Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 72 (1962)

Artikel: Wirkungen des sichtbaren Lichtes auf die Atmung von Hefe

Autor: Matile, Philippe

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-50855

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Wirkungen des sichtbaren Lichtes auf die Atmung von Hefe

Von *Philippe Matile*

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik ETH

Eingegangen am 26. Juli 1962

A. Einleitung

1. Das Problem der Lichtatmung

Das Licht greift vielfältig und entscheidend in den pflanzlichen Stoffwechsel ein. Zunächst bildet die Nutzung der Lichtenergie in der Photosynthese die Grundlage des Lebens schlechthin. Aber in all den mannigfachen lichtgesteuerten Erscheinungen, wie Phototropismus, Photoperiodismus, Photomorphogenese, Pigmentsynthesen u.a., offenbart sich nicht weniger die Bedeutung des Lichts als Umweltsfaktor.

Da mit der Atmung mittelbar der gesamte Stoffwechsel in Zusammenhang steht, ist somit die Kenntnis der Lichtwirkung auf die Atmungskatalysatoren von großem Interesse.

Die Vielzahl von Untersuchungen über das Problem der Lichtatmung pflanzlicher Gewebe galt zumeist einer genauen Bestimmung der absoluten Atmungsintensität im Licht; man bezweckte damit vor allem eine zuverlässige Berechnung der Photosyntheseaktivität aus den Gaswechselgrößen von apparenter Photosynthese und Lichtatmung. Über die widersprüchlichen Ergebnisse liegen kritische Literaturzusammenfassungen von Rosenstock und Ried (1960) sowie von Weintraub (1944) vor. Ich beschränke mich im Zusammenhang mit der Atmung von Hefe auf eine Übersicht über die Literatur zur Atmung von heterotrophen Mikroorganismen im Licht.

2. Die Atmung von heterotrophen Mikroorganismen im Licht

Viele Autoren vermochten keinen Einfluß der Belichtung auf die Atmung von Hefezellen festzustellen: Sagromsky (1942/43), Warburg (1926), Ziegler und Ziegler-Günder (1955). Ebenfalls ohne Wirkung blieb das Licht in Versuchen, die de Boer (1928), Stinson et al. (1958) und Richards (1927) mit verschiedenen Pilzen durchführten.

Van der Paauw (1932) beobachtete eine Steigerung der Hefeatmung im Licht, Pasinetti und Grancini (1938) dagegen hemmende Licht-

einflüsse auf die Atmung von Pilzen. Nach Guerrini und Gronchi wird die Glukoseveratmung von Hefe durch blaues Licht gehemmt, durch rotes gefördert, und schließlich wird nach eigenen Befunden die Veratmung von Glukose durch Bäckerhefe durch weißes Licht gehemmt (Matile und Frey-Wyssling, 1962).

Beim eingehenden Studium der Literatur gewinnt man mit Rosenstock (1960) den Eindruck, daß «eine unmittelbare Lichtwirkung auf die Atmung in keinem Fall erwiesen ist, wiewohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden kann». Offenbar lassen sich mit ein und demselben Objekt je nach physiologischem Zustand, Meßmethodik, Lichtintensität und -qualität die verschiedensten Effekte erzielen.

3. Problemstellung

Es ergibt sich somit fast zwangsläufig die Aufgabe, ein bestimmtes Objekt, Bäckerhefe, zunächst unter allen möglichen Versuchsbedingungen auf die Lichtempfindlichkeit der Atmung zu testen. Dabei wird in der vorliegenden Arbeit der Lichtwirkung auf bestimmte Teilsysteme der Atmung besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

B. Methodik

1. Warburg-Technik

Die Gaswechselmessungen wurden nach den gebräuchlichen Methoden von Umbreit, Burris und Stauffer (1957) durchgeführt.

Der mit einem Wasserbad aus Plexiglas ausgerüstete Warburg-Apparat gestattete die Belichtung der Kölbchen von unten. Die Lampen waren auf der Platte montiert, welche auch die Rasten für die Manometer trug; sie führten die Schüttelbewegungen mit den Kölbchen aus, so daß eine konstante Beleuchtungsintensität gewährleistet war. Ein Ventilator verhinderte eine zu große Erhitzung der Luft durch die Wärmestrahlung der Lampen. Die Lampen waren während der ganzen Dauer eines Versuchs in Betrieb, um thermische Störungen der Manometer beim Ein- und Ausschalten zu vermeiden. Die Kölbchen der Dunkelkontrollen wurden in lichtdichte schwarze Plastikfolie eingehüllt.

Als Lichtquellen dienten Philips-HP-Lampen (125 Watt). Es sind dies Quecksilberbrenner, deren UV-Strahlung durch einen Fluoreszenzbelag des Glaskolbens in Rotlicht transformiert wird. Das die Kölbchen erreichende Licht ist vollständig frei von ultraviolettem Licht, passiert es doch die Plexiglasschicht der Wanne und das Kölbchenglas, bevor es auf die Zellen trifft. Um jegliche Unsicherheit auszuschließen, wurde in einzelnen Versuchen den Warburg-Kölbchen zusätzlich ein spezielles UV-Filter (Schott, GG 13) aufgesetzt und dabei die Gewißheit erlangt, daß die aufgefundenen Effekte nur durch sichtbares Licht hervorgebracht wurden.

Eine Dosierung des Lichts konnte durch Blenden erzielt werden, die in einem Abstand von 30 mm vom Kölbchenboden fixiert waren. Zur Messung der Abhängigkeit eines Lichteffekts von der Strahlungsintensität wurden die Lampenzentren genau in die Verlängerung

der Kölbchenachsen gebracht und ein Abstand von 90 mm von der Lampenachse bis zum Kölbchenboden eingehalten.

Ohne besonderen Hinweis versteht sich Belichtung im folgenden stets als Bestrahlung mit der vollen Intensität von zirka 85 000 Lux.

2. Isolation von Mitochondrien

Aus gewaschener Preßhefe wurden Mitochondrien nach Angaben von Vitols und Linnane (1961) isoliert. Die Zertrümmerung der Zellen wurde durch intensive Vibration eines Gemisches von kleinen Glaskugeln (d = 0,2 mm) und Hefezellen in Saccharosemedium (0,5 *m* Saccharose, 0,01 *m* Trispuffer pH 7,4, 0,001 *m* Komplexon III) herbeigeführt. Das Homogenat wurde einer fraktionierten Zentrifugation unterworfen: während 10 min wurden bei 2000 g intakte Zellen und grobe Zelltrümmer sedimentiert und hernach aus dem Überstand während 30 min bei 20 000 g die Mitochondrien niedergeschlagen. Nach Resuspension in Saccharosemedium wurde erneut bei 20 000 g zentrifugiert und das Sediment in einem kleinen Volumen Saccharosemedium suspendiert. Während der beschriebenen Prozedur wurde eine Temperatur von 0 ± 2 °C eingehalten.

Zur Messung der Succinoxydaseaktivität wurden Aliquote der Mitochondriensuspensionen in vorgekühlte Warburg-Gefäße pipettiert. Nach Zugabe von Substrat und Cofaktoren wurden die Kölbchen mit den Manometern verbunden, ins Wasserbad des Warburg-Apparates übergeführt und nach dem Temperaturausgleich (10 min) mit den Messungen begonnen. Aliquote der Mitochondriensuspensionen wurden einer Mikroanalyse auf Stickstoff unterzogen.

3. Vorbehandlung der Hefe

Preßhefe (Hefefabrik Stettfurt TG) wurde mehrmals gewaschen und in Phosphatpuffer suspendiert. Für die meisten Versuche fanden Suspensionen, die über längere Zeit (bis 24 h) bei Zimmertemperatur gerührt wurden, Verwendung. Alle Angaben über das je Kölbchen angesetzte Zellengewicht verstehen sich als Naßgewichte.

C. Resultate

1. Grundversuche

a) Endogene Atmung im Licht

Belichtet man Hefezellen ohne exogenes Atmungssubstrat, so stellt man einen markanten Anstieg der endogenen Atmung gegenüber den Dunkelkontrollen fest.

Besonders eindrücklich läßt sich diese Lichtwirkung auf die endogene Atmung an Zellen zeigen, die vorgängig einer längeren Hungerkultur unterworfen wurden. Abbildung 1 veranschaulicht das Ergebnis eines Versuchs mit Bäckerhefe, welche 14 h bei Zimmertemperatur gerührt wurde. Die endogene Atmung im Dunkeln ist gering; im Licht wird der Sauerstoffkonsum auf das 4–5fache des Dunkelwerts gesteigert. Der CO_2-Ausstoß im Licht ist vorerst gering, erreicht aber nach 30 min das Ausmaß der O_2-Aufnahme.

Der lichtgesteigerte Gaswechsel dauert nach Wiederverdunkelung der Kölbchen noch einige Zeit an, zeigt aber dann 30 min nach dem Ende der Belichtung deutlich eine rückläufige Tendenz.

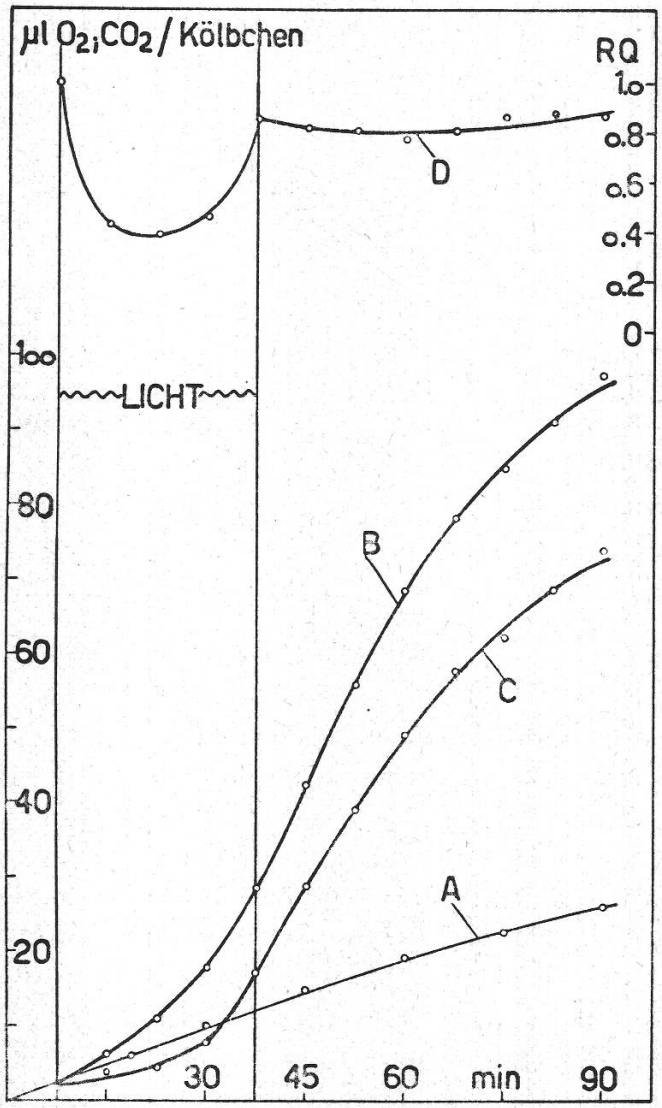

Abbildung 1

Endogene Atmung im Licht

Hefezellen aus 14stündiger Hungerkultur

3 ml Suspension (40 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4) je Kölbchen

A: O_2-Aufnahme bzw. CO_2-Abgabe im Dunkeln, B: O_2-Aufnahme, C: CO_2-Abgabe, D: RQ im Licht und nachfolgenden Dunkel

Interessant ist die Entwicklung des RQ: zu Anfang der Lichtperiode liegt er auffallend tief, strebt aber später deutlich gegen 1. Nach Wiederverdunkelung sinkt er zunächst ein wenig und steigt später allmählich wieder an.

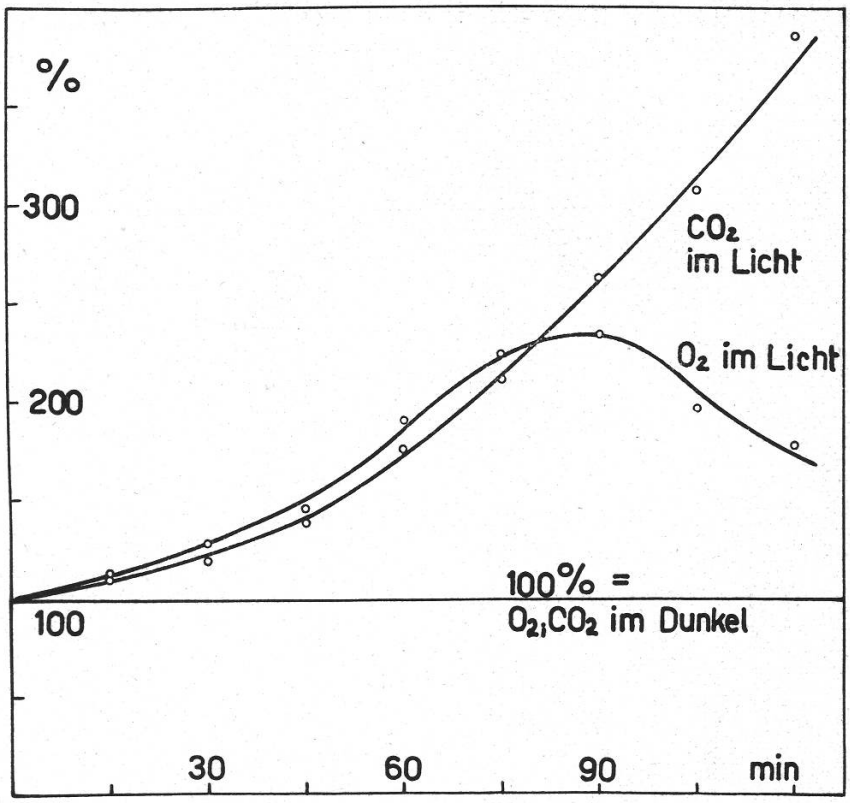

Abbildung 2

Endogene Atmung im Licht

Zellen aus frischer Preßhefe

3 ml Suspension (75 mg Zellen in 0,067 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4) je Kölbchen

Längere Belichtung der Hefesuspensionen zeitigt eine merkwürdige zeitliche Entwicklung der beschriebenen Atmungssteigerung. Wie Abbildung 2 zeigt, ist die Lichtsteigerung der Sauerstoffaufnahme von beschränkter Dauer; nach zirka 90 min erreicht sie ein Maximum, nach dessen Überschreitung sich wieder tiefere Werte einstellen. Die CO_2-Abgabe erfährt dagegen eine stetige Steigerung bis zum Abbruch des Versuchs nach 120 min.

Hefesuspensionen, welche während 24 h bei Zimmertemperatur gerührt wurden, zeigen im Dunkeln keine oder nur eine minime Atmung. Die Belichtung löst sogleich einen ansehnlichen Gaswechsel aus. Verfolgt man dessen Intensität über längere Zeit (Abbildung 3), so stellt man wiederum fest, daß der Sauerstoffkonsum ein Maximum der Lichtsteigerung durchläuft und hernach allmählich wieder auf tiefere Werte zurückfällt. Diese zweiphasige Entwicklung der endogenen Atmung im Licht spiegelt sich eindrücklich im RQ: in der ersten Phase der allgemeinen Lichtsteigerung steigt er auf 1 und verbleibt dort bis zur einsetzenden Rückläufigkeit der Sauerstoffaufnahme; die geringe Veränderung der CO_2-Abgabe läßt ihn in dieser zweiten Phase auf Werte über 2 ansteigen.

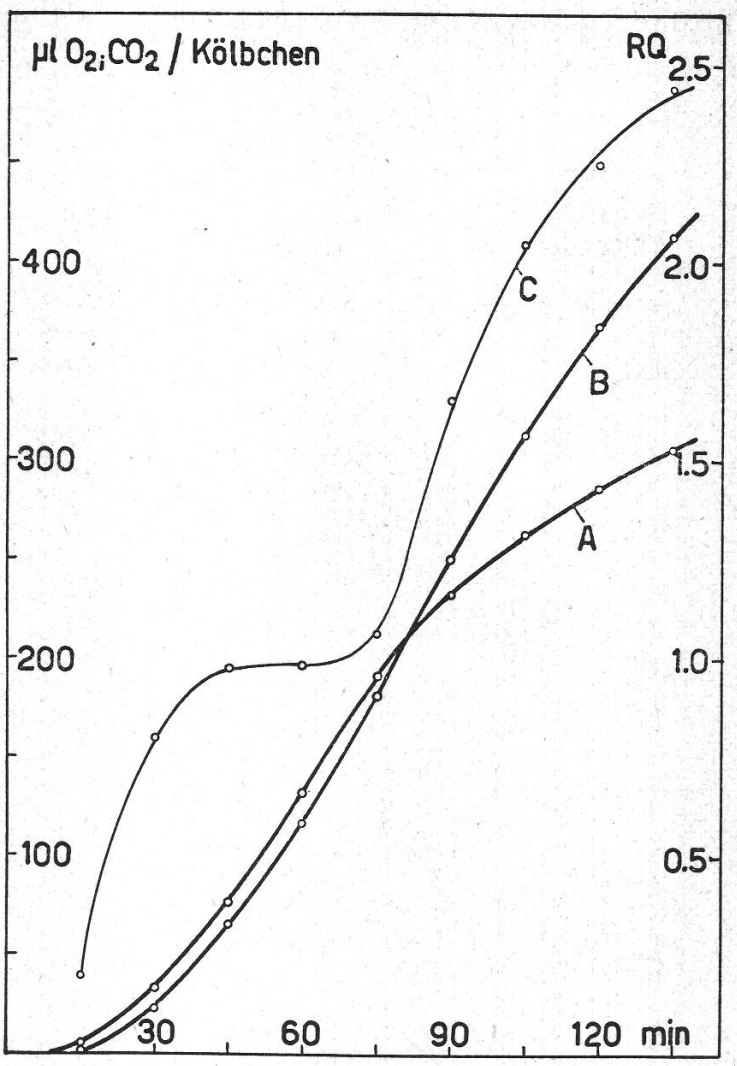

Abbildung 3

Endogene Atmung im Licht

Hefezellen aus 24stündiger Hungerkultur

3 ml Suspension (75 mg Zellen in 0,067 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4) je Kölbchen

A: O_2-Aufnahme, B: CO_2-Abgabe, C: RQ im Licht. Im Dunkeln kein Gaswechsel

b) Atmung mit exogenem Substrat

Werden Hefezellen mit Glukose als Atmungssubstrat einer Belichtung unterworfen, so fällt der Sauerstoffverbrauch allmählich beträchtlich unter den Dunkelwert; nach einer Belichtungszeit von 2 h kommt er praktisch zum Stillstand. Unter Lichteinfluß wird die CO_2-Produktion ein wenig über die Dunkelwerte gesteigert. In Abbildung 4 sind diese Verhältnisse dargestellt. Die aus den Gaswechseldaten errechneten RQ-Werte illustrieren die Lichtwirkung sehr augenfällig: während der RQ im Dunkeln sich über die ganze Dauer des Versuchs um 2 bewegt, steigt er im Licht nach 2 h auf Werte über 20 an. Verdunkelung der belichteten

Suspensionen bringt eine rückläufige Entwicklung: der Sauerstoffkonsum steigt langsam wieder an, was ein Absinken der RQ-Werte zur Folge hat.

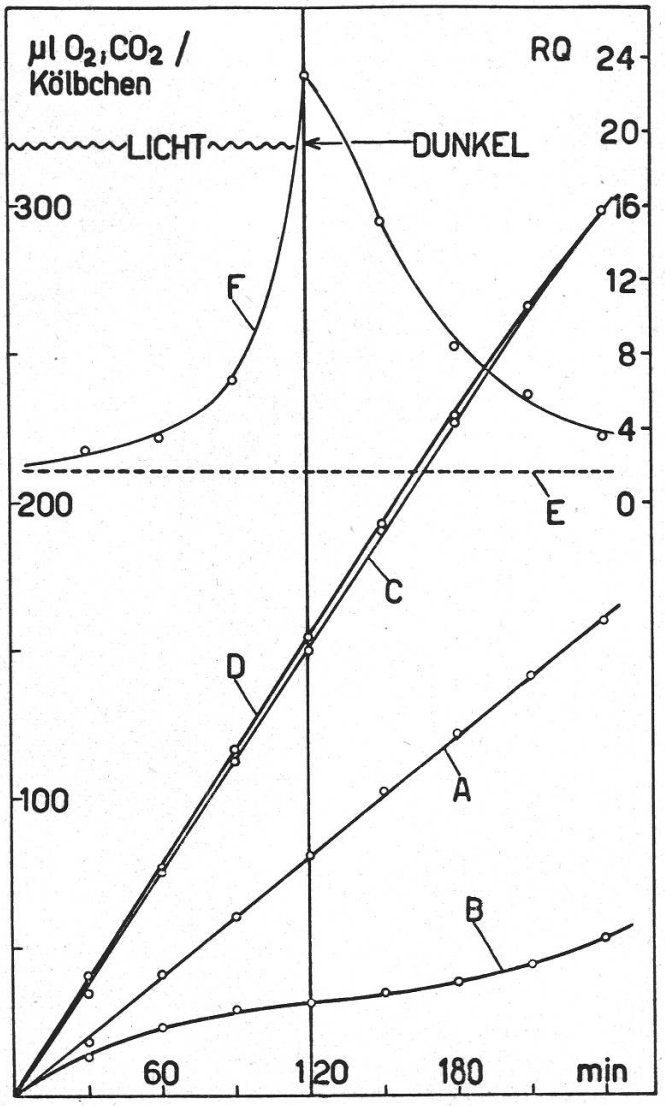

Abbildung 4

Glukoseveratmung im Licht

3 ml Suspension (4,5 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4; 0,1 *m* Glukose) je Kölbchen

O_2-Aufnahme im Dunkeln (A) und im Licht (B), CO_2-Abgabe im Dunkeln (C) und im Licht (D), RQ im Dunkeln (E) und im Licht (F)

Der im Licht nahezu unbeeinflußte CO_2-Ausstoß deutet auf einen vermehrten anaeroben Umsatz der Glukose hin. In einem Versuch wurde aus den Gaswechselmessungen die Menge des anaerob produzierten CO_2 im Licht und im Dunkeln berechnet. Aus Abbildung 5 geht hervor, daß die anaerobe CO_2-Produktion im Licht die Dunkelwerte der anaeroben Gärung um das 3,5fache übersteigt.

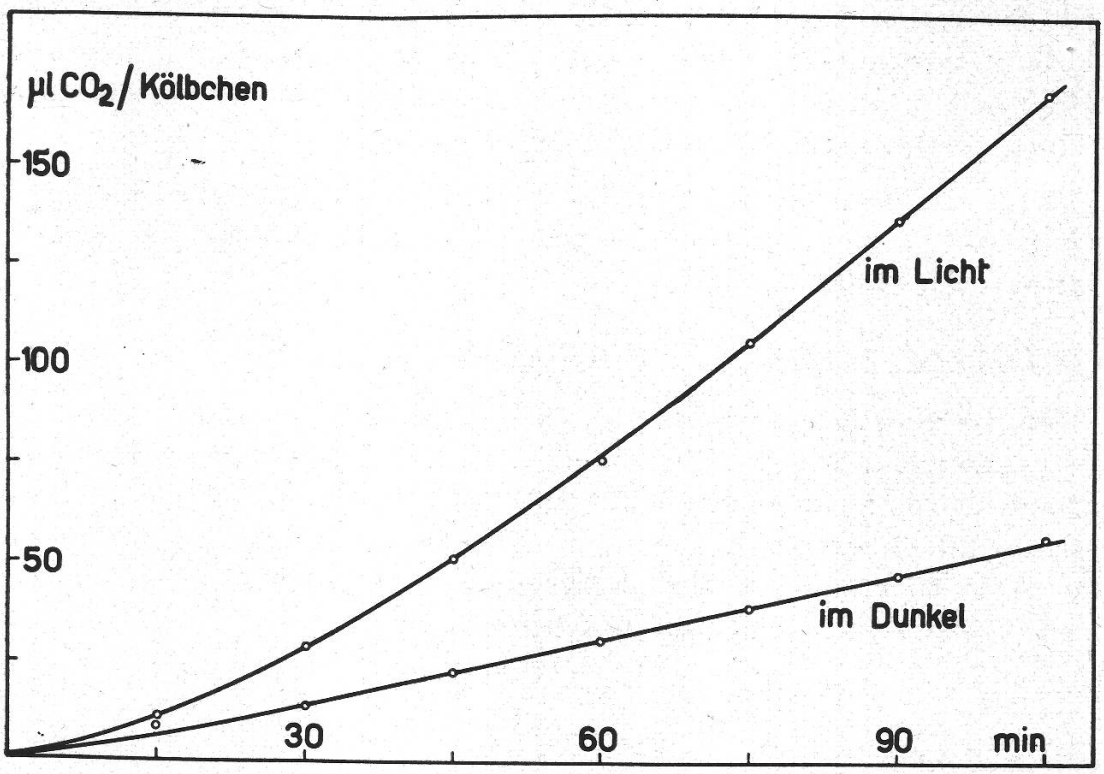

Abbildung 5

Glukoseveratmung im Licht

Anaerob produziertes CO_2 im Licht und im Dunkeln

3 ml Suspension (7,5 mg Zellen in 0,067 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4; 0,1 *m* Glukose) je Kölbchen

2. *Verschiedene Versuchsbedingungen*

a) Lichtempfindlichkeit in Abhängigkeit vom Substratangebot

Eine Hefesuspension wurde geteilt und die eine Hälfte mit Glukose, die andere mit Puffer versetzt. Nach einer Belichtung von 60 min Dauer

Tabelle 1

Lichthemmung der Glukoseveratmung in Abhängigkeit von der Substratversorgung während der Belichtung

3 ml Suspension (25 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4; 0,1 *m* Glukose) je Kölbchen

Vorbelichtung	µl O_2/Kölbchen/30 min		% Hemmung
	Dunkel	Belichtet	
mit Glukose	97,1	37,8	61,1
ohne Glukose	109,5	28,6	73,8

wurde der ersten Suspension Puffer zugesetzt, der zweiten Glukoselösung und dann im Dunkeln der Sauerstoffkonsum gemessen. Es zeigte sich, daß die Zellen, welche ohne exogenes Substrat belichtet wurden, stärker gehemmt waren als substratversorgte (Tabelle 1).

Dieses Ergebnis besagt, daß die Wirkung des Lichts vom Fließgleichgewicht in den Atmungssystemen bzw. vom Redoxzustand der Atmungskatalysatoren abhängt.

b) Lichtempfindlichkeit und Redoxzustand der Zellen

Eine Hefesuspension wurde teils aerob unter Luft, teils anaerob unter reinstem Stickstoff einer Belichtung von 100 min Dauer unterworfen. Hernach wurde Glukose zugesetzt, die Kölbchen belüftet und der Sauerstoffkonsum im Dunkeln gemessen. Tabelle 2 zeigt, daß nur die aerob belichteten Zellen eine gehemmte Atmung aufwiesen, die anaerob behandelten dagegen völlig unbeeinflußt waren.

Tabelle 2

Lichtwirkung auf die Glukoseveratmung von aerob und anaerob gehaltenen Zellen
3 ml Suspension (40 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4; 0,1 *m* Glukose) je Kölbchen
Belichtung 100 min unter Luft oder reinstem Stickstoff
Nach Vorbehandlung Glukose zugesetzt, Kölbchen belüftet und gemessen

Vorbehandlung	μl O_2/Kölbchen/10 min		% Licht : Dunkel
	Licht	Dunkel	
aerob	14,8	75,9	19,5
anaerob	77,8	77,1	101

Tabelle 3

Lichtwirkung auf die endogene Atmung von aerob und anaerob gehaltenen Zellen
3 ml Suspension (75 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4) je Kölbchen
Belichtung 30 min unter Luft oder reinstem Stickstoff
Nach Belichtung Kölbchen belüftet und über 15 min gemessen

Vorbehandlung	μl O_2/Kölbchen/15 min		Quotient Licht : Dunkel
	Licht	Dunkel	
aerob	45,3	3,9	11,6
anaerob	3,5	3,3	1,06

In analoger Weise wurde die endogene Atmung untersucht. Die Lichtsteigerung ließ sich ebenfalls nur bei Belichtung unter aeroben Verhältnissen erzielen. Aus Tabelle 3 ist ersichtlich, daß die anaerob belichteten Zellen keinen Lichteinfluß zeigten.

Aus diesen Ergebnissen folgt, daß der lichtempfindliche Atmungskatalysator entweder im reduzierten Zustand lichtstabil ist (beispielsweise keine Absorption im sichtbaren Bereich des Spektrums hat) oder aber mangels Sauerstoffs keiner oxydativen Lichtwirkung ausgesetzt ist.

c) Regeneration der lichtgehemmten Atmung

In einem Versuch wurden Suspensionen ohne exogenes Substrat zwischen 30 min und 4 h belichtet; nach der Belichtung wurde Glukose zugesetzt und im Dunkeln die Sauerstoffaufnahme über weitere 2 h gemessen (Tabelle 4). Nach kürzeren Belichtungszeiten beobachtet man, wie die Atmung sich im Dunkeln langsam wieder zu erholen beginnt. Nach vierstündiger Belichtung scheinen die Zellen völlig inaktiviert zu sein. Nach längerer Inkubation mit Atmungssubstrat stellt sich jedoch wieder die volle Aktivität der Dunkelkontrollen ein.

Tabelle 4

Glukoseveratmung nach Belichtung

3 ml Suspension (25 mg Zellen in 0,067 *m* KH_2PO_4; 0,1 *m* Glukose) pro Kölbchen

Belichtung ohne Substrat. Messung im Dunkeln

Belichtungszeit	Sauerstoffaufnahme der belichteten Suspensionen (Dunkelkontrollen = 100 %) nach:			
	30 min	60 min	120 min	20 h
30 min	66,5	67,0	82,0	—
60 min	45,0	45,3	51,0	—
120 min	0	1	7	—
240 min	0	0	0	103
Dunkelkontrollen	100	100	100	100

Merkwürdigerweise ist diese Regeneration streng vom Angebot exogenen Substrats abhängig: eine belichtete Suspension, der man keine Glukose zufügt, verbleibt über Tage hin auf einem konstanten, lichtbedingt tiefen Atmungsniveau.

d) Abhängigkeit des Lichteffekts von der Lichtintensität

Die bisher angeführten Versuche wurden alle bei der maximalen Lichtintensität durchgeführt. In einer Versuchsreihe wurde nunmehr die Lichthemmung der Hefeatmung auch bei geringeren Intensitäten untersucht.

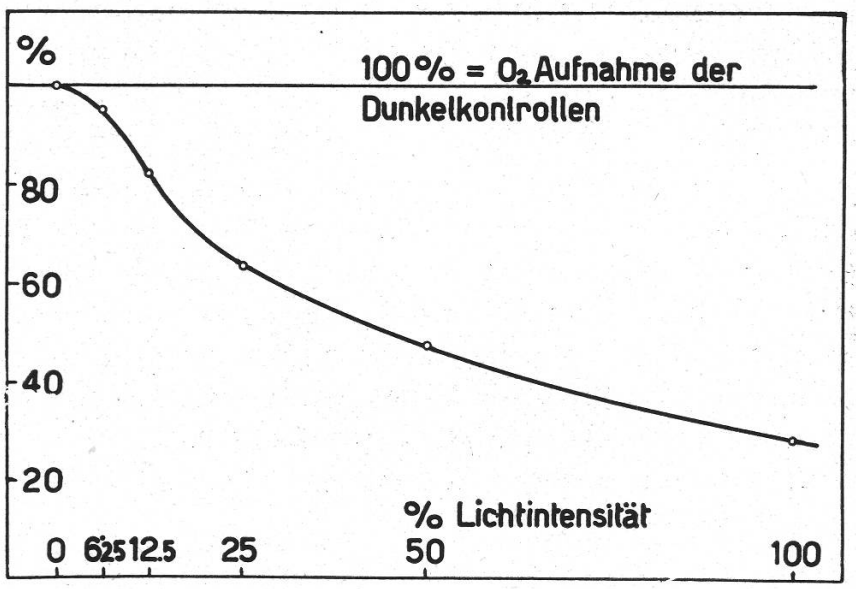

Abbildung 6

Abhängigkeit der Lichtwirkung auf die Glukoseveratmung von der Lichtintensität
3 ml Suspension (wie Abbildung 4) je Kölbchen. Messung nach 100 min Belichtung
100 % Intensität = zirka 60 000 Lux

Suspensionen wurden ohne exogenes Substrat 100 min lang verschieden stark belichtet und hierauf im Dunkeln mit Glukose als Substrat die O_2-Aufnahme gemessen. In Abbildung 6 ist die aufgefundene Abhängigkeit dargestellt. Kleine Hemmwirkungen lassen sich offenbar schon mit relativ geringen Lichtintensitäten von zirka 3000 Lux erzielen. Größere Effekte erheischen allerdings Intensitäten über 10 000 Lux.

e) Abhängigkeit des Lichteffekts von der Temperatur

Auf analoge Weise wurde das Ausmaß der Lichtwirkung in Abhängigkeit von der Temperatur während der Bestrahlung untersucht. Die Zellen wurden wiederum während 100 min ohne exogenes Substrat belichtet. Die Behandlung erfolgte bei Temperaturen von 10–30 °C im Warburg-Apparat (bewegte Suspensionen); bei 0 °C mußten die Kölbchen in schmelzendes Eis gepackt und ruhenderweise belichtet werden. Die im Dunkeln in Gegenwart von Glukose gemessenen Atmungsintensitäten (Tabelle 5) zeigen eine weitgehende Unabhängigkeit von der Temperatur.

Es fällt auf, daß die bei tieferen Temperaturen behandelten Zellen eine etwas stärkere Hemmung erlitten als bei höheren Temperaturen.

Die Temperaturunabhängigkeit der Lichtwirkung auf die Glukoseveratmung deutet auf einen photochemischen Prozeß als Ursache der Hemmung hin.

Tabelle 5

Einfluß der Temperatur auf die Lichthemmung der Glukoseveratmung
Ansätze wie in Tabelle 4
Suspensionen 100 min lang ohne exogenes Substrat belichtet
Messung im Dunkeln nach Versorgung mit Glukose

Temperatur °C	μl O_2/Kölbchen		% Hemmung
	Dunkel	Belichtet	
0	132,3	12,4	90,6
10	119,6	14,4	88,0
20	99,8	13,2	86,7
30	92,5	18,3	80,2

f) Farbiges Licht

Wie eingangs erwähnt wurde, ist das verwendete weiße Licht frei von ultravioletter Strahlung. Die Hemmwirkung auf die Glukoseveratmung ließ sich auch dann beobachten, wenn das Licht vor dem Eintritt ins Warburg-Kölbchen ein UV-Filter (Schott GG 13) passierte. Filterung mit einem Blaufilter (Schott BG 12) ergab eine unwesentlich geringere Wirkung als in weißem Licht. Dagegen stellte sich im roten Licht (Schott RG 2) überhaupt keine Hemmung ein.

g) Lichtwirkung auf die Veratmung von spezifischen Substraten

Die Membranen der Hefezellen sind für elektrisch geladene Moleküle schwer passierbar. Dies äußert sich in sehr geringen Atmungsintensitäten bei Versorgung mit Säuren des Tricarbonsäurezyklus. Man ist deshalb gezwungen, mit konzentrierten Suspensionen zu arbeiten, wobei sich die endogene Atmung störend auf die Messung auswirkt. Im folgenden wurden die Werte der endogenen Atmung im Licht und im Dunkeln von den Resultaten der substratversorgten Zellen abgezogen.

Eine Suspension wurde 100 min lang ohne Substrat belichtet und hernach im Dunkeln mit verschiedenen Substraten inkubiert. Tabelle 6 enthält die registrierten Atmungswerte.

Tabelle 6

Lichteinfluß auf die Veratmung von Tricarbonsäurezyklus-Intermediaten
Suspensionen 100 min lang belichtet; Dunkelinkubation mit Substrat
(0,1 *m* in 0,03 *m* KH_2PO_4, pH 4,5)
Messung zwischen 30 und 60 min nach Belichtung

Substrat	µl O_2/Kölbchen/30 min		% Hemmung durch Belichtung
	Dunkel	Belichtet	
Zitronensäure	18,3	15,0	18,0
α-Ketoglutarsäure	50,8	30,6	39,8
Bernsteinsäure	51,8	33,0	36,4
Fumarsäure	32,3	18,0	44,2
Äpfelsäure	25,8	13,0	49,6

Durchwegs lag die Sauerstoffaufnahme der belichteten Zellen wesentlich tiefer als die Kontrollwerte von dunkel gehaltenen Zellen. Es fällt auf, daß die Zitronensäure als dreiwertiges Ion den kleinsten Sauerstoffkonsum bewirkt, also offenbar die Zellmembran am schlechtesten passieren kann.

In einem weiteren Versuch wurde eine Suspension mit Brenztraubensäure versetzt und die Atmung direkt im Licht und im Dunkeln gemessen. Auch hier mußte die endogene Atmung vom Resultat subtrahiert werden. Es ergab sich wiederum eine rapide Hemmung des Sauerstoffkonsums im Licht; nach Wiederverdunkelung stellten sich bald wieder

Tabelle 7

Lichteinfluß auf die Veratmung von Brenztraubensäure
Suspension in 0,067 *m* KH_2PO_4 mit 0,1 *m* Na-pyruvat

Belichtung	µl O_2/Kölbchen		% Hemmung	RQ	
	Dunkel	Belichtet		Dunkel	Belichtet
15 min Licht	56,1	40,4	28,0	1,33	1,51
30 min Licht	53,7	27,4	49,0	1,36	1,96
15 min Dunkel	47,0	12,0	74,4	1,29	3,14
30 min Dunkel	45,2	14,7	67,4	1,30	2,72

höhere Werte ein (Tabelle 7). Ähnlich wie bei der Glukoseveratmung im Licht ergaben sich aus der geringen Beeinflussung der CO_2-Abgabe hohe RQ-Werte.

3. *Rückblick*

Die beschriebenen Versuchsergebnisse besagen, kurz zusammengefaßt, daß die Glukoseveratmung durch Hefezellen durch Lichteinstrahlung gehemmt wird. Offenbar verändert das Licht Atmungsenzyme, die am Tricarbonsäurezyklus beteiligt sind. Die Hefezellen machen einen Teil des ausfallenden Energiegewinns durch eine vermehrte Vergärung des Substrats wett.

Das gegensätzliche Verhalten der endogenen Atmung im Licht ist unter der berechtigten Annahme schwer verständlich, daß die Reservestoffe der Zellen über dieselben lichtbeeinflußten Enzymsysteme veratmet werden.

Zwischen endogener Hefeatmung und Glukoseveratmung besteht nun aber ein entscheidender Unterschied im Phosphathaushalt. Ohne exogenes Substrat bedarf die Zelle nur sehr geringer ATP-Mengen, da weder Stoffaufnahme noch Synthesen möglich sind; mit exogener Glukose verbrauchen die Zellen dagegen viel ATP.

Die Koppelung von Atmung und Phosphorylierung, das heißt die Regulation der Atmungsintensität durch den ATP-Bedarf der Zelle (vergleiche Diskussion), legt die Vermutung nahe, daß die Lichteinstrahlung über den Umweg einer Störung der Phosphorylierung die endogene Atmung steigert. Eine solche Störung müßte endogene Atmung und Glukoseveratmung in Anbetracht des unterschiedlichen Phosphathaushalts verschieden beeinflussen.

Diese Überlegungen führten zu Versuchen über das Verhalten der von der Phosphorylierung künstlich entkoppelten Atmung im Licht.

4. *Versuche mit entkoppelter Phosphorylierung*

a) Vorversuche

Nach Lynen und Königsberger (1951) verursacht 2,4-Dinitrophenol (DNP) eine Entkoppelung der oxydativen (Atmungsketten-) Phosphorylierung vom Elektronentransport über die Atmungsketten. Die Beseitigung der Atmungsregulation durch die Phosphorylierung bewirkt eine beträchtliche Steigerung des Gaswechsels. Die Hefezellen machen

dabei wie unter anaeroben Bedingungen die wegfallende Atmungskettenphosphorylierung durch eine gesteigerte Gärung (Substratkettenphosphorylierung) wett. Die genannten Autoren geben die optimale DNP-Konzentration mit $2 \cdot 10^{-4}$ *m* an.

In zwei Versuchsreihen wurden die optimalen DNP-Konzentrationen anhand der Beeinflussung des Gaswechsels bestimmt. Es stellte sich dabei heraus, daß die DNP-Wirkung auf die Glukoseveratmung bei einer Konzentration von 10^{-4} *m* am größten ist: der CO_2-Ausstoß erreicht annähernd den dreifachen, der O_2-Konsum den über anderthalbfachen Wert der unbehandelten Kontrollen (Tabelle 8).

Tabelle 8

Einfluß von 2,4-Dinitrophenol auf die Glukoseveratmung

Suspensionen in 0,045 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4; 0,1 *m* Glukose und verschiedene Konzentrationen DNP. Messung 30 min nach Inkubation mit DNP

Endkonzentration DNP (*m*)	0	$5 \cdot 10^{-5}$	10^{-4}	$2 \cdot 10^{-4}$	$3{,}3 \cdot 10^{-4}$	$6{,}6 \cdot 10^{-4}$
CO_2	100	214	287	230	210	54
O_2	100	163	167	151	69	17

Die endogene Atmung spricht auf das Phenol noch etwas empfindlicher an: eine Konzentration von $5 \cdot 10^{-5}$ *m* steigert den O_2-Verbrauch auf das 13fache des Kontrollwerts (Tabelle 9).

Tabelle 9

Einfluß von 2,4-Dinitrophenol auf die endogene Atmung

Ansätze wie Tabelle 8, aber ohne Glukose

Endkonzentration DNP (*m*)	0	10^{-6}	$2{,}5 \cdot 10^{-5}$	$5 \cdot 10^{-5}$	10^{-4}	$2 \cdot 10^{-4}$	$3{,}3 \cdot 10^{-4}$
O_2	1	7,2	12,2	13,0	10,8	4,4	1,05

Diese Vorversuche zeigten übrigens, daß Zellen aus Hungerkulturen, deren endogene Atmung im Dunkeln äußerst gering ist, noch über beträchtliche endogene Substratreserven verfügen müssen; die Entkoppe-

lung der oxydativen Phosphorylierung läßt die Zellen diese Reserven im Leerlauf verpuffen.

Interessant ist ein Vergleich zwischen dem Sauerstoffverbrauch mit und ohne exogenes Substrat unter dem Einfluß der optimalen DNP-Konzentrationen. Tabelle 10 zeigt, daß die Werte in beiden Fällen auf gleicher Höhe liegen, offenbar ausschließlich bestimmt durch die Leistungsfähigkeit der Atmungskatalysatoren.

Tabelle 10

Vergleich des Sauerstoffkonsums bei entkoppelter Phosphorylierung mit und ohne exogenes Substrat

3 ml Suspension (8 mg Zellen in 0,045 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4; Glukose 0,1 *m*) je Kölbchen

Kölbchen-inhalt	Glukose DNP 10^{-4} *m*	Glukose —	— DNP $5 \cdot 10^{-5}$ *m*	— DNP 10^{-4} *m*	— —
μl O_2/h/ Kölbchen	112	63,7	115	96	2,2

b) Lichteinfluß auf die endogene Atmung

Zellen aus 24stündiger Hungerkultur wurden mit DNP versetzt und der Gaswechsel im Licht und im Dunkel über 2 h gemessen. Im Dunkeln findet man eine konstante Sauerstoffaufnahme und eine zirka dreimal geringere CO_2-Abgabe, die allmählich etwas ansteigt. Im Licht werden, wie Abbildung 7 veranschaulicht, sowohl die O_2-Aufnahme als auch die CO_2-Abgabe mit der Zeit immer stärker gehemmt und kommen nach 2 h praktisch zum Stillstand. Die Hemmung der CO_2-Abgabe findet mit einer gewissen Verzögerung statt. Eine Steigerung der Atmung tritt also im Unterschied zu den Versuchen ohne Entkoppelung nicht ein. Aus diesem Versuch geht somit hervor, daß die Lichtwirkung auf die endogene Atmung mit der oxydativen Phosphorylierung in Zusammenhang stehen muß.

Zwischen lichtgesteigerter und mit DNP entkoppelter endogener Atmung zeigte sich eine merkwürdige Verwandtschaft: beiden ist ein anfänglich tiefer RQ gemeinsam. In längeren DNP-Versuchen steigt der RQ allmählich auf einen konstanten Wert von 1. Es scheint, als ob das DNP in rätselhafter Weise die CO_2-Abgabe beeinflusse. Dies zeigt sich vor allem bei Belichtung, wo unter DNP-Einfluß im Gegensatz zu den unvergifteten Kontrollen die CO_2-Abgabe eine massive Lichthemmung erfährt.

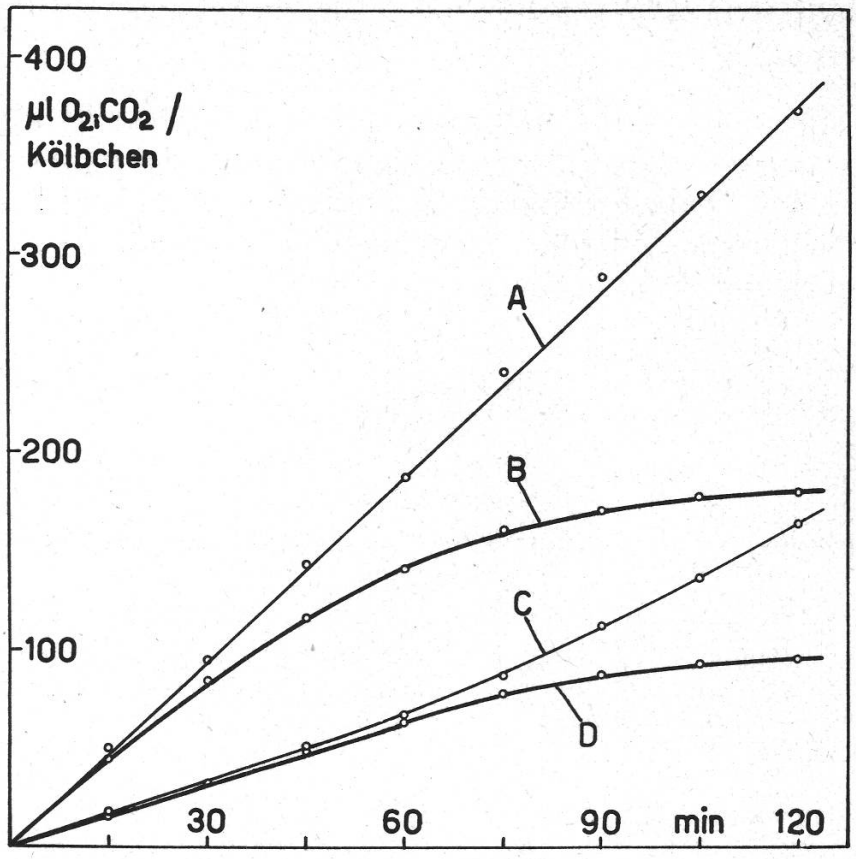

Abbildung 7

Endogene Atmung bei entkoppelter Phosphorylierung im Licht
3 ml Suspension (7,5 mg Zellen in 0,045 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4; $5 \cdot 10^{-5}$ *m* 2,4-DNP) je Kölbchen
O_2-Aufnahme im Dunkeln (A) und im Licht (B). CO_2-Abgabe im Dunkeln (C) und im Licht (D)

c) Lichteinfluß auf die Glukoseveratmung

Gaswechselmessungen an DNP-vergifteten Hefezellen, die mit Glukose versorgt waren, ergaben ebenfalls Hemmungen im Licht. Aus Abbildung 8 geht hervor, wie der Sauerstoffkonsum im Licht mit und ohne Entkoppelung der Phosphorylierung einem gemeinsamen tiefen Endwert entgegenstrebt. Auch in diesen Versuchen ergab sich die merkwürdige Tatsache, daß sowohl O_2-Aufnahme als auch CO_2-Abgabe unter Licht- und DNP-Einfluß eine Hemmung erfahren (Abbildung 9). Die vergifteten Hefezellen gehen offenbar der Fähigkeit verlustig, die Dissimilation im Licht teilweise auf Gärung umzulenken.

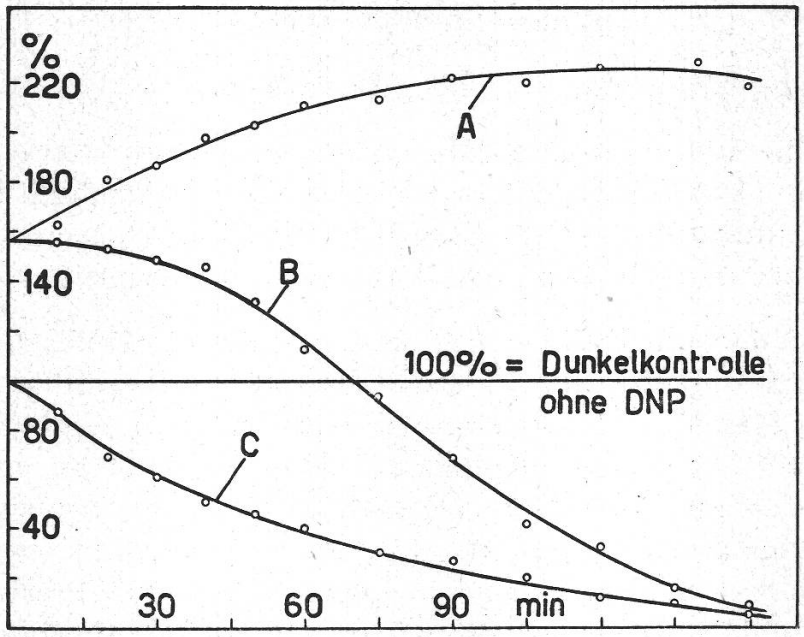

Abbildung 8

Glukoseveratmung bei entkoppelter Phosphorylierung im Licht
3 ml Suspension (8 mg Zellen in 0,045 *m* Phosphatpuffer, pH 5,4; 0,1 *m* Glukose; 10^{-4} *m* 2,4-DNP) je Kölbchen
O_2-Aufnahme mit DNP im Dunkeln (A) und im Licht (B), ohne DNP im Licht (C)

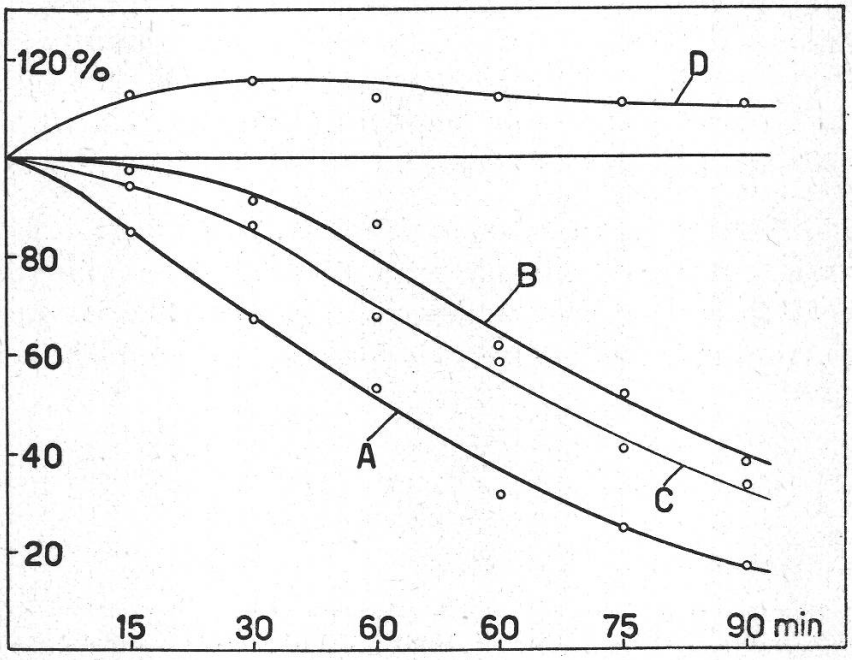

Abbildung 9

Glukoseveratmung bei entkoppelter Phosphorylierung im Licht
3 ml Suspension (wie Abbildung 8) je Kölbchen
O_2-Aufnahme (A) und CO_2-Abgabe (B) mit DNP im Licht
O_2-Aufnahme (C) und CO_2-Abgabe (D) ohne DNP im Licht
100 % = Dunkelkontrolle mit und ohne DNP

5. *Versuche mit isolierten Mitochondrien*

a) Lichteinfluß auf das Succinoxydasesystem

Die Versuche mit isolierten Mitochondrien bezweckten eine genauere biochemische Lokalisation des Lichteffekts auf die Atmung. Es lag nahe, die Lichtwirkung zunächst auf einer Stufe des Tricarbonsäurezyklus, beispielsweise auf die Oxydation der Bernsteinsäure, zu prüfen.

Infolge schlechten Erhaltungsgrades sind die aus Hefezellen isolierten Mitochondrien nur über relativ kurze Zeit aktiv. Es mußte deshalb auf eine direkte Messung der Succinoxydaseaktivität im Licht, wie sie mit Blumenkohlmitochondrien möglich war (Matile, 1962a), verzichtet werden. Die Belichtung wurde bei 0 °C während 30 min vorgenommen; hernach wurde im Warburg-Apparat der Sauerstoffkonsum von belichteten und verdunkelten Suspensionen gemessen. Um jeden Zeitverlust zwischen Belichtung und Messung zu vermeiden, wurden die Warburg-Kölbchen vor der Belichtung vollständig beschickt, mit den Manometern verbunden und in schmelzendes Eis gepackt. Die Glasschale mit dem Eiswasser war mit einem Rührwerk versehen, um eine Erwärmung der lampennahen Schichten zu vermeiden. Die Temperatur stieg während der ganzen Belichtung nicht über 0,2 °C.

Nach Inkubation im Warburg-Apparat zeigte sich eine im Vergleich zu den Dunkelkontrollen wesentlich tiefere Sauerstoffaufnahme der belichteten Proben. Die in Tabelle 11 eingetragenen Werte verstehen sich als gegen die Sauerstoffaufnahme von substratfreien belichteten und verdunkelten Mitochondrien korrigiert.

Verfolgt man die Succinoxydaseaktivität über eine halbe Stunde, so stellt man fest, daß sich die belichteten Mitochondrien allmählich wieder erholen (Abbildung 10). Die Belichtung bewirkt offenbar keine Zerstörung eines Atmungskatalysators, sondern lediglich eine reversible Veränderung.

Tabelle 11

Lichteinfluß auf die Succinoxydaseaktivität

3 ml Mitochondriensuspension (0,5 *m* Saccharose; 0,01 *m* Phosphatpuffer, pH 7,4; 0,02 *m* Na-Succinat; 0,001 *m* $MgSO_4$; 0,001 *m* ATP) je Kölbchen

Belichtung 30 min bei 0 °C

	Belichtet	Dunkel	% Licht : Dunkel
$\mu l\ O_2$/mg N/10 min	12,2	35,2	34,6

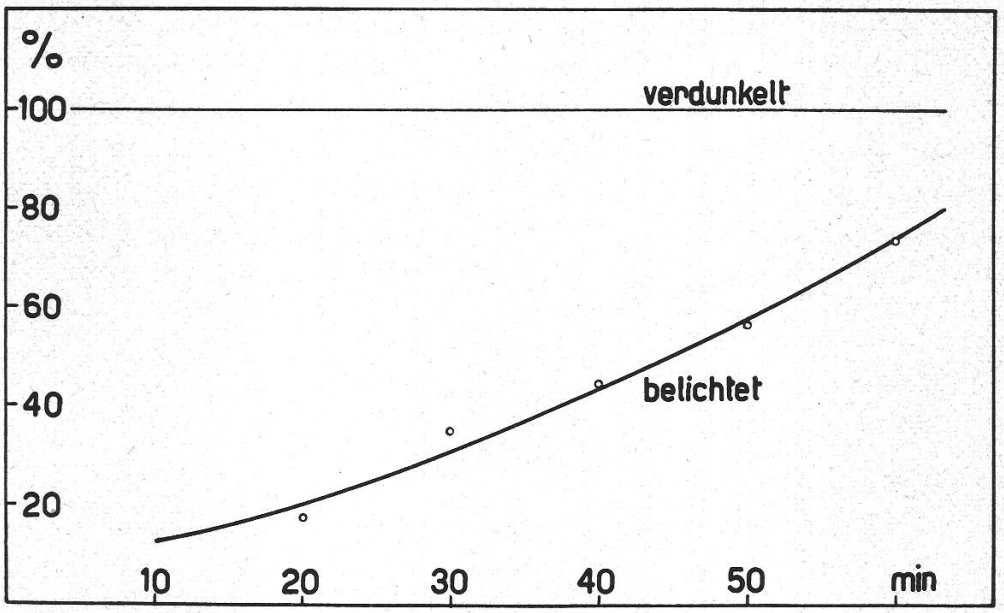

Abbildung 10

Succinoxydaseaktivität von belichteten Mitochondrien
3 ml Mitochondriensuspension (wie Tabelle 11) je Kölbchen
Belichtung: 30 min bei 0 °C

b) Lichtempfindlichkeit und Redoxzustand der Atmungsketten

Die Untersuchung der intakten Zellen hatte gezeigt, daß die Lichthemmung nur eintritt, wenn aerob belichtet wird (vgl. Tabelle 2). Ein analoger Versuch mit Mitochondrien führte zum selben Ergebnis.

Ein Teil der Kölbchen wurde vor der Belichtung bei 0 °C während 10 min mit reinstem Stickstoff gespült. Ein geringer N_2-Strom wurde während der ganzen Belichtungsperiode von 30 min aufrechterhalten. Vor der Messung des Sauerstoffkonsums wurden die Kölbchen belüftet. Es zeigte sich, daß nur die Bestrahlung der aerob gehaltenen Partikelsuspensionen eine Hemmwirkung zur Folge hat (Tabelle 12).

Tabelle 12

Lichteinfluß auf die Succinoxydaseaktivität von aerob und anaerob gehaltenen Mitochondrien

Ansätze wie Tabelle 11

Belichtung 30 min bei 0 °C; Kölbchenatmosphäre: Luft oder reinster Stickstoff

	aerob belichtet	anaerob belichtet	Dunkel-kontrolle
μl O_2/mg N/20 min	19,9	47,6	49,2
%	40,5	97,0	100

Die Lichtempfindlichkeit des Succinoxydasesystems von Hefemitochondrien berechtigt zur Annahme, daß die Strahlung ein oder mehrere Enzyme verändert, die den von der Bernsteinsäure abgespaltenen Wasserstoff auf den Sauerstoff übertragen. Das fragliche Kettenglied der Atmungskette erfährt im Licht eine reversible Veränderung, wobei es im reduzierten Zustand offenbar stabil ist (oder mangels Sauerstoffs keine oxydative Veränderung erfahren kann).

D. Diskussion

1. Zur Lichtwirkung auf den Gaswechsel der Hefe

a) Atmung und oxydative Phosphorylierung

Der Elektronentransport über die Atmungsketten ist mit der Bildung von energiereichem Phosphat eng verkoppelt. Die innige Verknüpfung der beiden Prozesse zeigt sich in der Tatsache, daß die Fließgleichgewichte in den Atmungsketten streng durch die Menge des verfügbaren Phosphatakzeptors ADP kontrolliert werden. Ein tiefer ADP-Spiegel erlaubt nur eine geringe oxydative ATP-Bildung, also auch nur eine geringe Atmung. Umgekehrt bewirkt ein hoher ADP-Spiegel eine entsprechend hohe Phosphorylierungsrate und Atmung. Das System regelt sich selbst: Je nach dem Bedarf an ATP wird die Atmung und mit ihr die oxydative Phosphorylierung beschleunigt oder gedrosselt.

Unter diesem Gesichtspunkt wird die Beobachtung, daß Hefezellen, die man ohne exogenes Substrat schüttelt, ihre Atmungsaktivität allmählich einstellen, verständlich: Der ATP-Bedarf muß auf ein Minimum sinken, wenn weder Substrataufnahme noch Synthesen noch Zellteilungen möglich sind. Die geringe Freisetzung von ADP drosselt die Atmung auf ein Minimum; die Zellen ersticken gewissermaßen im ATP.

Entkoppelung der oxydativen Phosphorylierung von der Atmung zeigt, daß in diesem inaktiven Zustand die Reservestoffe der Zellen keineswegs aufgebraucht sind. Dinitrophenol bewirkt eine stundenlang anhaltende intensive Atmung. Elektronenmikroskopische Untersuchung von Zellen aus «Hungerkulturen» zeigt, daß die sogenannten «storage granules» im Vergleich zu frischer Preßhefe nicht verändert sind.

In Hefezellen, die mit Glukose versorgt sind, muß ein großer ATP-Bedarf für Stoffaufnahme und Synthesen vorhanden sein. Der ATP-Verbrauch liefert genügend ADP, um eine intensive Atmung zu ermöglichen. Entkoppelung der Phosphorylierung in diesem Zustand bringt denn auch eine viel geringere Steigerung der Atmung mit sich als im Fall der endo-

genen Atmung; offenbar sind die Atmungsketten schon im unvergifteten Zustand nahezu ausgelastet.

b) Atmung und oxydative Phosphorylierung im Licht

Unter dem Gesichtspunkte der Atmungsregulation durch den ATP-Haushalt der Zelle können die aufgefundenen Lichtwirkungen auf die Hefeatmung folgendermaßen erklärt werden:

Das Licht entkoppelt die oxydative Phosphorylierung von der Atmung. Dies äußert sich in einer Steigerung der endogenen Atmung. An glukoseversorgten Zellen läßt sich eine solche Steigerung nicht beobachten, weil die Atmung schon im Dunkeln infolge hohen ADP-Spiegels nahe an das Maximum der Intensität herankommt. Die Glukoseveratmung im Licht zeitigt indessen eine zweite Lichtwirkung:

Das Licht wirkt hemmend auf die Atmung. Dies geht aus allen Versuchen eindeutig hervor. Sogar die anfänglich gesteigerte endogene Atmung unterliegt nach einiger Belichtungszeit einem hemmenden Lichteinfluß; die zeitliche Entwicklung der endogenen Atmung im Licht läßt eine Überlagerung der beiden Lichtwirkungen erkennen.

Die anaerobe Dissimilation der Substrate wird durch das Licht offenbar nicht oder weniger stark beeinflußt. Dies zeigt sich in allen Versuchen in einem lichtbedingt ansteigenden RQ an. Die Gärungsaktivität erfährt indessen eine wesentlich geringere Steigerung im Licht als beim Übergang von aerober zu anaerober Kultur der Zellen.

Der vollständige Beweis der entkoppelnden Lichtwirkung auf die Phosphorylierung müßte selbstverständlich eine direkte Untersuchung des Phosphatstoffwechsels im Licht umfassen. Es müßten sich dabei ähnliche Verhältnisse ergeben, wie Lynen und Königsberger (1951) nach DNP-Einwirkung fanden. Von Ehrenberg und Simonis (1957) liegen zwar Untersuchungen zur lichtabhängigen Phosphorylierung in Hefezellen vor (sie finden einen lichtgesteigerten Phosphateinbau in Zellen ohne, einen lichtgehemmten in Zellen mit exogenem Substrat). Die Unterschiede in der Versuchsanordnung lassen indessen einen Vergleich mit den vorliegenden Resultaten über das Atmungsverhalten im Licht nicht ohne weiteres zu.

Die Lichtwirkung auf die Hefeatmung ist übrigens vermutlich aus verschiedenen Gründen in den Untersuchungen von Sagromsky (1942 und 1943), Warburg (1926) und Ziegler und Ziegler-Günder (1955) nicht beobachtet worden. Die Notwendigkeit einer gewissen minimalen Lichtintensität zur Erzielung größerer Effekte mag eine erste Ursache hiefür sein. Die Verwendung von gewöhnlichen Glühlampen mit nur schwacher blauer Strahlung mag ebenfalls zum negativen Resultat bei-

getragen haben (Versuche mit Glühlampen ergaben übrigens ebenfalls nach längerer Bestrahlung eine geringe Hemmung). Schließlich fordert die zeitliche Entwicklung der Hemmung eine minimale Dauer der Bestrahlung. – Das Studium der genannten Arbeiten läßt erkennen, daß in allen Versuchen mindestens zwei ungünstige Momente zusammengewirkt haben.

c) Lokalisation der Lichtwirkung

Die Lichteffekte auf Phosphorylierung und Atmung werden möglicherweise durch ein und dasselbe lichtempfindliche Enzym hervorgerufen. Dieses Enzym muß ein Pigment sein, welches (wenigstens im oxydierten Zustand) Licht absorbiert und dadurch eine reversible Veränderung erfährt. Es erhebt sich natürlich die Frage nach dessen Identität. Grundsätzlich kommen alle an der Atmungskette beteiligten Pigmente in Frage. Im Vordergrund des Interesses stehen jedoch die lichtempfindlichen, also die flavinhaltigen und die Chinone.

Löw et al. (1959) beobachteten an Rattenlebermitochondrien die Inaktivierung eines Enzyms, welches die endständige Phosphatgruppe am ATP austauscht, durch UV-freies Sonnenlicht. Sie vermuten, daß ein Flavinenzym der Atmungsketten als primärer Phosphatakzeptor die oxydative Phosphorylierung einleitet, und erklären die Lichtwirkung mit dessen Inaktivierung.

Katoh (1961) und Morita (1961) entdeckten eine Hemmwirkung des Lichts auf die Oxydation verschiedenster Substrate durch Chromatophoren von Purpurbakterien. Der Lichteinfluß ist reversibel, also nicht mit der Zerstörung eines Katalysators verbunden. White und Vernon (1958) studierten die Lichteinwirkung auf die Elektronenübertragung in isolierten Chromatophoren. Sie gelangten zum Schluß, daß im Licht eine Flavinkomponente (Diaphorase) verändert wird. Das System war nur im aeroben Zustand empfindlich.

Gewisse Übereinstimmungen zwischen den genannten Befunden und den eigenen Ergebnissen lassen zwar die Ursache der Lichtwirkung auf die Hefeatmung in einer empfindlichen Flavinkomponente vermuten. Vor einer genaueren biochemischen Abklärung des Phänomens darf jedoch keine der anderen möglichen Ursachen ausgeschlossen werden. Vielleicht bietet sich mit der Hemmwirkung des Lichts auf Atmung und Phosphorylierung eine Möglichkeit zur Abklärung der heute noch größtenteils hypothetischen Mechanismen der oxydativen Phosphorylierung.

d) Hefe als Modellobjekt

Das Studium der Hefeatmung im Licht hat nur unter der Voraussetzung einen Sinn, daß aus dem Verhalten dieses Dunkelorganismus

Hinweise auf die Verhältnisse in Geweben höherer Pflanzen, die einer natürlichen Bestrahlung ausgesetzt sind, ableitbar sind.

Blütenknospen von Blumenkohl verändern ihre Atmungsintensität in intensivem Licht nicht. An Mitochondrien ließ sich jedoch eine Hemmung der Oxydation von Krebszyklussäuren nachweisen (Matile, 1962a). Die Vermutung liegt nahe, daß diese Gewebe neben dem lichtempfindlichen Dissimilationsweg über den Krebszyklus andere, unempfindliche Atmungssysteme besitzen. Tatsächlich ergab ein Vergleich der $C^{14}O_2$-Entwicklung aus Glukose-1-C^{14} und -6-C^{14} im Licht und im Dunkeln wesentlich tiefere C_6/C_1-Quotienten im Licht; dies deutet auf eine vermehrte Dissimilation mit direkter Oxydation der Glukose hin (Matile, 1962b).

Calvin (1956) hat in Photosynthesestudien mit $C^{14}O_2$ festgestellt, daß die Zwischenstufen des Krebszyklus im Licht nicht radioaktiv werden. Nach Gibbs (1953) ist dies namentlich bei hohen Lichtintensitäten der Fall. Diese Resultate stehen in Übereinstimmung mit den eigenen Befunden an Hefe, wonach der Tricarbonsäurezyklus eine Hemmung im Licht erfährt. Von vielen Autoren wird eine solche Hemmung zwar bestritten (vgl. Krotkov, 1960). Sie stellt sich vermutlich unter bestimmten Versuchsbedingungen, namentlich bei geringer Lichtintensität, nicht ein.

E. Zusammenfassung

1. Die endogene Atmung wird durch das Licht gesteigert. Die Steigerung ist zeitlich begrenzt: nach zirka 1 h wird die O_2-Aufnahme gehemmt.

2. Die Glukoseveratmung wird durch das Licht gehemmt: die Sauerstoffaufnahme kann durch längere Bestrahlung vollständig blockiert werden; die CO_2-Abgabe ist nahezu lichtunabhängig. Im Licht wird die Glukose vermehrt anaerob dissimiliert.

3. Diese Lichteffekte stellen sich nur an aerob gehaltenen Zellen ein.

4. Die Lichtwirkung ist unabhängig von der Temperatur, also eine photochemische.

5. Die Veratmung von Brenztraubensäure und Tricarbonsäurezyklussäuren durch belichtete Zellen ist gehemmt.

6. Bei entkoppelter Phosphorylierung unterbleibt die Lichtsteigerung der endogenen Atmung. Sowohl die Glukoseveratmung als auch die endogene Atmung werden durch das Licht gehemmt.

7. Die Succinoxydaseaktivität von Mitochondrien wird durch das Licht gehemmt. Diese Wirkung stellt sich nur unter aeroben Bedingungen ein.

8. Die aufgefundenen Lichteffekte werden als Wirkungen auf die oxydative Phosphorylierung und auf den Elektronentransport über die Atmungsketten gedeutet.

Literatur

Boer S.R. de. 1928. Respiration of *Phycomyces*. Rec.Trav.Bot.Néerl. **25**, 117–239.

Calvin M. 1956. Der Photosynthese-Cyclus. Angew.Chem. **68**, 253–264.

Ehrenberg M. und Simonis W. 1957. Untersuchungen zur lichtabhängigen Phosphorylierung IV. Die Wirkung des Lichts auf die ^{32}P-Einlagerung bei chlorophyllfreien Pflanzenzellen und -geweben. Z.Naturforsch. **12b**, 156–163.

Gibbs M. 1953. Effect of light intensity on the distribution of C^{14} in Sunflower leaf metabolites during photosynthesis. Arch.Biochem. **45**, 156–160.

Gronchi V. Azione dei raggi ultravioletti sulla fermentazione alcoolica del *Saccharomyces cerevisiae*. Zitiert nach Weintraub (1944).

Guerrini G. Influenza delle luci monochromatiche sull'azione del *Saccharomyces cerevisiae*. Zitiert nach Weintraub (1944).

Katoh S. 1961. Inhibitory effect of light on oxygen uptake by cell-free extracts and particulate fractions of *Rhodopseudomonas palustris*. J.Biochem. **49**, 126–132.

Krotkov G. 1960. The organic materials of respiration. Handbuch der Pflanzenphysiol. **12/1**, 47–61. Springer-Verlag.

Löw H., Lindberg O. and Ernster L. 1959. Light inactivation of submitochondrial adenosine triphosphatase. Biochem.Biophys.Acta **35**, 284–285.

Lynen F. und Königsberger R. 1951. Zum Mechanismus der Pasteurschen Reaktion: Der Phosphat-Kreislauf in der Hefe und seine Beeinflussung durch 2,4-Dinitrophenol. Ann.Chem. **573**, 60–84.

Matile Ph. 1962a. Lichthemmung der Oxydation von Krebszyklus-Säuren durch Blumenkohlmitochondrien. Exper. **18**, 133–134.

— 1962b. Unpublizierte Resultate.

— und Frey-Wyssling A. 1962. Atmung und Wachstum von Hefe im Licht. Planta **58**, 154–163.

Morita S. 1961. Metabolism of organic acids in *Rhodopseudomonas palustris* in light and dark. J.Biochem. **50**, 190–196.

Paauw T. van der. 1932. The indirect action of external factors on photosynthesis. Rec.Trav.Bot.Néerl. **29**, 497–620.

Pasinetti L. e Grancini P. 1938. Ricerche sugli effetti delle radiazioni su eumitici patogeni in funzione del coefficiente respiratorio. Riv.Patol.Veg. **28**, 193–203.

Richards F.J. 1927. The relation between respiration and water content in higher fungi, with a note on the effect of light on respiration. New.Phytol. **26**, 187–201.

Rosenstock G. und Ried A. 1960. Der Einfluß sichtbarer Strahlung auf die Pflanzenatmung. Handbuch der Pflanzenphysiol. **12/2**, 259–333. Springer-Verlag.

Sagromsky H. 1942/43. Die Bedeutung des Lichtfaktors für den Gaswechsel planktontischer Diatomeen und Chlorophyceen. Planta **33**, 299–339.

Stinson R.H., Gage R.S. and MacNaughten E.B. 1958. The effect of light and temperature on the growth and respiration of *Botrytis squamosa*. Canad.J.Bot. **36**, 927–934.

Umbreit W.W., Burris R.H. and Stauffer J.F. 1957. Manometric techniques. Burgess Publ. Co., Minneapolis.

Vitols E.V. and Linnane A.W. 1961. Studies on the oxidative metabolism of *Saccharomyces cerevisiae*. II. Morphology and oxidative capacity of mitochondria and derived particles from baker's yeast. J.Biophys.Biochem.Cytol. **9**, 701–710.

Warburg O. 1926. Über die Wirkung des Kohlenoxyds auf den Stoffwechsel der Hefe. Biochem.Z. **177**, 471–484.

Weintraub R.L. 1944. Radiation and plant respiration. Bot.Rev. **10**, 383–459.

White F.G. and Vernon L.P. 1958. Inhibition of reduced diphosphopyridine nucleotide oxidase activity of *Rhodospirillum rubrum* Chromatophores upon illumination. J.Biol.Chem. **233**, 217–221.

Ziegler H. und Ziegler-Günder I. 1955. Über die Photolabilität der Amphibienpterine und die Wirkung dieser Stoffe auf die Sauerstoffaufnahme atmender Gewebe. Z.Naturforsch. **10b**, 642–648.