geschehen mit grundsätzlicher Abhängigkeit vom Ploidie-Grad ist, nur daß eben durch Überlagerungserscheinungen, wie sie bei UV-Strahlen als Noxe auftreten, das dem jeweiligen Ploidie-Grad entsprechende Treffergeschehen zur Unkenntlichkeit verzerrt wird. So kann also für UV-Strahlen angenommen werden, daß sie auf den Vererbungsmechanismus zwar im Grunde genommen dem Prinzip nach wie andere Noxen einwirken, daß jedoch bei ihnen eine Analyse nach dem Treffergesetz nicht in allen Fällen durchführbar ist, weil die dem Absterben zugrunde liegende Primärscheinung, die den „normalen“ Reaktionsablauf bestimmt, hier u. U. durch Überlagerungen von anderen Reaktionsabläufen verdeckt wird.

Diese UV-Befunde bedeuten also keine Durchbrechung der erstgemachten Feststellung, daß prinzipiell auch für UV-Strahlen die gleichen Gesetzmäßigkeiten, wie sie für die anderen Noxen ermittelt wurden, gelten. Wie die hier gemachten Untersuchungen und Überlegungen zeigen, sind aber die UV-Strahlen als Noxe nicht in allen Fällen für eine Analyse nach dem Treffergesetz geeignet. Es liegt selbstverständlich durchaus im Bereich des Möglichen, daß es auch noch andere Noxen geben wird, die ebenfalls auf Grund von Überlagerungserscheinungen für derartige Analysen nicht verwendbar sind.

Da also die Charakteristik der Absterbekurven,

wie in den untersuchten Fällen gezeigt werden konnte, bei Einzellern unabhängig von der Noxe (unter Ausschluß von UV) prinzipiell vom Ploidie-Grad abhängen dürfte, müßte es mit Hilfe von Absterbekurven auch möglich sein, Aussagen über den Ploidie-Grad bei Einzellern zu machen. Hiervon machte Magni²³ bereits bei Untersuchungen mit Röntgenstrahlen Gebrauch. Bei unseren Untersuchungen konnte mit chemischen Noxen für einige *Torula*-Arten auf Grund der Absterbekurven (Eintreffer-Kurven) bestätigt werden, daß es sich bei den untersuchten Fällen um haploide Organismen handelt, wofür auch die Kopulationsversuche von Wickerham und Burton¹¹ sprechen. Demgegenüber reagierte *Candida utilis*, ein Organismus, der erst in neuerer Zeit von *Torulopsis* abgetrennt wurde, nach einem Zwei-Eintreffer-Geschehen. Diese *Candida*-Art müßte demnach diploid sein, ein weiterer Umstand, der ihre Abtrennung von *Torulopsis* rechtfertigt.

In vielen Fällen, in denen bisher vererbungs- und zytogenetische Untersuchungsmethoden zur Bestimmung des Ploidie-Grades bei Einzellern zu keinem sicheren Ergebnis führten, dürfte es daher auf Grund einer Analyse nach dem Treffergesetz nunmehr möglich sein, Aussagen über den Ploidie-Grad zu machen.

²³ G. E. Magni, Atti Ist. bot. ecc. Pavia, Ser. V, 10, 89 [1953].

Beziehungen zwischen Wachstum und Formbildung in Abhängigkeit von Licht und Temperatur bei *Acetabularia**

VON KURT BETH

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. H ä m m e r l i n g, Wilhelmshaven
(Z. Naturforsch. 10 b, 267—276 [1955]; eingegangen am 3. Januar 1955)

Bei mehreren *Acetabularia*-Arten werden formative Licht- und Temperaturwirkungen auf das Hauptentwicklungsstadium der Einzelzelle, das von Kernteilungs-Vorgängen nicht beeinflußt ist, näher untersucht. Die Zellen zeigen nach Aufzucht in verschiedenen Bedingungen bei der Hutanlage charakteristische Unterschiede in den Stiellängen. So sind die Stiele desto kürzer, je mehr Licht täglich geboten wird. Die endgültige Stiellänge erscheint als Resultante zweier Vorgänge, des Stielwachstums und der gleichzeitig ablaufenden, vorbereitenden Hutbildungsprozesse, deren Geschwindigkeit in verschiedenem Maße von Außenfaktoren beeinflußt werden. Die vorbereitenden Hutbildungsprozesse haben ein höheres Licht- und Temperaturbedürfnis als das Stielwachstum, das Stielwachstum stellt sich als eine „niedere“, das Hutwachstum als eine „höhere“ Form des Wachstums dar. Die Unterschiede betreffen Prozesse des Cytoplasmas. Die betreffenden Vorgänge können als wesentlich von cytoplasmatischen Prozessen bestimmt angesehen werden.

Frühere Versuche zur Formbildung von *Acetabularia* ergaben, daß während des Stielwachstums vorbereitende Hutbildungs-Prozesse stattfinden¹. Während die

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die in dieser Arbeit enthaltenen Probleme seit 1. 4. 1953.

Stielwachstums-Vorgänge bei niedrigen Lichtintensitäten vollständig ablaufen können, verlangt eine (kern-unabhängige) Phase der vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse

¹ J. H ä m m e r l i n g, Roux' Arch. Entwicklungsmechan. Organismen 131, 1 [1934]; Naturwissenschaften 33, 337, 361 [1946].

Licht Temp.	Tageslänge [h]	Stiellänge [mm]	(n)
Normallicht 21°	24	10,8	(56)
	12	15,7	(121)
	8	23,6	(51)
Normallicht 27°	12	20,7	(155)
	8	26,6	(53)
	4	38,2	(26)
Schwachlicht 21°	12	26,8	(62)
	8	31,3	(17)

Tab. 1. *Acicularia schenckii*. Stiellänge cystenhaltiger Pflanzen mit typischem Hut.

höhere Energiezufuhr². Im Folgenden sollen Experimente mitgeteilt werden, welche diesen Befund in einen größeren Zusammenhang einordnen. Es wurde untersucht, inwieweit abgestufte Licht- und Temperaturänderungen einerseits das Stielwachstum, andererseits die Hutbildung beeinflussen und dadurch auch die Größenverhältnisse der Zelle ändern.

Material und Methode

Die Versuche wurden entweder mit unzerschnittenen oder regenerierenden Zellen angestellt. Die ersteren kamen als junge Keimlinge oder junge, weniger als 1 cm lange Pflänzchen in die verschiedenen Versuchsbedingungen und wurden dort aufgezogen. Die regenerierenden Zellen stammten von Hutzpflanzen aus normalen Kulturbedingungen; bei ihnen wurden zu Versuchsbeginn Stiel und Hut abgeschnitten, so daß nur das kernhaltige Rhizoid übrig blieb.

Die in Nordseewasser mit Zusätzen von Phosphat, Nitrat und Erdbkochen kultivierten Versuchspflanzen standen an künstlichen Sonnen bei 27° ($\pm 1^\circ$) oder bei 21–22° (nur kurzfristig 19°, ausnahmsweise bis 26°). Verschiedene Lichtintensitäten wurden erzielt durch Beleuchtung mit Leuchtstoffröhren (Normallicht etwa 2500 Lux) oder Glühlampen zu 60, 300 und 1000 Watt (Schwachlicht etwa 600 Lux, Normallicht alter Art etwa 2500 Lux, Starklicht etwa 5000 Lux).

Das Versuchsmaterial stammt aus den hiesigen *Acetabularia*-Kulturen. Besonders erwähnt werden muß *Acicularia schenckii*. Es wurden f_1 -Nachkommen von Pflanzen verwendet, die 1950 von Hämmerling auf Bermuda gesammelt wurden. Sie kommen bei den normalen Kulturbedingungen (21°, 2500 Lux) zur Hut- und Cystenbildung, wenn auch nicht ganz so gut wie die übrigen *Acetabularia*-Arten. Störungen treten besonders bei niedrigen Beleuchtungsmengen auf. Gameten entstehen in den Cysten jedoch bei 21° nur spärlich, reichlich und prompt aber bei 27°. Die Bermuda-Pflanzen verhalten sich also anders als die früher in Curaçao gesammelten,

² K. Beth, Z. Naturforschg. 8b, 334 [1953].

	Temperatur [°C]	Tägliche Beleuchtungsdauer [h]	Stiellänge [mm]	n
Regenerierende Zellen	21	24	29,3	24
	21	12	28,9	24
	21	8	47,6	20
	27	12	23,8	22
	27	8	31,9	10
	27	4	38,2	26
Unbehandelte Zellen	21	12	34,1	21
	21	6	43,0	20

Tab. 2. *A. mediterranea*. Stiellänge unbehandelter und regenerierender Zellen, etwa 2500 Lux.

die bei Normalbedingungen überhaupt nicht zur Hutbildung kamen und sich wahrscheinlich durch ein höheres Lichtbedürfnis auszeichneten.

Versuchsergebnisse

I.

Werden *Acetabularia*-Pflanzen bei verschiedenen Licht- und Temperaturbedingungen aufgezogen, so zeigen die ausgewachsenen hut-haltigen Zellen kleine, aber regelmäßige Unterschiede in den Stiellängen.

Zum leichteren Verständnis des Folgenden sei kurz daran erinnert, daß die erwachsene *Acetabularia*-Zelle aus einem Stiel besteht, der einen oder mehrere Hüte (Gametangienstände) trägt und basal ein kleines Rhizoidknäuel aufweist, in dem der einzige Zellkern liegt. Das Stielwachstum wird mit der Anlage des Hutes vom Hutwachstum abgelöst. Es kann wieder einsetzen, indem der Hut durchwachsen wird. Dies erfolgt regelmäßig bei Arten, die, wie z. B. *Acetabularia crenulata*, mehrere Hüte bilden, ausnahmsweise aber auch bei Arten mit nur einem Hut. Unter endgültiger Stiellänge wird hier stets die Länge des Stieles zwischen Rhizoid und erstem Hut verstanden. Der Stiel verlängert sich nach der Hutbildung nur unwesentlich, bei *A. wettsteinii* und *Polyphysa* kann er schrumpfen³ (vgl. Tab. 4). Das gesamte Zellwachstum einschließlich des Hutes ist spätestens mit der Teilung des Zellkernes und der darauffolgenden Cystenbildung beendet.

Bei allen untersuchten Arten wurde folgende Beziehung zwischen täglicher Lichtmenge und endgültiger Stiellänge gefunden: *Erhöhung der Lichtmenge bewirkt Hutbildung bei kürzerer Stiellänge* (Abb. 1, Tab. 1–5). Dies gilt sowohl, wenn die Lichtmenge allein durch Verlängerung der täglichen Beleuchtungsdauer bei gleichbleibender Intensität erhöht wird, als auch wenn sie durch Intensitätssteigerung

³ J. Hämmerling, Biol. Zbl. 54, 650 [1934]; Arch. Protistenkunde 97, 7 [1944].

Dauer der tägl. Beleuchtung [h]	Stiellänge [mm]	n
12	22,3	22
6	28,8	21

Tab. 3. *A. crenulata*. Stiellänge unbehandelter Zellen, etwa 2500 Lux, 21°.

Dauer der täglichen Beleuchtung [h]	Stiellänge		n
	bei Hutanlage A [mm]	bei Cystenbildg. B* [mm]	
12	1,5	0,6	6
8	1,5	0,6	5
4	3,0**	1,5**	5
2	5,1***		5

* Stielverkürzung gegenüber A = Schrumpfungseffekt

** Vgl. auch Abb. 2b

*** Vgl. auch Abb. 2a

Tab. 4. *A. wettsteinii*. Stiellänge regenerierender Zellen bei Hutanlage und Cystenbildung (etwa 5000 Lux, 21°).

Abb. 1. *Acicularia schenckii*. Stiellänge cystenhaltiger Hutfpflanzen in Abhängigkeit von Temperatur und täglich gebotener Lichtmenge (Tageslänge und Intensität). a: Pflanzen mit typischem Hut, b: Pflanzen mit atypischem Hut. — 21° Normallicht, ---- 27° Normallicht, - - - - - 21° Schwachlicht.

bei gleicher Tageslänge vermehrt wird, und gilt naturgemäß auch bei Kombination beider Faktoren. Diese Regel findet sich bestätigt bei Pflanzen mit typischen wie bei solchen mit atypischen Hüten (Tab. 1), ebenso bei unbehandelten und regenerierenden Pflanzen (Tab. 2)*.

Während die Erhöhung der täglichen Lichtmenge bei allen untersuchten Arten einen gleichsinnigen Effekt hervorruft, ergeben die Temperatur-Versuche nicht dasselbe einheitliche Bild. Bei *Acicularia* und

* Bei gleichen Außenbedingungen unterscheiden sich unbehandelte und regenerierende Zellen in ihrer endgültigen Stiellänge (vgl. Tab. 2, 12 h 21°). Diesbezügliche Befunde brauchen in dieser Arbeit nicht berücksichtigt zu werden, sondern sollen in anderem Zusammenhang näher dargestellt werden.

Dauer der täglichen Beleuchtung [h]	Stiellänge		n
	Extremwerte [mm]	Mittelwerte [mm]	
24	1,2—4,3	2,5*	165
20	1,1—4,4	2,4*	91
16	1,6—6,6	4,0*	86
16	1,6—8,4	4,2	208
13	2,5—6,7	4,5*	65
13	2,9—8,5	5,0	249
8	9,2—16,0	8,4	149

Tab. 5. *A. wettsteinii*. Stiellänge huthaltiger Pflanzen (Schwachlicht, etwa 21°).

Bei den mit * bezeichneten Werten wurden nur die Stiellängen von cystenhaltigen Hutfpflanzen ausgewertet, bei den übrigen auch Hutfpflanzen ohne Cysten, mit noch nicht oder unvollständig geschrumpftem Stiel.

Abb. 2. *Acetabularia wettsteinii*. Hutfpflanzen bei 21° und Starklicht. a: tägl. Beleuchtungsdauer 2h, b: tägl. Beleuchtungsdauer 4 Stunden.

A. crenulata hat Temperaturerhöhung um 6 auf 27° Hutbildung bei längeren Stielen zur Folge, im Gegensatz zu *mediterranea*, welche bei 27° kürzere Stiele als bei 21° aufweist.

Die endgültigen Stiellängen zeigen bei den einzelnen Arten Unterschiede, die im übrigen durch geeignete Licht- und Temperaturbedingungen sicherlich noch vergrößert werden können. Beispielsweise

liegen die Mittelwerte von *Acicularia* (Tab. 1) zwischen 11 mm (24 h, 2500 Lux, 21°) und 38 mm (4 h, 2500 Lux, 27°), die entsprechenden Einzelwerte zwischen 7 und 58 mm. Die größten Unterschiede wurden bei *A. wettsteinii* gefunden. Einerseits kann man durch Starklicht (Tab. 4) Zellen erhalten, deren Stiel kleiner als 1 mm ist, deren Hut also unmittelbar auf dem Rhizoid zu sitzen scheint, andererseits können bei wenig Schwachlicht (Tab. 5) die Stiele über 1 cm lang werden (vgl. auch Abb. 2). Von ähnlicher Größenordnung sind die Unterschiede bei den übrigen untersuchten Arten.

Es sei darauf hingewiesen, daß die Veränderung der endgültigen Stiellänge auch eine gleichsinnige Veränderung der gesamten Zellgröße darstellt und nicht wesentlich durch gegensinnige Abweichung der Dimensionen anderer Zellteile (Hut- und Rhizoidgröße, Stieldurchmesser) kompensiert wird. Hierauf wird in der folgenden Arbeit näher eingegangen werden. Ferner sei erwähnt, daß die Stiellängen-Regeln auch bei Unregelmäßigkeiten im Stielzuwachs gelten (vgl. S. 272). Hinzugefügt sei außerdem, daß die Zellen selbst bei geringen Beleuchtungsmengen ein normales Aussehen hatten, zwar verlängert, aber offenbar nicht chlorophyll-ärmer waren.

II.

Der Zeitpunkt der Hutbildung bestimmt das Ende des bis dahin stetigen Stielwachstums und damit die endgültige Stiellänge. Diese ist also das Ergebnis zweier gleichzeitig ablaufender Vorgänge: des Stielwachstums und der einleitend erwähnten vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse, die schon auf frühen Entwicklungsstadien beginnen und deren Abschluß zur Hutbildung führt. Beide Vorgänge sind, wie zu erwarten, in ihrer Geschwindigkeit von Licht und Temperatur abhängig, jedoch nicht in gleichem Maße, wie aus dem Folgenden hervorgeht.

* Sie darf nicht ohne weiteres als Maß der Substanzvermehrung hingenommen werden. Die auf Grund der m. o. w. gleichmäßigen Zunahme von Stiellänge und -durchmesser wahrscheinliche Vermutung, daß die Substanzvermehrung pro Zeiteinheit im Laufe der Entwicklung zunimmt, stimmt überein mit Messungen des Trockengewichtes und Eiweißstickstoffes an kernhaltigen Teilen (Werz, unveröffentl.). Allerdings zeigten die Bestimmungen V a n d e r h a e g h e s parallel zur Längenzunahme eine lineare Zunahme des Frischgewichtes und des Eiweißstickstoffes. Weitere Untersuchungen müssen die Verhältnisse genauer klären. Im übrigen berühren die Art und das Ausmaß der am Wachstumskomplex beteiligten Phänomene (z. B. Proteinsynthese, Zellstreckung durch Wasseraufnahme) die in dieser Arbeit angestellten Betrachtungen erst sekundär und bedürfen spezieller Untersuchungen.

1. a) Zuerst seien Versuche über das *Stielwachstum* in Abhängigkeit vom Licht dargestellt (vgl. Abb. 3 bis 10, Tab. 6 und 7). Als Wachstumsmaß wurde die Stielverlängerung genommen*. Allgemein ist zu sagen, daß durch Verlängerung der täglichen Beleuchtungsdauer, durch Intensitätssteigerung* sowie Temperaturerhöhung die Zellen schneller wachsen. Der Wachstumsverlauf ist bei einer bestimmten Versuchsbedingung m. o. w. geradlinig, d. h. der Stiel nimmt gleichmäßig an Länge und Durchmesser zu.

Abweichungen vom geradlinigen Kurvenverlauf kamen u. a. zu Versuchsbeginn vor und können wenigstens teilweise durch verzögerten Regenerationsbeginn und durch Unterschiede in den Anzucht- und Versuchsbedingungen erklärt werden. Bei einigen Kurven (Abb. 3, 6, 9, 10) fällt etwa im mittleren Kurventeil ein Knick und Steilerwerden auf. Diese Wachstumsbeschleunigung hängt jedoch mit einer zufälligen Temperaturerhöhung während der Versuche zusammen. Auf veränderte Außenbedingungen dürfen auch die Wachstumsverzögerungen bei den Kurven der Abb. 4 und 5 zurückgeführt werden.

Ob die Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit proportional der Tagesverlängerung ist, kann man der Neigung der verschiedenen Kurven nicht ohne weiteres ansehen, sondern muß berechnet werden. Bei allen Wachstumskurven wurde der tatsächliche Längenzuwachs in 10 Tagen an einem oder (bei Kurven mit verschiedenem Steilheitsgrad) an 2 Bereichen abgelesen und auf die gleiche Lichtstundenzahl von 120 (= 10 Tage je 12 Lichtstunden) umgerechnet. Die so erhaltenen Werte sind in Tab. 6 und 7 dargestellt. Zuerst sei *A. crenulata* (Tab. 6) besprochen. Die regenerierenden Zellen bieten klare Verhältnisse. Der Zuwachs ist im 12h-Tag relativ am geringsten und nimmt allmählich über den 8h-, 4h-, 2h- bis zum 1h-Tag zu. Aus dem Versuch der Tab. 8, Sp. 2 und 3, geht hervor, daß die Pflanzen im 24h-Tag nicht schneller wachsen als im 12h-Tag, der Zuwachs also nur halb so groß ist. Diese Tatsache fügt sich also gut ein. Der Vergleich von Normal- mit Starklicht ergibt, daß das schwächere Licht besser verwertet wird (Tab. 6, Sp. 2 und 3). Die dritte Versuchsserie

⁴ F. V a n d e r h a e g h e, Biochim. biophysica Acta [Amsterdam] 15, 281 [1954].

* Das Intensitätsoptimum wurde nicht bestimmt. D a o⁵ fand für *Acetabularia mediterranea* ein Optimum von etwa 1300 Lux bei 11 Stdn. Beleuchtung je Tag. Nach unseren Beobachtungen überschreitet es bei den vorliegenden Kulturbedingungen sicherlich 2500 Lux. Der Gegensatz darf darauf zurückgeführt werden, daß D a o die Algen in reinem Seewasser, also im Gegensatz zu uns in nährstoff-armem Milieu kultivierte und dementsprechend auch viel teratologische Bildungen beobachtete.

⁵ S. D a o, Mém. Fac. Sci. Paris, N° 1325, 1954.

Abb. 3. *A. mediterranea*. Zunahme der Stiellänge (mm) unbehandelter Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer 12 — 6 — 3 Stunden. Normallicht. 21°.

Abb. 4. *A. mediterranea*. Zunahme der Stiellänge regenerierender Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer (Normallicht) 24 — 12 — 8 — 4 Stunden. 21°.

Abb. 5. *A. mediterranea*. Zunahme der Stiellänge (mm) regenerierender Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer (Normallicht) 12 — 8 — 4 Stunden. 27°.

Abb. 6. *A. crenulata*. Zunahme der Stiellänge (mm) unbehandelter Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer (Normallicht) 12 — 6 — 3 Stunden. 21°.

Abb. 7. *A. crenulata*. Zunahme der Stiellänge (mm) regenerierender Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer 12 — 8 — 4 — 2 — 1 Stunden. Normallicht alter Art (Glühlampe wassergekühlt, etwa 2500 Lux). 21°.

Abb. 8. *A. crenulata*. Zunahme der Stiellänge (mm) regenerierender Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer 12 — 8 — 4 — 2 — 1 Stunden. Starklicht. 21°.

Abb. 9. *A. crenulata*. Zunahme des Stieldurchmessers unbehandelter Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer (Normallicht) 12 — 6 — 3 Stunden. 21°. (Zunahme der Stiellänge vgl. Abb. 6.)

Abb. 10. *A. mediterranea*. Zunahme des Stieldurchmessers unbehandelter Zellen. Tägliche Beleuchtungsdauer (Normallicht) 12 — 6 — 3 Stunden. 21°. (Zunahme der Stiellänge vgl. Abb. 3).

(Tab. 6, Sp. 4) zeigt etwa gleichen Zuwachs bei 3-, 6- und 12-stdg. Beleuchtung täglich und verhält sich somit anders als die beiden zuerst behandelten Versuchsreihen; allerdings nehmen die aus der Abb. 9 zu errechnenden Werte der Stieldurchmesser etwas zu vom 12- über den 6- zum 3h-Tag.

Die Zuwachswerte für *A. mediterranea* (Tab. 7, Sp. 2—4) lassen sich nicht in eine sinnvoll erscheinende Reihe wie die beiden *crenulata*-Serien bringen. Vielleicht folgen sie einer Optimumkurve, die ihr Maximum beim 8—12h-Tag hat. Dauerlicht wird auch hier schlechter verwertet als das Licht des 12 h-Tages.

b) Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur-Erhöhung von 21 auf 27° auf das Stielwachstum liegen bei *A. mediterranea* (Abb. 4 und 5 und Tab. 7, Sp. 3 und 4) und *A. crenulata* (Tab. 8, Sp. 2 und 4) vor. Bei *A. crenulata* wird das Stielwachstum fast um das Doppelte beschleunigt. Bei *A. medi-*

Tägliche Beleuchtungsdauer [h]	Regenerierende Zellen		Unbe- handelte Zellen	
1	2	3	4	
12	3,8	4,0	3,5	—
8	3,9	4,5	—	—
6	—	—	3,8	8,0
4	6,2	7,5	—	—
3	—	—	3,6	7,2
2	6,9	9,0	—	—
1	8,4	12,0	—	—

Tab. 6. *A. crenulata*. Zuwachs der Stiellängen (mm) in 120 Lichtstunden (vgl. Text). 21°. Sp. 2: vgl. Abb. 7. Normallicht etwa 2500 Lux (Glühlampe). Sp. 3: vgl. Abb. 8. Starklicht etwa 5000 Lux. Sp. 4: vgl. Abb. 6. Normallicht etwa 2500 Lux (Leuchtstoff-Lampen).

Tägliche Beleuchtungsdauer [h]	Regenerierende Zellen		Unbehandelte Zellen
	21°	27°	21°
1	2	3	4
24	6,5 —	— —	— —
12	10,6 6,7	9,6 —	5,9 9,0
8	— 5,4	9,2 6,3	— —
6	— —	— —	8,0 10,0
4	— 4,4	12,0 2,4	— —
3	— —	— —	2,4 4,4

Tab. 7. *A. mediterranea*. Zuwachs der Stiellängen (mm) in 120 Lichtstunden (vgl. Text). Normallicht (Leuchtstoff-Lampen) 2500 Lux. Sp. 2: vgl. Abb. 4. Sp. 3: vgl. Abb. 5. Sp. 4: vgl. Abb. 3.

terranea ist die Erhöhung praktisch wirkungslos, weil offenbar das Temperaturoptimum schon überschritten ist (vgl. auch S. 273).

2. Über Lichtwirkung auf die *Hutbildung* wurde schon in einer früheren Arbeit berichtet². Versuche an kernhaltigen Zellen zeigten bei mehreren Arten, daß für den Zeitpunkt der Hutbildung im Schwachlicht eine einfache Beziehung zur Lichtmenge besteht: eine bestimmte Gesamtlichtmenge, deren Größe u. a. artcharakteristisch ist, muß eingestrahlt worden sein, damit Hutbildung erfolgen kann. Bei höheren Lichtintensitäten wurden die Hutbildungszeiten nicht gemessen. Sicher ist, daß auch in diesen Bereichen Erhöhung der täglichen Lichtmenge einen früheren Zeitpunkt der Hutenstehung bewirkt, die Gesamtheit der vorbereitenden Hutbildungsprozesse also durch höheres Lichtangebot beschleunigt wird.

Es erscheint allerdings fraglich, ob die quantitativen Beziehungen stets in einer einfachen Produktenregel wie beim Schwachlicht dargestellt werden können.

Hervorzuheben ist, daß die Hutbildung im Verhältnis zu anderen Prozessen überhaupt ein hohes Lichtbedürfnis hat. So bilden *crenulata*-Zellen bei 4 h Schwachlicht gar keine Hüte mehr, obwohl ihr Stiel noch ständig, wenn auch natürlich langsam, wächst². Auch Beobachtungen über die Häufigkeit von Hutzpflanzen im Vergleich zu hutlosen Zellen (vgl. folgende Arbeit) zeigen, daß die Verhältnisse für die Hutbildung mit steigender Beleuchtungsmenge günstiger werden.

Der Einfluß der Temperatur auf die Hutbildung geht u. a. aus Tab. 8 (vgl. Sp. 2 und 4) hervor. Temperaturerhöhung von 21 auf 27° bewirkt in diesem Versuch nach 23 Tagen eine Erhöhung des Hutzpflanzen-Anteils von 15 auf 100 Prozent. Auch alle anderen Beobachtungen lassen erkennen, daß diese Temperaturerhöhung Hüte beschleunigt entstehen läßt.

III.

Licht- und Temperaturerhöhung wirken, wie wir sahen, bis auf wenige Ausnahmen auf Stielwachstum und Hutbildung beschleunigend. Diese Aussage kann auf Grund der Befunde über die endgültigen Stiellängen noch erweitert werden. Würde nämlich der Ablauf der vorbereitenden Hutbildungs- und Stielwachstums-Prozesse durch Veränderungen der Außenfaktoren in gleichem Maße betroffen werden, so müßte man stets die gleiche endgültige Stiellänge feststellen. Dies ist, wie eingangs gezeigt wurde, jedoch nicht der Fall. Daraus folgt, daß *beide Prozesse in verschiedenem Maße von Veränderungen der Außenfaktoren beeinflusst* werden. Ferner bedeutet das Ergebnis, daß Stiellängen-Unterschiede verwertet werden können, um Aussagen über die Relation der Abhängigkeit beider Prozesse von Außenfaktoren zu machen.

Tab. 8 demonstriert die unterschiedliche Geschwindigkeit der Stielwachstums- und Hutbildungs-Prozesse besonders deutlich sowie das Zusammenwirken beider, als deren Resultante die endgültige Stiellänge erscheint. Durch Erhöhung der täglichen Beleuchtungsdauer wird die Stielwachstums-Geschwindigkeit gar nicht mehr verändert, wohl aber die Hutbildung beschleunigt: die Hutzpflanzen sind deswegen kürzer. Durch Temperaturerhöhung wird die Stielwachstums-Geschwindigkeit offenbar mehr beschleunigt als die Hutbildung: die Hutzpflanzen sind deswegen länger.

Versuchsbedingungen	Tageslänge Temperatur	12 ^h 21°	24 ^h 21°	12 ^h 27°
Stiel- länge [mm]	bei Versuchsbeginn	0,0	0,0	0,0
	10 Tage darnach	6,5	6,8	11,1
	17 Tage darnach	11,7	11,5	19,7
Stiellänge bei 1. Hut		19,4	15,5	23,0
Hutzpflanzen (%) 23 Tage nach Versuchsbeginn		15	86	100
n		27	22	13

Tab. 8. Regenerierende Zellen von *A. crenulata*. Geschwindigkeit des Stielwachstums und Stiellänge bis 1. Hut.

Aus den *Licht*-Versuchen zur endgültigen Stiellänge kann man also folgern:

1. Erhöhung der täglichen Lichtmenge durch längere Beleuchtung oder Intensitätssteigerung beschleunigt die Hutbildung relativ mehr als das Stielwachstum. 2. Sowohl die optimale als auch die minimale Beleuchtungsmenge pro Tag ist für die Hutbildung offenbar größer als für das Stielwachstum. Das eine darf aus der Tatsache geschlossen werden, daß Tagesverlängerung von 12 auf 24 h nur noch Beschleunigung der Hutbildung bewirkt (Tab. 8, Sp. 2 und 3). Das andere geht aus den bereits angeführten früheren Versuchen hervor, wonach die vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse im Gegensatz zum Stielwachstum bei geringem Lichtangebot nicht mehr vollständig ablaufen, so daß die Hutbildung ausfällt².

Kurz zusammenfassend kann man sagen, daß die Gesamtheit der *vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse ein höheres Lichtbedürfnis* hat als die Stielwachstums-Vorgänge.

In bezug auf die *Temperatur* lautet die Folgerung aus den Stiellängen-Unterschieden: Temperaturerhöhung von 21 auf 27° beschleunigt bei *Acicularia* und *A. crenulata* das Stielwachstum, bei *A. mediterranea* dagegen die Hutbildung relativ stärker. Die Wachstums-Beobachtungen zeigten (S. 272), daß Temperaturerhöhung bei *A. crenulata* das Stielwachstum noch fördert, bei *A. mediterranea* dagegen nicht mehr. Der Unterschied zwischen den Arten *Acicularia* und *A. crenulata* einerseits und *A. mediterranea* andererseits beruht also wesentlich auf dem Temperatureinfluß auf die Geschwindigkeit des Stielwachstums. Die Hutbildung wird bei allen drei Arten noch beschleunigt, ob vielleicht bei *Acicularia* und *A. crenulata* mehr als bei *A. mediterranea*, läßt sich auf

Grund der bisherigen Versuche nicht sagen. *A. mediterranea* hat zum mindesten in bezug auf das Stielwachstum ein niedrigeres Temperaturoptimum als die beiden anderen Arten. Diese Tatsache steht in Einklang mit der natürlichen Verbreitung: *A. mediterranea* kommt in höheren Breiten vor als *Acicularia* und *A. crenulata*.

Auf den ersten Blick scheint der Befund, daß Erhöhung der Lichtmenge die Hutbildung, Erhöhung der Temperatur dagegen das Stielwachstum relativ mehr beschleunigt, eine andersartige Wirkung anzuzeigen. Dies braucht allerdings nicht der Fall zu sein. Man kann sich nämlich vorstellen, daß Hutbildung und Stielwachstum einer ähnlichen Optimumkurve folgen, wobei die Kurve der Hutbildung gegenüber

Abb. 11. Vgl. Text.

der Stielwachstumskurve parallel zur Ordinatenachse etwas nach rechts verschoben ist (vgl. Abb. 11). Bei dieser Vorstellung verhalten sich Licht und Temperatur grundsätzlich gleichartig. Man findet nämlich je nach der Steilheit der Kurven Abszissenbereiche, in denen die Hutbildung, wie auch solche, in denen das Stielwachstum relativ zum anderen Prozeß beschleunigt ist. Ist dies auch nicht die einzig mögliche Vorstellung, so fügen sich ihr doch alle bisher vorliegenden Befunde ein.

Besprechung der Versuchsergebnisse

I.

Die im Vorausgegangenen dargestellten Versuchsergebnisse haben die Verschiedenheit der Stielwachstums-Vorgänge und der gleichzeitig ablaufenden vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse an ihrer unterschiedlichen Abhängigkeit von Außenfaktoren und ihrem Einfluß auf die endgültige Stiellänge erkennen lassen. Es fragt sich, welche Beziehungen zwischen beiden Vorgängen bestehen.

Zunächst ist auf folgendes hinzuweisen. Beim Stielwachstum, also dem Weiterwachsen des Stieles, denkt man vor allem an die Substanzvermehrung eines vorhandenen Gebildes, die Hutbildung dagegen

ist ein neuer, andersartiger Differenzierungs-Vorgang, und zwar ein komplizierter Vorgang, der sich an dem einfach gebauten Stiel vollzieht. Jedoch muß schon die Anlage eines Hutes auch als komplizierter Wachstumsvorgang angesehen werden (Zellwand!), außerdem wächst der Hut nach seiner Anlage unter Substanzvermehrung aus. Umgekehrt ist auch das Weiterwachsen des Stieles natürlich ein Differenzierungs-Prozeß. Beide Vorgänge, Stiel- und Hutentstehung, können sowohl vom Wachstum wie auch von der Differenzierung her betrachtet werden. Die Formulierung — während des Stielwachstums finden vorbereitende Hutbildungs-Prozesse statt — betont beim Stiel den Wachstums-, beim Hut den Differenzierungs-Vorgang. Man sollte besser sagen: während einer bestimmten Differenzierungsform (Stielbildung) werden Voraussetzungen für eine andere Differenzierungsform (Hutbildung) geschaffen.

Von den Befunden sei hierzu die morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Tatsache angeführt, daß kein Fall von Hutbildung ohne vorhergegangenes Stielwachstum bekannt ist. Das apikale Wachstum der *Acetabularia*-Zelle erfolgt immer erst in der Form des Stielwachstums, erst auf späteren Entwicklungsstadien wird es von Hutbildung und -wachstum abgelöst und kann nach diesem auch wieder einsetzen. Hiernach stellt das Stielwachstum eine notwendige Voraussetzung der Hutbildung dar und das Stielwachstum erscheint als eine „niedere“, das Hutwachstum als eine „höhere“ Form des Wachstums.

Betrachtet man die physiologischen Unterschiede, so fällt zunächst eine gewisse Unabhängigkeit beider Vorgänge auf. Die gleitenden Verhältnisse bei den endgültigen Stiellängen zeigen, daß sich beide Vorgänge in ihrem Geschwindigkeitsablauf offenbar unschwer gegeneinander verschieben lassen. Eine Verschiebung ist auch bei der verfrühten Hutbildung kernloser junger Entwicklungsstadien zu erkennen, die in diesem Fall sogar sehr schnell erfolgt⁶. Natürlich darf daraus nicht geschlossen werden, daß beide Vorgänge völlig unabhängig voneinander sind. Es sei hier an die Unregelmäßigkeit im Stielzuwachs erinnert, die angesichts der Gültigkeit der Stiellängen-Regel von ähnlichen Unregelmäßigkeiten im Ablauf der Hutbildungs-Prozesse begleitet gewesen sein muß (S. 270, 272). Dieser Befund läßt an irgendeine Art von Koppelung oder gemeinsame Wurzel beider Vorgänge denken. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß Brachet und Brygier⁷ auf Grund

⁶ K. Beth, Z. Naturforsch. 8b, 771 [1953].

⁷ J. Brachet u. Brygier, Arch. internal Physiol. 61, 246 [1953].

ihrer Befunde über den stark licht-abhängigen Einbau von radioaktivem CO_2 im Gegensatz zum kaum vom Licht beeinflussten Einbau von Glykokoll meinen, daß es bei *Acetabularia* verschiedene Mechanismen der Eiweißsynthese mit unterschiedlicher Lichtempfindlichkeit geben könnte. Man kann sich aber wohl auch vorstellen, Hutbildung und -wachstum wären u. a. durch Bildung anderer Eiweiße im Vergleich zu denen der Stiele charakterisiert und jene könnten nur aus diesen entstehen. Mit dieser Vorstellung würden alle bisher bekannten Unterschiede zwischen Bildung und Wachstum von Stiel und Hut in Einklang zu bringen sein. Es würden die entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen plausibel, es ließen sich die oben erwähnten gleitenden Verhältnisse und die lange Hutvorbereitungszeit einordnen; es würde die mit Hutbildung und -wachstum verbundene Atmungssteigerung⁸ und vor allem der für das Eintreten der Hutbildung notwendige hohe Energiebedarf verständlich.

II.

Die bisherigen Aussagen können noch etwas erweitert werden. Eingangs wurde schon gesagt, daß sich bei den vorbereitenden Hutbildungs-Prozessen kern-abhängige und kern-unabhängige Vorgänge unterscheiden lassen. Die kern-abhängigen können ebenso wie die gesamten, zum Stielwachstum gehörigen Vorgänge bei niedrigen Lichtintensitäten ablaufen, dagegen verlangen die kern-unabhängigen hut-bildenden Prozesse höhere Lichtgaben. Dieser charakteristische Unterschied zwischen Stiel- und Hutbildungs-Prozessen beruht also auf Verschiedenheiten im Energiebedarf der cytoplasmatischen Vorgänge, die nicht mehr unmittelbar kern-abhängig sind. Das gleiche gilt nach den hier dargestellten Versuchen auch für den breiten Bereich, in dem Stiel- und Hutbildung vollständig ablaufen können. Die kern-unabhängigen Vorgänge des Cytoplasmas sind also auch für die hier diskutierten Befunde von besonderer Bedeutung.

Die große Bedeutung des Cytoplasmas für die vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse ist noch aus zwei anderen Befunden deutlich zu erkennen. Erstens wird nach Versuchen an kernlosen Teilen (vgl. l. c.² S. 337) die Geschwindigkeit der kern-unabhängigen

Vorgänge wesentlich von der Höhe der eingestrahelten Energie bestimmt. Zweitens ist die Geschwindigkeit der Hutbildung bei kern-haltigen Pflanzen ebenfalls abhängig von der eingestrahelten Energie, aber unabhängig davon, ob der Kernbezirk verdunkelt ist oder nicht (l. c.² S. 336).

Wenn sich in den erwähnten früheren Versuchen in bezug auf die Hutbildung ein Einfluß der eingestrahelten Energiemenge auf die Kernleistung erkennen ließ und betont wurde, daß die kern-unabhängigen Folgeprozesse den vorausgegangenen Ablauf der kern-abhängigen Prozesse zur Voraussetzung haben, der Kern also von primärer Bedeutung ist, so soll hier darauf hingewiesen werden, daß es dennoch möglich ist, die Gesamtheit der Vorgänge in der kern-haltigen Zelle als entscheidend vom Cytoplasma bestimmt anzusehen. Bei der kern-haltigen Pflanze wird nämlich mit einem dynamischen Gleichgewicht zwischen allen Vorgängen zu rechnen sein, und man kann sich unschwer vorstellen, daß hinsichtlich der vorbereitenden Hutbildungs-Prozesse durch eine Beschleunigung der kern-unabhängigen Prozesse als Folge erhöhter Photosynthese dieses Gleichgewicht zu ihren Gunsten verschoben wird. Dies müßte einen beschleunigten Ablauf der kern-abhängigen Prozesse zur Folge haben und dies wiederum den Kern zu erhöhter Tätigkeit veranlassen. Unter der bestimmenden Rolle des Cytoplasmas soll also nicht etwa nur verstanden werden, daß die unmittelbare Energieaufnahme und -umwandlung vom Kern unabhängig ist und der Kern die für seine Tätigkeit erforderliche Energie vom Cytoplasma bezieht, sondern es ist damit noch die Abhängigkeit der Kernwirkungsstärke vom Cytoplasma in der eben skizzierten Art gemeint (vgl. a. K ü h n⁹ S. 483 ff.).

Die erwähnte Vorstellung steht zudem in Einklang mit denjenigen Versuchen an *Acetabularia*, welche eine Parallelität zwischen dem Stielwachstum und der Kernentwicklung ergaben, wobei der für beide Vorgänge übergeordnete Faktor der jeweils mögliche cytoplasmatische Energiegewinn ist¹⁰. Die aus den Versuchen zur Hutbildung ableitbare Folgerung, daß der Kern je nach seinem von der cytoplasmatischen Energieproduktion gesteuerten Zustande unterschiedliche Wirkungsstärken besitzt, bestätigte sich in speziellen Versuchen¹¹. Mindestens ein Teil der intra-

⁸ M. B. Chantrenne - van Halteren u. J. Brachet, Arch. internal Physiol. **60**, 187 [1952]; J. Brachet u. Brygier, Arch. internal Physiol. **61**, 246 [1952].

⁹ Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie, Springer 1954.

¹⁰ H. Stich, Z. Naturforschg. **6b**, 319 [1951]; Z. Naturforschg. **8b**, 36 [1953]; Chromosoma, im Druck; J. Brachet, Experientia **8**, 347 [1952]; Colston Papers VII, 91, London 1954.

¹¹ J. H ä m m e r l i n g, 8^{me} Congr. Intern. de Botan. Paris 1954, im Druck; G. W e r z, Planta, im Druck.

und extranukleären Prozesse sind offenbar in Form von Kreisprozessen miteinander gekoppelt und in ihrer Geschwindigkeit von der photosynthetischen Leistung abhängig (vgl. a. l. c.¹²).

III.

Im Mittelpunkt unserer Betrachtungen stehen Erscheinungen, die bei vielen Metaphyten oft untersucht worden sind, z. B. das höhere Lichtbedürfnis der reproduktiven Phase sowie die etiolements-verhindernde Wirkung des Lichtes.

Die hier geschilderten Beobachtungen sind deshalb von entwicklungsphysiologischem Interesse, weil sie an einem einzelligen Organismus Zusammenhänge erkennen lassen, die bei vielzelligen Pflanzen nicht möglich sind. So erscheint die Stiellänge als Resultante zweier von Außenfaktoren *verschieden* beeinflussbarer Vorgänge. Ferner erlaubt die Gunst des

Objektes, kern-abhängige und kern-unabhängige Teile dieser Vorgänge zu unterscheiden. Bedeutungsvoll ist außerdem, daß wir hier ein Entwicklungsstadium der Einzelzelle untersuchen können, das von Kern- oder gar Zellteilungen unbeeinflusst ist.

Für eine Beurteilung der gesamten Zellentwicklung muß auch die spätere, von den Kernteilungsvorgängen beeinflusste Phase berücksichtigt werden. Entsprechend den hier dargestellten Beziehungen zwischen Stielwachstums- und vorbereitenden Hutbildungs-Prozessen gibt es Befunde, welche Beziehungen zwischen diesen beiden und den Kernteilungsvorgängen und das gemeinsame Wirken aller drei Prozesse erkennen lassen. Diese sollen in der folgenden Arbeit mitgeteilt werden.

¹² J. Hämmerling, Exp. Cell Res., im Druck; C. H. Waddington, Colston Papers VII, 105, London 1954.

Unterschiedliche Beeinflussung von Wachstum und Teilung durch Veränderung von Licht und Temperatur*

VON KURT BETH

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. Hämmerling, Wilhelmshaven

(Z. Naturforschg. 10 b, 276—281 [1955]; eingegangen am 7. Februar 1955)

Die Zellen von *Acicularia* (*Acetabularioideae*) werden kleiner, wenn sie täglich mehr Licht erhalten, sie werden größer, wenn sie statt bei 21 bei 27° kultiviert werden. Die Zellgrößen-Unterschiede lassen relative Unterschiede in den Geschwindigkeiten erkennen, mit der die für Stielwachstum, Hutbildung und Kernteilung erforderlichen Vorgänge ablaufen. Von diesen Vorgängen haben die Hutbildungsprozesse das höchste Lichtbedürfnis. Dies zeigen auch Beobachtungen bei *Acicularia* und *Acetabularia polyphysoides* über das Verhältnis von Cystenpflanzen mit und ohne Hut, das sich bei geringer werdendem Lichtangebot zugunsten der hutlosen Cystenpflanzen verschiebt.

1. Nach Licht- und Temperaturversuchen an mehreren *Acetabularia*-Arten können Verschiedenheiten in den Stiellängen der Zelle im Augenblick der Hutbildung durch unterschiedliche Beschleunigung von Stielwachstums- und vorbereitenden Hutbildungsprozessen erklärt werden¹. Im Folgenden soll die Wirkung beider Außenfaktoren auf einen dritten Prozeß, nämlich die Kernteilung, dargestellt werden.

2. Die für *Acetabularia* charakteristischen Wachstums- und Formbildungsvorgänge (Rhizoid-, Stiel-Wirtel-, Hutbildung) spielen sich an einer einkernigen Zelle ab und finden zwischen der Zygotenbildung und der ersten Kernteilung statt. Erst mehrere

Monate nach der Zygotenkeimung bildet der Primärkern in schneller Folge viele Sekundärkerne, welche durch eine Plasmaströmung zusammen mit den Chloroplasten in den Hut transportiert werden, wo sich um jeden Kern eine Cyste bildet. Zwischen der ersten Primärkernteilung und der Cystenbildung vergehen nur wenige Tage. Abgesehen von der durch den Chloroplastentransport bedingten Stielaufhellung stellt also die Cystenbildung den makroskopisch sichtbaren Ausdruck der kurz zuvor erfolgten Kernteilung dar. Normale Cystenbildung kann bei ver-

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die in dieser Arbeit enthaltenen Probleme seit 1. 4. 1953.

¹ K. Beth, Z. Naturforschg. 10 b, 267 [1955].

schiedenen Arten, so auch bei der hier untersuchten *Acicularia* und *Acetabularia polyphysoides* nicht nur im Hut stattfinden, sondern auch im Stiel, einerlei ob ein Hut vorhanden ist oder nicht. Der Hut stellt also bei diesen Arten keine notwendige Voraussetzung zur Kernteilung und deren Folgeprozessen bis zur Cystenbildung dar (Einzelheiten vgl. ^{2, 3}).

3. Die Zelle hat ihre maximale Größe kurz vor der Kernteilung erreicht. Die endgültige Zellgröße ist in regelmäßiger Weise abgeändert, wenn die Zellen bei verschiedenen Lichtmengen oder verschiedener Temperatur kultiviert werden. Bei hutlosen Cystenpflanzen kann die Änderung der Zellgröße infolge abgestufter Außenbedingungen unmittelbar aus der endgültigen Länge des Stieles, dessen Durchmesser

Abb. 1. *Acicularia schenckii*. Stiellänge hutloser Cystenpflanzen in Abhängigkeit von Temperatur und täglich gebotener Lichtmenge (Tageslänge und Intensität).
 — 21° Normallicht, - - - - - 27° Normallicht,
 ······ 21° Schwachlicht.

nicht wesentlich verändert ist, abgelesen werden. Abb. 1 (vgl. oberste und unterste Kurve) zeigt für *Acicularia schenckii*, daß die hutlosen Cystenpflanzen kürzer sind, wenn sie während der Aufzucht täglich mehr Licht erhalten haben, sei es durch längere Beleuchtungszeit bei einer gegebenen Lichtintensität, sei es durch Intensitätserhöhung bei einer gegebenen Beleuchtungszeit. Bei Temperaturerhöhung finden wir dagegen das umgekehrte Verhältnis: die ausgewachsenen Zellen sind bei 27° länger als bei 21° unter sonst gleichen Bedingungen (vgl. Abb. 1 mittlere und untere Kurve).

Die gleichen Beziehungen gelten für Zellen, die vor der Kernteilung Hüte gebildet haben. Die Zellgröße dieser Pflanzen ist im wesentlichen die Summe von Stiel- und Hutgröße. (Die Rhizoidgröße zeigt augenscheinlich keine nennenswerten Unterschiede.) Für die endgültigen Stiellängen von Hutzpflanzen

² J. Hämmerling, Biol. Zbl. 59, 158 [1939].

³ J. Hämmerling, Biol. Zbl. 51, 633 [1931]; K. L. Schulze, Arch. Protistenkunde 92, 179 [1939];

Licht Temperat.	Tägliche Beleucht.- dauer [h]	I				II			
		M	3m	ϕ	n	M	3m	ϕ	n
Normal- licht 21°	24	36,8	1,7	4,3	60	41,6	1,0	5,8	319
	12	36,9	1,7	5,8	116	41,2	1,4	6,5	192
	8	38,3	3,2	7,0	48	—	—	—	—
Normal- licht 27°	12	39,6	1,5	5,4	124	43,5	1,7	5,8	123
	8	37,3	2,7	6,0	52	—	—	—	—
Schwach- licht 21°	12	42,1	3,7	9,6	66	—	—	—	—

Tab. 1. *Acicularia schenckii*. Durchmesser typischer Hüte ($^{1/10}$ mm).

Licht Temperat.	Dauer der täglichen Beleuchtg. [h]	Kammerzahl		a	n
		M	$\pm a \cdot m$		
Normal- licht 21°	24	33,6	$\pm 1,7$	3,13	62
	12	35,0	$\pm 2,0$	3,08	102
	8	35,0	$\pm 3,7$	3,18	44
Normal- licht 27°	12	39,3	$\pm 2,1$	3,10	79
	8	36,3	$\pm 3,1$	3,16	51
	4	38,7	$\pm 4,2$	3,42	21
Schwach- licht 21°	12	36,0	$\pm 2,3$	3,14	61
	8	41,6	$\pm 6,9$	3,58	16

Tab. 2. *Acicularia schenckii*. Kammerzahl typischer Cysten-
hüte.

wurden schon in der vorigen Arbeit ¹ die bestehenden Unterschiede in Abhängigkeit von Licht und Temperatur dargestellt. Die Durchmesser- und Kammerzahlen von *Acicularia*-Hüten zeigen, daß der sich in der Veränderung der Stiellänge ausprägende Effekt nicht durch gegensinnige Abänderungen der Hutgröße kompensiert wird, sondern sogar etwas verstärkt sein kann. Denn ausgewachsene Zellen haben bei Faktorenänderungen, welche Stielverkürzung bewirken (mehr Licht, geringere Temperatur), keine Hüte mit größerem Durchmesser oder vermehrter Kammerzahl, sondern die Hüte sind z. T. etwas kleiner und haben z. T. etwas weniger Kammern (Tab. 1 und 2, vgl. besonders 12h Normallicht 21 und 27°). Unterschiede in den Stiellängen

H. Maschlanka, Naturwissenschaften 31, 548 [1943];
 J. Hämmerling, Arch. Protistenkunde 97, 7 [1944].

Licht Temperatur	Tageslänge [h]	Mit Hut [%]	Ohne Hut [%]	n
Normallicht 21°	24	100	0	61
	12	89	11	157
	8	52	48	144
Normallicht 27°	12	98	2	174
	8	77	23	102
	4	57	43	47
Schwachlicht 21°	12	55	45	167
	8	31	69	65

Tab. 3. *Acicularia schenckii*. Verhältnis hut-haltiger und hut-loser Cystenpflanzen.

können also gleichartigen Unterschieden in der Hutgröße entsprechen und sind Ausdruck der veränderten Zellgröße.

4. Können infolge ungünstiger Bedingungen keine Hüte gebildet werden, so wächst der Stiel, bis die Kernteilung erfolgt. Die Stiellänge bei hutlosen Cystenpflanzen wird durch die Geschwindigkeit des Stielwachstums und den Zeitpunkt der Kernteilung bestimmt. Würde Verstärkung eines Außenfaktors beide Vorgänge in gleichem Maße beeinflussen, so müßte die Stiellänge solcher Zellen gleich sein. Längenunterschiede von hutlosen Cystenpflanzen bei verschiedener Intensität eines Außenfaktors zeigen also dessen unterschiedliche Wirkung auf die beiden hier in Frage kommenden Vorgänge, und zwar werden durch Erhöhung der täglichen Lichtmenge die zur Kernteilung erforderlichen Prozesse relativ mehr gefördert, durch Temperaturerhöhung wird dagegen das Stielwachstum relativ mehr beschleunigt. Bei hut-bildenden Pflanzen wird durch Lichtverstärkung oder Temperaturerhöhung natürlich nicht nur das Stielwachstum, sondern auch das Hutwachstum gesteigert. Da bei Lichtverstärkung trotzdem bei Eintreten der Kernteilung nicht nur die Stiele, sondern in einigen Fällen auch die Hüte etwas kleiner sind, jedenfalls in keinem Fall größer, so gilt die angeführte Regel auch für Hutzpflanzen.

5. Wenn bei erhöhten Lichtgaben sowohl die Hutbildung (siehe vorst. Arb. und Abb. 2) als die zur Kernteilung führenden Prozesse stärker beschleunigt werden als die Wachstumsprozesse in Stiel und Hut, so fragt sich, ob die Beschleunigung von Hutbildung und Kernteilung gleich groß ist. Hierüber geben die folgenden Befunde an *Acicularia* und *Acetabularia polyphysoides* Auskunft. Auch in hutlos bleibenden

Tägliche Beleuchtungsdauer [h]	Cystenpflanzen		Anteil der cystenlosen Cy.-Pfl. [%]
	mit Hut	ohne Hut	
8	18	21	54
11	40	34	46
13	79	17	18
16	72	7	9
20	99	9	8

Tab. 4. Cystenpflanzen mit und ohne Hut bei *Polyphysa polyphysoides*. Schwachlicht (etwa 600 Lux, 21°).

Cystenpflanzen laufen vorbereitende Hutbildungsprozesse ab, jedoch nicht vollkommen. Bei bestimmten Bedingungen findet man beide Zellsorten (Tab. 3 und 4). Bei manchen Zellen ist also der Ablauf der zur Hutbildung erforderlichen Prozesse, bei anderen Zellen der zur Kernteilung erforderlichen relativ mehr beschleunigt, so daß es dementsprechend zur Hutbildung kommt oder nicht. Vergleicht man die Verhältniszahlen bei den verschiedenen Tageslängen, so zeigt sich, daß bei höherem Lichtangebot relativ mehr Hüte entstehen, der vollständige Ablauf der zur Hutbildung führenden Prozesse gegenüber den zur Kernteilung erforderlichen also relativ mehr beschleunigt wird. Dies ist zunächst eine Bestätigung der früher geschilderten Befunde, wonach für die Hutbildung relativ hohe Lichtdosen erforderlich sind. Hinsichtlich der hier gestellten Frage ergibt sich, daß das Lichtbedürfnis der Kernteilung zwischen dem niedrigen des Stielwachstums und dem hohen der Hutbildung steht.

In einer früheren Arbeit⁴ wurde gezeigt, daß bei *A. crenulata* bei sehr geringer Lichtzufuhr der Stiel kontinuierlich, wenn auch natürlich sehr langsam wächst, aber weder Hutbildung noch Kernteilung erfolgt, obwohl die Stiellänge mit z. T. 10—12 cm wesentlich übersteigert war. Das darf man nach den hier geschilderten Befunden auch erwarten. Es ist hierbei allerdings zu berücksichtigen — und dies gilt auch für die schematische Darstellung der Versuchsergebnisse Abb. 2 —, daß nicht allein die Gesamtlichtmenge entscheidend ist. Die Lichtmengenregel gilt sicher nicht in allen Bereichen und unter allen Umständen (vgl. vorst. Arb.). Zu beachten ist u. a. noch der Intensitätsfaktor (oder vielleicht die täglich gebotene Lichtmenge). Denn bei *A. crenulata* findet unter einer bestimmten Lichtintensität bzw. täglich gebotenen Lichtmenge (600 Lux 4h täglich)

⁴ K. Beth, Z. Naturforschg. 8b, 334 [1953].

Lichtmenge	sehr groß*	groß	klein	sehr klein**
I
II		<div>viel</div> <div>wenig</div>	<div>wenig</div> <div>viel</div>	<div>sehr wenig</div> <div>sehr viel</div>
Stielwachstum	sehr schnell	schnell	langsam	sehr langsam
Hutbildung	sehr früh	früh bzw. gar nicht	spät bzw. gar nicht	sehr spät bzw. gar nicht
Kernteilung	sehr früh	früh	spät	sehr spät bzw. gar nicht

* Z. B. 2500 Lux Dauerlicht.

** Z. B. 600 Lux 4 h Tag.

*** Nur bei *A. crenulata* beobachtet, vgl. Text S. 278.

Abb. 2. Lichtmenge und Zellgröße. Schemat. Darstellung der Wirkung unterschiedlicher Lichtmengen auf Stielwachstum, Hutbildung und Kernteilung nach Versuchen an *Acet. crenulata* (I), die nur äußerst selten hutlose Cystenpflanzen bildet (ähnlich verhält sich *Acet. mediterranea*) und an *Acicularia* (II), die häufig hutlose Cystenpflanzen bilden kann (ähnlich verhalten sich *Acet. polyphysoides* und *Acet. wettsteinii*).

selbst bei jahrelanger Versuchsdauer keine Hutbildung mehr statt, obwohl die bei höheren Intensitäten erforderliche Gesamtlichtmenge weit überschritten ist. Es liegt kein Grund vor, für die Kernteilungsvorgänge ein grundsätzlich anderes Verhalten in

dieser Hinsicht anzunehmen. Es sei noch erwähnt, daß solche Systeme Ausfall der Hutbildung und Kernteilung nicht etwa wegen allgemeiner pathologischer Störung zeigen, sondern durch entsprechende Erhöhung der Intensität bei ausreichender Licht-

menge jederzeit zu normaler Hutbildung und Kernteilung gebracht werden können.

6. Hinsichtlich der Temperaturwirkung auf die Zellgröße der hier untersuchten Arten ist zu sagen, daß eine Erhöhung von 21 auf 27° eine Zellvergrößerung bewirkt, also einen der Lichtverstärkung entgegengesetzten Effekt hervorruft. Dies entspricht den meisten, wenn auch nicht allen Beobachtungen über die endgültige Stiellänge und das Verhältnis der Stielwachstums- und Hutbildungs-Geschwindigkeiten. Man möchte hierin zunächst eine grundsätzlich andersartige Wirkung von Licht und Temperatur sehen. Dies schließt nicht aus, daß sich die bisherigen Versuchsergebnisse mit der einfachen Annahme vereinbaren lassen, daß bei graphischer Darstellung der Wirkung von Licht- und Temperaturerhöhung das Kurvenbild grundsätzlich ähnlich sein kann (vgl. l. c. ¹, Abb. 11). Versuche mit mehr und engeren Temperaturintervallen sind erforderlich, um Genaueres auszusagen. In dem schematischen Überblick der Versuchsergebnisse (Abb. 2) haben wir uns deshalb auf die einheitlichen Lichtwirkungen beschränkt.

7. Zu den hier geschilderten Beobachtungen kann ein Ergebnis an *Eudorina* unmittelbar in Beziehung gesetzt werden. Bei dieser *Phytomonadine* wird durch Dauerbelichtung die Teilung gegenüber dem Wachstum so stark gefördert, daß die Kolonien sich zu Tode teilen ⁵. Umgekehrt hat Klebs ⁶ gezeigt, daß (ähnlich wie bei *A. crenulata*) bei Farnprothallien im Schwachlicht keine Zellteilung, wohl aber Zellvergrößerung erfolgt. Auch die Untersuchungen an *Ödogonium* können hier erwähnt werden ⁷. Im übrigen gibt es zwar sehr viele Beobachtungen, welche die Verschiedenartigkeit von Wachstums- und Teilungsprozessen auf Grund einer andersartigen Abhängigkeit von Außenfaktoren zeigen, das Augenmerk aber ist vorwiegend auf jeweils einen einzigen Prozeß und nicht auf das Zusammenspiel mehrerer Prozesse gerichtet gewesen. Die in dieser und der vorst. Arbeit geschilderten Versuchsergebnisse bestätigen nicht nur die an vielen pflanzlichen Objekten gefundene Regel über geringere Zellgrößen infolge Lichtverstärkung oder Temperaturniedrigung (vgl. z. B. ⁸), sondern zeigen darüber hinaus das Zusammenspiel dreier Zellprozesse: des Stielwachstums, der Hutbildung

(= Auslösung eines neuen Formbildungsvorganges) und der Kernteilung. Diese Prozesse werden durch Änderung eines Außenfaktors in gleicher Weise, aber unterschiedlichem Maße gefördert oder gehemmt, wobei die *Unterschiede* in Beschleunigung oder Hemmung der drei Prozesse wichtig für das Verständnis der Zellgrößen-Änderung sind. Der Einfluß des Lichtes auf die Zellgröße darf wohl im wesentlichen auf die Verhältnisse zwischen der photosynthetisch gewonnenen, für die einzelnen Prozesse verfügbaren und von ihnen benötigten Energie zurückgeführt werden. —

8. Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß früher besprochene Befunde zur Hutbildung eine entscheidende Wirkung des Cytoplasmas auf den Kern erkennen lassen, obwohl andererseits eine unmittelbare und mittelbare Kernabhängigkeit der vorbereitenden Hutbildungsprozesse aufgezeigt werden konnte ^{1, 4}. Diese Schlüsse stehen in Einklang mit Versuchen, welche Beziehungen zwischen Stielwachstum und Kernentwicklung betreffen und besonders die Bedeutung des cytoplasmatischen Energiezustandes zeigen ⁹. Ferner ergeben biochemische Untersuchungen die große Bedeutung des Cytoplasmas ¹⁰. Schließlich ist zu erwähnen, daß auch für den dritten der hier betrachteten Vorgänge, die Auslösung der Kernteilung, eine cytoplasmatische Wirkung schon seit längerer Zeit bekannt ist. Werden bei *A. mediterranea* kleine Hüte auf Zellen mit teilungsbereitem Kern transplantiert, so tritt die Kernteilung verzögert ein, umgekehrt erfolgt verfrühte Teilung, wenn ein kleiner Hut durch einen großen ersetzt wird. Die Kernteilung ist auch verzögert, wenn Zellen mit Hut durch rechtzeitige Amputation zu erneuter Stiel- und anschließend Hutbildung veranlaßt werden; sie erfolgt erst, wenn der neue Hut eine bestimmte Größe erreicht hat. Die Hutamputation kann mindestens 10-mal fortgesetzt werden. Dadurch kann — analog den Befunden an daueramputierten Amöben ¹¹ — das System offenbar dauernd im Wachstum gehalten und die Kernteilung vollkommen unterdrückt werden (s. l. c. ² und eigene unveröffentl. Versuche).

Weitere Versuche werden aufklären müssen, welche stofflichen und energetischen Bedingungen im Cytoplasma charakteristisch und Voraussetzung für das Stielwachstum, die Hutbildung und die Kernteilung

⁵ M. Hartmann, Arch. Protistenkunde 43, 223 [1921].

⁶ Sitzgsber. Heidelb. Akad. Wiss. mathem.-naturw. Kl. (1916, 1917).

⁷ H. Freund, Planta 5, 520 [1928].

⁸ E. Bünning, Lehrb. Pflanzenphysiologie 2—3, 3. Aufl., Springer 1953.

⁹ J. Hämmerling, 8me Congr. Intern. Botan. Paris 1954, im Druck; Exp. Cell Res. im Druck; H. Stich, Chromosoma, im Druck; G. Wenz, Planta, im Druck.

¹⁰ J. Brachet, Colston Papers VII, 91, London 1954.

¹¹ M. Hartmann, Biol. Zbl. 42, 364 [1922].

sind. Hierbei wird man u. a. auch prüfen müssen, warum die Kernteilung normalerweise erst nach der Huthbildung einsetzt, obwohl sie offenbar einen geringeren Energiebedarf als letztere hat. Vielleicht

kann in diesem speziellen Fall schon die Untersuchung der Kernentwicklung verschiedener Arten wie *Acet. mediterranea* und *Acicularia* bei bestimmten Umweltbedingungen etwas weiterführen.

Synthese und Abbau der Polyphosphate von *Acetabularia* nach autoradiographischen Untersuchungen des ^{32}P -Stoffwechsels*

VON HANS STICH

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. Hämmerling, Wilhelmshaven

(Z. Naturforsch. 10 b, 281—284 [1955]; eingegangen am 19. Januar 1955)

Mit Hilfe von ^{32}P wurde der Einbau und Ausbau von Phosphor in die im Cytoplasma liegenden Polyphosphatgrana von *Acetabularia mediterranea* bestimmt. Im Verhältnis zu der langen Lebensdauer der Zelle haben die Polyphosphate einen sehr schnellen Stoffumsatz. Wie aus Verdunkelungs- und Giftexperimenten (2,4-Dinitrophenol und Trypaflavin) hervorgeht, ist der Einbau von ^{32}P in die Polyphosphate vom normalen Ablauf der oxydativen Phosphorylierung abhängig.

Polyphosphate (hochpolymerisierte Metaphosphate) scheinen bei phylogenetisch tief stehenden Organismen weit verbreitet zu sein: in Bakterien^{1, 2, 3}, in Algen^{4, 5} sowie niederen⁶ und höheren⁷ Pilzen. Außer diesen Gruppen wurden sie nur, und auch da ausnahmsweise, bei Insekten nachgewiesen⁸. Die Fermente hingegen, die Polyphosphate in vitro zu spalten vermögen, finden sich sowohl in diesen als auch in Organismen, bei denen nach heutiger Ansicht keine Polyphosphate vorkommen. So konnte z. B. Götte⁹ den Nachweis erbringen, daß in den Säugertierkörper gebrachte Polyphosphate durch Leber und Milz gespalten werden können.

Die Ausbildung und der Abbau der Polyphosphate enthaltenden Grana bei der einzelligen Grünalge *Acetabularia* ist vom Zustand der Zelle abhängig. Aus Verdunkelungs-, Regenerations- und Trypaflavin-Experimenten wurde geschlossen, daß die Synthese im wesentlichen vom Ablauf der Photosynthese, der Abbau durch einen Verbrauch während des Zellstoffwechsels erfolgt⁵. Diese Versuche wurden fortgesetzt und erweitert, wobei der Umsatz der Polyphosphate mit Hilfe von ^{32}P autoradiographisch bestimmt

wurde. Eine Analyse der Wirkung von 2,4-Dinitrophenol und Verdunklung auf die Einlagerung von ^{32}P in die Polyphosphate sollte einen weiteren Einblick in die Abhängigkeit der Polyphosphatsynthese bringen, um so eine Vorstellung über die noch unklare Funktion dieses Stoffes im Zellhaushalt zu erlangen.

Material und Methode

Für die Versuche wurde *Acetabularia mediterranea* verwendet, die nach der von Hämmerling¹⁰ beschriebenen Methode kultiviert wird. Die Aktivierung der Zellen mit ^{32}P wurde schon früher genau beschrieben, so daß eine weitere Erörterung sich erübrigt¹¹. Für den autoradiographischen Nachweis des ^{32}P wurde die von Pelc¹² ausgearbeitete Technik mit den „Kodak Autoradiographic Plates“ angewandt¹². Die Polyphosphate der Grana des Cytoplasmas wurden nach den von Stich⁵ aufgeführten Methoden nachgewiesen.

Photosynthese und Ausbildung der Polyphosphatgrana

In einer vorangegangenen Untersuchung konnte gezeigt werden, daß nach Verdunklung der *Acetabu-*

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

¹ J. Ebel, C. R. hebd. Séances Acad. Sci. 228, 1312 [1949].

² G. Bringmann, Zbl. Bakteriell., Parasitenkunde, Infektionskrankh. Hyg., I. Abt., Orig. 156, 493 [1950].

³ F. Winder u. J. Denny, Nature [London] 174, 353 [1954].

⁴ H. Albaum, A. Achatz, S. Hutner u. A. Hirschfeld, Arch. Biochemistry 29, 210 [1950].

⁵ H. Stich, Z. Naturforsch. 8 b, 36 [1953].

⁶ J. Wiame, Biochim. biophysica Acta [Amsterdam] 1, 234 [1947].

⁷ T. Mann, Biochem. J. 38, 339 [1945].

⁸ St. Niemierko u. W. Niemierko, Nature [London] 166, 268 [1950].

⁹ H. Götte, Z. Naturforsch. 8 b, 173 [1953].

¹⁰ J. Hämmerling, Arch. Protistenkunde 97, 7 [1944].

¹¹ J. Hämmerling u. H. Stich, Z. Naturforsch. 9 b, 199 [1954].

¹² S. Pelc, Nature [London] 160, 749 [1949].

** Herr Pelc gab Herrn Hämmerling während eines Aufenthaltes in London dankenswerte praktische Informationen.