

fen werden und selbst nahe verwandte Arten unbehelligt bleiben. Die oft beobachtete, strenge Spezifität von Fermentreaktionen ist die Grundlage der Suche nach selektiv wirkenden Insektiziden, die bei Bekämpfungsaktionen die Nützlingsfauna schonen sollen. Auf gleicher Basis bewegt sich die Suche nach Substanzen, die insektizid wirksam und für Warmblüter relativ ungiftig sind.

Für die Hemmung der Cholinesterase durch Phosphorsäureester der E 605-Gruppe hat Wirth<sup>3</sup> ein Schema entworfen, das sich in unsere Vorstellungen z. T. gut einordnen läßt. Danach lagert sich E 600 (I) zunächst an das Ferment an, wird sodann in dieser Komplexform hydrolytisch gespalten, wobei Nitrophenol frei wird und der Diäthylphosphorsäure-Rest ein phosphoryliertes Ferment bildet, das langsam zu Diäthylphosphorsäure und reaktiviertem Ferment

zerfällt. Wir vermuten, daß der erstgenannte Wirkstoff-Ferment-Komplex auf Grund einer mit Fermenten komplementären Elektronen-Konfiguration des Gift-Mol. zustande kommt. Die entgiftende hydrolytische Spaltung hebt die Bindungskräfte dieses Adduktes auf. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Zerfallsprodukte Sekundärreaktionen eingehen, sei es bei der Diäthylphosphorsäure durch Salzbildung mit Eiweißsubstanzen oder beim freien Nitrophenol in seiner Eigenschaft als Zellgift.

Keine Rolle spielen bisher bei der Suche nach Zusammenhängen zwischen Aufbau und Wirkung der E 605-Gruppe die stereochemischen Voraussetzungen. Es ist trotzdem zu vermuten, daß auch hier Gesetzmäßigkeiten bestehen. Wir werden später bei anderen Gruppen von Phosphorsäureestern sehen, daß sich Stereoisomere in ihrer insektiziden Wirksamkeit deutlich unterscheiden können.

<sup>3</sup> W. Wirth, Dtsch. med. Wschr. 79, 1205 [1954].

## Die Wirkung von Strahlen auf *Acetabularia*

### I. Die Wirkung von ultravioletten Strahlen auf kernlose Teile von *Acetabularia mediterranea*

Von ERICH SIX \*

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie Wilhelmshaven

(Z. Naturforsch. 11 b, 463—470 [1956]; eingegangen am 23. April 1956)

Es wurde die Einwirkung monochromatischer ultravioletter Strahlen der Wellenlänge 254 m $\mu$ , 281 m $\mu$  und 297 m $\mu$  auf kernlose Zellteile von *Acetabularia* untersucht. Dazu wurden in Abhängigkeit von der Strahlendosis die mittlere Lebensdauer und das Formbildungs-Vermögen der kernlosen Teile bestimmt. Der 254-m $\mu$ -Strahlung kam dabei stets die größte biologische Wirksamkeit zu, während die 297-m $\mu$ -Strahlung im untersuchten Dosisbereich fast ohne Wirkung blieb. Die gefundene Wellenlängen-Abhängigkeit weist darauf hin, daß der UV-Absorption durch die Purine und Pyrimidine für den Wirkungsmechanismus der beobachteten UV-Schädigungen kernloser Zellteile besondere Bedeutung zukommen muß.

Die einkernige marine Grünalge *Acetabularia* hat sich als günstiges Objekt zur Untersuchung der für die Strahlenbiologie wichtigen Frage erwiesen, welche Wirkungen eine Bestrahlung auf den Zellkern und welche sie auf das Zellplasma ausübt.

Wie Hämmerling<sup>1</sup> zeigte, läßt sich die Lebensdauer und das Formbildungsvermögen (Stiel-, Wirtel- und Hutbildung) kernloser *Acetabularia*-Teile durch UV-Bestrahlung vermindern. Bei diesen Versuchen wurde eine Strahlenquelle mit kontinuierlichem UV-Spektrum (Hg-Hochdrucklampe) benutzt.

In Fortführung dieser Versuche behandelt die vorliegende Arbeit die Wirkung monochromatischer UV-Strahlungen verschiedener Wellenlänge (254 m $\mu$ , 281 m $\mu$  und 297 m $\mu$ ) auf kernlose Zellteile von *Acetabularia mediterranea*. Da je nach der gewählten Wellenlänge die einzelnen Substanzen der bestrahlten Zellstücke verschiedene Anteile der insgesamt aufgenommenen Strahlenenergie absorbieren, ermöglicht ein Vergleich der bei den drei geprüften Wellenlängen erhaltenen Ergebnisse einen gewissen Rückschluß auf den Wirkungsmechanismus der ultravioletten Strahlen.

<sup>1</sup> J. Hämmerling, Z. Naturforsch. 11 b, 217 [1956].

\* Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

### Material und Methoden

Als Ausgangsmaterial dienten ca. 40 mm lange, kurz vor der Hutbildung stehende Pflanzen aus den am hiesigen Institut gehaltenen Kulturen. (Bezüglich der Kulturbedingungen s. l. c. 2, 3.) Durch Amputation ca. 10 mm hinter der Spitze wurden kernlose Vorderstücke (V) erhalten, an denen die meisten Versuche durchgeführt wurden. Bei einigen Serien erfolgte eine zweite Amputation 10 mm hinter der ersten Schnittfläche, die zu kernlosen Mittelstücken (M) führte.

Als Strahlenquellen dienten für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$  eine Hg-Niederdrucklampe (TUV, Philips), für  $\lambda = 281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$  ein lichtstarker UV-Monochromator. Die Monochromator-Bestrahlungen sowie die zu diesen Versuchsserien gehörenden Bestrahlungen mit der Niederdrucklampe wurden am Max-Planck-Institut für Biophysik in Frankfurt/Main ausgeführt (Serien U 2 und U 4). Die Herstellung der kernlosen Teile erfolgte in Frankfurt. 2–3 Tage nach der Amputation wurden die Zellteile in Schreiber-Lösung bestrahlt. Die Stärke der von der Strahlung zu durchdringenden Flüssigkeitsschicht betrug ca. 5 mm. Nach dem Ergebnis der Absorptionsmessungen konnte hierbei für  $\lambda > 250 \text{ m}\mu$  die UV-Absorption der Lösung vernachlässigt werden. Erst für  $\lambda < 250 \text{ m}\mu$  ergab sich ein starker Anstieg der Absorption der Schreiber-Lösung. Diese Messungen erfolgten ebenso wie einige Messungen der UV-Absorption von *Acetabularia*-Extrakten mit einem Beckman-Spektralphotometer. Die Strahlungsintensität wurde bolometrisch bestimmt. Die Strahlendosis ist in Vielfachen einer Bestahlungseinheit

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

angegeben, der Bestrahlungszeiten von ca. 0,3 min für  $254 \text{ m}\mu$  und 1 min für  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$  entsprachen.

2–3 bzw. 4–5 Tage nach der Bestrahlung wurde das Versuchsmaterial wieder nach Wilhelmshaven gebracht und dort unter normalen Kulturbedingungen seine Lebensfähigkeit und sein Formbildungsvermögen (Stielwaxstum und Hutbildung, nicht jedoch Wirtelbildung) bestimmt.

Weitere Bestrahlungsversuche mit der Hg-Niederdrucklampe erfolgten auch in Wilhelmshaven (Serien U 1 und U 3).

Zur Ermittlung der Lebensfähigkeit der kernlosen Teile wurden die noch lebenden Teile in Abständen von jeweils einigen Tagen ausgezählt. Als „lebend“ galten dabei solche Teile, die noch keine Plasma-Kontraktionen oder sonstige sichtbaren Schädigungen erkennen ließen. Aus der Anzahl  $a(t)$  der lebenden Teile in Abhängigkeit von der Zeit  $t$  ergab sich so zunächst die „Überlebensfunktion“:

$$y(t) = \frac{1}{a(0)} a(t), \quad (1)$$

[ $a(0) = N =$  Gesamtzahl der jeweils untersuchten Teile]. Daraus ließ sich durch graphische Integration die mittlere Lebensdauer  $T$  der Teile bestimmen:

$$T = \int_0^{\infty} y(t) dt. \quad (2)$$

Die Längenmessungen erfolgten frühestens eine Woche nach der Bestrahlung, die Bestimmung des Hutbildungsvermögens meist ca. 3 Wochen nach der Bestrahlung, wenn praktisch die Endleistung des Formbildungsvermögens der kernlosen Teile erreicht war.

Bei einem Vergleich der bei den drei benutzten Wellenlängen erhaltenen Versuchsergebnisse der (Frankfurter) Serien U 2 und U 4 wurde als Maß der relativen biologischen Wirksamkeit  $W$  der verschiedenen Strahlungen das reziproke Verhältnis derjenigen Dosen  $Q(\lambda)$  gewählt, die bei der Wellenlänge  $\lambda$  für eine bestimmte biologische Wirkung erforderlich waren. Dabei wurde die Wirksamkeit der  $281\text{-m}\mu$ -Strahlung = 1 gesetzt. [ $W(281) = 1$ ].

### Ergebnisse

#### 1. Die Überlebensfähigkeit

Als Beispiel für den Einfluß der Bestrahlung auf die Absterbeordnung kernloser Teile sind zunächst in Abb. 1 die bei den V-Stücken der Serie U 4 nach Einwirkung der  $254\text{-m}\mu$ -Strahlung erhaltenen Überlebensfunktionen  $y(t)$  dargestellt. Die Strahlenwirkung läßt sich im wesentlichen als eine Verschiebung der Überlebenskurve längs der Zeitachse beschreiben; d. h. das Absterben setzt mit zunehmender Strahlendosis  $Q$  stets früher ein, ohne daß die Zeitspanne, in der die meisten Teile absterben, sich wesentlich ändert. Ferner stimmt die durch Integration erhaltene mittlere Lebensdauer  $T$  ungefähr mit der Zeit  $T_{1/2}$  überein, bis zu der gerade die Hälfte der Teile abgestorben ist [ $y(T_{1/2}) = 0,5$  bzw. 50%].

Setzen unmittelbar nach Einwirkung sehr hoher Strahlendosen stärkere Plasma-Kontraktionen ein, die zum Absterben der Teile führen, so läßt sich die Strahlenwirkung weniger gut als eine Verschiebung der Überlebenskurven beschreiben.

Eine anfängliche „Auflockerung“ des Plasmas unmittelbar nach der Bestrahlung braucht nicht notwendig zu einer irreversiblen Plasma-Kontraktion zu führen, wie schon von H ä m m e r l i n g<sup>1</sup> gezeigt wurde. Die ersten unmittelbaren irreversiblen Kontraktionen fanden sich bei Dosen von 16 BE ( $254 \text{ m}\mu$ ) bzw. 32 BE ( $281 \text{ m}\mu$ ). (Tab. 1, vgl. auch Abb. 1.)

Abb. 2 zeigt für die V-Stücke der Serie U 4 die mittlere Lebensdauer  $T$  in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für die Wellenlängen  $254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$ . Für die Verminderung der mittleren Lebensdauer  $T$  kommt danach der  $254\text{-m}\mu$ -Strahlung

<sup>2</sup> J. H ä m m e r l i n g, Arch. Protistenkunde 97, 7 [1944].

<sup>3</sup> K. B e t h, Z. Naturforschg. 8 b, 334 [1953].

<sup>4</sup> H. B ü c k e r, Dissertation Frankfurt/Main 1952.

$\lambda$ [m $\mu$ ]		254	281	297
Q	N	$P_x$	$P_x$	$P_x$
0 BE	80	0	0	0
8 „	60	0	0	0
16 „	60	0.10	0	0 *
32 „	60	0.37	0.12	0

Tab. 1. Prozentsatz  $P_x$  der nach Plasmakontraktion innerhalb von 3 Tagen nach UV-Bestrahlung abgestorbenen kernlosen Vorderstücke (Serie U 4) \*  $N = 40$ .

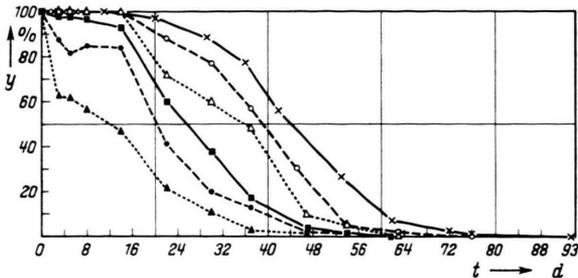


Abb. 1. Die Überlebensfunktion  $y(t)$  kernloser Vorderstücke der Serie U 4 nach UV-Bestrahlung ( $\lambda = 254$  m $\mu$ ) mit:

- 0 BE (—×—×—) (N 80)
- 2 „ (—○—○—) (N 60)
- 4 „ (—△—△—) (N 80)
- 8 „ (—■—■—) (N 60)
- 16 „ (—●—●—) (N 60)
- 32 „ (—▲—▲—) (N 60)

praktisch im gesamten vergleichbaren Dosisbereich (0—32 BE für 281 m $\mu$ , 0—8 BE für 254 m $\mu$ ) gegenüber der 281-m $\mu$ -Strahlen eine relative Wirksamkeit

$$W(254) \approx 4$$

zu. Dagegen blieb die 297-m $\mu$ -Strahlung ohne erkennbaren Einfluß auf die mittlere Lebensdauer.

Qualitativ gleiche Ergebnisse lieferten auch die Vorversuche der Serie U 2 für V- und M-Stücke. Ebenso ließen die nur mit der Niederdrucklampe bestrahlten (Wilhelmshavener) Serien U 1 und U 3 ein entsprechendes Verhalten der Überlebensfähigkeit der kernlosen Teile nach Bestrahlung erkennen wie die Serien U 2 und U 4 nach 254-m $\mu$ -Bestrahlung.

## 2. Das Längenwachstum des Stieles

a) Bei Serie U 1 erfolgte die Messung der durchschnittlichen Länge  $L$  der mit der Niederdrucklampe ( $\lambda = 254$  m $\mu$ ) bestrahlten V- und M-Stücke 17 bzw. 18 Tage nach der Bestrahlung. Die Ausgangslängen  $L_0$  vor der Bestrahlung betragen im Mittel 11,7 mm für die V-Stücke und 11,3 mm für die M-Stücke.

Abb. 3 zeigt, daß eine Abnahme des Längenzuwachses  $\delta = L - L_0$  in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  erfolgt.

b) Bei den V-Stücken der Serie U 4 betrug die mittlere Ausgangslänge  $L_0 = 11,2$  mm. Bereits 7 Tage nach der Bestrahlung ließ sich eine Verminderung des Längenwachstums durch die 254-m $\mu$ - und 281-

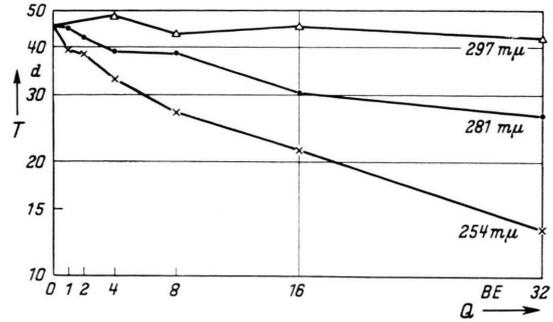


Abb. 2. Die mittlere Lebensdauer  $T$  der kernlosen V-Stücke der Serie U 4 in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für  $\lambda = 254$  m $\mu$ , 281 m $\mu$  und 297 m $\mu$ .  $N = 80$  für die Kontrollen ( $Q = 0$ ) und für  $Q = 4$  BE (254, 281 und 297 m $\mu$ ),  $N = 40$  für  $Q = 16$  BE (297 m $\mu$ ),  $N = 60$  für die anderen Bestrahlungsgruppen (T in logarithmischem Maßstab).

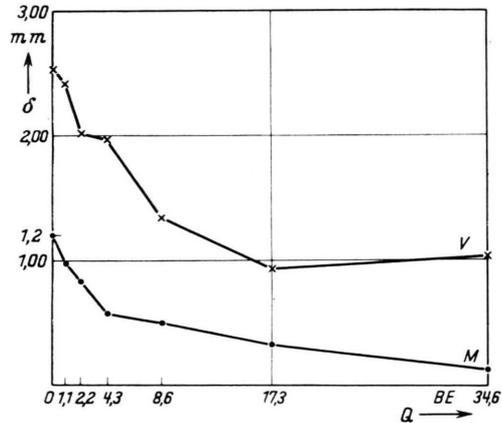


Abb. 3. Der Längenzuwachs  $\delta$  kernloser 10 mm langer V-Stücke und M-Stücke der Serie U 1, 17 bzw. 18 d nach Bestrahlung, in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  ( $\lambda = 254$  m $\mu$ ).  $N = 39-60$  für jede V-Gruppe,  $N = 60$  für jede M-Gruppe, vgl. Tab. 1.

m $\mu$ -Strahlung erkennen (Abb. 4). Bis zu diesem Zeitpunkt waren nur bei 3 Bestrahlungsgruppen mehr als 5% der Teile abgestorben. Bei der mit 32 BE (281 m $\mu$ ) bestrahlten Gruppe betrug der Prozentsatz der Überlebenden 87%, bei der mit 16 BE (254 m $\mu$ ) bestrahlten Gruppe 84%, bei der 32-BE- (254-m $\mu$ )-Gruppe 45 Prozent. Mit Ausnahme der V-Stücke dieser letzten Gruppe zeigten alle anderen Gruppen ein

weiteres Längenwachstum, wie sich aus dem 21 Tage nach der Bestrahlung bestimmten Längenzuwachs (Abb. 5) im Vergleich zu dem Längenwachstum nach 7 Tagen ergibt. Nach weiteren, hier nicht wiedergegebenen Längenmessungen war jedoch nach 21 Tagen fast die Endleistung des Stielwachstums erreicht. Zu dieser Zeit waren mehr als 20% der Teile nur bei den 5 Gruppen abgestorben, die mit 8, 16 und 32 BE (254 m $\mu$ ) bzw. 16 und 32 BE (281 m $\mu$ ) bestrahlt worden waren.

Die 297-m $\mu$ -Strahlung blieb wie bei der Lebensdauer ohne erkennbaren Einfluß auf das Stielwachstum (Abb. 4 u. 5).

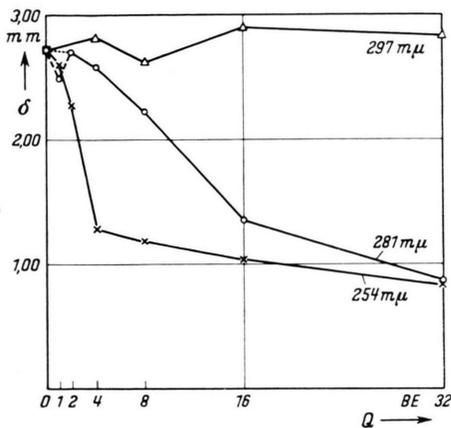


Abb. 4. Der Längenzuwachs  $\delta$  kernloser V-Stücke der Serie U 4 7 Tage nach Bestrahlung in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$ .  $N$  wie bei Abb. 2.

c) Die angegebenen Werte für den mittleren Längenzuwachs  $\delta$  des Stieles beziehen sich, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, auf alle Ausgangsteile, einschließlich derjenigen, die vor der Längenmessung schon abgestorben waren. Jedoch liefert eine Mittelwertbildung, die nur die noch lebenden Teile erfaßt, kein wesentlich anderes Bild für den Einfluß einer UV-Bestrahlung auf das Längenwachstum des Stieles. Die beobachtete Verminderung des durchschnittlichen Stielwachstums muß daher als eine Strahlenwirkung angesehen werden, die jedenfalls nicht direkt von der bei der gleichen Dosis beobachteten Verminderung der mittleren Lebensdauer der Teile abhängt.

Im Gegensatz zu den früheren Befunden von H ä m m e r l i n g sprechen die hier dargestellten Versuchsergebnisse nicht für einen exponentiellen Abfall des Stielwachstums ( $\delta$ ) in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  (Abb. 5, 6).

d) Aus den Ergebnissen für die Dosisabhängigkeit des Längenzuwachses  $\delta$  7 Tage nach Bestrahlung folgt für die relative Wirksamkeit der 254-m $\mu$ -Strahlung gegenüber der 281-m $\mu$ -Strahlung

$$W(254) \approx 4$$

im Dosis-Bereich bis zu 16 BE (281 m $\mu$ ) bzw. 4 BE

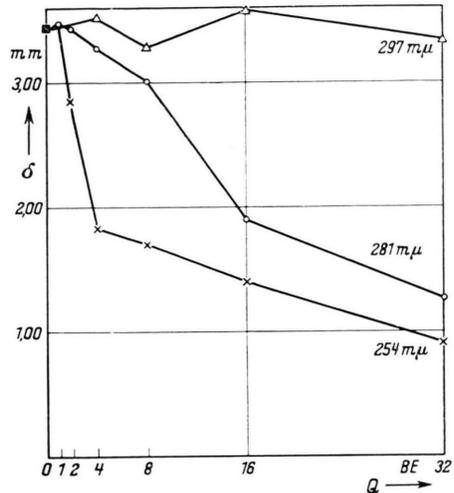


Abb. 5. Der Längenzuwachs  $\delta$  kernloser V-Stücke der Serie U 4 21 d nach Bestrahlung in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$ .  $N$  wie bei Abb. 2.

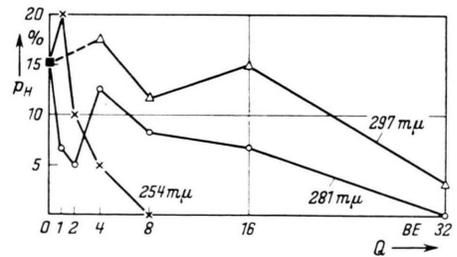


Abb. 6. Der Prozentsatz  $P_H$  der bei den kernlosen V-Stücken der Serie U 4 gebildeten Hüte mit einem Mindestdurchmesser von 1,2 mm in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$ . Bestimmt 21 Tage nach Bestrahlung.  $N$  wie bei Abb. 2.

(254 m $\mu$ ). Für höhere Dosen nimmt die relative Wirksamkeit der 254-m $\mu$ -Strahlung ab. Etwa die gleichen Verhältnisse ergeben sich auch für den 21 Tage nach der Bestrahlung bestimmten Längenzuwachs. Sie entsprechen also im wesentlichen denen, die sich bei einem Vergleich der für eine bestimmte Verminderung der Lebensdauer erforderlichen Strahlendosen ergaben.

Q [BE]	V		M	
	$P_H$	$P_{H+A}$	$P_H$	$P_{H+A}$
0	14	25	27	30
1	23	30		
2.2	20	23	18 *	27 *
4.3	7	11	0	9
8.6	2	9	5	14
17.3	0	0	0	2
34.6	0	0	0	0
69	0	0	0	0

Tab. 2. Das Hutbildungs-Vermögen der kernlosen V- und M-Stücke der Serie U 3 19 Tage nach Bestrahlung.  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ .  $N = 44$ , \*  $N = 45$ .  $Q$ : Strahlendosis.  $P_H$ : Prozentsatz der gebildeten Hüte mit einem Mindestdurchmesser von 1,2 mm,  $P_{H+A}$ : Prozentsatz der insgesamt gebildeten Hüte und Hutanlagen.

### 3. Das Hutbildungs-Vermögen

Nach Bestrahlung mit der Niederdrucklampe ( $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ ) nahm das Hutbildungs-Vermögen der V- wie der M-Stücke mit steigender Dosis rasch ab, wie aus Tab. 2 (Serie U 2) und Tab. 3 (Serie U 3) und den Abb. 6—7 (Serie U 4) hervorgeht. Bei keiner Serie entstand nach Bestrahlung mit mehr als 8 bis 9 BE ein Hut mit einem Durchmesser  $\geq 1,2 \text{ mm}$ . Serie U 1 lieferte entsprechende Ergebnisse, wenn auch nicht so ausgeprägt, da bereits die unbestrahlten V- und M-Stücke ebenso wie auch die kernhaltigen Ausgangspflanzen selbst ein sehr schlechtes Hutbildungsvermögen zeigten.

In Übereinstimmung mit der Wirkung auf Lebensdauer und Stielwachstum zeigte die  $281\text{-m}\mu$ -Strahlung auch hinsichtlich der Abnahme des Hutbildungs-Vermögens eine geringere Wirksamkeit als die  $254\text{-m}\mu$ -Strahlung. Eine noch wesentlich geringere Wirksamkeit ergab sich für die  $297\text{-m}\mu$ -Strahlung (Tab. 3 und Abb. 6—7).

Aus Abb. 7 (Prozentsatz der insgesamt gebildeten Hüte und Hutanlagen in Abhängigkeit von der Dosis; Serie U 4) folgt im Bereich von 2—8 BE ( $254 \text{ m}\mu$ ) bzw. 8—32 BE ( $281 \text{ m}\mu$ ) für die relative Wirksamkeit der  $254\text{-m}\mu$ -Strahlung wiederum

$$W(254) \approx 4.$$

Im gleichen Dosis-Bereich ergeben sich aus Abb. 6 (Prozentsatz der Hüte mit einem Mindestdurchmesser von 1,2 mm; Serie U 4) für  $W(254)$  Werte zwi-

\* Übrigens verhalten sich die Dosen, bei denen ein (statistisch allerdings nicht gesichertes) relatives Maximum der

schen 2 und 5\*. Für die  $297\text{-m}\mu$ -Strahlung läßt sich nur folgern, daß jedenfalls  $W(297) < 1$ .

Die bei Serie U 3 und U 4 angedeutete Erhöhung des Hutbildungs-Vermögens der V-Stücke nach schwacher  $254\text{-m}\mu$ -Bestrahlung (1 BE) ist statistisch nicht gesichert. Das gleiche gilt für das relative Minimum des Hutbildungs-Vermögens, das für die Einwirkung der  $281\text{-m}\mu$ -Strahlung bei der Dosis  $Q = 2 \text{ BE}$  angedeutet erscheint. Beides sei trotzdem vermerkt, da eine Bestätigung der Unterschiede im Anfangsverlauf der Dosis-Effekt-Kurven für  $254 \text{ m}\mu$  und  $281 \text{ m}\mu$  zu weiteren Aufschlüssen über die Natur der Hutbildungs-Prozesse führen könnte.

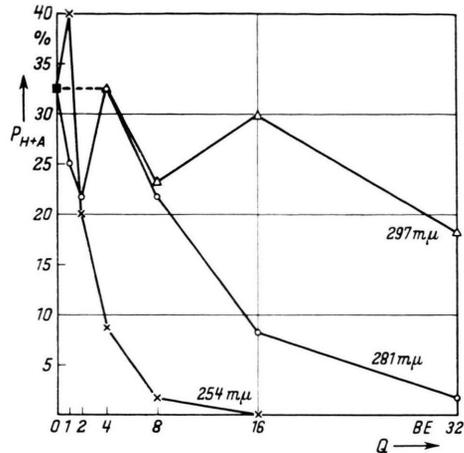


Abb. 7. Der Prozentsatz  $P_{H+A}$  der bei den kernlosen V-Stücken der Serie U 4 insgesamt gebildeten Hüte und Hutanlagen in Abhängigkeit von der Strahlendosis  $Q$  für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$ . Bestimmt 22 Tage nach Bestrahlung.  $N$  wie bei Abb. 2.

### 4. UV-Absorptionsmessungen

Abb. 8 zeigt den Verlauf der Extinktion eines Homogenisates ganzer (kernhaltiger), hutloser Pflanzen im Bereich von  $230\text{—}300 \text{ m}\mu$ . Die Extinktionswerte für die 3 Bestrahlungswellenlängen  $254 \text{ m}\mu$ ,  $281 \text{ m}\mu$  und  $297 \text{ m}\mu$  verhalten sich etwa wie 1 : 0,7 : 0,6.

Weiterhin wurde die Durchlässigkeit der Zellmembran gemessen. Der Zellinhalt wurde zuvor durch Ausquetschen möglichst weitgehend entfernt und dann die UV-Absorption der leeren Membran (aus einer mittleren Stielregion) unter einem Quarzmikroskop mit einer photoelektrischen Meßanordnung für einige Hg-Spektrallinien bestimmt (Tab. 4). Da sich für  $\lambda = 254 \text{ m}\mu$  möglicherweise ein etwas zu geringer Durchlässigkeitswert ergab, die Werte für  $265 \text{ m}\mu$  und  $281 \text{ m}\mu$  sich aber nur wenig unterscheiden, kann

Hutbildung angedeutet ist, ebenfalls wie 4 : 1. [ $Q(281) = 4 \text{ BE}$ ,  $Q(254) = 1 \text{ BE}$ ].

$\lambda$ [m $\mu$ ]	V						M								
	254			281			254			281			297		
	Q[BE]	N	P <sub>H</sub>	P <sub>H+A</sub>	N	P <sub>H</sub>									
0	50	14	16	50	14	16	50	12	22	50	12	22	50	12	22
2				50	6	10				50	8	10			
4	50	0	2	50	6	12	50	4	12	49	8	14			
8	50	0	2	49	8	8	49	0	8	50	2	8			
16	50	0	0	50	2	2	50	0	0	50	0	8	31	6	23
32	50	0	0	50	0	0	50	0	0	50	0	2	31	3	13
64				50	0	0				50	0	0			

Tab. 3. Das Hutbildungs-Vermögen der kernlosen V- und M-Stücke der Serie U 2, 22 Tage nach Bestrahlung. Q, P<sub>H</sub>, P<sub>H+A</sub> wie bei Tab. 2.

$\lambda$	D
[m $\mu$ ]	[%]
366	98
313	82
281	48
265	46
254	(37)

Tab. 4. Die UV-Durchlässigkeit D der Zellmembran von *Acetabularia mediterranea*

bei der Besprechung der Versuchsergebnisse darauf verzichtet werden, den Einfluß der UV-Absorption der Membran zu berücksichtigen.

### Diskussion

1. Die von H ä m m e r l i n g<sup>1</sup> bereits beobachtete Verminderung der Lebensfähigkeit und des Formbildungs-Vermögens kernloser Zellteile von *Acetabularia* konnte durch die hier beschriebenen Untersuchungen über die Wirkungen monochromatischer UV-Strahlungen bestätigt werden. Dabei war stets die 254-m $\mu$ -Strahlung bedeutend wirksamer als die 281-m $\mu$ -Strahlung, während die 297-m $\mu$ -Strahlung kaum eine Wirkung erkennen ließ.

2. Der beobachteten größeren Wirksamkeit der 254-m $\mu$ -Strahlen gegenüber der 281-m $\mu$ -Strahlung entspricht eine relativ stärkere Absorption der 254-m $\mu$ -Strahlung in den Purinen und Pyrimidinen bzw. deren Derivaten, wie insbesondere den Nucleinsäuren gegenüber deren Absorption bei 281 m $\mu$ . Dagegen ist für Aminosäuren und Eiweißstoffe mit keiner ähnlich starken Änderung der Absorption im Bereich von 254—281 m $\mu$  zu rechnen. Tyrosin und Tryptophan sowie Proteine mit einem relativ hohen Gehalt an diesen aromatischen Aminosäuren absorbieren sogar bei 281 m $\mu$  stärker als bei

254 m $\mu$ . Bei 297 m $\mu$  zeigen weder die Nucleinsäuren noch die Aminosäuren eine stärkere Absorption.

Die gefundene Abhängigkeit der biologischen Wirksamkeit der UV-Strahlen von ihrer Wellenlänge läßt sich daher qualitativ am ehesten dadurch deuten, daß die an den kernlosen Zellteilen beobachteten Strahlenwirkungen hauptsächlich mit der Absorption der Strahlen durch die Purine und Pyrimidine bzw. Substanzen, welche diese Basen enthalten, in Zusammenhang stehen. Dem entspricht, daß S w e n s o n<sup>5</sup> bei UV-Bestrahlung von Hefe für die Hemmung der adaptativen Bildung von Galactozymase ein Aktionsspektrum bestimmen konnte, das dem Extinktionsspektrum der Nucleinsäuren sehr nahekommt. Während aber bei diesen Versuchen ungeklärt bleiben mußte, ob und inwieweit die UV-Absorption durch den Zellkern an den beobachteten Strahlenwirkungen beteiligt ist, bleibt eine solche Möglichkeit bei den hier beschriebenen Versuchen an kernlosen Teilen von vorneherein ausgeschlossen.

Abgesehen von der UV-Absorption durch die Purine und Pyrimidine ist bei 254 m $\mu$  wie bei 281 m $\mu$  mit einer erheblichen UV-Absorption durch die Eiweißstoffe zu rechnen. Für das Zustandekommen der beobachteten Strahlenwirkungen läßt sich daher eine Beteiligung des von den Eiweißstoffen absorbierten Anteils der Strahlenenergie nicht ausschließen, jedoch darf geschlossen werden, daß der von den Purinen und Pyrimidinen absorbierten Energie eine stärkere Wirkung zukommt.

3. Bei homogener Verteilung mehrerer Substanzen S<sub>1</sub>—S<sub>n</sub> entspricht der Anteil A<sub>v</sub> der von einer dieser Substanzen (S<sub>v</sub>) absorbierten Strahlenenergie dem Anteil der Extinktion E<sub>v</sub> dieser Substanz an der Ge-

<sup>5</sup> P. A. S w e n s o n, Proc. nat. Acad. Sci. USA 36, 699 [1950].

samttextinktion:

$$E = \sum_{\nu=1}^n E_{\nu} . \quad (3)$$

Folglich:

$$A_{\nu} = \frac{E_{\nu}}{E} . \quad (4)$$

Trägt die von den Substanzen  $S_{\nu}$  absorbierte Energie gemäß einem Wirkungskoeffizienten  $k_{\nu}$  zur beobachteten (biologischen) Gesamtwirkung bei, so ergeben sich bei den Wellenlängen  $\lambda_a$  und  $\lambda_b$  dann gleiche Wirkungen, wenn:

$$Q(\lambda_a) \frac{\sum_{\nu} k_{\nu} E_{\nu}(\lambda_a)}{E(\lambda_a)} = Q(\lambda_b) \frac{\sum_{\nu} k_{\nu} E_{\nu}(\lambda_b)}{E(\lambda_b)} . \quad (5)$$

Hierbei sind eventuell die Wirkungskoeffizienten  $k_{\nu}$  als wellenlängen-abhängig anzusehen. Im einfach-

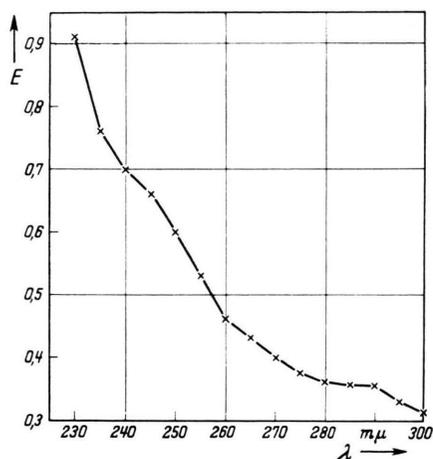


Abb. 8. Die Extinktion  $E$  eines Homogenisates von ganzen *Acetabularia-mediterranea*-Pflanzen in Abhängigkeit von der Wellenlänge  $\lambda$ .

sten Fall ist nur die Strahlenabsorption durch eine Substanz ( $S_1$ ) für die beobachtete Wirkung maßgebend. Dann ist nur  $k_1 \neq 0$ .

Bei Anwendung dieser Betrachtung auf die vorliegenden Untersuchungen folgt dann (falls  $k_1$  als unab-

<sup>6</sup> G. H. Beaven, E. R. Holiday u. E. A. Johnson, in „Nucleic Acids“ Vol. I, Academic Press, New York 1955.

<sup>7</sup> J. Hämmerling, Roux' Arch. Entwicklungsmechan. Organismen **131**, 1 [1934].

<sup>8</sup> J. Hämmerling, Biol. Zbl. **54**, 650 [1934].

<sup>9</sup> J. Brachet u. H. Chantrenne, Nature [London] **168**, 950 [1951].

<sup>10</sup> J. Hämmerling, Int. Rev. Cytology **2**, 475 [1953].

hängig von der Wellenlänge angenommen wird):

$$W(254) = \frac{Q(281)}{Q(254)} = \frac{E_1(254)}{E_1(281)} \cdot \frac{E(281)}{E(254)} .$$

Dabei ist nicht berücksichtigt, daß sich die Menge der absorbierenden Substanzen  $S_{\nu}$  während der Bestrahlung infolge der Strahleneinwirkung vermindern kann. Wird für  $E(\lambda)$  der in Abb. 8 wiedergegebene Verlauf der Extinktion eines *Acetabularia*-Homogenisates zugrunde gelegt, so folgt:

$$\frac{E(281)}{E(254)} \approx 0,7 .$$

Wird weiterhin die „wirksam absorbierende“ Substanz  $S_1$  mit Nucleinsäuren identifiziert, so ergibt sich:

$$\frac{E_1(254)}{E_1(281)} \approx 2 .$$

Daraus folgt jedoch, daß selbst bei Vernachlässigung anderer „wirksam absorbierender“ Substanzen ( $k_2 \dots k_n = 0$ ) der für die relative Wirksamkeit der 254-m $\mu$ -Strahlung ermittelte Wert  $W(254) \approx 4$  sich nicht einfach auf den Extinktionsverlauf der Nucleinsäuren zurückführen läßt. Nun ändert sich aber die Extinktion des Adenosins zwischen 281 m $\mu$  und 254 m $\mu$  um den Faktor 7<sup>6</sup>. Daher wäre es möglich, daß auch der UV-Absorption durch das Adenosin oder seine Derivate, wie insbesondere das ATP bzw. ADP, für die beobachteten biologischen Effekte eine besondere Bedeutung zukommt. Allerdings bleibt zu bedenken, daß der Wert für  $W(254)$  von der nicht bestimmten Genauigkeit der Messungen der Strahlenintensität bei der Durchführung der Bestrahlungen abhängt.

4. Die Formbildung kernloser Zellteile von *Acetabularia* — der Stielzuwachs oder gar die Ausbildung eines Hutes — bedeutet eine echte Substanzvermehrung und setzt daher erhebliche Syntheseleistungen der kernlosen Teile voraus. Die Proteinsynthese kernloser Teile wurde bereits eingehend untersucht<sup>7-13</sup>. Außerdem ließ sich eine Vermehrung der RNS feststellen<sup>12, 14</sup>.

Es liegt nahe, aus der als Folge der Bestrahlungen beobachteten Verminderung des Formbildungs-Vermögens der kernlosen Teile auf eine Verminderung

<sup>11</sup> F. Vanderhaeghe, Biochim. biophysica Acta [Amsterdam] **15**, 281 [1954].

<sup>12</sup> J. Brachet, H. Chantrenne u. F. Vanderhaeghe, Biochim. biophysica Acta [Amsterdam] **16**, 611 [1955].

<sup>13</sup> G. Werz, unveröffentlicht.

<sup>14</sup> F. Vanderhaeghe u. P. Szafarz, Arch. int. Physiol. **63**, 267 [1955].

der Syntheseleistungen, besonders der Eiweiß-Synthese, zu schließen. Wie jedoch bereits H ä m m e r l i n g erörterte, läßt sich ein solcher Schluß nicht mit Sicherheit ziehen: denn (unbestrahlte) kernlose *Acetabularia*-Teile aus der hintersten Stielregion zeigen zwar normalerweise keinerlei Formbildung, wohl aber eine Erhöhung des Eiweiß-Gehaltes<sup>8, 13</sup>. Dabei ist ihre Lebensdauer wahrscheinlich etwas höher als die entsprechender Vorderstücke<sup>15</sup>, während der Verminderung des Formbildungs-Vermögens durch die UV-Bestrahlung auch eine Verminderung der mittleren Lebensdauer entspricht. Da wohl kaum eine Steigerung der Synthese-Geschwindigkeit durch die Bestrahlung angenommen werden kann, so sollte jedenfalls eine stärkere Verminderung der (mittleren) Lebensdauer der kernlosen Teile zu einer Verringerung ihres endgültigen Eiweiß-Gehaltes führen.

An anderen, allerdings kernhaltigen Objekten konnte die UV-Schädigung spezieller Protein-Synthesen nachgewiesen werden, und zwar — wie bereits erwähnt — für die adaptative Bildung von Galactozymase in Hefe, ferner für die adaptative Bildung von Penicillinase in *Bacillus cereus*<sup>16</sup>. Nach der von Casperson<sup>17</sup> und Brachet<sup>18, 19</sup> begründeten Anschauung, die inzwischen auch durch Untersuchungen an *Acetabularia* gestützt ist<sup>12</sup>, steht die RNS in enger Beziehung zur Eiweiß-Synthese. Eine durch UV-Bestrahlung bewirkte Verminderung der Menge (aktiver) RNS im Cytoplasma der bestrahlten kernlosen *Acetabularia*-Teile käme daher durchaus als Ursache für eine verminderte Eiweiß-Synthese in Betracht. Dieser Annahme entspräche auch — wenigstens qualitativ — die beobachtete größere Wirksam-

keit der 254-m $\mu$ -Strahlung gegenüber der 281-m $\mu$ -Strahlung bei den hier beschriebenen Versuchen. Da jedoch durch die Bestrahlung nicht alle für die Syntheseprozesse verantwortlichen Komponenten des Cytoplasmas zerstört bzw. inaktiviert werden, läßt sich vorderhand nicht ausschließen, daß das restliche Synthesevermögen ausreicht, um — nach genügend langer Zeit — den Eiweiß- und auch den RNS-Gehalt wieder auf den normalen Stand zu bringen. Es ist keineswegs abwegig, diese Möglichkeit wenigstens in Betracht zu ziehen. Nicht nur bei Gegenwart des Kernes wird der alte Spiegel wiederhergestellt<sup>1, 20</sup>, sondern auch bei Fehlen des Kernes kann nach stärkstem Chloroplasten-Verlust<sup>8</sup> oder Polyphosphat-Abbau<sup>21</sup> der ursprüngliche Spiegel wieder erreicht werden.

Eine Entscheidung der Frage, welchen Einfluß eine UV-Bestrahlung auf das Synthesevermögen kernloser Teile ausübt und in welchem Zusammenhang damit die beobachtete Verminderung des Formbildungsvermögens und der mittleren Lebensdauer bestrahlter kernloser Teile steht, muß also weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Die in diesen und den nachfolgenden Veröffentlichungen beschriebenen Untersuchungen über die Wirkung von Strahlen auf *Acetabularia* wurden auf Anregung von Herrn Prof. Dr. H ä m m e r l i n g durchgeführt, dem ich für Förderung und stetes Interesse am Fortgang der Arbeit vielmals danken möchte. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. R a j e w s k y dafür zu großem Dank verpflichtet, daß er mir die Durchführung von Bestrahlungen an seinem Institut (Max-Planck-Institut für Biophysik) ermöglichte.

<sup>15</sup> J. H ä m m e r l i n g, unveröffentlicht.

<sup>16</sup> A.-M. T o r r i a n i, Biochim. biophysica Acta [Amsterdam] **19**, 224 [1956].

<sup>17</sup> T. C a s p e r s s o n, „Cell growth and function“, W. W. Norton, New York 1950.

<sup>18</sup> J. B r a c h e t, Proc. VII. Symp. Colston Research Soc. **91** [1954].

<sup>19</sup> J. B r a c h e t, in „Nucleic Acids“, Vol. II, Academic Press, New York 1955.

<sup>20</sup> E. S i x, Z. Naturforschg., im Druck.

<sup>21</sup> H. S t i c h, Z. Naturforschg. **8 b**, 36 [1953].