

ster) Ommatidien aufgetragen. Wegen des nunmehr nur dem einfachen Ommatidienwinkel entsprechenden Reizabstands ist sie gegen die gemessene Kurve um den Faktor 0.5 zu geringeren Geschwindigkeiten verschoben. — Diese Kurve erklärt jedoch noch nicht die Reaktionen auf so geringe Mustergeschwindigkeiten wie  $0,02^\circ/\text{sec}$ . Sie müssen sich daraus herleiten, daß der Ommatidienwinkel von rund  $7^\circ$  nur solange den *maßgebenden Reizwinkelabstand* darstellt, als dies durch einen Rasterzylinder mit entsprechend weit voneinander entfernten schmalen Schlitzern erzwungen wird. Da dies bei freiem Gesichtsfeld nicht der Fall ist, kann dort auch der viel geringere Winkelabstand zwischen den einander zugekehrten *Rändern* zweier Ommatidien-Gesichtsfelder als wirksamer Reizabstand eintreten. Dem ist auf Abb. 5 durch den mit  $F_{\sim 0,1\varphi}$  bezeichneten Kurvenzug Rechnung getragen. Die Form dieses Kurventeils und ebenso etwaige Einflüsse der Gesichtsfeldbreite auf die übrigen Abschnitte der Reaktion sind

experimentell und rechnerisch noch nicht bestimmt worden. Abb. 5 hat insofern hypothetischen Charakter. Sie soll in vorläufiger Weise folgenden Tatbestand veranschaulichen: Das Zusammenschalten sowohl benachbarter wie übernächster Ommatidien und die Breite der Gesichtsfelder der Einzelommatidien erweitern die Geschwindigkeits-Spanne, die das Käferauge beherrscht, um mehr als 1,5 Zehnerpotenzen über denjenigen Bereich hinaus, den ihm der Autokorrelations-Zusammenhang bei definiertem Reizabstand bieten könnte.

Meiner Frau danke ich für das Sammeln der Versuchstiere und für das Assistieren bei allen Experimenten, Herrn Dr. W. REICHARDT für wertvolle Anregungen und die Durchsicht des Manuskriptes, Herrn cand. P. KUNZE für die Herstellung des Streifenzylinders auf photographischem Wege und für die Bestimmung der optimalen theoretischen Kurve und der Zeitkonstanten des Systems aus den experimentellen Daten und Herrn stud. G. WEIRICH für Hilfe beim Fertigstellen der Abbildungen.

## Die Wirkung von Strahlen auf *Acetabularia*

### III. Mitt.: Die Wirkung von Röntgenstrahlen und ultravioletten Strahlen auf kernhaltige Teile von *Acetabularia mediterranea*

Von ERICH SIX \*

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven, Abt. HÄMMERLING  
(Z. Naturforschg. **13 b**, 6—14 [1958]; eingegangen am 12. August 1957)

Es wird der Einfluß von Röntgenstrahlen und ultravioletten Strahlen verschiedener Wellenlängen auf kernhaltige Zellteile von *Acetabularia mediterranea* untersucht. Die Röntgenbestrahlung führt zu einer Verminderung des Regenerationsvermögens der Zellteile, zu einer Verringerung der Cystenbildung der Regenerate und zu einer Herabsetzung der Lebensfähigkeit der Cysten. Erst nach einer Dosis von 400 kr ist das Regenerationsvermögen fast völlig zerstört. Die Fähigkeit zur Bildung fortpflanzungsfähiger Gameten geht bereits nach 40 kr verloren. Die Wirkung von UV-Bestrahlungen ist demgegenüber sehr gering. Es wird geschlossen, daß die beobachteten Leistungen der kernhaltigen Zellteile wesentlich durch den Zellkern bestimmt sind, der im Rhizoid gegen die UV-Strahlung weitgehend abgeschirmt ist. Erfolgt eine vollständige Regeneration bis zur Hutbildung, so scheinen Größe und Gestalt der ausgewachsenen Regenerate nicht wesentlich von der Röntgenbestrahlung beeinflusst zu sein. In den meisten Fällen bilden Hutregenerate auch Cysten.

In den vorangegangenen Veröffentlichungen<sup>1,2</sup> war über die Wirkung von Röntgenstrahlen und ultravioletten Strahlen auf *kernlose* Zellteile von *Acetabularia* berichtet worden. Für beide Strahlenarten hatte sich hierbei eine mit wachsender Dosis zunehmende Schädigung des Cytoplasmas, d. h. eine Verminderung seiner Leistungsfähigkeit (Lebens-

dauer und Formbildungsvermögen) ergeben. Die vorliegende Untersuchung befaßt sich in Fortführung der von HÄMMERLING<sup>3</sup> begonnenen Versuche mit der Strahlenwirkung auf *kernhaltige* Zellteile. Hierbei ist zu beachten, daß in jedem Fall auch das Cytoplasma des der Strahlung ausgesetzten Systems bestrahlt wurde, also nicht der Kern allein.

\* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

<sup>1</sup> E. SIX, Z. Naturforschg. **11 b**, 463 [1956].

<sup>2</sup> E. SIX, Z. Naturforschg. **11 b**, 598 [1956].

<sup>3</sup> J. HÄMMERLING, Z. Naturforschg. **11 b**, 217 [1956].

Demnach ist außer mit direkten Strahlenwirkungen auf den Zellkern, die sich sekundär auf das Cytoplasma auswirken können, auch mit primär cytoplasmatischen Effekten zu rechnen, die ihrerseits möglicherweise zu einer indirekten Wirkung auf den Zellkern führen können.

Ein gesundes kernhaltiges Zellstück von *Acetabularia* wächst zu einer normalen Pflanze aus und bildet nach Abschluß der Wachstumsphase normale Cysten mit fortpflanzungsfähigen Gameten. Bei den hier beschriebenen Versuchen befand sich der Zellkern während der Bestrahlung und noch längere Zeit danach in der Interphase. Die in dieser Hinsicht gesicherte Homogenität des Versuchsmaterials ist als ein besonderer Vorteil des verwendeten Objektes anzusehen. Es läßt sich so zwischen Strahlenwirkungen unterscheiden, die sich manifestieren, solange sich der Kern des bestrahlten Systemes in der Interphase befindet, und solchen, die erst nach Einsetzen der Kernteilungen erkennbar werden. Die Untersuchungen über den Einfluß der Bestrahlungen auf das Überleben, den zeitlichen Verlauf der Regeneration der kernhaltigen Systeme und ihre „Endleistung“ hinsichtlich Stielwachstum und Hutbildung betreffen die erstgenannte Gruppe von Strahlenwirkungen. Zur zweiten Gruppe gehören der Einfluß der Bestrahlungen auf die Cystenbildung sowie die Lebensfähigkeit der Cysten, die Gametenbildung in den Cysten und die Fortpflanzungsfähigkeit der Gameten.

### Material und Methoden

Als Ausgangsmaterial dienten die am hiesigen Institut gehaltenen Kulturen von *Acetabularia mediterranea*. Für die Versuche wurden nur solche Pflanzen ausgewählt, die sich kurz vor der Hutbildung befanden und die daher einen Zellkern maximaler Größe besaßen<sup>4</sup>. Die Herstellung der kernhaltigen Teile erfolgte, wie üblich, durch Amputation ganzer Pflanzen mittels einer feinen Schere. Bei der Mehrzahl der Versuchsserien wurde fast der gesamte Stiel (bis auf ca. 1 mm) vom Rhizoid abgetrennt, in dem sich bekanntlich der Kern befindet. Die Bestrahlung erfolgte dann entweder 1 bis 2 Tage danach, so daß sich inzwischen ein Stielregenerat von 1–2 mm Länge bilden konnte (Gesamtlänge des Systems 2–3 mm), oder es wurde zunächst die Bildung eines etwa 10 mm langen Stielregenerates abgewartet. In einer Versuchsserie erfolgte die Amputation

10 mm vom basalen Zellende entfernt, so daß für die Bestrahlung ca. 10 mm lange kernhaltige „Hinterstücke“ zur Verfügung standen. Eine Zusammenstellung des für die Bestrahlungen verwendeten Materials bringt Tab. 1.

Serie	Kultur	$t_0$	$L_0$
R 2	mF 3 a	1 bzw. 7 d	2 mm
R 2a	„ a	1 „	2 „
R 3	„ b	2–3 „	1,5 „
U 2	„ c	3 „	10 „
U 2a	„ c	5 „	10 „
U 3	„ d	11–12 „	8,0 „ *
U 5	mF9–11a	2 „	2,5 „
U 7	„ b	2 „	10 „

Tab. 1. Verwendete Kulturen, Zeitspanne  $t_0$  zwischen Amputation und Bestrahlung, ungefähre Ausgangslänge  $L_0$  des Stieles am Bestrahlungstag.\*: Länge der nach der Amputation gebildeten Stielregenerate.

Für die Serien R 2, R 3, U 2 und U 3 fand das gleiche Ausgangsmaterial Verwendung wie für die entsprechenden Versuchsserien mit kernlosen Zellteilen. Die Röntgenbestrahlungen (R 2 und R 3) sowie die UV-Bestrahlungen der Serie U 2 fanden in Frankfurt\* statt, die übrigen UV-Bestrahlungen in Wilhelmshaven. Weitere Angaben, insbesondere über die Durchführung der Bestrahlungen, mögen in den vorangegangenen Veröffentlichungen nachgelesen werden.

Nach der Bestrahlung (bzw. nach dem Rücktransport nach Wilhelmshaven) wurden die Zellteile in normalen Kulturbedingungen (Erdschreiber, Lichtsonne; vgl. hierzu l. c.<sup>5,6</sup>) gehalten. Am Tage nach der Bestrahlung wurden diejenigen Zellteile, die starke Plasmakontraktionen zeigten, gezählt und bei einigen Versuchsreihen getrennt weiterbeobachtet, um festzustellen, ob sie regenerierten oder abgestorben waren. Circa 2 Wochen nach der Bestrahlung wurde das Stielwachstum und 2 bis 5 Wochen nach Bestrahlung die Hutbildung bestimmt. Beide Prozesse waren bei den zur Prüfung gewählten Zeiten noch nicht abgeschlossen. Später wurden dann in verschiedenen Zeitabständen die inzwischen entstandenen Cystenpflanzen isoliert und in Seewasser bei Tageslicht aufgehoben. Bei einigen Serien wurden Stiellänge, Hutdurchmesser und Hutform der Cystenpflanzen sowie der ohne Cystenbildung abgestorbenen Hutzpflanzen bestimmt. Bei den Serien R 2, R 3, U 2 und U 5 wurden jeweils ca. 4–6 Monate nach der Bestrahlung die „guten“ Cystenhüte ausgezählt, d. h. diejenigen Cystenhüte, bei denen noch keine Cysten oder jedenfalls nicht mehr als schätzungsweise 20% der Cysten abgestorben waren. Bei Serie R 2 wurden die gebildeten Cysten weiter daraufhin geprüft, ob aus ihnen fortpflanzungsfähige Gameten zu erhalten waren. Um das Ausschwärmen der Gameten auszulösen, wurden die Cysten 2–3 Minuten lang in dest. Wasser gebadet<sup>7</sup>.

<sup>4</sup> K. BETH, Z. Naturforschg. **8b**, 771 [1953].

\* Max-Planck-Institut für Biophysik.

<sup>5</sup> J. HÄMMERLING, Arch. Protistenkunde **97**, 7 [1944].

<sup>6</sup> K. BETH, Z. Naturforschg. **8b**, 334 [1953].

<sup>7</sup> J. HÄMMERLING, Arch. Protistenkunde **83**, 57 [1934].

## Ergebnisse

### A. Einwirkung von Röntgenstrahlen

1. Bei Serie R2 wurden im Dosisbereich von 0 – 200 kr unter jeweils ca. 40 bestrahlten Rhizoiden keine unmittelbaren Plasmakontraktionen beobachtet. Nach 400 kr kontrahierte bei 21 von 42 Rhizoiden das Plasma unmittelbar nach der Bestrahlung bis auf kleine, mehr oder weniger isolierte Bezirke. Die weitere Beobachtung ergab, daß sämtliche Rhizoide, die kurz nach der Bestrahlung starke Plasmakontraktionen zeigten, abgetötet waren. Auch bei allen anderen Röntgenbestrahlungen kernhaltiger Teile ließ sich aus dem Auftreten starker Plasmakontraktionen stets auf die Abtötung dieser Teile schließen. Einige weitere Rhizoide starben ohne erkennbares Regenerationsvermögen ab, ohne anfänglich Plasmakontraktionen zu zeigen. Insgesamt starben in der 400-kr-Gruppe 29 Rhizoide (= 69%) „sofort“, d. h. ohne jedes erkennbare Regenerationsvermögen ab. Die Auszählung erfolgte 6 Tage nach der Bestrahlung. Es wurde nie beobachtet, daß eine Regeneration bestrahlter Teile erst später erkennbar wurde. Bei den mit geringeren Dosen bestrahlten Gruppen der Serie R2 waren keine Rhizoide „sofort“ abgetötet worden. Serie R3 erwies sich, wie aus Tab.2 hervorgeht, als strahlenempfindlicher. Die Ursache hierfür blieb ungeklärt, jedoch wurden entsprechende Unterschiede auch für die mittlere Lebensdauer der kernlosen Vorderstücke dieser Serien gefunden<sup>2</sup>.

Q	N	tot
0 kr	61	0
10 „	59	0
20 „	61	0
40 „	61	0
70 „	60	1
100 „	61	1
200 „	61	6

Tab. 2. Anzahl der unmittelbar nach Röntgenbestrahlung abgestorbenen Rhizoide der Serie R3. Die Auszählung erfolgte 6 Tage nach der Bestrahlung. N: Anzahl der bestrahlten Rhizoide; Q: Strahlendosis.

2. Eine durch die Bestrahlung bewirkte Verminderung des Regenerationsvermögens der Rhizoide der Serie R2 zeigte sich bei der Hutbildung (Tab. 3). Es nahm nicht nur der Prozentsatz  $p_H$  der insgesamt zur Hutbildung kommenden Teile in Abhängigkeit von der Strahlendosis ab, sondern die Bestrahlung verzögerte auch die Hutbildung. (Vgl. die Spalte für

$p_H$  in Tab. 3.) Denn während 36 Tage nach der Bestrahlung bereits 76% der überhaupt zur Hutbildung gelangenden Regenerate der unbestrahlten Gruppe Hüte zeigten, betrug bei der 40-kr-Gruppe die Zahl der bereits gebildeten Hüte erst 40% des Endwertes ( $N_H$ ); bei der 200-kr-Gruppe war noch gar kein Hut angelegt.

3. Die Wuchsrate des Stieles hängt ebenfalls von der applizierten Strahlendosis ab. Dies geht aus den 16 Tagen nach der Bestrahlung erfolgten Längenmessungen für Serie R3 hervor (Abb. 1), ebenso

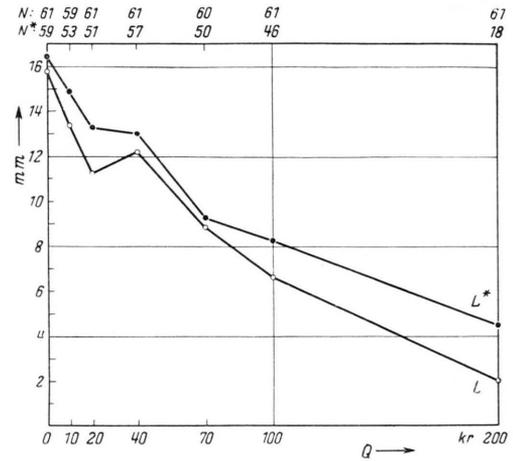


Abb. 1. Das Stielwachstum bestrahlter Rhizoide der Serie R3 in Abhängigkeit von der Röntgenstrahlendosis, gemessen 16 Tage nach der Bestrahlung. Q: Dosis; N: Anzahl der bestrahlten Rhizoide. N\*: Anzahl der Rhizoide mit erkennbarem Regenerationsvermögen (d. h. Stielänge mindestens 3 mm). L: Mittlere Stielänge, bezogen auf alle N-Rhizoide. L\*: Mittlere Stielänge der regenerierenden Teile, bezogen auf die N\* regenerierenden Rhizoide.

daraus, daß trotz der infolge der Bestrahlung verzögerten Hutbildung die mittlere Stielänge L bei der Hutbildung unverändert blieb (Tab. 3).

4. Die mit 400 kr bestrahlten Rhizoide der Serie R2 erwiesen sich so stark geschädigt, daß sie alle bald (nach bestenfalls knappem Stielwachstum) abstarben.

5. Ob die Häufigkeit der typischen Hüte bei den Hutpflanzen ( $p_H$ ) dosisunabhängig ist, die Endgröße der Hüte dagegen für Dosen ab 70 kr verringert ist, läßt sich an Hand der in Tab. 3 wiedergegebenen Ergebnisse nicht entscheiden. Ebenso bleibt es fraglich, ob einige andere in verschiedenen Fällen beobachtete Regenerationsstörungen eine Bestrahlungsfolge darstellen, da sie gelegentlich auch bei unbestrahlten Zellen auftreten. Genannt seien das Abbrechen bereits gebildeter Hüte, Plasmakontraktionen im Stielregenerat, denen ein erneutes Auswachsen des Stieles folgen konnte, sowie eine abnorm große Stielänge hutlos bleibender Pflanzen.

$Q$ [kr]	$N$	$N_H$	$P_H$ [%]	$L$ [mm]	$p_H$ [%]	$F$ [mm <sup>2</sup> ]	$p_T$ [%]
0	40	34	76	31	85	31	58
10	41	29	[86]*	30	71	37	79
20	40	26	[69]*	29	65	31	61
40	40	25	40	31	62,5	32	72
70	40	13	31	31,5	32,5	25	38
100	42	11	27	26	26	27	55
200	39	2	0	[33]	5	[19]	[50]
400	42	0	—	—	0	—	—

Tab. 3. Das Regenerationsvermögen der Rhizoide der Serie R 2 in Abhängigkeit von der Röntgenstrahlendosis.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der bestrahlten Rhizoide.  $N_H$ : Anzahl der insgesamt entstandenen Hutpflanzen.  $p_H$ : Prozentsatz der 36 Tage [\* : 44 Tage] nach der Bestrahlung entstandenen Hutpflanzen, bezogen auf  $N_H$ .  $L$ : Mittlere Länge der Hutpflanzen. Da das Stielwachstum beim Einsetzen der Hutbildung aufhört (vgl. z. B. l. c. 8), entspricht  $L$  der endgültigen Länge der Hutpflanzen.  $P_H$ : Prozentsatz der insgesamt entstandenen Hutpflanzen, bezogen auf  $N$ .  $F$ : Mittlere Hutfläche (geschätzt).  $p_T$  Prozentsatz der gebildeten typischen Hüte, bezogen auf  $N_H$ .

$Q$ [kr]	R 2			R 2a			R 3		
	$N$	$P_C$ [%]	$P_L$ [%]	$N$	$P_C$ [%]	$P_L$ [%]	$N$	$P_C$ [%]	$P_L$ [%]
0	40	75	57,5	29	86	66	61	61	33
10	41	68	46				59	56	30,5
20	40	60	35	28	46	0	61	59	13
40	40	57,5	2,5				61	54	5
70	40	25	0				60	38	0
100	42	21	0	20	40	0	61	18	0
200	39	5	0	27	7	0	61	3	0
400	42	0	—	20	0	—			

Tab. 4. Cystenbildung der Regenerate von Rhizoiden der Serien R 2, R 2a und R 3 nach Röntgenbestrahlung.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der bestrahlten Rhizoide.  $P_C$ : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .  $P_L$ : Prozentsatz der entstandenen „guten“ Cysten (mit mindestens ca. 80% lebenden Cysten), bezogen auf  $N$ .

6. Die Zahl der bei den verschiedenen Bestrahlungsgruppen beobachteten Pflanzen mit Cystenbildung ist kaum niedriger als die Zahl der überhaupt gebildeten Hutpflanzen. Für die Cystenhutbildung ergibt sich daher praktisch die gleiche Dosisabhängigkeit wie für die Hutbildung selbst. Dagegen nimmt die Zahl der Pflanzen, die lebensfähige Cysten bilden, mit wachsender Dosis stärker ab als die Zahl sämtlicher Cystenhut-Pflanzen (Tab. 4 und Abb. 2). Für Dosen  $> 40$  kr wurden 4–6 Monate nach der Bestrahlung keine Hüte mit noch lebenden Cysten beobachtet.

Bei Approximation der in Abb. 2 wiedergegebenen Dosisabhängigkeit des Prozentsatzes der gebildeten Cysten (Hüte) durch eine Exponentialfunktion gemäß  $P_C \approx e^{-v_C Q}$  ( $Q$ =Strahlendosis) ergibt sich ein formales Treffvolumen  $v_C \approx 8 \cdot 10^{-18} \text{ cm}^3$ . Dabei ist, wie üblich, angenommen, daß ein Treffereignis einer durchschnittlichen Energieabsorption von 32,5 eV entspricht. Da die Zahl der überhaupt entstandenen Hutpflanzen nur wenig von der Zahl der später auch Cysten bildenden Pflanzen abweicht, kann etwa das gleiche Treff-

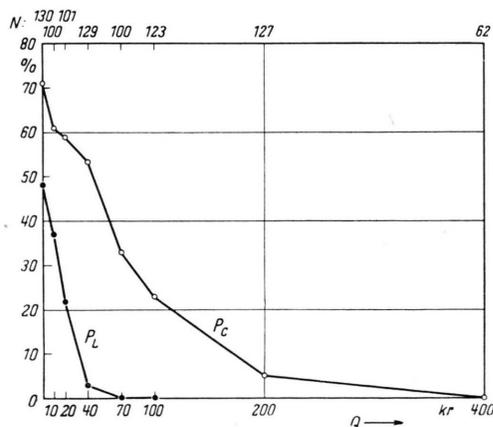


Abb. 2. Die Cystenbildung der Regenerate bestrahlter Rhizoide und die Lebensfähigkeit der gebildeten Cysten in Abhängigkeit von der Röntgenstrahlendosis. Zusammenfassung der Ergebnisse der Serien R 2, R 2a und R 3.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der bestrahlten Rhizoide.  $P_C$ : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .  $P_L$ : Prozentsatz der „guten“ Cysten (mit mindestens ca. 80% lebender Cysten), bezogen auf  $N$ .

volumen auch für die Schädigung der Hutbildungsfähigkeit (Tab. 3) angesetzt werden. Dem Anfangsteil der Kurve für  $P_L$  (Prozentsatz der Pflanzen mit „guten“ Cysten) entspricht bei Annahme einer exponentiellen Dosisabhängigkeit ein formales Treffvolumen  $v_L \approx 4 \cdot 10^{-17} \text{ cm}^3$ .

7. Bei Serie R 2 erfolgte 8 Monate nach der Bestrahlung eine Prüfung der Fortpflanzungsfähigkeit der bis zur Cystenbildung gekommenen Regenerate. Dabei zeigte sich, daß sich von Cystenhüten, die dann noch überwiegend grüne Cysten enthielten, auch (nach Kopulation der aus den Cysten kommenden Gameten) Keimlinge erhalten ließen. Bei dieser Probe wurden jeweils 5 „gute“ Cystenhüte zusammengenommen. Die Cysten der Regenerate der der nicht oder nur mit 10 kr bestrahlten Rhizoide lieferten viele Keimlinge, einige Keimlinge auch die Cysten der 20-kr-Gruppe. Von der 40-kr-Gruppe stand nur ein einziger Cystenhut zur Verfügung, dessen Cysten zum großen Teil schon abgestorben erschienen. In diesem Fall wurden keine Keimlinge beobachtet.

### B. Einwirkung von ultravioletten Strahlen

1. Die *ca. 10 mm* langen kernhaltigen Hinterstücke der Serie U 2 erhielten Bestrahlungen bei den Wellenlängen  $\lambda = 254$  bzw. 281 oder 297  $m\mu$ . Die Strahlendosis wurde dabei in Vielfachen einer „Bestrahlungseinheit“

$$1 \text{ BE} = 8,55 \cdot 10^4 \text{ erg/cm}^2$$

gemessen.

Unmittelbar nach der Bestrahlung einsetzende Plasmakontraktionen, die sich z. T. bis in die einzelnen Rhizoidäste der betreffenden Hinterstücke erstreckten, fanden sich mit größerer Häufigkeit nur

$\lambda$ [ $m\mu$ ]	$Q$ [BE]	$N$	kontrahiert nach 1d	tot * nach 14d
—	0	50	0	0
254	16	50	4	1
	32	50	28	11
281	16	50	1	0
	32	50	0	0
	64	50	22	4
297	16	50	0	0
	32	50	0	0
	64	50	0	0

Tab. 5. Plasmakontraktionen und Abtötung von kernhaltigen 1 cm langen Hinterstücken durch UV-Bestrahlung (Serie U 2).  $\lambda$ : UV-Wellenlänge.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der bestrahlten Zellteile. \*: Das heißt ohne Regeneration abgestorben.

	$\lambda$ [ $m\mu$ ]	$Q$ [BE]	$n$	$L$ [mm]	$p_H^*$ [%]	$p_H$ [%]
A	—	0	50	19	24	48
	254	16	46	20	13	35
		32	22	21	0	18
	281	16	49	18,5	10	65
		32	50	19	8	50
		64	28	17	4	36
	297	16	50	18,5	36	64
		32	50	18	22	52
64		50	18	34	68	
B	254	16	3	5	0	0
		32	17	6	0	0
	281	16	1	7	0	0
		64	18	10	0	0

Tab. 6. Die Regeneration kernhaltiger, 10 mm langer Hinterstücke, 14 Tage nach UV-Bestrahlung bestimmt. A: Bei Hinterstücken, deren Plasma nicht kontrahierte. B: Bei Hinterstücken, deren Plasma nach der Bestrahlung kontrahierte.  $\lambda$ : UV-Wellenlänge.  $n$ : Anzahl der regenerierenden Teile.  $L$ : Mittlere Stiellänge.  $p_H$ : Prozentsatz der entstandenen Hutzpflanzen, bezogen auf  $n$ .  $p_H^*$ : Prozentsatz der Pflanzen, deren Hut bereits einen Durchmesser von mindestens 3 mm aufwies, also vermutlich früher angelegt war als die Hüte mit geringerem Durchmesser, bezogen auf  $n$ .

nach einer Bestrahlung mit 32 BE bei 254  $m\mu$  bzw. 64 BE bei 281  $m\mu$ . Im Gegensatz zu den Befunden nach Einwirkung von Röntgenstrahlen regenerierte jedoch die Mehrzahl der anfänglich starke Plasmakontraktionen zeigenden Teile (Tab. 5). Bei den Teilen, die ohne Plasmakontraktionen blieben, ergab sich ein deutlicher Einfluß der Bestrahlungen auf den zeitlichen Verlauf der Regeneration nur für die Verzögerung der Hutbildung nach Einwirkung der 254- $m\mu$ - und der 281- $m\mu$ -Strahlung (Tab. 6, vgl. besonders die Spalte für  $p_H^*$ ).

$\lambda$ [ $m\mu$ ]	$Q$ [BE]	$N$	$P_H$ [%]
—	0	50	64
254	16	50	70
	32	50	62
281	16	50	76
	32	50	72
	64	50	64
297	16	50	80
	32	50	66
	64	50	76

Tab. 7. Der endgültig erreichte Prozentsatz  $P_H$  an Hutzpflanzen nach UV-Bestrahlung kernhaltiger Hinterstücke der Serie U 2 in Abhängigkeit von der Wellenlänge  $\lambda$  und der Strahlendosis  $Q$ .  $N$ : Anzahl der bestrahlten Zellteile.

	$\lambda$ [m $\mu$ ]	$Q$ [BE]	$n$	$n_H$	$L$ [m $\mu$ ]	$F$ [mm <sup>2</sup> ]	$p_T$ [%]
A	—	0	50	32	22	43	77
	254	16	46	33	23	31	64
		32	22	18	24	32	76
		64	49	37	20	35	87,5
	281	32	50	36	21	38	71,5
		64	28	21	20	32	65
		16	50	40	21	36	81
	297	32	50	33	21	36	77
		64	50	38	19	37	94,5
		16	3	2	[30]	[33]	[100]
	B	32	17	13	27	36	42
		16	1	1	[29]	[50]	[100]
281		64	18	11	24	38	64

Tab. 8. Die endgültige Regenerationsleistung kernhaltiger Hinterstücke der Serie U 2 nach UV-Bestrahlung. A : Bei Hinterstücken, deren Plasma nicht kontrahierte. B : Bei Hinterstücken, deren Plasma nach der Bestrahlung kontrahierte.  $\lambda$  : UV-Wellenlänge.  $Q$  : Dosis.  $n$  : Anzahl der regenerierenden Teile.  $n_H$  : Anzahl der entstandenen Hutpflanzen.  $L$  : Mittlere Stiellänge der Hutpflanzen.  $F$  : Mittlere Hutfläche (geschätzt).  $p_T$  : Prozentsatz der typischen Hüte, bezogen auf  $n_H$ .

Die endgültige Regenerationsleistung der kernhaltigen Hinterstücke, gemessen an dem Prozentsatz  $p_H$  der insgesamt in den verschiedenen Bestrahlungsgruppen gebildeten Hutpflanzen, ließ keine deutliche Auswirkung der Bestrahlung erkennen (Tab. 7).

Dies gilt auch für die endgültige Größe der Regenerate (Mittelwerte der endgültigen Stiellänge  $L$  und der abgeschätzten Hutfläche  $F$ ) sowie für die relative Häufigkeit  $p_T$  der typischen Hüte, selbst bei getrennter Auswertung der Regenerationsleistung derjenigen Hinterstücke, deren Plasma nach der Bestrahlung kontrahierte (Tab. 8). Bei einer Gruppe (254 m $\mu$ ; 32 BE) zeigten derartige Regenerate zwar etwas abweichende Werte für  $p_T$  und  $L$ , jedoch ist zu bedenken, daß infolge der relativ längeren Regenerationszeit solcher anfangs Plasmakontraktionen zeigenden Teile bei einem Vergleich mit anderen Regeneraten sekundäre Einflüsse während der Regeneration nicht ausgeschlossen werden können.

Auch auf die Zahl der bei den verschiedenen Bestrahlungsgruppen der Serie U 2 entstandenen Cystenhut-Pflanzen und auf die Lebensfähigkeit der Cysten blieben die UV-Bestrahlungen ohne erkennbaren Einfluß (Tab. 9). Die Cystenbildung der Regenerate solcher Hinterstücke, deren Plasma nach der Bestrahlung starke Kontraktionen zeigte, war nicht wesentlich schlechter als bei Regeneraten von Teilen, die in gleicher Weise bestrahlt wurden, jedoch ohne Plasmakontraktionen blieben.

$\lambda$ [m $\mu$ ]	$Q$ [BE]	$N$	$P_C$ [%]	$P_L$ [%]
—	0	50	64	46
254	16	50	70	44
	32	50	72	34
	64	50	76	40
281	32	50	72	46
	64	50	62	46
	16	50	80	36
297	32	50	66	32
	64	50	76	40
	16	50	76	40

Tab. 9. Die Cystenbildung der Regenerate kernhaltiger Hinterstücke der Serie U 2 nach UV-Bestrahlung.  $\lambda$  : UV-Wellenlänge.  $Q$  : Dosis.  $N$  : Anzahl der bestrahlten Teile.  $P_C$  : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .  $P_L$  : Prozentsatz der „guten“ Cystenhüte (mit mindestens ca. 80% lebenden Cysten), bezogen auf  $N$ .

$\lambda$ [m $\mu$ ]	$Q$ [BE]	A			B		
		$n$	$p_C$	$p_L$	$n$	$p_C$	$p_L$
			[%]	[%]		[%]	[%]
254	16	46	72	46	3	67	33
	32	22	82	50	17	76	35
281	64	28	71	61	18	61	33

Tab. 10. Die Cystenbildung der Regenerate kernhaltiger Hinterstücke der Serie U 2 nach UV-Bestrahlung. A : Bei Hinterstücken, deren Plasma nicht kontrahierte. B : Bei Hinterstücken, deren Plasma nach der Bestrahlung kontrahierte.  $\lambda$  : UV-Wellenlänge.  $Q$  : Dosis.  $n$  : Anzahl der regenerierenden Teile.  $p_C$  : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $n$ .  $p_L$  : Prozentsatz der „guten“ Cystenhüte (mit mindestens ca. 80% lebenden Cysten), bezogen auf  $n$ .

$Q$ [BE]	$N$	$P_K$ [%]	tot	$P_H$ [%]	$L$ [mm]	$F$ [mm <sup>2</sup> ]	$p_T$ [%]	$P_C$ [%]	$N'$
0	48	0	0	83	36	21	42	56	36
17,3	48	4	0	92	33	18	20	70	40
34,6	48	4	0	81	32	24	50	68	36
69	48	73	0	83	32	26	54	73	37
138	48	100	0	73	27	23	72	62,5	32

Tab. 11. Das Regenerationsvermögen und die Cystenbildung der Regenerate von Rhizoïden der Serie U 5 nach UV-Bestrahlung ( $\lambda=254\text{ m}\mu$ ).  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der bestrahlten Rhizoïde.  $P_K$ : Prozentsatz der Rhizoïde, die am Tage nach der Bestrahlung Plasmakontraktionen zeigten. Tot: Ohne erkennbares Regenerationsvermögen abgestorben.  $P_H$ : Prozentsatz der entstandenen Hutpflanzen, bezogen auf  $N$ .  $L$ : Mittlere Stiellänge der Hutpflanzen, bezogen auf  $N'$ .  $F$ : Mittlere Hutfläche (geschätzt), bezogen auf  $N'$ .  $p_T$ : Prozentsatz der typischen Hüte, bezogen auf  $N'$ .  $P_C$ : Prozentsatz der bis Versuchsende entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .  $N'$ : Anzahl der für die Berechnung von  $L$ ,  $F$  und  $p_T$  benutzten Hutpflanzen. Da der Versuch vorzeitig abgebrochen wurde, konnten einige noch nicht ausgewachsene Hutpflanzen (ohne Cysten) für die Auswertung nicht berücksichtigt werden.

2. In einer weiteren Versuchsserie (U 5) wurden *Rhizoïde mit einem nur ca. 2,5 mm langen Stielende* der 254-m $\mu$ -Strahlung ausgesetzt. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Tab. 11 zusammengefaßt. 11 Tage nach der Bestrahlung ließen sämtliche Teile Regeneration erkennen, auch alle solche Teile, deren Plasma nach der Bestrahlung zunächst starke Kontraktionen aufgewiesen hatte, während bei Serie U 2 einige der Teile, deren Plasma kontrahierte, ohne erkennbare Regeneration abstarben. Übereinstimmend mit den Befunden bei Serie U 2 zeigte sich für die endgültige Regenerationsleistung und die Cystenhut-Bildung auch bei Serie U 5 kein deutlicher Einfluß der Bestrahlung — mit einer Ausnahme: die Regenerate der mit 138 BE bestrahlten Teile (die sämtlich anfangs Plasmakontraktionen aufgewiesen hatten) bildeten bei etwas geringerer Stiellänge zu einem deutlich höheren Prozentsatz  $p_T$  (72%) typische Hüte als die Regenerate der unbestrahlten Rhizoïde (42%). Auch in diesem Fall muß jedoch an die Möglichkeit sekundärer Einflüsse während der Regenerationszeit gedacht werden. Es sei angemerkt, daß die für Serie U 5 verwendete Kultur\* allgemein ein wesentlich schlechteres Hutbildungsvermögen zeigte als die für Serie U 2 benutzte Kultur.

3. Tab. 12 faßt für die Serien U 2 und U 5 sowie einige andere, hier nicht weiter besprochene Versuchsserien, die Befunde über die nach Bestrahlung kernhaltiger Zellteile mit 254-m $\mu$ -Strahlung beobachtete Cystenhut-Bildung zusammen. Die Ergebnisse der bei einem Teil des Materials erfolgten Auszählung der „guten“ Cystenhüte deuten auf eine gewisse Strahlenschädigung hin (Tab. 13).

\* Sie entsprach der für Serie U 1 verwendeten Kultur<sup>1</sup>.

$Q$ [BE]	$N$	$P_C$ [%]
0	238	77
8,6	96	79
16—17,3	293	82
32—34,6	307	80
69	213	74
[138]	48	62,5]

Tab. 12. Die Cystenbildung kernhaltiger Systeme nach UV-Bestrahlung. ( $\lambda=254\text{ m}\mu$ ). Zusammenfassung der Serien U 2, U 2a, U 3, U 5 und U 7.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der Teile.  $P_C$ : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .

$Q$ [BE]	$N$	$P_C$ [%]	$P_L$ [%]
0	117	82	62
16—17,3	148	80	49
32—34,6	140	69	45

Tab. 13. Die Cystenbildung kernhaltiger Systeme und die Lebensfähigkeit der Cysten nach UV-Bestrahlung ( $\lambda=254\text{ m}\mu$ ). Zusammenfassung der Serien U 2, U 2a und U 7.  $Q$ : Dosis.  $N$ : Anzahl der Teile.  $P_C$ : Prozentsatz der entstandenen Cystenhut-Pflanzen, bezogen auf  $N$ .  $P_L$ : Prozentsatz der „guten“ Cystenhüte (mit mindestens ca. 80% lebender Cysten), bezogen auf  $N$ .

## Diskussion

Bei einem Vergleich der Wirkungen von Röntgenstrahlen und ultravioletten Strahlen auf kernhaltige Zellstücke von *Acetabularia mediterranea* ist das unterschiedliche Durchdringungsvermögen dieser beiden Strahlenarten zu beachten: während die Röntgenstrahlen auf Zellkern und Cytoplasma mit praktisch gleicher Intensität einwirken, ist anzunehmen,

daß der im Rhizoid verborgene Zellkern in der Regel gegen die UV-Strahlung sehr stark abgeschirmt ist.

Diese Annahme wird gestützt durch die Beobachtungen an stark bestrahlten Zellteilen, deren Plasma kontrahierte. Kernlose Zellteile zeigen dann keinerlei Regenerationsvermögen<sup>1,2</sup>, und das gleiche gilt auch ausnahmslos für kernhaltige Zellteile, die einer Röntgenstrahlung ausgesetzt wurden. Dagegen behält ein erheblicher Prozentsatz kernhaltiger Zellteile nach UV-Bestrahlung selbst mit den größten angewandten Dosen die Fähigkeit, zu einer normalen Pflanze zu regenerieren, wozu ein funktions-tüchtiger Zellkern notwendig ist. Die Ergebnisse der UV-Bestrahlungen können daher wohl zumindest vorwiegend als primär cytoplasmatische Effekte angesehen werden, während bei Einwirkung von Röntgenstrahlen sich primär cytoplasmatische Effekte und direkte Wirkungen auf den Zellkern überlagern können\*.

Da eine Verlangsamung oder Verzögerung der Regeneration nicht nur nach Röntgenbestrahlung (R 2, R 3), sondern auch, wenn schon weniger deutlich, nach UV-Bestrahlung (U 2) eintrat, liegt die Annahme nahe, daß hierfür eine direkte Strahlenwirkung auf das Cytoplasma zumindest mitbeteiligt ist. Eine Strahlenschädigung des Cytoplasmas ist zudem sowohl für Röntgen- wie UV-Bestrahlung durch die Versuche an kernlosen Teilen von *Acetabularia* nachgewiesen<sup>1,2,3</sup>. Einmal könnte daher die Kompensation dieser Schäden das Wachstum nach der Bestrahlung verzögern. (Bei starker Kontraktion des Plasmas erfolgt statt dessen sogar die Bildung eines vollkommen neuen Regenerates, während der kontrahierte Zellteil sich ablöst.) Andererseits ist es auch denkbar, daß die durch die Bestrahlung im Cytoplasma erzeugten stofflichen Veränderungen sekundär die für die Regeneration bedeutsamen Kernfunktionen stören und hierdurch die Regeneration verzögern (oder verlangsamen). In welchem Maße bei der Röntgenbestrahlung auch eine direkte Einwirkung auf den Kern beteiligt ist, läßt sich noch nicht entscheiden.

Im Gegensatz zur Zeitdauer der Regeneration läßt die regenerative Endleistung (Systemgröße und Hut-

form) der kernhaltigen Zellteile keine wesentliche Schädigung durch UV-Bestrahlung erkennen. So konnte keine deutliche Verminderung der Hutbildung beobachtet werden, obwohl die (bei 254 m $\mu$ ) maximal angewandten Dosen ca. 16–32-mal größer waren als die Dosis, die bei kernlosen Vorderstücken zu einer völligen Unterdrückung der Hutbildung führte<sup>1</sup>. Röntgenstrahlen schädigten jedoch die Hutbildungsfähigkeit auch der kernhaltigen Teile. Die zur völligen Hemmung der Hutbildung erforderlichen Dosen liegen zwischen 200 und 400 kr für kernhaltige Hinterstücke, für kernlose Vorderstücke dagegen zwischen 40 und 100 kr<sup>2, \*</sup>. Die endgültige Regenerationsleistung kernhaltiger Zellteile scheint demnach im wesentlichen durch die Strahlenwirkung auf den Zellkern bestimmt zu sein. Dies ist auch zu erwarten, da die Regenerationsfähigkeit kernhaltiger Systeme von *Acetabularia* als eine vom Zellkern abhängige Leistung erkannt ist (vgl. z. B. l. c.<sup>4, 9, 10</sup>).

Wie die Endleistungen der kernhaltigen Systeme in der Regenerationsphase muß auch die Cystenbildung als ein Prozeß angesehen werden, der von cytoplasmatischen Strahlenwirkungen weitgehend unabhängig ist, denn es fand sich kein deutlicher Einfluß der UV-Bestrahlungen auf die Zahl der entstandenen Cystenpflanzen, während diese Zahl nach Einwirkung von Röntgenstrahlen vermindert war. Eine noch stärkere Schädigung durch Röntgenstrahlen zeigte die Lebensfähigkeit der Cysten und das Vermögen der in den Cysten gebildeten Gameten, Keimlinge zu bilden. Hinsichtlich der Lebensfähigkeit der Cysten kann nach den Ergebnissen der UV-Versuche ein cytoplasmatischer Effekt nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden (Tab. 13).

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß der Primärkern in der Interphase selbst dann noch wesentliche Funktionen im Zellgeschehen ausüben kann, die sich im Regenerationsvermögen der Zelle äußern, wenn seine Fähigkeit zur Produktion fort-pflanzungsfähiger Gameten durch Einwirkung von Röntgenstrahlen zerstört ist.

Die Befunde von HÄMMERLING<sup>3</sup> konnten im wesentlichen bestätigt und hinsichtlich der Wirkun-

\* Um die Richtigkeit dieser Schlußfolgerungen zu prüfen, müßte bei weiteren Versuchen der Kern (d. h. das Rhizoid) bei der Bestrahlung so abgedeckt werden, daß nur eine Bestrahlung kernfreier Plasmabezirke erfolgen würde, (s. hierzu auch l. c.<sup>3</sup>).

\* Es bliebe zu prüfen, ob diese unterschiedliche Strahlenempfindlichkeit im Zusammenhang steht mit zwei verschiedenen Phasen in der Hutbildung der normalen Pflanze:

einer unmittelbar kernabhängigen Vorbereitungsphase (mit geringem Lichtbedarf) und nachfolgenden, auch ohne Beteiligung des Kerns ablaufenden Prozessen (mit zunächst hohem Lichtbedarf)<sup>6, 8</sup>.

<sup>8</sup> K. BETH, Z. Naturforschg. **10 b**, 267 [1955].

<sup>9</sup> J. HÄMMERLING, Int. Rev. Cytol. **2**, 475 [1953].

<sup>10</sup> G. WERZ, Planta, **46**, 113 [1955].

gen der Röntgenstrahlen erweitert werden. Ein Unterschied ergab sich insofern, als HÄMMERLING auch nach Bestrahlung mit 120 kr noch fortpflanzungsfähige Gameten fand. Dabei ist jedoch zu bedenken, daß dieser Befund sich nicht auf die Bestrahlung von kernhaltigen Zellteilen von *Acetabularia mediterranea*-Pflanzen bezieht, die kurz vor der Huthildung standen und deren Zellkern daher maxi-

male Größe erreicht hatte, sondern auf die Bestrahlung von Keimlingen oder Cysten von *Acetabularia Wettsteinii*, Objekten also mit Zellkernen in einer völlig verschiedenen Entwicklungsphase. Außerdem erfolgte bei den Versuchen von HÄMMERLING die Prüfung der Fortpflanzungsfähigkeit wesentlich früher, als es bei den hier beschriebenen Versuchen möglich war.

## Instabile Genmanifestation nach Röntgenbestrahlung von *Arabidopsis thaliana* (L) HEYNH

VON GERHARD RÖBBELEN \*

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.  
(Z. Naturforschg. **13 b**, 14—16 [1958]; eingegangen am 14. Oktober 1957)

Bei einem durch Röntgenstrahlen induzierten, rezessiven chlorina-Faktor von *Arabidopsis thaliana* sinkt die Expressivität in den nachfolgenden Generationen von einem Höchstwert in der  $F_2$  auf einen konstanten Endzustand in der  $F_7$ . Durch Kreuzungen mit normalen Pflanzen als Mutter läßt sich diese gleitende Verschiebung der Manifestationsstärke beschleunigen und durch Kultur der Mutanten in niedriger Temperatur hemmen. Als erklärende Arbeitshypothese werden nicht Veränderungen der erbtragenden Struktur, sondern strahleninduzierte Einflüsse auf genabhängige, physiologische Prozesse angenommen.

Phänomen und Ursache genetischer Instabilität sind neuerdings mehrfach<sup>1</sup> außerordentlich exakt untersucht worden und wegen ihres theoretischen Wertes für ein allgemeineres Verständnis der Genmanifestation von besonderer Bedeutung. Als Beitrag zu diesem Problem seien einige Beobachtungen aus Mutationsversuchen an *Arabidopsis thaliana*<sup>2</sup> dargestellt. Nach Röntgenbestrahlung von Samen (8 kr, nach 36 h Vorquellung) entwickelte sich eine kleine, grüne Rosette mit „radiomorphotisch“ mißgebildeten Blättern und einer breit verbänderten Infloreszenz. In deren Selbstungsnachkommenschaft ( $F_2$ ) spaltete ein rezessiver chlorina-Faktor ( $V_5$ )<sup>2</sup> heraus, dessen Expressivität sich in der Folge von einigen Generationen auffällig veränderte.

Die Mutation prägte sich in der  $F_2$  an den normal gestalteten Rosetten der doppelt rezessiven Genotypen einerseits in einer gleichmäßig gelblich-grünen Blattfarbe aus (vgl. Tab. 1). Der Gehalt an Chloroplasten-Pigmenten war gegenüber der Normalform (No) um 38% vermindert, ihre Zusammensetzung jedoch, von einem Überwiegen der Caro-

tinoide abgesehen, weitgehend normal. Andererseits keimten die Samen stark verzögert und die Keimlinge entwickelten sich sehr ungleichmäßig. 2 bis 3 Wochen nach der Aussaat waren die Pflänzchen viel kleiner als die der Normalform und zugleich auch untereinander sehr verschieden groß. Erst kurz vor der Blüte hatten die Rosetten eine ziemlich einheitliche und fast normale Größe erreicht. Doch war der Blühbeginn hinausgeschoben, die Infloreszenz kleiner, der Ansatz in den kürzeren Schoten schlechter und  $1/4$  der Samen taub. Diese Entwicklungsstörung war durch Kreuzungen auf eine polyphäne Wirkung des mutierten Farbfaktors zurückzuführen.

Von den doppelt rezessiven Mutanten der  $F_2$  wurden bisher 8 Generationen bei fortgesetzter Selbstung in getrennten Einzelpflanzen-Nachkommenschaften unter möglichst konstanten Kulturbedingungen aufgezogen. Dabei ergaben sich sichere Unterschiede der Manifestation des mutierten Gens in Parallelkulturen der  $F_3$ ,  $F_5$  und  $F_7$ . Die Tab. 1 belegt für die  $F_7$  gegenüber der  $F_3$ : 1. eine Zunahme des relativen Pigmentgehalts und 2. eine Abnahme der Ent-

<sup>1</sup> B. McCLINTOCK, Cold Spring Harbor Sympos. quantit. Biol. **16**, 13 [1951]; F. MECHELKE u. H. STUBBE, Z. Vererbungslehre **86**, 224 [1954]; O. RENNER, Planta **48**, 343 [1957].

<sup>2</sup> Näheres über Material und Methode vgl. G. RÖBBELEN, Z. Vererbungslehre **88**, 189 [1957].

\* Anschrift des Verfassers: Dr. GERHARD RÖBBELEN, Göttingen, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Nikolausberger Weg 9.