichtzugekehrten und den lichtabgewandten Flächenabschnitt der Ellipse zu integrieren und diese beiden Werte zueinander in Beziehung zu setzen. Da außerdem die Trichome nicht in allen Abschnitten des Ausbreitungshofes gleichmäßig dicht liegen, könnte man sogar daran denken, auf photometrischem Wege auch diese Dichteunterschiede, und zwar ebenfalls über die beiden entsprechenden Flächenabschnitte der Ellipse integrierend, zu bestimmen, um ganz exakte Verteilungswerte zu erhalten. Allerdings würde ein solches Verfahren verhältnismäßig komplizierte Apparaturen und einen erheblichen Zeitaufwand erfordern, und da ja auch die einfache Streckenmessung befriedigende Resultate ergab, wurde ihr der Vorzug gegeben.

Wie sich allerdings sehr bald herausstellte, sind die auf diese Weise erhaltenen Absolutwerte aus verschiedenen Versuchen, trotz gleichbleibender Versuchsbedingungen, nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar, da einerseits die Beweglichkeit des Materials aus verschiedenen Kulturen nicht immer ganz gleich ist, andererseits aber auch die einzelnen Bestrahlungsprogramme einen unterschiedlichen photokinetischen Effekt zeigen. Die in der Zeiteinheit zurückgelegten Gesamtwege $s_1 + s_2$, die den Ellipsendurchmessern entsprechen, weichen also in den einzelnen Versuchen stark voneinander ab (vgl. Tabelle). Infolgedessen nehmen natürlich auch die Differenzbeträge $s_1 - s_2$ recht verschiedene Werte an. Will man die jeweils ermittelten Einzelwerte also untereinander vergleichbar machen, muß man sie gewissermaßen mit einer

photokinetischen Korrektur versehen. Dies erreicht man, wenn man als topotaktischen Reaktionswert R_t die Beziehung: $R_t = \frac{s_1 - s_2}{s_1 + s_2} \cdot 100$ verwendet. Dieser Wert gibt also an, um welchen Betrag, ausgedrückt in Prozent des theoretisch möglichen Wertes, der Mittelpunkt der Ausbreitungsellipse, verglichen mit der Normalausbreitung bei senkrecht von oben einfallender Beleuchtung, zur Lichtquelle hin verschoben wird. Die maximal mögliche Verschiebung von 100% ist dann erreicht, wenn $s_2 = 0$, s_1 also gleich $s_1 + s_2$ geworden ist (Abb. 1c), was allerdings bei *Ph. autumnale* erfahrungsgemäß nur selten vorkommt.

Auch für negative, bei unserem Objekt nicht beachtete Reaktionen ist die gleiche Beziehung anwendbar, nur wird hier natürlich der topotaktische Reaktionswert eine negative Größe.

Wie das in der Tabelle wiedergegebene Beispiel zeigt, weisen die Einzelwerte trotz der vorgenommenen Korrektur immer noch eine erhebliche Streuung auf, die im vorliegenden Falle bei einem Durchschnitt von 47 zwischen den Werten 33 und 60 liegt. Im allgemeinen reichen jedoch 10 Wiederholungen aus, um einigermaßen gesicherte Reaktionswerte zu erhalten. Lediglich bei den Versuchen mit monochromatischer Strahlung wurde die Zahl der Wiederholungen in einigen besonders interessierenden Spektralbereichen auf 20 erhöht.

Tabelle. *Topotaktische Reaktionswerte aus 10 Weißlichtversuchen bei 1000 Lux* (Erklärungen im Text)

s_1 mm	s_2 mm	$s_1 - s_2$	$s_1 + s_2$	$\frac{s_1 - s_2}{s_1 + s_2} \cdot 100$
43	15	28	58	48
23	11	21	43	49
24	8	16	32	50
13	5	8	18	44
20	8	12	28	43
28	7	21	35	60
34	17	17	51	33
37	10	27	47	57
40	18	22	58	46
32	14	18	46	39
Durchschnitt				46,9

Weißlichtversuche

Obwohl Versuche mit weißem Licht wegen der unterschiedlichen Emissionsspektren der in den verschiedenen Intensitätsbereichen benutzten Lichtquellen nur begrenzten Wert haben, sind sie doch für die ersten orientierenden Versuche kaum zu entbehren. Im vorliegenden Falle wurden sie zur Feststellung des topotaktisch wirksamen Intensitätsbereiches sowie der Schwellenwerte benutzt. Die Unterschiede in der spektralen Emission der Glühlampen ließen sich bis zu einem gewissen Grade dadurch ausgleichen, daß sich die mit den einzelnen Lampen einstellbaren Intensitätsbereiche überlappten, so daß gerade für die Grenzwerte die doppelte Anzahl von Versuchsdaten vorlag.

Zunächst wurde der Intensitätsbereich der topotaktischen Wirksamkeit ermittelt. Die Ergebnisse sind in Abb. 2 graphisch dargestellt.

Danach liegt die Nullschwelle der Phototopotaxis unter den gewählten Bedingungen bei 5 Lux. Im Vergleich zu den von DREWS (1959) untersuchten Arten besitzt *Ph. autumnale* also eine mittlere phototaktische Empfindlichkeit.

Im übrigen hat die Reaktionskurve bei halblogarithmischer Darstellung die Gestalt einer Optimumskurve. In Anlehnung an MAINX u. WOLF (1940) verstehen wir unter dem phototaktischen Optimum die Intensität, bei der die Reaktion am ausgeprägtesten erfolgt, bei der also die prozentual stärkste Verschiebung der Ausbreitungselipse zur Lichtquelle hin festzustellen ist. Im Falle von *Ph. autumnale* liegt es bei etwa

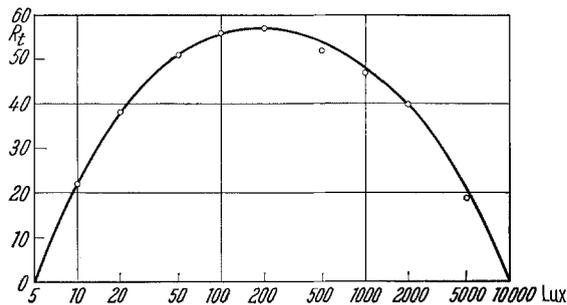


Abb. 2. *Ph. autumnale*. Topotaxis im Weißlicht. Abszisse: Lichtintensität in Lux, Ordinate: Reaktionswert R_t in Prozent

200 Lux. Die Ellipsenverschiebung beträgt an diesem Punkt 55—60%, was ungefähr einem Streckenverhältnis $s_1:s_2$ wie 4:1 entspricht.

Das „phototaktische Maximum“, gleichbedeutend mit dem Beginn der Indifferenzzone, liegt bei 10000 Lux. Bei dieser Intensität breiten sich die Cyanophyceen also nach beiden Seiten wieder gleichmäßig aus. Man sollte nun erwarten, daß bei weiterer Intensitätserhöhung negative Reaktionen eintreten. Das ist jedoch nicht der Fall, da *Ph. autumnale* oberhalb 10000 Lux in Lichtstarre verfällt und seine Beweglichkeit ganz einbüßt (negative Photokinesis). Schon bei 10000 Lux ist die Ausbreitung vom Impfstrich gering und oft kaum noch meßbar.

Neben diesen quantitativen Versuchen, bei denen nur das Endergebnis nach mehrstündiger Versuchsdauer ermittelt wurde, führten wir auch Einzelversuche durch, in denen das topotaktische Bewegungsverhalten einzelner Trichome mikroskopisch verfolgt wurde. Als Beleuchtungsstärke wurde vor allem die „optimale“ Intensität 200 Lux gewählt, doch wurden auch andere Beleuchtungsstärken geprüft. Die Beobachtungszeit betrug meist 2 Std. Die Bewegungsbahnen wurden in früher beschriebener Weise (NULTSCH 1956) aufgezeichnet. Im übrigen entsprach die Versuchsanordnung der von DREWS (1959).

Nach den Ergebnissen von 30 Einzelbeobachtungen gehört auch *Ph. autumnale* zu dem von NIENBURG (1916) und DREWS (1959) beschriebenen Typ. Liegen die Trichome in der Richtung der Lichtstrahlen, sind die zur Lichtquelle hin zurückgelegten Strecken größer als die in die

entgegengesetzte Richtung führenden. Bei senkrechter Lage der Fäden zur Einfallrichtung des Lichtes hat dieses dagegen so lange keinen Einfluß auf die Bewegungsrichtung, bis die Fäden zufällig in die Parallelstellung gelangen. In 20 Versuchen, in denen die Fäden senkrecht zum Lichteinfall lagen, konnte nur einem in Falle nach $1\frac{1}{2}$ stündiger Versuchsdauer ein Einschwenken des betreffenden Trichoms in die Lichtrichtung beobachtet werden, was sicher als zufällig anzusehen ist. Auch *Ph. autumnale* ist also, gleich den von NIENBURG und DREWS untersuchten Formen des *Phormidium*-Types, zu keiner aktiven Steuerbewegung befähigt.

Angeregt durch die neueren Versuche von HAUPT (1960) über die „Phototaxis“ der Chloroplasten im polarisierten Licht führten wir kursorisch auch einige vergleichende Versuche mit unpolarisiertem sowie in verschiedener Richtung polarisiertem Licht durch (200 Lux). Diese ergaben jedoch keinerlei Anhaltspunkte für eine verschiedenartige Wirkung der beiden Bestrahlungsarten.

Das Aktionsspektrum

Auf Grund der von DREWS (1959) getroffenen Feststellung, daß einem verhältnismäßig breiten Spektralbereich eine phototaktische Wirkung zukommt, verzichteten wir von vornherein auf die Verwendung der Schott-FarbfILTERGLÄSER und benutzten ausschließlich die erwähnten Interferenzfilter-Anlagen. Eine gewisse Schwierigkeit lag nun darin, die für das Arbeiten mit monochromatischer Strahlung optimale Energie zu ermitteln. Diese durfte nicht zu niedrig sein, um auch in den weniger wirksamen Spektralbereichen noch deutliche Reaktionen zu erhalten. Andererseits durfte sie jedoch auch nicht zu hoch sein, da nach den Ergebnissen der Weißlichtversuche beim Überschreiten des Optimums in den stark wirksamen Spektralbereichen eine zunehmende Hemmung der phototaktischen Reaktionen und damit eine völlige Entstellung des Aktionsspektrums zu befürchten war. Die Energiemenge sollte also möglichst so groß sein, daß sie bei der, allerdings nicht bekannten, Wellenlänge der größten Wirksamkeit dem Optimalwert entsprach.

Nun sind natürlich die in Lux gemessenen Werte der Weißlichtversuche nicht ohne weiteres mit den in $\text{erg/cm}^2 \cdot \text{sec}$ gemessenen Energiewerten vergleichbar. Andererseits war es aber wegen der zu erwartenden Breite des wirksamen Wellenbereiches auch nicht möglich, alle in Frage kommenden Wellenlängen mit verschiedenen Energiewerten zu prüfen, weil dies eine übermäßig große Zahl von Einzelversuchen erfordert hätte. Es wurde daher folgender Weg beschritten: Mit dem Luxmeter wurde im Bereich der größten spektralen Empfindlichkeit der benutzten Photozelle (500—600 $\text{m}\mu$) der Energiewert ermittelt, der etwa einer Beleuchtungsstärke von 250 Lux entsprach. Er lag in der Größenordnung von $1000 \text{ erg/cm}^2 \cdot \text{sec}$. Im äußersten Blau (IF 402) zeigte das Luxmeter dann noch 140, im äußersten wirksamen Rot (IF 640) 170 Lux an. Wie ein Vergleich der in Abb. 2 und 3 dargestellten Kurven zeigt, war damit

offenbar tatsächlich ein günstiger Energiewert gefunden. Jedenfalls liegen alle Reaktionswerte des Aktionsspektrums unter dem mit 200 Lux Weißlicht erhaltenen Maximalwert von 55—60%. Selbst in dem am stärksten wirksamen Bereich von 490—500 $m\mu$ wurden nur Reaktionswerte von 40—45% gemessen, so daß die eingestrahlte Energie eher noch etwas zu niedrig war als zu hoch.

Ein exaktes Wirkungsspektrum in dem von MOHR (1960) dargelegten Sinne erhält man auf diese Weise natürlich nicht, doch verbietet sich die genaue Ermittlung der zur Erreichung der gleichen Reaktionsstärke erforderlichen Quantenzahlen im Hinblick auf die lange Versuchsdauer sowie die starke Streuung der Einzelwerte von selbst. Wie noch zu zeigen sein wird, läßt jedoch auch das durch Messung der Reaktionsgröße erhaltene Aktionsspektrum durchaus Rückschlüsse auf die wirksamen Pigmente zu.

Der Energiewert von 1000 $\text{erg}/\text{cm}^2 \cdot \text{sec}$ ließ sich mit den benutzten Bestrahlungsanlagen ohne weiteres realisieren. Lediglich bei Verwendung der beiden UV-Filter 333.5 und 317.5 sank die Energie unter diesen Wert, und zwar betrug sie bei 333.5 nur noch 400, bei 317.5 etwa 200 $\text{erg}/\text{cm}^2 \cdot \text{sec}$ *. Dies ist einerseits auf die unterhalb 350 $m\mu$ stark absinkende Durchlässigkeit des Normalglases (MOHR u. SCHOSER 1960), andererseits auf die im gleichen Bereich abnehmende Emission der XB0-Lampe zurückzuführen. Die mit diesen Filtern ermittelten Werte lassen sich also mit denen der anderen Wellenlängen nicht ohne weiteres vergleichen.

Wie das in Abb. 3 wiedergegebene Aktionsspektrum zeigt, ist der gesamte Spektralbereich von 317—640 $m\mu$ phototopotaktisch wirksam, wobei allerdings zwischen den einzelnen Wellenbereichen größere Unterschiede bestehen. Bei Wellenlängen $> 640 m\mu$ traten niemals Reaktionen ein. Erhöht man allerdings die Bestrahlungsenergie auf 10 000 $\text{erg}/\text{cm}^2 \cdot \text{sec}$, kann man auch bei 649 und 659 $m\mu$ noch schwache Reaktionen beobachten, während die vom Filter 670 $m\mu$ durchgelassene Strahlung in jedem Falle topotaktisch unwirksam ist. Die Wirksamkeit der von diesen beiden Filtern durchgelassenen Strahlung im hohen Energiebereich ist jedoch sicherlich auf das filterfremde Licht der benachbarten Wellenlängen zurückzuführen, das auch durch die Interferenzfilter nicht völlig abgeschnitten wird, und dessen Anteil mit zunehmender Energie immer mehr ins Gewicht fällt. Danach dürfte die Grenze der spektralen topotaktischen Empfindlichkeit zum Langwelligen hin zwischen 640 und 650 $m\mu$ liegen.

Die Grenze zum Kurzwelligen hin konnte nicht ermittelt werden, da der gesamte zugängliche UV-Bereich von 317—400 $m\mu$ topotaktisch wirksam ist, und zwar um so stärker, je größer die Wellenlänge. Das Maximum liegt an der Grenze des UV zum kurzwelligen Blau zwischen

* Alle Energiewerte wurden unter Einschaltung eines Petrischalenbodens in den Strahlengang gemessen, entsprechen also ungefähr der an der Stelle des Impfstiches tatsächlich herrschenden Energie.

395 und 405 $m\mu$. Im übrigen streuen, wie die in Abb. 3 eingezeichneten mittleren Fehler zeigen, die im UV erhaltenen Reaktionswerte viel stärker als die der anderen Wellenbereiche, weshalb der Kurvenverlauf in diesem Teil des Aktionsspektrums nicht als gesichert angesehen werden kann. Wegen der oben erwähnten Energieungleichheit der Strahlung gilt dies besonders für den Abschnitt unterhalb 360 $m\mu$, weshalb hier auf die Weiterführung der Kurve verzichtet wurde. Die eingezeichneten Reaktionswerte sind lediglich als Belege dafür anzusehen, daß auch dieser Abschnitt des UV topotaktisch wirksam ist. Ein exakter Vergleich der phototaktischen Wirksamkeit ist in diesem Bereich nur auf einem niedrigen Energieniveau möglich. Entsprechende Versuche werden zur Zeit durchgeführt.

Oberhalb 410 $m\mu$ fällt die spektrale Wirkungskurve steil ab, durchläuft bei 425—435 $m\mu$ ein Minimum und steigt dann zum zweiten Maximum zwischen 490 und 500 $m\mu$ an. Dieser Bereich ist der am stärksten wirksame des ganzen

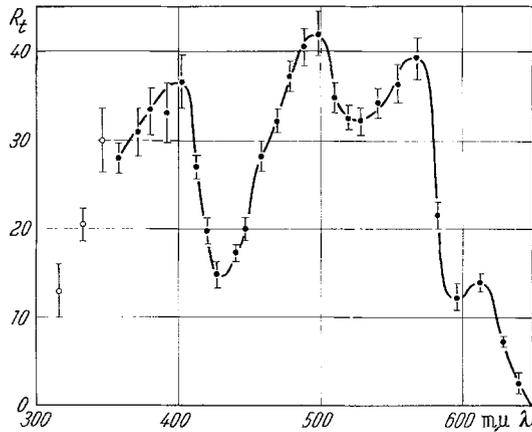


Abb. 3. Aktionsspektrum der Phototaxis von *Ph. autumnale*. Abszisse: Wellenlänge in $m\mu$, Ordinate: Reaktionswert R_t in Prozent

Spektrums überhaupt. Bei 520—530 $m\mu$ durchläuft die Kurve abermals ein, wenn auch nur flaches, Minimum, um dann zum dritten Hauptmaximum bei 560—570 $m\mu$ anzusteigen. Hierauf fällt sie steil ab, passiert zwischen 610 und 620 ein kleines Nebenmaximum und läuft schließlich zwischen 640 und 650 $m\mu$ aus. Da dieses Nebenmaximum aus unten noch zu erörternden Gründen von besonderem Interesse war, wurde es durch 25fache Wiederholung gesichert. In allen Versuchen waren die beiden Filter 596 und 613 $m\mu$ mindestens gleichwertig, doch erwies sich in der Mehrzahl der Fälle das Filter 613 als das wirksamere. Auch der Ersatz des letzteren durch ein anderes mit dem Filterschwerpunkt 615 $m\mu$ änderte daran nichts. Die in Abb. 3 für diese beiden Reaktionswerte eingezeichneten mittleren Fehler, die unabhängig voneinander berechnet wurden, sind also eigentlich zu groß und können nicht als Kriterium für die Signifikanz der relativ geringen, aber fast in allen Parallelversuchen nachgewiesenen Wirkungsdifferenz der beiden Wellenlängen gelten. Das Nebenmaximum erscheint deshalb gesichert.

Vergleichen wir das Aktionsspektrum mit den Ergebnissen der DREWS'schen Interferenzfilter-Versuche an *Phormidium uncinatum*, einer ebenfalls Phycocyan und Phycoerythrin führenden Art, so ist innerhalb gewisser Grenzen eine recht gute Übereinstimmung festzustellen. DREWS gibt die Grenze der topotaktischen Empfindlichkeit zum Langwelligen hin zwischen 615 und 631 $m\mu$ an. Da er jedoch in einem sehr niedrigen Energiebereich arbeitete, dürfte sie sich wohl bei Verwendung höherer Intensitäten noch etwas zum Langwelligen hin verschieben und dann ziemlich genau mit der an *Ph. autumnale* ermittelten übereinstimmen. Gelb, Grün und langwelliges Blau fand DREWS stark wirksam, schwach dagegen das kurzwellige Blau unterhalb 440 $m\mu$. Im UV fand er schließlich einen erneuten Anstieg der Wirksamkeit. Die größte Abweichung liegt in der von ihm angegebenen geringen Wirksamkeit des Filters 398 $m\mu$, das genau mit dem von uns ermittelten Maximum zusammenfällt. Im Hinblick auf den geringen UV-Gehalt der von DREWS benutzten Strahlung (Niedervoltprojektor) hat jedoch gerade dieser Befund nur wenig Gewicht. Dennoch wäre es von Interesse, entsprechende Versuche auch mit *Ph. uncinatum* durchzuführen, um dem gefundenen Aktionsspektrum erhöhte Sicherheit zu geben.

Untersuchung des Pigmentgehaltes

Schon die schmutzige braun-grüne Färbung der Kulturen läßt erkennen, daß *Ph. autumnale* neben Phycocyan auch Phycoerythrin enthält. Dies wurde durch die Extraktion des Reinkulturmaterials mit wäßriger Toluollösung nach LINSKENS (1959) bestätigt. Allerdings schlugen alle Versuche, die beiden Pigmente nach der vom gleichen Autor angegebenen Methode papierelektrophoretisch zu trennen, fehl, da sich die Phycobiline unter den angegebenen Bedingungen bei 20° rasch zersetzen, während sie bei 2—4° kaum wandern und sich somit auch nicht trennen. Es wurde daher von weiteren Versuchen zur Trennung und Reinigung der beiden Pigmente Abstand genommen und lediglich die spektrale Absorptionskurve des Farbstoffgemisches aufgenommen, die in Abb. 4 wiedergegeben ist¹. Das Hauptmaximum des Phycoerythrins liegt bei 563 $m\mu$, während das kleinere Maximum bei 540 $m\mu$ nur schwach angedeutet ist. Dies ist nach О НЕОЧА (1960) wahrscheinlich auf enzymatische Veränderungen während der 24 Std dauernden Extraktion zurückzuführen. Das Maximum des Phycocyan liegt bei 615 $m\mu$. Ein Vergleich der Extinktionswerte beider Maxima zeigt, daß die Menge des Phycocyan gegenüber der des Phycoerythrins gering ist. Der Kurvenverlauf im UV mit einem Absorptionsmaximum bei 335 $m\mu$ ist unsicher, da bei dem gewählten Extraktionsverfahren nicht ausgeschlossen werden

¹ Alle in Abb. 4 wiedergegebenen Absorptionskurven wurden mit dem Spektralphotometer PMQ II der Fa. Carl Zeiss aufgenommen.

kann, daß auch andere Proteide extrahiert wurden, die hier die Phycobilinkurve möglicherweise überdecken. Außerdem scheint die Lage der UV-Maxima des Phycocyanins und Phycoerythrins, die nach den Angaben Ó НЕОСНАС (1960) in diesem Bereich zwischen 306 und 375 $m\mu$ liegen, je nach Extraktionsverfahren verschieden zu sein. Genaueres wird sich hierüber erst sagen lassen, wenn die Trennung und Reinigung der beiden Komponenten gelungen ist.

Die Extraktion und Trennung der alkohollöslichen Pigmente erfolgte nach der von HAGER (1957) angegebenen Methode, d.h. Extraktion mit

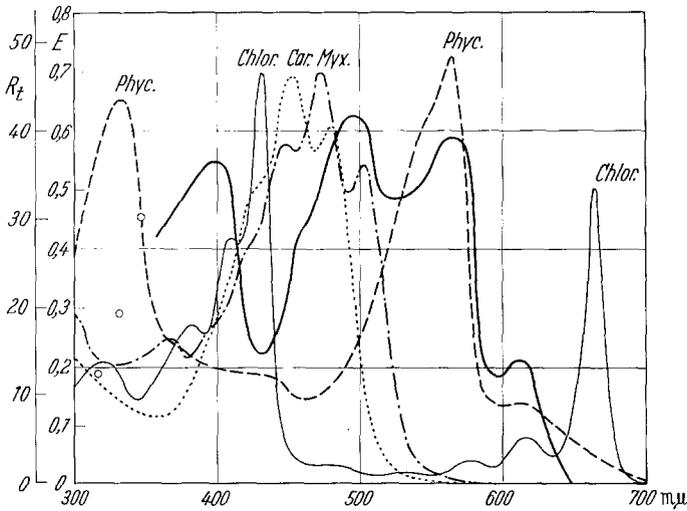


Abb. 4. Spektrale Absorptionskurven einiger Pigmente von *Ph. autumnale*. Abszisse: Wellenlänge in $m\mu$, Ordinate: Extinktion. — — — Phycocyan + Phycoerythrin, — Chlorophyll, β -Carotin, - · - · Myxoxanthophyll. Zum Vergleich ist das Aktionspektrum aus Abb. 3 noch einmal eingezeichnet (dick ausgezogene Linie)

einem Aceton-Benzin-Gemisch, quantitative Überführung in die Benzphase und chromatographische Trennung an der Stärkesäule. Das Chlorophyll a, das in verhältnismäßig großer Menge vorhanden ist, läßt sich auf diese Weise leicht von den Carotinoiden trennen. Seine spektrale Absorptionskurve wurde in ätherischer Lösung aufgenommen (Abb. 4).

Schon bei der Überführung der Farbstoffe aus dem Extraktionsgemisch in die Benzphase durch Auswaschen des Acetons fiel eine kristalline orangefarbene Substanz aus, die sich beim Ablassen der Lösungen an der Wandung des Scheidetrichters absetzte. Sie löste sich in Methanol gelb, in Aceton dunkelgelb, in Chloroform orangefarben und in Pyridin rot-orange. Die spektrale Absorptionskurve dieses hexanunlöslichen Carotinoids hat 3 Maxima, deren Lage in verschiedenen Lösungsmitteln (Äthanol, Chloroform und Pyridin) ermittelt wurde (in Abb. 4 ist die Methanolkurve gekennzeichnet). Wie ein Vergleich mit den von KARRER

u. JUCKER (1948) angegebenen Daten zeigt, scheint es sich um Myxoxanthophyll zu handeln, obwohl einige der Absorptionsmaxima um 1 bis 2 $m\mu$ differieren. Dies ist wahrscheinlich auf geringe Mengen von Verunreinigungen zurückzuführen, die trotz des mehrmaligen Waschens mit Hexan im Präparat zurückgeblieben sind. Auch andere Merkmale, wie z.B. die Blaufärbung in konzentrierter Schwefelsäure, stimmen mit den Angaben von KARRER u. JUCKER überein. Übrigens ist das Myxoxanthophyll bei den Cyanophyceen bereits mehrfach nachgewiesen (GOODWIN 1960).

Obwohl das Myxoxanthophyll in relativ großer Menge vorkommt, stellt doch bei weitem die Hauptmenge der Carotinoide das β -Carotin. Alle anderen Carotinoide treten an Menge zurück, und da ihre Trennung mit dieser Methode ohnehin nicht möglich ist (HAGER 1957), wurde vorerst auf ihre genauere Bestimmung verzichtet. Die exakte Ermittlung des Pigmentgehaltes, insbesondere auch des Mengenverhältnisses der einzelnen Pigmente, muß einer gesonderten Untersuchung vorbehalten bleiben.

Diskussion

Zeichnet man, wie in Abb. 4 geschehen, das topotaktische Aktionspektrum in die graphische Darstellung der Absorptionskurven der Pigmente ein, so treten gewisse Beziehungen zwischen spektraler phototopotaktischer Empfindlichkeit und dem Pigmentgehalt deutlich hervor.

Ganz eindeutig liegen die Verhältnisse im Falle der Phycobiline. Hier stimmt die Lage des Hauptmaximums zwischen 560 und 570 $m\mu$ genau mit dem Absorptionsmaximum des Phycoerythrins bei 563 überein, und das nur in geringerer Menge vorkommende Phycocyan wird durch das Nebenmaximum bei 613 $m\mu$ repräsentiert. Allerdings entspricht das Mengenverhältnis der extrahierten Pigmente nicht genau dem Wirkungsverhältnis der von den beiden Filtern durchgelassenen Strahlung, doch findet dies seine Erklärung sicherlich in dem jeweils stark schwankenden Mengenverhältnis beider Pigmente bei den einzelnen Extraktionen, die mit verschieden altem Material durchgeführt wurden. Nichtsdestoweniger steht die Mitwirkung der beiden Phycobiline an der phototaktischen Reaktion außer Zweifel.

Das zweite Hauptmaximum bei 490—500 $m\mu$ dürfte seiner Lage nach der maximalen Gesamtabsorption der Carotinoide entsprechen. Zwar liegen, wie Abb. 4 zeigt, die Hauptabsorptionsmaxima der mengenmäßig wichtigsten Vertreter, des β -Carotins und des Myxoxanthophylls, mehr im kurzwelligen Bereich bei etwa 450 und 470 $m\mu$, doch differiert ja gerade bei den Carotinoiden die Lage der Absorptionsmaxima in verschiedenen Lösungsmitteln außerordentlich stark und ist der Absorption der an die Zellbestandteile gebundenen Pigmente in vivo nicht ohne weiteres vergleichbar. So würden sich bei Verwendung von Pyridin als Lösungsmittel die Absorptionskurven um 20—25 $m\mu$ zum Langwelligen hin ver-

schieben und mit dem Maximum des Aktionsspektrums fast zur Deckung kommen. Auch der Literatur entnommene Angaben über die spektrale Absorption einiger Cyanophyceen *in vivo* (RABINOWITSCH 1951, 1956) bestätigen die Lage des Carotinoidgepfels bei 480—500 $m\mu$. Entsprechende Messungen für *Ph. autumnale* stehen noch aus. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß auch die Aktionsspektren anderer Organismen, bei denen ein Zusammenhang der phototaktischen Reaktion mit dem Carotinoidgehalt konstatiert wurde, einen Gipfel ähnlicher Lage zeigen. So geben z. B. BÜNNING u. SCHNEIDERHÖHN (1956) die Lage des Hauptmaximums für eine stigmaführende, grüne Form von *Euglena gracilis* ebenfalls mit 490—500 $m\mu$ an, und andere Autoren haben ähnliche Werte gefunden (vgl. HAUPT 1959, BENDIX 1960b). Somit besteht also auch hinsichtlich der Beteiligung der Carotinoide an der Phototopotaxis der Cyanophyceen kein Zweifel. Das flache Minimum bei 520—530 $m\mu$ wird, wie Abb. 4 deutlich zeigt, durch den absteigenden Schenkel der Carotinoide und den aufsteigenden des Phycoerythrins begrenzt.

Ganz anders liegen die Verhältnisse dagegen im Falle des Chlorophylls. Seinem Absorptionsmaximum im Blau entspricht ziemlich genau das Minimum des Aktionsspektrums bei 430 $m\mu$, während Strahlung von der Wellenlänge des zweiten Maximums im Rot topotaktisch überhaupt unwirksam ist. Nehmen wir an, daß auch die immerhin noch deutliche Wirkung der Strahlung von 430 $m\mu$ auf die Carotinoide zurückzuführen ist, die ja in diesem Bereich noch eine merkliche Absorption zeigen, so kann eine Beteiligung des Chlorophylls an der phototopotaktischen Reaktion der Cyanophyceen mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Natürlich sagt die festgestellte Beziehung zwischen phototopotaktischer Reaktion und dem Gehalt an Carotinoiden und Phycobilinen noch nichts darüber aus, welcher Art diese Zusammenhänge sind. Daß die beiden Pigmentgruppen nicht selbst als Photoreceptoren fungieren, scheint nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens über die Lichtreizbewegungen der Pflanzen ziemlich sicher. Während wir aber diese Zusammenhänge trotz Annahme eines anderen Photoreceptors im Falle der Flagellaten durch die Theorie der periodischen Beschattung einigermaßen befriedigend erklären können, haben wir hiervon im Falle der Cyanophyceen noch gar keine konkrete Vorstellung. Es hat aber auch wenig Sinn, eine solche zu entwickeln, bevor wir nicht einen tieferen Einblick in das Reiz- und besonders das Bewegungsverhalten dieser Gruppe haben.

In diesem Zusammenhang müssen wir noch kurz auf das Reaktionsmaximum im UV eingehen. Da keines der in Frage kommenden Pigmente in dem maximal wirksamen Bereich eine nennenswerte Absorption zeigt, haben wir es hier entweder mit dem Absorptionsmaximum einer unserem Auge farblos erscheinenden, aber doch in der gleichen Weise wie Carotinoide oder Phycobiline wirkenden Substanz, oder aber mit dem

Photoreceptionssystem selbst zu tun. Die letztere Erklärung erscheint gar nicht so abwegig, wenn man daraufhin einmal die Aktionsspektren farbloser Organismen zum Vergleich heranzieht. So fand z.B. GÖSSEL (1957) bei Versuchen mit einer farblosen, stigmenfreien Form von *Euglena gracilis* var. *bacillaris* die stärkste phototaktische Empfindlichkeit im Bereich von 400—410 $m\mu$, und LUNTZ (1931) gibt das Empfindlichkeitsmaximum für eine farblose Chilomonas-Art mit 366 $m\mu$ an. Auch für die starke topotaktische Wirkung des UV und des Violett gibt es also Parallelen, doch wäre es natürlich verfrüht, hieraus etwa auf eine Gleichheit des Photoreceptors schließen zu wollen. Bevor wir hierüber definitive Aussagen machen können, benötigen wir noch weitere Aktionsspektren, insbesondere auch der phycoerythrin-freien, blaugrünen Formen, die zu ermitteln unsere nächste Aufgabe sein wird.

Herrn Prof. Dr. E. BÜNNING danke ich für die Unterstützung dieser Arbeit. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft gewährte mir eine erhebliche Sachbeihilfe, wofür ihr auch an dieser Stelle gedankt sei. Herrn Dr. G. SCHOSER gebührt mein Dank für die Beratung in allen technischen Fragen.

Summary

A method for quantitative evaluation of phototactic experiments is described which is especially suitable for Cyanophyceae of the *Oscillatoria-Phormidium* type. The zero threshold for topotaxis of *Phormidium autumnale* is at 5 lux, the reaction optimum at 200 lux, and the maximum, i.e. region of indifference, is reached at 10000 lux. Negative topotaxis was not observed, since the movement of *Ph. autumnale* ceases above 10000 lux as a result of negative photokinesis.

With the aid of an interference filter monochromator system the action spectrum for topotaxis was determined for the range between 317 and 800 $m\mu$ at a constant energy of 1000 $\text{erg}/\text{cm}^2 \cdot \text{sec}$. These results were correlated with studies on the pigment content.

Three main maxima were found at 395—405, 490—500 and 560 to 570 $m\mu$. The second maximum corresponds to the principle absorption region of the carotenoids and the last to that of the phycoerythrin. In agreement with the low phycocyanin content a small subsidiary maximum at 615 $m\mu$ was found. Thus visible irradiation is phototopotactically active in proportion to the carotenoid and phycobilin absorption, whereas apparently no connection exists with chlorophyll a. Possible interpretations of the maximum at 395—405 $m\mu$ are discussed.

Literatur

- BENDIX, S. W.: Phototaxis. Bot. Rev. **26**, 145—208 (1960a).
 — Pigments in Phototaxis. Comp. Biochem. of Photoreact. Syst., p. 107—127
 New York: Academic Press 1960b.
 BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDERHÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktion von *Euglena*. Arch. Mikrobiol. **24**, 80—90 (1956).

- DEMETER, O.: Über Modifikationen bei Cyanophyceen. Arch. Mikrobiol. **24**, 105—133 (1956).
- DREWS, G.: Zur Kultur der Cyanophyceen. Naturwissenschaften **42**, 397 (1955).
— Die phototaktischen Reaktionen einiger Cyanophyceen. Ber. dtsh. bot. Ges. **70**, 259—262 (1957).
— Beiträge zur Kenntnis der phototaktischen Reaktionen der Cyanophyceen. Arch. Protistenk. **104**, 389—430 (1959).
- GEITLER, L.: Cyanophyceae. In RABENHORST, Kryptogamenflora, Bd. 14, Leipzig 1932.
- GÖSSEL, L.: Über das Aktionsspektrum der Phototaxis chlorophyllfreier Euglenen und über die Absorption des Augenflecks. Arch. Mikrobiol. **27**, 288—305 (1957).
- GOODWIN, T. W.: Algal Carotenoids. Comp. Biochem. of Photoreact. Syst., p. 1—10. New York: Academic Press 1960.
- HAGER, A.: Zur Chromatographie der lipidlöslichen Blattfarbstoffe. Planta (Berl.) **48**, 592—621 (1957).
- HAUPT, W.: Die Phototaxis der Algen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie., Bd. 17/1. S. 318—370. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
— Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia*, II. Mitt. Die Induktion der Schwachlichtbewegung durch linear polarisiertes Licht. Planta (Berl.) **55**, 465—479 (1960).
- KARRER, P., u. E. JUCKER: Carotinoide. Basel: Birkhäuser 1948.
- LINSKENS, H. F.: Papierchromatographie in der Botanik, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.
- LUNTZ, A.: Untersuchungen über die Phototaxis. I. Die absoluten Schwellenwerte und die relative Wirksamkeit von Spektralfarben bei grünen und farblosen Einzelligen. Z. vergl. Physiol. **14**, 68—92 (1931).
- MAINX, F., u. H. WOLF: Reaktionsintensität und Stimmungsänderung in ihrer Bedeutung für eine Theorie der Phototaxis. Arch. Protistenk. **93**, 105—120 (1940).
- MOHR, H.: Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen. 2. Teil. Der Einfluß kurzwelliger Lichts auf Wachstum und Entwicklung. Ergebn. Biol. **23**, 47—93 (1960).
—, u. G. SCHÖSER: Eine Interferenzfilter-Monochromatoranlage für photobiologische Zwecke. Planta (Berl.) **53**, 1—17 (1959).
— — Eine mit Xenonbögen ausgerüstete Interferenzfilter-Monochromatoranlage für kurzwellige sichtbare und langwellige ultraviolette Strahlung. Planta (Berl.) **55**, 143—152 (1960).
- 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).
- О НЕОЧА, С.: Chemical studies of phycoerythrins and phycocyanins. Comp. Biochem. of Photoreact. Syst., p. 181—203. New York: Academic Press 1960.
- POHL, R.: Tagesrhythmus im phototaktischen Verhalten der *Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. **3b**, 367—374 (1948).
- RABINOWITSCH, E.: I. Photosynthesis and related processes, Bd. II/1 1951, Bd. II/2 1956. New York: Intersc. Publ.
- STARR, R. C.: The culture collection of algae at Indiana University. Amer. J. Bot. **47**, 67—86 (1960).