

Theorie des Phototropismus

von

C. E. B. BREMEKAMP.

Einleitung.

Die Stellungnahme der Forscher auf dem Gebiete des Phototropismus zu den hier vorliegenden Problemen hat sich im Laufe des vergangenen Jahrhunderts stark geändert. In der ersten Zeit, nachdem die phototropischen Krümmungen etwas näher bekannt geworden waren, neigte man im allgemeinen zur Annahme einer ziemlich einfachen Beziehung zwischen dem Lichte und den dadurch hervorgerufenen Bewegungserscheinungen. Man dachte, dass es leicht gelingen würde, die Kenntnisse auf dem Gebiete des Phototropismus den physikalischen Ergebnissen parallel weiter auszubilden. Was auf diesem Wege erreicht wurde, blieb aber weit hinter der Erwartung zurück. Die Untersuchungen über den Einfluss der Lichtfarbe z.B., worauf man viel Mühe verwendete, ergaben Resultate, welche einander in so mancher Hinsicht widersprachen, dass ihr Wert sehr fraglich wurde. Mit der Annahme einer einfachen Beziehung war das nicht vereinbar und die Vorstellung, dass es sich beim Phototropismus um verwickelte Verhältnisse handelte, musste deswegen stets mehr Boden gewinnen. Dass jeder Schlüssel hierzu fehlte, war wenig ermutigend und so verschwand allmählig die Hoffnung, dass es auf dem eingeschlagenen Wege gelingen würde, weiter in diese Erscheinungen einzudringen.

Das Studium des Phototropismus brauchte eine neue Anregung und diese wurde gefunden in den Anschauungen von Sachs, Ch. Darwin und Pfeffer. Diese Autoren betonten die grosse Uebereinstimmung zwischen den tierischen Reizreaktionen und den Reaktionen der Pflanze, welche von Aenderungen in den äusseren Umständen hervorgerufen werden und unter Vermittlung des lebenden Protoplasmas zustandekommen. Unter dem Einfluss dieser Betrachtungsweise wurde auch auf dem Gebiete des Phototropismus die Fragestellung mehr und mehr von den Gesichtspunkten, welche in der tierischen Reizphysiologie auf den Vordergrund traten, geleitet. Damit bürgerte sich auch zugleich die Terminologie ein, welche sich dort ausgebildet hat. Jetzt waren es die Beziehungen zwischen Perzeption und Reaktion, die Frage nach deren Lokalisation und das Problem der Reizleitung, welche in erster Linie das Interesse in Anspruch nahmen.

Bei den Untersuchungen aus dieser Periode war die Aufmerksamkeit also fast ganz auf die inneren Vorgänge beschränkt; der äussere Reizanlass wurde mehr oder weniger vernachlässigt. Nur in der Frage nach der Bedeutung der Lichtstärke, deren endgültige Lösung von grosser Wichtigkeit für die Oekologie sein würde, trat der Reizanlass selbstverständlich mehr in den Vordergrund. Die diesbezüglichen Arbeiten, unter denen besonders diejenigen Oltmanns' hervorgehoben werden müssen, haben uns gelehrt, dass auch bei Pflanzen, welche gewöhnlich positiv reagieren, unter gewissen Bedingungen Krümmungen auftreten können, deren Konkavität von der Lichtquelle abgewandt ist.

Es lässt sich nicht leugnen, dass die oben genannten Anschauungen Untersuchungen angeregt haben, wodurch unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete sehr wesentlich erweitert worden sind. Andererseits darf aber auch der ungünstige Einfluss, welchen sie ausgeübt haben, nicht

übersehen werden. Wenn man mit Pfeffer als feststehend annahm, dass „jede beliebige Disproportionalität zwischen der auslösenden Wirkung und der ausgelösten Energie bestehen kann“ (Pflanzenphysiologie II. S. 879), so war es nur natürlich, dass man sich weiterhin nicht über die quantitativen Beziehungen zwischen Reizanlass und Reaktionsgrösse kümmerte. So konnte es geschehen, dass die wichtigste Errungenschaft, welche die Physik in dieser Zeit zu verzeichnen hatte, nämlich das Prinzip von der Erhaltung der Energie, nicht im stande war, die Forscher auf diesem Gebiete zu messenden Untersuchungen anzuregen. Selbst die grossen Erfolge, welche Bunsen und Roscoe mit ihren quantitativen photochemischen Versuchen erreichten, liessen die Botaniker fast unberührt.

Es muss daher als ein wichtiges Ereignis angemerkt werden, dass Blaauw¹⁾ und Fröschel²⁾ im Jahre 1908 den Nachweis führen konnten, dass die eben sichtbare Krümmung einer etiolierten Pflanze von einer bestimmten Lichtmenge hervorgerufen wird, wobei es gleichgültig ist, ob diese Lichtmenge in sehr kurzer oder in einer ziemlich langen Zeit zugeführt wird. Dieses Gesetz, das dem photochemischen Grundgesetz Bunsen—Roscoe's entspricht, ist, wie aus den von Blaauw mit geteilten Zahlen hervorgeht, innerhalb weiter Grenzen gültig.

Das Erscheinen dieser Arbeiten kann man als den Anfang einer neuen Epoche in der Geschichte des Phototropismus betrachten, denn eine ganze Reihe Untersuchungen, welche unsere Kenntnisse in mehrfacher Beziehung erweitert haben, wurde dadurch angeregt. Sie stehen aber nicht ganz vereinzelt da. Schon in der ausgezeichneten Arbeit von Nathansohn und Pringsheim: „Ueber die

¹⁾ Blaauw, A. H., Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1908.
Blaauw, A. H., Rec. trav. bot. Néerlandais. 5. 1909.

²⁾ Fröschel, P., Sitzg. ber. Ak. Wiss. Wien. Abt. I. 117. 1908.

Summation intermittierender Lichtreize" ¹⁾, welche von dem oben gekennzeichneten reizphysiologischen Standpunkte aus unternommen wurde, findet man den Begriff der Lichtmenge richtig gewürdigt. Die Resultate ihrer Versuche sind aber weniger überzeugend, denn eine intermittierende Beleuchtung vermag den Effekt einer durchlaufenden Beleuchtung nur dann zu kompensieren, wenn die Dauer der Verdunkelungsperioden eine gewisse Grenze, welche bei intensivem Lichte ziemlich niedrig liegt, nicht überschreitet. Auch wird die Beweiskraft der Versuche dadurch beeinträchtigt, dass die Lichtmengen infolge der Dauerbelichtung nicht genau begrenzt sind. Andererseits geht diese Arbeit wieder weiter: es wird hier für verschiedene Lichtmengen der Nachweis geführt, dass der Effekt innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist von der Zeit, in welcher sie zugeführt werden.

Eine Bestätigung hiervon, zugleich die wichtigste Erweiterung der Ideen Blaauw und Fröschel's, verdanken wir der Entdeckung Arisz ²⁾, wonach die Krümmungsstärke eine Funktion der Lichtmenge ist. Der Beweis dieses Satzes wurde zunächst nur für kleinere Energiemengen geführt. Es soll weiterhin erörtert werden, inwieweit ihm allgemeinere Gültigkeit zukommt.

Es muss an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass aus der Verknüpfung eines Reizes von bestimmtem Energieinhalt mit einer bestimmten Krümmung nicht zu folgern ist, dass letztere nun auch den gleichen Energiewert representiert. Da die Krümmung aller Wahrscheinlichkeit nach durch eine Verringerung des Wachstums an der beleuchteten Seite hervorgerufen wird, ist der Energieumsatz einstweilen selbst wohl herabgesetzt. Es ist noch

¹⁾ Nathansohn, A. und Pringsheim, E., *Jahrb. f. wissensch. Botanik.* 45. 1908.

²⁾ Arisz, W. H., *Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst.* 1911.

gänzlich unbekannt, wo die absorbierte Lichtenergie bleibt.

Eine bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse verdanken wir den Untersuchungen Pringsheim's¹⁾. Diese haben uns die ersten näheren Daten über die Aenderung der Stimmung während der Beleuchtung gebracht. Die Bedeutung dieser verwickelten Erscheinung wurde von Pringsheim richtig gewürdigt und mit Hilfe seiner experimentalen Entdeckungen ist er weiter als irgend ein anderer in der Analyse der phototropischen Erscheinungen fortgeschritten. Die Theorie Pringsheim's stimmt in mancher Hinsicht mit der in dieser Arbeit vorgetragenen Auffassung überein. Sie ist aber etwas weniger vollständig, denn sie erklärt nicht, weshalb die Reaktion auf einseitig einfallendes Licht eine Krümmung sein soll. Das Zustandekommen der negativen Krümmung hat sich als weniger einfach herausgestellt, als das im Schema Pringsheim's vorgestellt wird. Vor kurzem wurde den Stimmungsänderungen auch von Arisz²⁾ eine ansehnliche Arbeit gewidmet, welche die Resultate Pringsheim's im grossen ganzen bestätigt hat.

Die von der Lichtquelle abgewandte Krümmung, welche bei positiv phototropischen Organen als Reaktion auf eine starke Beleuchtung auftreten kann, wurde von Clark³⁾ und Arisz²⁾ näher untersucht. Diese Autoren beschäftigten sich auch mit der sogenannten zweiten positiven Krümmung, welche bei einer länger fortgesetzten Beleuchtung auftritt. Obwohl die Ergebnisse der beiden Forscher in grossen Zügen übereinstimmen, widersprechen sie einander doch in einigen Punkten, worüber Sicherheit für ein richtiges Verständnis sehr erwünscht scheint. Deshalb

¹⁾ Pringsheim, E., Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 9. 1907; 10. 1910.

²⁾ Arisz, W. H., Rec. trav. bot. Néerlandais. 12. 1915.

³⁾ Clark, O. L., Zeitschr. f. Bot. 5. 1913.

wurde von mir eine Nachprüfung vorgenommen, wovon man weiter unten die Resultate verzeichnet findet.

Es ist meine Absicht, in der vorliegenden Abhandlung den Nachweis zu liefern, dass man unter Zuhilfenahme unserer Kenntnisse der Stimmungsänderungen für jede Lichtintensität vorhersagen kann, ob nach einer Beleuchtung von gewisser Dauer die Krümmung in eine entgegengesetzt gerichtete übergehen wird, und wenn das der Fall ist, wie lange man dann beleuchten soll, damit von neuem eine positive Krümmung sichtbar wird. Zur Erläuterung der Stimmungsänderungen selbst ist eine einfache Hypothese aufgestellt worden. Der Schwerpunkt dieser Arbeit soll aber nicht in erster Linie in dieser Hypothese, sondern in der quantitativen Begrenzung der auftretenden Krümmungen gesucht werden. Eine erschöpfende Theorie, welche ja auch den Einfluss der Lichtfarbe, die Reizleitung u.s.w. berücksichtigen müsste, wurde somit nicht angestrebt.

Das hier verarbeitete Tatsachenmaterial ist zum grössten Teil den oben zitierten Verfassern entnommen. Wo die Literatur keinen Aufschluss gewährte und wo die vorhandenen Daten mit einander in Widerspruch waren, habe ich hin und wieder Versuche angestellt. Manche Lücke in unseren Kenntnissen wartet aber noch der Ausfüllung.

Die Theorien von de Candolle und Sachs und ihr weiterer Ausbau.

De Candolle hat die phototropische Krümmung zu erklären versucht aus dem Unterschied in der Beleuchtung der vorderen und hinteren Hälfte, welcher von der Absorption im Inneren der Pflanze hervorgerufen wird. Er nahm an, dass die Hinterseite der stärker beleuchteten

Vorderseite gegenüber in ihrem Wachstum gefördert würde: die Hinterseite sollte die Erscheinung des Etiolements zeigen.

Wir wissen heute, dass die Vergleichung mit dem Etiolement unrichtig war — ein an sich ziemlich belangloser Umstand, welcher der Theorie aber sehr viel geschadet hat. Das Etiolement hat sich als eine verwickelte Erscheinung herausgestellt, welche sich in sehr verschiedener Gestalt zeigen kann. Bei Pflanzen, welche auf dieselbe Weise phototropisch reagieren, äussert sie sich das eine Mal in einer Verlängerung, das andere Mal in einer Verkürzung. Sie darf also nicht zur Erklärung dieser Krümmungen herangezogen werden.

In der Theorie de Candolle's reagieren Vorderseite und Hinterseite jede für sich. Da aber jede Seite zur Vorderseite werden kann, setzt diese Auffassung voraus, dass in einem reaktionsfähigen Organ eine gewisse Zahl selbständig reagierender Teile anwesend sein muss.

(In der Theorie von Sachs, welche die Richtung des Lichtes als das wirksame Agens betrachtet, ist das Vorhandensein selbständig reagierender Teilchen nicht notwendig. Wenn es nur auf die Richtung, in welcher die Lichtstrahlen die Pflanze durchsetzen, ankommt, so ist es gleichgültig, ob die Reaktion nur vom ganzen Organ ausgeführt werden kann oder ob auch die einzelnen Teile selbständig reagieren können. Das Bestreben zur einseitigen Verlängerung oder Verkürzung wird ja denselben Effekt hervorrufen, wenn das Organ von einem einzigen Stab oder wenn es von einem Bündel paralleler Stäbchen zusammengesetzt ist. Die Richtung im Organ ist ja die Resultante der Richtungen in den einzelnen Stäbchen.)

Aus Versuchen mit zerspaltenen Stengeln, wie sie von Fitting¹⁾ ausgeführt wurden, ist zu ersehen, dass selbst

¹⁾ Fitting, H., Jahrb. f. wissensch. Botanik 44. 1907.

in einem schmalen Gewebestreifen eine Reaktion zustande kommen kann, wenn er von Licht getroffen wird. Dass nicht das ganze Organ beleuchtet zu werden braucht, war übrigens schon von Ch. Darwin gezeigt. Es gibt also tatsächlich in einem phototropischen Organ Teile, welche selbständig eine Reaktion vermitteln können, wenn sie vom Licht getroffen werden. Wie gross diese Teile sein müssen, lässt sich einstweilen noch nicht mit Gewissheit sagen. Dass sie aber ziemlich klein, vielleicht selbst kleiner als eine einzige Zelle sein werden, ist wohl wahrscheinlich. Da sie weiterhin in dieser Arbeit noch vielfach zur Sprache kommen werden, wird es angebracht sein, sie mit einem geeigneten Namen zu belegen. Als Phototropon bezeichne ich das kleinste Teilchen, das unter dem Einfluss des Lichtes eine phototropische Reaktion zustande bringen kann. Nach Analogie dieses Ausdruckes könnte man die Wörter Geotropion, Photonastion, Chemotaxon u. s. w. bilden. Ob es zwischen Phototropionen, Photonastionen und Phototaxonen irgend einen Unterschied gibt, lässt sich heute noch nicht entscheiden.

Infolge der Absorption im Inneren der Pflanze empfangen die Phototropionen der Hinterseite weniger Licht als diejenigen der Vorderseite. Da die Reaktion von der Lichtmenge abhängt, muss sie an der Vorderseite grösser sein als an der Hinterseite, wenigstens solange die Lichtmenge nicht das Mass überschreitet, wobei die optimale positive Reaktion erreicht wird. Die Reaktion äussert sich in einer Aenderung der Wachstumschnelligkeit: Vorderseite und Hinterseite werden sich also ungleich schnell verlängern und hieraus wird eine Krümmung resultieren. Inwieweit diese aber identisch ist mit derjenigen, welche tatsächlich beobachtet wird, lässt sich vor der Hand noch nicht sagen. Diese Frage würde eine Antwort erhalten, wenn man in jedem beliebigen Streifen die Wachstumsänderung, welche infolge der Beleuchtung darin hervor-

gerufen wird bestimmen könnte. Aus den gefundenen Werten würde sich dann der Krümmungsgrad berechnen lassen, und wenn dieser mit dem beobachteten übereinstimmte, so würde die Frage zu Gunsten der Theorie de Candolle's entschieden sein.

Es ist indessen ziemlich aussichtslos um in dieser Richtung Versuche anzustellen, denn zur Bestimmung der Wachstumsänderungen in den einzelnen Streifen gibt es wohl keine andere Methode als die allseitig gleiche Beleuchtung des ganzen Organs und gegen diese Methode müssen ernstliche Bedenkungen erhoben werden. Erstens weiss man nicht, ob die hier auftretende Wachstumsänderung tatsächlich auf derselben Weise zustande kommt als diejenige, welche bei einseitiger Beleuchtung Form und Verlauf der Krümmung bestimmt. Eine nähere Betrachtung der phototropischen Reaktion, wie wir sie zum Beispiel bei der Koleoptile von *Avena* beobachten können, ergibt, dass man dieses in Zweifel ziehen muss. Wir sehen, dass die Krümmung an der Spitze anfängt und allmählig zur Basis hin fortschreitet, wobei die höheren Zonen sich nach und nach wieder geradestrecken. Die Verzögerung des Wachstums, welche dort anfangs an der Vorderseite zu konstatieren war, geht am Ende also in eine Beschleunigung über. Diese nachträgliche Beschleunigung ist nun wohl nicht direkt von der Beleuchtung abhängig, denn auch bei der geotropischen Krümmung folgt sie der Verzögerung des Wachstums auf dem Fusse. Man kann sich vorstellen, dass sie eine unmittelbare Folge der vorhergehenden Wachstumsverzögerung ist: in diesem Fall muss sie auch bei der allseitigen Beleuchtung in gleicher Weise auftreten. Wachstumsmessungen in auf einander folgenden kleinen Zonen sollten hier über Aufschluss geben; in der Literatur findet man hierüber aber nichts verzeichnet. Es gibt indessen noch eine andere Möglichkeit. Die Deformation, welche von der einseitigen Verzögerung des

Wachstums hervorgerufen wird, könnte als Reiz empfunden werden und eine Reaktion veranlassen, wodurch die Krümmung wieder zurückging. Der Umstand, dass die Spitze sich schliesslich wieder ganz gerade streckt, spricht zu Gunsten dieser Auffassung. Bei der erstgenannten Voraussetzung würde das ein wunderbarer Zufall sein.

Ein zweites Bedenken gegen die Methode der allseitigen Beleuchtung beruht darauf, dass unter diesen Umständen das Wachstum nur in solchen Streifen, deren Durchschnitt einen ganzen Sektor bildet, gleich ist: nur für diese gilt somit der gemessene Wachstumswert. Wenn wir nun aber die Verteilung des Lichtes im Inneren des Organs näher betrachten, stellt sich heraus, dass die sektorialen Streifen sich bei der einseitigen Beleuchtung in einem ganz anderen Zustand befinden als bei der allseitigen. Denken wir uns das Organ aus einer gewissen Zahl konzentrischen Schichten von gleicher Dicke aufgebaut, so empfängt bei der allseitigen Beleuchtung in jedem Sektor das Stück, welches zur äusseren Schicht gehört, das grösste Quantum Licht: infolge der Absorption wird die Intensität innenwärts ja schwächer. Bei der einseitigen Beleuchtung finden wir dieses Verhalten nur in solchen Sektoren, welche ihr Licht zum grössten Teil von auswärts empfangen. Welche Stücke in den übrigen Sektoren das grösste Quantum bekommen, wird von den Brechungsverhältnissen im Inneren des Organs bestimmt: nur ausnahmsweise wird hier das äussere Stück bevorzugt werden. Da die Phototropen, wie die Zerspaltungsversuche zeigen, in mehr als einer Schicht vorhanden sind, darf man diese Verhältnisse nicht unberücksichtigt lassen. Weder die Zahl noch die Verteilung der Phototropen sind uns aber bekannt; ebensowenig kennen wir die Widerstände, welche das Wachstum in den einheitlich reagierenden Streifen zu überwinden hat. Eine sichere Grundlage für die Berechnungen ist also nicht vorhanden.

Da wir also nicht beweisen können, dass die beobachtete phototropische Krümmung und die Krümmung, welche nach der Theorie de Candolle's auftreten sollte, quantitativ vollkommen mit einander übereinstimmen, wird es angebracht sein einmal nachzusehen, ob das Licht vielleicht in anderer Weise in den inneren Betrieb der Pflanze eingreifen kann. Oben war immer nur die Rede von der Lichtmenge: die Reaktion kam zustande, indem sich infolge der Absorption im Inneren des Organs ein Unterschied einstellte zwischen den Lichtmengen, welche von der vorderen und von der hinteren Hälfte empfangen werden.

Gegenüber der Auffassung de Candolle's wurde von Sachs die Bedeutung der Lichtrichtung betont. Von der Uebereinstimmung zwischen der phototropischen und der geotropischen Reaktion geleitet hatte er sich vom Zustandekommen der Lichtkrümmung eine Vorstellung gebildet, welche sich an seine Auffassung der geotropischen Reaktion eng anschloss. Die Rolle, welche hier die Richtung der Schwerkraft spielte, wurde demzufolge beim Phototropismus der Lichtrichtung zugeteilt.

Die Vergleichung mit dem Geotropismus hat viel anziehendes. Da sich aber neben den Punkten, worin Uebereinstimmung herrscht, auch viele Unterschiede vorfinden, können die darauf gegründeten Folgerungen nur beschränkten Wert haben. Als heuristisches Prinzip hat sie aber gute Dienste geleistet.

Die vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Reaktionen, welche von der Schwerkraft und von der Zentrifugalkraft hervorgerufen werden, hat der Vorstellung, dass die Reaktion durch eine Verschiebung spezifisch schwererer Teilchen, in der Richtung der angreifenden Kraft vermittelt wird, Eingang verschafft. Die Grösse dieser Teilchen muss ein gewisses Minimum überschreiten, sonst sind sie ausser stande die Reibung des umringenden Mediums zu besiegen. (Wie die Verschiebung dazu imstande

ist, kommt erst an zweiter Stelle in Betracht. Man nimmt meistens an, dass die Anhäufung der spezifisch schwereren Teilchen auf das ruhende Protoplasma einen Druck ausübt, welche darin Aenderungen verursacht. Die Verschiebung oder die Anhäufung dieser Teilchen könnte aber auch auf andere Weise eine Reaktion vermitteln. Sie könnten physikalische oder chemische Gleichgewichtsstörungen hervorrufen: Niederschläge könnten gelöst werden und in Lösungen könnten sich Niederschläge bilden, Stoffe, welche zuvor getrennt waren, könnten mit einander in Reaktion treten).

Auch das Licht kann eine Verschiebung von Teilchen hervorrufen, welche in der Richtung seiner Fortpflanzung stattfindet. Es übt nämlich wie von Maxwell vermutet und von Lebedew¹⁾ experimentell bewiesen wurde auf diejenigen Teilchen, welche ihn am Durchgang hindern, einen Druck aus. In unserem Fall würden die Teilchen dadurch in dem halbflüssigen Protoplasma von ihrer Stelle gedrängt werden können. Diese Verschiebung könnte dann vielleicht Aenderung des Wachstums herbeiführen.

Nehmen wir bequemlichkeitshalber an, dass die Teilchen kugelförmig sind, so wird die Fallgeschwindigkeit durch das Verhältnis von ihrer Masse zu ihrer Oberfläche bestimmt. Ob ein Teilchen unter der Einwirkung der Schwerkraft in Bewegung geraten wird, hängt somit von seiner Grösse und seinem spezifischen Gewicht ab. Für die Teilchen, worauf der Lichtdruck wirkt, kommt aber weder die Grösse noch das spezifische Gewicht in Betracht. Die Kraft ist hier dem Durchmesser der Teilchen senkrecht auf ihre Angriffsrichtung proportional und da der Widerstand ebenfalls mit dem Durchmesser proportional ist,

¹⁾ Lebedew. Annalen der Physik (4) 6. 1901. Bei meinen Betrachtungen über den Einfluss des Lichtdrucks erkenne ich dankbar die Hilfe meines Bruders, des Dr. H. Breme kamp an.

kommt die Masse der Teilchen hier nicht in Betracht. Nur die Fähigkeit zur Absorption und zur Reflektion, also die Farbe und der Glanz sind für sie von Bedeutung. Die Teilchen, welche unter dem Einfluss des Lichtes in Bewegung geraten, brauchen also keineswegs dieselben zu sein als diejenigen, welche sich unter dem Einflusse der Schwerkraft versetzen. Auch die Frage, wie diese Teilchen die Reaktion vermitteln würden, ist nicht ohne Bedeutung. Für die geotropische Reaktion (vergl. oben) nimmt man meistens an, dass der Druck, welcher von den spezifisch schwereren Teilchen auf das ruhende Protoplasma ausgeübt wird, das wirksame Agens ist. Wenn auch hier der Druck auf das ruhende Protoplasma die vermittelnde Rolle spielen würde, so wäre ein nahezu vollkommener Parallelismus zwischen Phototropismus und Geotropismus zu erwarten. Dieser ist aber wahrscheinlich nicht vorhanden. Ein Analogon der Stimmungsänderung, welche beim Phototropismus solch eine hervorragende Stellung einnimmt, ist beim Geotropismus zum Beispiel noch nicht einwandfrei nachgewiesen¹⁾. Es können aber auch, wie schon oben für den Geotropismus klargelegt wurde, physikalische und chemische Gleichgewichtsstörungen sein, welche durch die Verschiebung oder durch die Anhäufung der Teilchen herbeigeführt werden. In diesem Fall würde zufolge der Verschiedenheit der Teilchen von einer Vergleichung mit der geotropischen Reaktion keine Rede sein können. Zwischen den Verschiebungen, welche vom Lichtdruck im Inneren des Organs hervorgerufen werden, und denjenigen, welche die Schwerkraft herbeiführt, gibt es aber auf alle Fälle einen Unterschied. Während die Schwerkraft überall dieselbe Grösse hat, ist der Lichtdruck, welcher ja der

¹⁾ In einer früheren Mitteilung (Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1915) habe ich darauf hingewiesen, dass die gegenteiligen Angaben von Jost und R. Stoppel auch auf andre Weise gedeutet werden können.

Lichtmenge proportional ist, in der vorderen Hälfte grösser als in der hinteren. Dieser Unterschied würde auch dann eine Krümmung herbeiführen müssen, wenn die Phototropen nicht die dorsiventrale Struktur haben würden, welche wir den Geotropen zuschreiben müssen. In diesem Fall würde der Unterschied in der Beleuchtung somit den Ausschlag geben und das Verhalten stimmte vollkommen mit der Theorie de Candolle's überein.

Die Voraussetzung, dass die Verschiebung kleiner Teilchen infolge des Lichtdrucks die Reaktion vermittelt, soll nicht notwendig mit demjenigen, was wir bis heute über die phototropische Reaktion wissen, in Widerspruch stehen. Es würde mich zu weit führen um dieses hier Punkt für Punkt zu beweisen. An dieser Stelle sei nur darauf hingewiesen, dass auch unter dieser Voraussetzung beim Zustandekommen der eben sichtbaren Krümmung das Produkt von Beleuchtungszeit und Intensität konstant sein kann. Die Grösse der Verschiebung oder, (wenn es sich um Teilchen handelt, deren freie Beweglichkeit gehemmt wird), die Grösse des Drucks auf den Widerstand ist ja von der Grösse des Lichtdrucks und von seiner Einwirkungszeit abhängig: der Lichtdruck ist aber wieder der Intensität proportional. Die Frage ist also nur: werden von den Verschiebungen der Teilchen Wachstumsänderungen hervorgerufen und sind diese quantitativ ausreichend? Wie die vorhergehenden Betrachtungen zeigen, können wir dem Lichtdruck nicht von vornherein jede Bedeutung entsagen. Die Erfahrungen, welche man bis heute auf diesem Gebiete gesammelt hat, machen es andererseits nicht wahrscheinlich, dass der Lichtdruck tatsächlich imstande sein könnte um einigermaßen beträchtliche Verschiebungen zu veranlassen; doch ist Vorsicht hier geboten. Sollte das Licht aber zugleich die Viscosität des Plasmas herabsetzen, so würde der Lichtdruck mehr in den Vordergrund treten können. Eine derartige Wirkung des Lichts ist aber sehr

unwahrscheinlich, denn in diesem Fall würde eine geringe Lichtmenge die Empfindlichkeit für den Schwerkraftreiz schon merkbar vergrössern müssen. Wie ich an andrer Stelle zeigte ¹⁾, trifft das nicht zu.

Länger und weit besser bekannt als der Lichtdruck ist die photochemische Wirkung, deren Einfluss in unserer Umgebung fortwährend und oft augenfällig zu Tage tritt. Es darf deshalb nicht befremden, dass diese Wirkung eine bedeutende Rolle spielt bei den Erklärungsversuchen auf dem Gebiete des Phototropismus. Es soll an dieser Stelle aber nachdrücklich betont werden, dass es hier bis heute nicht gelungen ist, zwischen Lichtdruck und photochemischer Wirkung eine sichere Entscheidung zu treffen. Sollte es sich herausstellen, dass es sich um Teilchen handelt, welche das Licht vollkommen reflektieren, so würde die photochemische Wirkung ausgeschlossen sein. Wenn das Licht nicht reflektiert, sondern absorbiert werden sollte, so würde die Entscheidung erst dann zu Gunsten der photochemischen Wirkung fallen, wenn es gelingen würde, einen Teil der absorbierten Lichtenergie in den Verbindungen, welche die Wachstumsänderungen vermitteln, zurückzufinden.

Die Theorie der photochemischen Wirkung ist am eifrigsten verfochten worden von Blaauw. In „Die Perception des Lichtes“ ²⁾ hat er die phototropischen Reaktionen in drei Hauptfaktoren zerlegt: die primäre Reaktion, die Gegenreaktion, welche bei etwas grösseren Energiequantitäten bald merklich wird und die Adaptation an die herrschenden Lichtverhältnisse, und er bemerkt dabei, dass diese drei Faktoren sich in einem photochemischen System zurückfinden lassen. Die primäre Reaktion und die

¹⁾ Bremekamp, C. E. B., Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1915.

²⁾ Blaauw, A. H., Rec. trav. bot. Néerlandais 5. 1909.

sodann auftretende Gegenreaktion sollten die Aeusserungen sein der zwei entgegengesetzten Reaktionen, welche ein lichtempfindliches System bilden und die Adaptation oder Stimmung wäre die Eigenschaft eines solchen Systems, bei konstanter Lichtzufuhr in ein bestimmtes photochemisches Gleichgewicht zu geraten.

Die primäre phototropische Reaktion stimmt mit der primären Reaktion eines photochemischen Systems tatsächlich gut überein. Die quantitativen Beziehungen zwischen Intensität und Beleuchtungszeit, welche zu ihrer Annahme führten, deuten aber nicht notwendig auf eine photochemische Reaktion, sondern nur, wie das schon von Pringsheim betont wurde, auf irgend eine Energieumsetzung.

Die Gegenreaktion, welche zur Erklärung des Indifferenzstadiums und der negativen Krümmung herangezogen wird, soll nicht verwechselt werden mit derjenigen Wirkung, welche die Schnelligkeit einer willkürlichen Reaktion bis auf unendlich klein herabsinken lässt. Eine Gegenreaktion, wie sie von Blaauw gemeint wird, setzt ebenfalls die Reaktionsschnelligkeit herab; sie hält aber nicht an, wenn der Nullwert erreicht ist. Unter ihrem Zutun verläuft ein Prozess somit bei konstanten äusseren Bedingungen anfangs in einer, und später in der entgegengesetzten Richtung. Ein solches Verhalten findet sich nicht bei einem einfachen photochemischen System: es ist eine Eigentümlichkeit der photographischen Platte; die Gegenreaktion ist hier unter dem Namen von Solarisation bekannt. Da die primäre Reaktion aber nicht ganz von ihr überwunden wird, kann sie nicht ohne weiteres zur Erklärung des Indifferenzstadiums und der negativen Krümmung herangezogen werden.

In „Licht und Wachstum“ ¹⁾ hat Blaauw die primäre Reaktion und die Gegenreaktion beide in die einzelnen

¹⁾ Blaauw, A. H., Zeitschr. f. Bot. 6. 1914 und 7. 1915.

lichtempfindlichen Streifen verlegt, also in die Teilchen, welche von uns Phototroponen genannt wurden. Die Gegenreaktion braucht hierin nicht den Wert der primären Reaktion zu überschreiten, wodurch die Uebereinstimmung mit dem Verhalten der photographischen Platte grösser wird. Doch ist diese Uebereinstimmung vorläufig nur als eine Analogie aufzufassen, deren Wert hauptsächlich liegt in dem Nachweis, dass die negative Krümmung sich auf physikalisch-chemischen Wege erklären lässt.

Nach demjenigen, was über die primären Reaktion und die Gegenreaktion gesagt wurde, braucht es wohl nicht näher betont zu werden, dass es auch bei den Stimmungserscheinungen keinen sicheren Anhalt gibt für die Annahme eines photochemischen Prozesses.

Von älteren Autoren ist auch auf die Uebereinstimmung hingewiesen zwischen der phototropischen Latenzzeit und der geringen Anfangsschnelligkeit, welche Bunsen und Roscoe bei der Bildung von Salzsäure aus Chlorknallgas konstatiert haben und welche von ihnen mit dem Namen „photochemische Induktion“ belegt wurde. Es hat sich aber herausgestellt, dass es sich hier um eine Komplikation handelt, welche von einer zufällig anwesenden geringen Menge Sauerstoff herrührt, die während des Reaktionsverlaufs verbraucht wird. Sie hat somit nichts zu tun mit der photochemischen Natur der Reaktion. Insofern ist das für uns ein wichtiges Ergebnis, dass es auch beim Auftreten der phototropischen Latenzzeit komplizierte Verhältnisse vermuten lässt. Das Vorkommen einer Latenzzeit bei anderen Reizreaktionen deutet ebenfalls in diese Richtung.

Sollte es sich herausstellen, dass die Wirkung tatsächlich eine photochemische ist, so wäre es zunächst die Frage, ob es sich um eine photochemische Gleichgewichtsverschiebung oder um eine Photokatalyse handeln würde. Die erste Meinung ist von Blaauw mit besonderer Hartnäckigkeit verteidigt worden. Ihm gegenüber ist aber

von verschiedener Seite (Pringsheim¹⁾, Lehmann²⁾, Arisz³⁾) betont worden, dass unsere Kenntnisse nicht zu einer Entscheidung hinreichen.

Blaauw äussert sich in seiner letzten Mitteilung⁴⁾ auf Seite 530 folgendermassen (das Zitat bezieht sich auf die schon mehrfach genannte Abhandlung von Arisz): „Auf „S. 205 will ich noch hinweisen, was Arisz da über meine „Gleichgewichtstheorie sagt: „„Warum es dann aber eine „„photochemische Gleichgewichtsänderung und nicht ein „„photokatalytischer Prozess sein würde, ist von Blaauw „„nicht mit genügender Sicherheit auseinander gesetzt „„worden.““ Ueber diese Aufmerkung habe ich mich „gewundert, da gerade die Tatsachen, welche der Autor „selbst beim Phototropismus von *Avena* gefunden hat „und die, welche ich für die Wachtstumsreaktion bei „*Phycomyces* (und jetzt bei *Helianthus*) fand, eine kata- „lytische Wirkung des Lichtes in hohem Grade unwahr- „scheinlich machen. Arisz selbst fand doch, dass eine „bestimmte Lichtmenge zu einer bestimmten Krümmung „führt, dass die Reaktionsgrösse also ganz abhängig ist „von der Menge des zugeführten Lichtes. Schon daraus „kann man doch verstehen, dass die Lichtwirkung einfach „photochemisch ist und nicht katalytisch. In diesem Fall „doch wäre die Lichtwirkung eine echte, „auslösende“ „gewesen, wobei zwischen Reaktionsgrösse und Lichtmenge „keine bestimmte Beziehung bestanden hätte.“

In diesen Sätzen zeigt sich, dass Blaauw vom Wesen der photokatalytischen Reaktionen eine ganz falsche Vorstellung hat: Plotnikow sagt in seiner „Photochemische Versuchstechnik“ S. 191 nachdrücklich: „Alle photochemische Reaktionen gehorchen folgenden bisher bekannten

¹⁾ Pringsheim, E., Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn) 10. 1909.

²⁾ Lehmann, E., Zeitschr. f. Bot. 4. 1912.

³⁾ Arisz, W. H., Rec. trav. bot. Néerlandais 12. 1915.

⁴⁾ Blaauw, A. H., Zeitschr. für Bot. 7. 1915.

„drei Grundgesetzen. . . . Das zweite Grundgesetz lautet, „dass die Geschwindigkeit des photochemischen Vorgangs „sich proportional der absorbierten Lichtmenge und nicht „der Lichtintensität verändert.“ Auf S. 193 wird für einen Demonstrationsversuch dieses Gesetzes das Ausbleichen von Farbstoffen, wie Zyanin u.s.w. empfohlen, was gerade zu den typischen photokatalytischen Reaktionen gehört.

Für mich hat die Vorstellung, dass es sich hier um eine photokatalytische Reaktion und namentlich um eine indirekte photochemische Katalyse handelt, viel Anziehendes. Blaauw stellt sich das Verhalten gewiss zu einfach vor. Wenn er von einer primären Photowachstumsreaktion spricht, muss das die Vorstellung wecken, dass die Wachstumsänderung die direkte Folge der Beleuchtung ist. Hiergegen spricht aber schon die Latenzzeit, welche von Blaauw selbst überall gefunden ist. Wie oben bereits betont wurde, deutet diese Erscheinung mit grosser Wahrscheinlichkeit auf komplizierte Verhältnisse hin. Solche gibt es tatsächlich bei der indirekten Photokatalyse, wo der Katalysator erst gebildet werden muss. Andere Möglichkeiten sind indessen keineswegs ausgeschlossen.

Die Betrachtungen, welche in diesen Paragraphen niedergelegt wurden, ergeben somit, dass wir über die physikalisch-chemische Natur des phototropischen Prozesses nichts bestimmtes aussagen können.

Die Empfindlichkeit.

Im vorigen Paragraphen haben wir uns die Frage vorgelegt, wie das Licht beim Zustandekommen der phototropischen Krümmung in den inneren Betrieb der Pflanze eingreift. Die einzelnen Phototropen müssen dabei Änderungen erfahren, über deren Entstehungsweise wir indessen nichts Näheres ermitteln konnten. Die Resul-

tate dieser Aenderungen lassen sich aber, wie wir jetzt zeigen werden, ziemlich genau verfolgen.

Ein phototropisch empfindliches Organ, das während einiger Zeit beleuchtet worden ist, reagiert bekanntlich ganz anders auf einseitig einfallendes Licht als ein Organ, das vor der Beleuchtung im Dunkeln verweilte: der Zustand der Phototropen hat sich somit infolge der Beleuchtung geändert. Am besten lässt sich diese Erscheinung studieren, wenn das Organ vorher allseitig mit Licht von derselben Intensität bestrahlt wird. Das Auftreten einer Krümmung, welche sich mit einer nachher induzierten summieren könnte, ist in diesem Fall (wenigstens bei einem orthotropen Organ) nicht zu befürchten. Eine allseitig gleiche Beleuchtung wird am besten erzielt, wenn man die Pflanzen in einer konstanten Entfernung von der Lichtquelle mit gleichmässiger Schnelligkeit um ihre Achse rotieren lässt.

Die ausführlichsten Daten über die Stimmungsänderung, welche auf diesem Wege erhalten sind, verdanken wir Arisz¹⁾. Eine graphische Darstellung davon findet man in den Figuren 1, 2 und 3. Daraus lässt sich folgendes ableiten. Die Fähigkeit zur Bildung einer phototropischen Krümmung oder, wie wir kurzweg sagen werden, die phototropische Empfindlichkeit nimmt bei einer etiolierten Pflanze während der Beleuchtung ab. Wenn das Licht innerhalb zwei oder drei Minuten zugeführt wird (weiter unten kommen wir auf diese Beschränkung zurück), ist die Abnahme eine Funktion der Lichtmenge: gleiche Lichtmengen setzen die Empfindlichkeit in diesem Fall in gleichem Masse herab, während ungleiche Mengen einen ganz anderen Einfluss üben. Zu einem strengen Beweis dieses Satzes reichen die vorhandenen Daten nicht aus: dazu wäre ein weit grösseres Tatsachenmaterial und auch

¹⁾ Arisz, W. H., Rec. trav. bot. Néerlandais. 12. 1915.

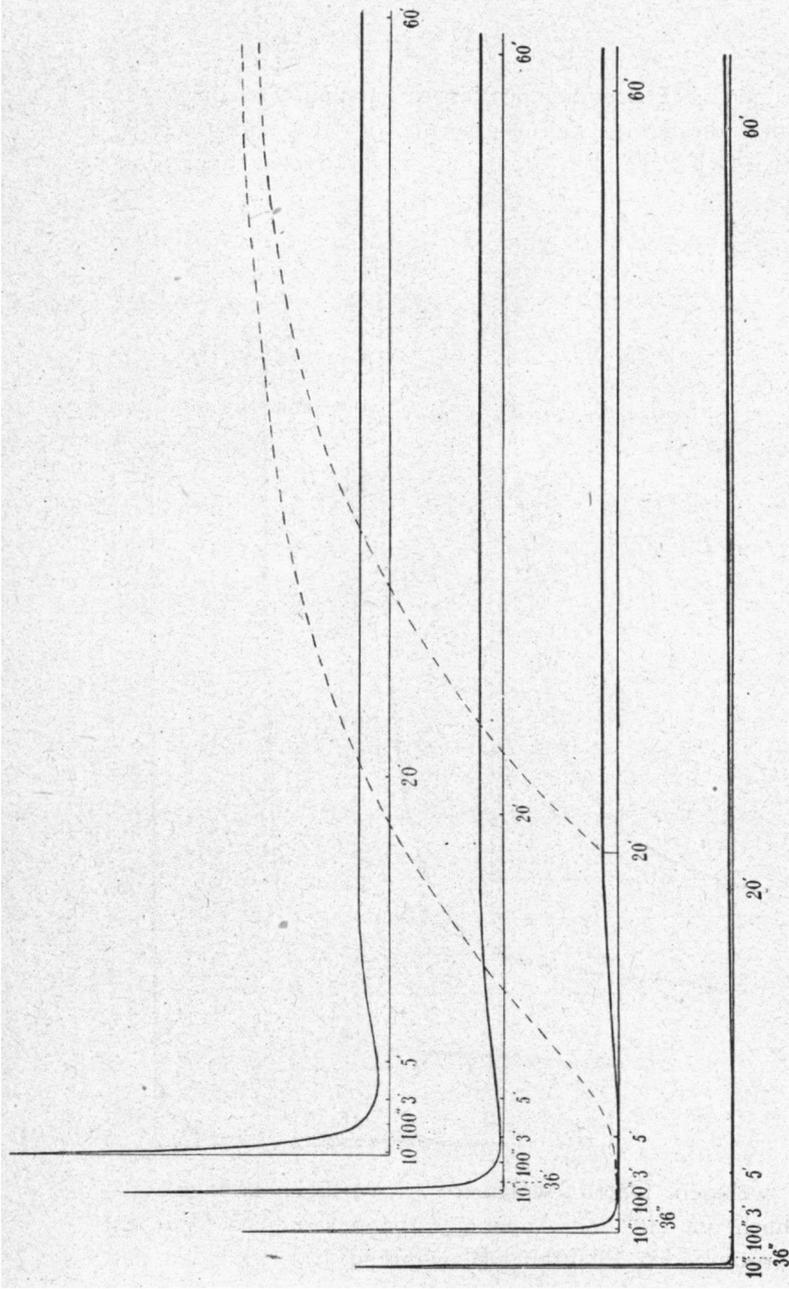


Fig. 1. Änderung der Empfindlichkeit während einer allseitigen Beleuchtung mit 5,5 MK, 12,1 MK, 25 MK und 100 MK
 Die gestrichelten Linien stellen die Wiederherstellung der Empfindlichkeit im Dunkeln dar.

eine genauere Bestimmung der Krümmung, als von Arisz in den diesbezüglichen Versuchen vorgenommen wurde, erforderlich. Ein Blick auf die Figur 3 zeigt aber, dass

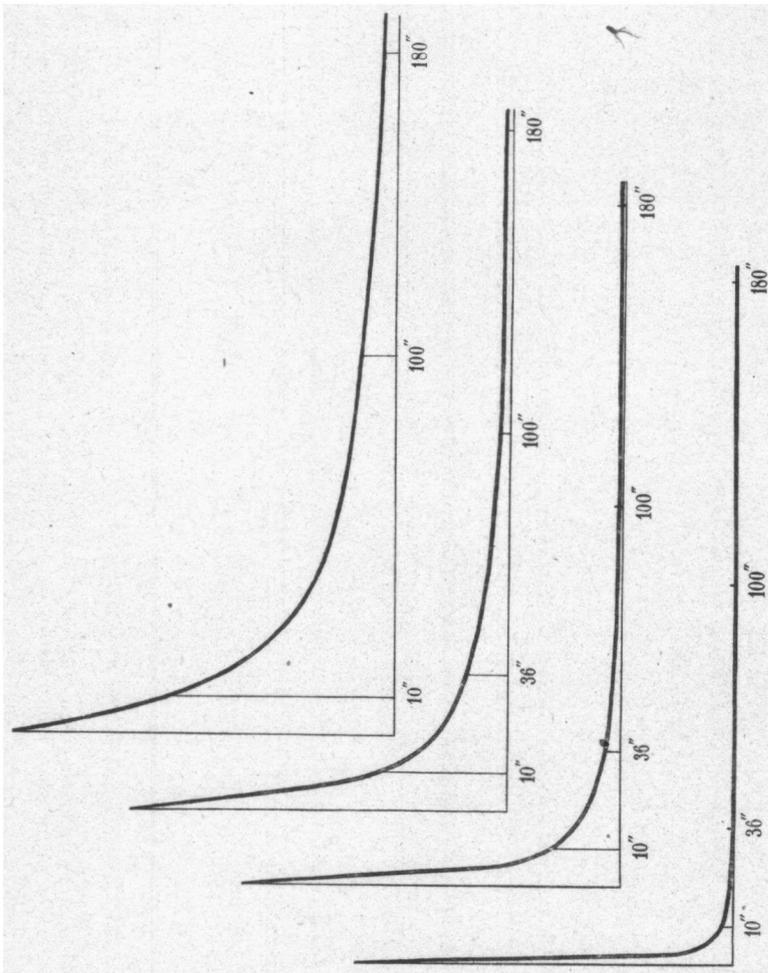


Fig. 2. Die Abnahme der Empfindlichkeit bei der allseitigen Beleuchtung während der ersten drei Minuten Intensität der Beleuchtung 5,5 MK, 12,1 MK, 25 MK und 100 MK.

die wenigen Daten, worüber wir verfügen können, tatsächlich gut mit der Annahme übereinstimmen. Wurden die rotierenden Pflanzen z.B. während 100 Sekunden mit

Licht von einer Intensität von 5,5 MK bestrahlt, so sank die Empfindlichkeit ungefähr ebenso stark, als wenn man sie während 36 Sekunden mit 12,1 MK beleuchtete. Da die absorbierten Lichtmengen sich verhalten wie die Produkte von Beleuchtungszeit und Intensität: hier also wie $100 \times 5,5 = 350$ und $36 \times 12,1 = 435,6$, ist ihre Differenz nicht sehr bedeutend. Eine Beleuchtung mit 5,5 MK während 180 Sekunden hatte ungefähr denselben Effekt als eine Beleuchtung mit 12,1 MK während 100 Sekunden, als eine Beleuchtung mit 25 MK während 36 Sekunden und als eine Beleuchtung mit 100 MK während 10 Sekunden. Die absorbierten Lichtmengen verhalten sich in diesen Versuchen als 990 : 1210 : 900 : 1000. Bei einer Intensität von 100 MK erreicht die Empfindlichkeit in etwa 36 Sekunden einen Wert, welcher so niedrig liegt, dass er experimentell nicht mehr nachweisbar ist. Wie aus meinen eignen Versuchen hervorgeht, wird dieser Wert bei einer Lichtstärke von 450 MK innerhalb 10 Sekunden und bei 4000 MK in weniger als einer Sekunde erreicht. Auch hier finden wir somit unsere Auffassung, dass die Abnahme der Empfindlichkeit eine Funktion der Lichtmenge ist, bestätigt.

Als Mass der Empfindlichkeit benutzten wir bei der Konstruktion der Figuren 1, 2 und 3 den umgekehrten Wert der Lichtmenge, welche bei einer etiolierten Pflanze zum Hervorrufen einer bestimmten Reaktion erforderlich ist. Diese Reaktion würde aus Gründen, welche die Ausführungen im folgenden Paragraphen verdeutlichen werden, möglichst klein gewählt. Wird die Empfindlichkeit auf diese Weise definiert, so sehen wir, dass sie bei einer Pflanze, welche vor der Beleuchtung im Dunkeln verweilte, von einer kleinen Lichtmenge relativ stärker herabgesetzt wird als von einer grösseren. Zum Belege können wir auch noch einige Daten aus der Tabelle 28 von Arisz entnehmen. Wenn die Intensität des Lichtes während der

Rotation 30 MK beträgt, bedarf es nach einer Beleuchtung von 20 Sekunden einer einseitigen Bestrahlung mit 200 MKS,

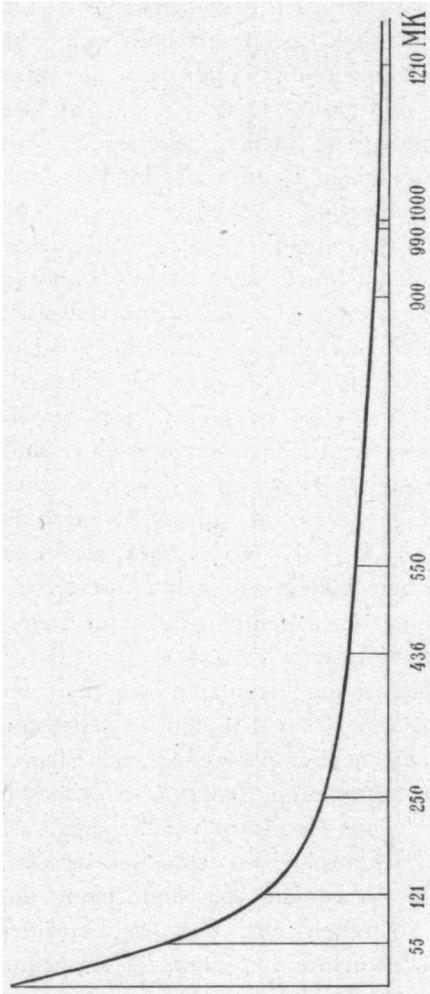


Fig. 3. Die Abnahme der Empfindlichkeit als Funktion der Lichtmenge.

damit eine Krümmung von 1 mm erreicht wird. Ohne die vorhergehende allseitige Beleuchtung wäre zum Hervorrufen dieser Krümmung eine Bestrahlung mit etwa 20 MKS hinreichend gewesen. Geben wir der Empfindlichkeit in diesem Fall den Wert 1, so müssen wir ihr, wenn die Pflänzchen während 20 Sekunden allseitig vorbeleuchtet worden sind, den Wert 0,1 zuerkennen. Wenn die allseitige Beleuchtung während 30 Sekunden fortgesetzt wird, bedarf es zur Herstellung derselben Krümmung einer Lichtmenge von 365

MKS. In diesem Fall lässt die Empfindlichkeit sich auf 0,06 berechnen. Dauert die allseitige Beleuchtung eine Minute, so brauchen wir eine Lichtmenge von 800 MKS.

Die Empfindlichkeit ist hier somit auf 0,025 herabgesunken. Wenn die Schnelligkeit, womit die Empfindlichkeit abnimmt, konstant wäre, so würde diese, da sie in 20 Sekunden schon bis auf ein Zehntel ihres Anfangswertes herabgemindert ist, in etwa 22 Sekunden den Nullwert erreicht haben. Das trifft aber keineswegs zu. Es wäre auch möglich dass eine bestimmte Lichtmenge jedesmal einen bestimmten Teil der eben vorhandenen Empfindlichkeit vernichtet. In diesem Fall würde die Empfindlichkeit, nachdem sie in den ersten zwanzig Sekunden bis auf ein Zehntel herabgemindert war, in den folgenden zwanzig Sekunden von einem Zehntel bis auf ein Hundertstel und in den darauf folgenden zwanzig Sekunden von einem Hundertstel bis auf ein Tausendstel herabsinken müssen. Nach einer Minute würde die Empfindlichkeit somit unter dieser Annahme einen Wert von 0,001 haben, während sie nach 30 Sekunden ungefähr 0,03 betragen würde. Tatsächlich aber nimmt sie weit langsamer ab. Bei der Beurteilung dieser Verhältnisse müssen wir aber bedenken, dass die Phototropen der äusseren Schichten weit stärker beleuchtet werden als diejenigen der inneren Schichten. Wenn die Empfindlichkeit an der Peripherie den Nullwert erreicht, muss sie innen somit noch ziemlich stark sein. Nach der anfänglichen schnellen Abnahme kommt demzufolge eine Periode, währenddessen die Empfindlichkeit weit langsamer herabsinkt. Das Vorhandensein von Phototropen im Innern der Pflanze macht somit, dass die Empfindlichkeit anfangs schneller und später langsamer herabsinken muss, als der Fall sein müsste, wenn die Phototropen nur an der Peripherie gefunden würden.

Wir können uns auf zweierlei Weise die Abnahme der Empfindlichkeit erklären: erstens, indem wir uns vorstellen, dass ein Stoff, welcher für das Zustandekommen der Reaktion notwendig ist, unter dem Einfluss des Lichtes vernichtet wird und zweitens unter der Annahme, dass ein Stoff

gebildet wird, welcher die Reaktion hemmt. Im ersten Fall wird das Verschwinden des absorbierenden (eventuell reflektierenden) Stoffes die Absorption (oder die Reflektion) verringern und damit zugleich den Einfluss des Lichtes herabsetzen. Im zweiten Fall muss der Hemmungsstoff unter den Einfluss des Lichtes aus schon vorhandenen Stoffen gebildet werden und für die Vernichtung dieser Stoffe gilt natürlich auch das eben Gesagte. Auch in diesem Fall würde somit die allmählich verzögerte Abnahme der Empfindlichkeit eine einfache Erklärung finden. In beiden Fällen nimmt die Wirkung des Lichtes dadurch ab, dass die Absorption (oder die Reflektion) verringert wird. Diese Aenderung würde sich vielleicht auf thermoelektrischem Wege nachweisen lassen. Notwendig ist das indessen nicht: an die Stelle des verschwindenden Stoffes könnte ein anderer Stoff treten, welcher für das Zustandekommen der Reaktion gleichgültig ist, nichtsdestoweniger aber Licht absorbiert.

Bei diesen Erklärungsversuchen kommt das Licht nur als Energiequelle in Betracht. Stellen wir uns auf den Boden der photochemischen Theorie, so müssen wir annehmen, dass die lichtempfindlichen Teilchen sofort in eine andre Form übergeführt werden. Die Lichtdrucktheorie erklärt nur eine Verschiebung von Teilchen: die weitere Verarbeitung davon muss dann der Berührung mit ihrer neuen Umgebung zugeschrieben werden (vergl. S. 12). Die Schnelligkeit, womit die Empfindlichkeit abnimmt, wird somit auf jeden Fall von der eben vorhandenen Zahl der lichtempfindlichen Teilchen bestimmt.

Es war bisher nur die Rede von Lichtmengen, welche innerhalb einer ziemlich kurzen Zeit zugeführt werden. Unter diesen Umständen ist die Abnahme der Empfindlichkeit unabhängig vom Verhältniss zwischen Beleuchtungszeit und Intensität. Bei einer länger währenden Beleuchtung hängt das Resultat nun aber in hohem Masse von der Intensität des Lichtes ab. Solange diese oberhalb eines

gewissen Minimums bleibt, das sich auf etwa 25 MK schätzen lässt, sinkt die Empfindlichkeit auf die oben besprochene Weise bis auf null herab. Wenn die Lichtstärke aber kleiner wird, kommt es nicht mehr zum vollständigen Erlöschen der Empfindlichkeit. In diesem Fall sinkt diese nur während der ersten drei Minuten auf die bekannte Weise herab. Dann aber bleibt die Abnahme immer mehr hinter der Erwartung zurück und in etwa fünf Minuten kommt sie selbst ganz zum Stehen. Der Grad der Empfindlichkeit, welcher dann erreicht worden ist, hängt natürlich von der Intensität der Beleuchtung ab. Je schwächer die Beleuchtung, um so höher liegt das Minimum der Empfindlichkeit. Die zwei oberen Kurven der Figuren 1 und 2 (5,5 MK und 12,1 MK) können zur Illustration dieses Verhaltens dienen. Darauf sehen wir die Empfindlichkeit wieder etwas heranwachsen. Nach etwa zehn bis zwanzig Minuten erreicht sie dann einen Wert, welcher sich weiterhin nicht ändert, wie lange die Beleuchtung auch fortgesetzt wird. Er ist zu gleicher Zeit unter den gegebenen Lichtverhältnissen der Maximalwert. Auch dieser liegt um so höher, je schwächer die Intensität der Beleuchtung.

Die zu geringe Abnahme und das darauf folgende Heranwachsen der Empfindlichkeit müssen der Anwesenheit eines Faktors, welcher die Empfindlichkeit zu erhöhen sucht, zugeschrieben werden. Dieser macht sich nicht nur bei Intensitäten unterhalb 25 MK, sondern auch bei den höheren Lichtstärken bemerkbar: überall kehrt nach einiger Zeit ein Teil der Empfindlichkeit zurück. Da wir oben die Abnahme der Empfindlichkeit aus einer Verringerung von der Zahl der lichtempfindlichen Teilchen erklärten, liegt es auf der Hand, dass wir die Zunahme der Empfindlichkeit hier einer Vermehrung dieser Teilchen zuschreiben. Wenn aus den lichtempfindlichen Teilchen unter dem Einfluss der Beleuchtung aber ein Stoff gebildet werden sollte, welcher die Empfindlichkeit herabsetzt, würde dieser

zu gleicher Zeit beseitigt werden müssen. Die einfachste Annahme wäre dann wohl, dass die neuen lichtempfindlichen Teilchen auf Kosten dieses Stoffes entstünden. Da die etiolierten Avenakoleoptilen alle denselben Grad der Empfindlichkeit zeigen, müssen wir annehmen, dass die lichtempfindlichen Teilchen sich nur bis zu einem bestimmten Grade anhäufen können.

Bei Pflanzen, welche fortwährend einer allseitigen Beleuchtung ausgesetzt sind, steht der Vermehrung der lichtempfindlichen Teilchen infolge der Neubildung im Stoffwechsel eine Vernichtung oder Verdrängung durch das Licht entgegen. Hier findet man denn auch stets einen niedrigere Grad der Empfindlichkeit als bei den völlig etiolierten Pflänzchen. Wenn die Beleuchtung nun aber sistiert wird und die Vernichtung oder Verdrängung durch das Licht somit aufhört, wächst die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen wieder rasch heran. Die diesbezüglichen Daten sind in den Tabellen 30 und 31 von Arisz erhalten und in der dritten Kurve unserer Figur 1 graphisch dargestellt. Wir können daraus entnehmen, dass die Vermehrung der Teilchen um so schneller vor sich geht, je geringer ihre eben vorhandene Zahl. Zu gleicher Zeit stellt sich heraus, dass es gleichgültig ist, auf welche Weise ein bestimmter Grad der Empfindlichkeit erreicht worden ist: die Schnelligkeit der Zunahme hängt ausschliesslich vom eben vorhandenen Grade der Empfindlichkeit ab. Auch hier müssen wir aber wieder erkennen, dass das Beweismaterial dürftig ist.

Ueber die Weise, worauf die Empfindlichkeit wiederhergestellt wird, wenn diese so tief herabgesunken ist, dass sie experimentell nicht mehr nachweisbar, liegen keine Daten vor. Es wäre nicht ohne Interesse in dieser Richtung Versuche anzustellen, denn auf diesem Wege würde sich entscheiden lassen, ob die Unempfindlichkeit überall dieselbe ist. Man könnte sich ja vorstellen, dass eine Reaktion erst

dann zustande käme, wenn die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen ein gewisses Minimum überschreitet. In diesem Fall würde es nach einer stärkeren Beleuchtung (die Teilchenzahl sinkt ja um so tiefer herab je stärker die Beleuchtung) mehr Zeit kosten, bevor das erforderliche Minimum und damit ein nachweisbarer Grad der Empfindlichkeit wiederhergestellt wäre, als nach einer schwächeren Beleuchtung. Wenn diese Vorstellung richtig wäre, müsste es aber Intensitäten geben, welche bei fortgesetzter Beleuchtung die Empfindlichkeit dauernd unterhalb des erwähnten Minimums hielten. Soweit unsere Erfahrungen gehen (bis etwa 3000 MK), trifft das aber nicht zu.

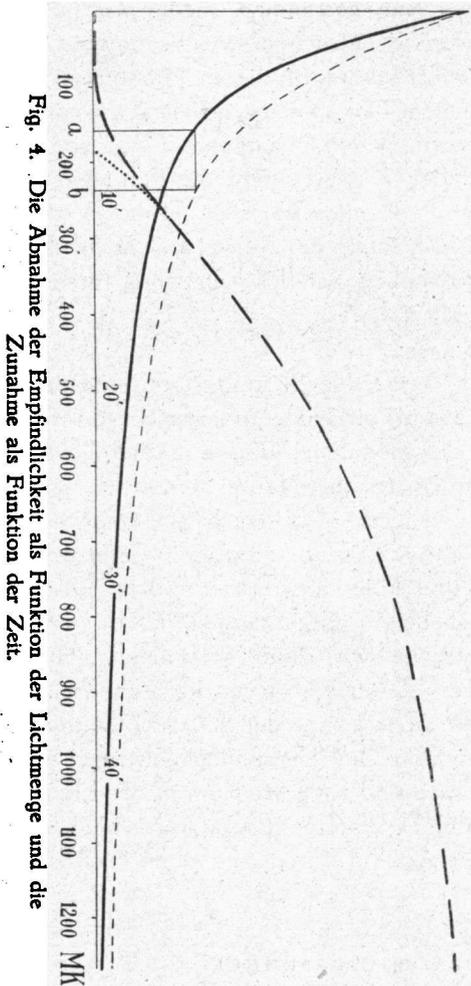
Wir sahen oben, dass die Empfindlichkeit auch bei fortgesetzter Beleuchtung wieder etwas heranwächst. Sie erreicht dabei aber keineswegs ihren ursprünglichen Wert: die Zunahme hört auf, wenn die Empfindlichkeit bis zu einer bestimmten Höhe, welche je nach der Intensität der Beleuchtung mehr oder weniger weit vom Ursprungswert entfernt bleibt, gestiegen ist. Diese Höhe stellt somit für die länger währende Beleuchtung unter den gegebenen Lichtverhältnissen die Maximalhöhe der Empfindlichkeit dar. Wenn diese erreicht worden ist, halten die Zerstörung (oder die Verdrängung) durch das Licht, und die von der Beleuchtung unabhängige Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen einander die Wage. Die Zunahme hängt dabei ausschliesslich vom eben vorhandenen Grade der Empfindlichkeit ab: sie findet um so schneller statt, je tiefer die Empfindlichkeit gesunken ist. Bei einer starken Beleuchtung muss der schliesslich erreichte Grad der Empfindlichkeit somit ziemlich niedrig liegen, denn nur in diesem Fall wird die Zunahme der ansehnlichen Zerstörung (oder Verdrängung) die Wage halten können. Bei schwachem Licht wird dagegen ein hoher Grad der Empfindlichkeit erreicht, denn zum Ersatz der zerstörten (oder verdrängten) Teilchen bedarf es hier nur einer geringfügigen Zunahme.

Die gefundenen Werte stimmen mit dieser Erwartung sehr gut überein.

Dass die Empfindlichkeit bei einer allseitigen Dauerbeleuchtung anfangs tiefer herabsinkt, als man unter den gegebenen Umständen erwarten würde, müssen wir daran zuschreiben, dass die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen sich nicht sofort auf den Wert, welcher zum eben vorhandenen Grade der Empfindlichkeit gehört, einstellen kann. Die Richtigkeit dieser Erklärung tritt deutlich hervor, wenn man die Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen im Dunkeln studiert. Nach einer kurz währenden Beleuchtung bedarf es hier einiger Zeit, bevor die Empfindlichkeit merkbar heranwächst; nach einer langwährenden Beleuchtung dagegen, wo die Neubildung sich schon während der Beleuchtung auf den richtigen Wert einstellen kann, ist das Steigen der Empfindlichkeit sofort merkbar: man vergleiche hierbei die dritte Kurve der Figur 1. Wir werden dieser Erscheinung bei der Besprechung der sogenannten negativen Krümmungen von neuem begegnen. Hier interessiert sie uns auch deshalb, weil sie uns zeigt, dass es sich bei der Wiederherstellung der Empfindlichkeit tatsächlich um eine Neubildung von Teilchen im Stoffwechsel und nicht um eine einfache Umkehrung der primären Reaktionen handelt. Im letzteren Fall würde das Gleichgewicht zwischen der Zerstörung und der Neubildung ja nicht überschritten werden.

Wir wissen jetzt, wie die Vermehrung der lichtempfindlichen Teilchen im Dunkeln vor sich geht, und da wir im Anfang dieses Paragraphen schon den Einfluss der Beleuchtung kennen lernten, verfügen wir über alle Daten, welche zur Bestimmung der Empfindlichkeit nach einer allseitig gleichen Beleuchtung von jedweder Dauer und Intensität erforderlich sind. In der Figur 4 sind diese Daten graphisch dargestellt. Die absteigende Kurve (sie stimmt vollkommen mit der Kurve der Figur 3 überein) veranschaulicht uns

die Zerstörung (oder die Verdrängung) der Teilchen durch verschieden grosse Lichtmengen, wenn diese so schnell zugeführt werden, dass die Neubildung während der Beleuchtung vernachlässigt werden kann. Die zweite Kurve,



welche der Figur 1 entnommen ist, illustriert die Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen. Auf der Grundlinie ist hier die Zeit angegeben. Will man nun die Empfindlichkeit nach einer Beleuchtung mit einer Lichtmenge a, welche in einer Zeit b zugeführt wird bestimmen, dann sucht man auf der Grundlinie der zweiten Kurve den Punkt b und erreicht in diesem Punkt eine senkrechte von der Länge, welche man beim Punkte a in der absteigenden Kurve findet. Alle Punkte dieser letztgenannten Kurve

worden dann in horizontaler Richtung verschoben im

selben Verhältnis als unser erster Punkt. So bekommen wir somit eine Darstellung der Abnahme in der Zeitskala der zweiten Kurve. Die Zunahme und die Abnahme der Teilchen bei einem willkürlich gewählten Grad der Empfindlichkeit können wir nun bestimmen, indem wir in den beiden Kurven die Punkte aufsuchen, welche diesen Grad der Empfindlichkeit darstellen und in diesen Punkten an den Kurven Tangenten ziehen. Die Winkel, welche diese mit der Horizontale einschliessen, geben uns dann ein Bild von der Schnelligkeit, womit der Zuwachs und die Abnahme bei diesem Grade der Empfindlichkeit vor sich gehen. Wenden wir das nun an zur Konstruktion der Kurve, welche die Aenderungen der Empfindlichkeit bei der gegebenen Intensität $\frac{a}{b}$ darstellen soll. Während der ersten zwei oder drei Minuten findet noch keine Neubildung statt und stimmt die gesuchte Kurve somit vollkommen überein mit der eben konstruierten Kurve der Abnahme. In den darauffolgenden drei oder vier Minuten ist die Neubildung noch gering und kann nur schätzungsweise in unsere Kurve eingetragen werden. Dann aber hat die Neubildung ihren gesetzmässigen Wert erreicht und können wir unsere Konstruktion auf die eben besprochene Weise anfangen, Je grösser die Zahl der Punkte, welche wir dann bestimmen, um so genauer stellt die resultierende Kurve die Aenderungen der Empfindlichkeit dar. Die Länge der Senkrechten in dem Punkte b gibt uns dann die Empfindlichkeit nach der Zeit b . Auf diese Weise sind auch die Kurven der Figur 1, worin die experimentel bestimmten Daten tatsächlich sehr gut passen, konstruiert.

Zusammenfassungen.

Ebensowenig wie wir im vorhergehenden Paragraphen

entscheiden konnten, ob das Zustandekommen der Krümmung dem Lichtdruck oder irgend einer photochemischen Wirkung zugeschrieben werden muss, ebensowenig ist es uns hier gelungen diese Frage für die Aenderungen der Empfindlichkeit zu lösen.

Die Abnahme der Empfindlichkeit während der Beleuchtung können wir uns auf zweierlei Weise erklären. Sie kann auf der Zerstörung eines Stoffes beruhen, welcher für das Zustandekommen der äusserlich sichtbaren Reaktion notwendig ist; man kann sich aber auch vorstellen, dass aus den lichtempfindlichen Teilchen ein Stoff gebildet wird, welcher die Empfindlichkeit herabsetzt. Welche von diesen Erklärungsversuchen das Richtige trifft, lässt sich noch nicht sagen.

Es hat sich herausgestellt, dass die Abnahme der Empfindlichkeit, wenigstens wenn die Lichtmenge innerhalb einer gewissen Zeit (2 oder 3 Minuten) zugeführt wird, eine Funktion der Lichtmenge ist. Oberhalb eines gewissen Maximums (etwa 2000 MKS) erlischt die Empfindlichkeit ganz.

Wenn die Lichtmenge nicht innerhalb des genannten Zeitverlaufs zugeführt wird, nimmt die Empfindlichkeit schon während der Beleuchtung wieder zu, wodurch die Abnahme teilweise verdeckt wird. Bei einer langwährenden Beleuchtung erreicht die Empfindlichkeit dann schliesslich einen konstanten Wert, welcher um so höher liegt je schwächer die Intensität der Beleuchtung.

Die Zunahme der Empfindlichkeit beruht auf der Neubildung von lichtempfindlichen Teilchen. Falls daraus aber unter dem Einfluss der Beleuchtung ein Stoff gebildet werden sollte, welcher die Empfindlichkeit herabsetzt, muss dieser zu gleicher Zeit beseitigt werden. Die Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen hört erst auf, wenn die Zerstörung und die Neubildung einander die Wage halten. Der ursprüngliche Zustand wird also nur im Dunkeln

wiederhergestellt. Die Schnelligkeit der Zunahme wird durch die eben vorhandene Zahl der Teilchen bedingt. Je kleiner diese ist, um so schneller findet die Zunahme statt.

Das vorübergehende Fehlen einer nachweisbaren Empfindlichkeit oder allgemeiner das zeitweilige Herabsinken der Empfindlichkeit unterhalb des Wertes, worauf sie schliesslich stehen bleibt, erklärt sich daraus, dass die Neubildung nicht sofort den richtigen Wert erreicht.

Die hier aufgedeckten Gesetzmässigkeiten in der Zunahme und Abnahme der lichtempfindlichen Teilchen ermöglichen uns die Bestimmung des Empfindlichkeitsgrades nach jedweder Beleuchtung.

Die Krümmung.

Bei einer einseitigen Beleuchtung können wir uns das Organ durch eine Ebene senkrecht auf das einfallende Licht in zwei antagonistische Hälften zerlegt denken. Da die Intensität des Lichtes infolge der Absorption in der Fortpflanzungsrichtung der Strahlen abnimmt, empfängt die Hälfte, welche der Lichtquelle zugewendet ist, das meiste Licht. Will man sich von der Verteilung des Lichtes im Innern der Pflanze auf experimentellem Wege eine Vorstellung machen, so kann man sich vorteilhaft einer Methode bedienen, welche hierzu von Blaauw ¹⁾ empfohlen worden ist. Man schneidet an der Hinterseite der Pflanze senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes Stücke von verschiedener Dicke weg und klebt den Rest mit der Schnittfläche auf eine photographische Platte: die mehr oder weniger dunkle Farbe, welche diese nach der Beleuchtung und Entwicklung an der Stelle, wo das Objekt gelegen hat, zeigt, erlaubt uns ein Urteil über die Intensität

¹⁾ Blaauw, A. H., Zeitschr. f. Bot. 7. 1915.

des Lichtes an der Schnittfläche. Wir brauchen hier aber nicht auf Einzelheiten einzugehen, denn vorläufig genügt es uns zu wissen, dass die Vorderseite immer bedeutend mehr Licht empfängt als die Hinterseite. Die mittlere Intensität ist dort somit grösser als hier, während sie bei einer allseitig gleichen Beleuchtung auf beiden Seiten gleich gross ist.

Aus den Ergebnissen des vorigen Paragraphen geht hervor, dass die Empfindlichkeit bei einer allseitig gleichen Beleuchtung um so schneller herabsinkt je stärker die Intensität des Lichtes. Da wir aber in einem phototropisch empfindlichen Organ das Vorhandensein einer gewissen Zahl selbständig reagierender Phototropen, welche mit Licht von sehr verschiedener Intensität bestrahlt werden, annehmen müssen, können wir statt dessen auch sagen, dass die Empfindlichkeit um so schneller abnimmt, je höher der Mittelwert der Intensitäten, womit die einzelnen Phototropen beleuchtet werden. Ganz richtig ist das nicht, denn man darf die mittlere Wirkung von zwei verschiedenen Intensitäten nicht ohne weiteres der Wirkung der mittleren Intensität gleich setzen. Bedenken wir aber, dass ein grosser Teil der Phototropen mit Licht von einer Intensität, welche sich nur wenig von der mittleren Lichtstärke entfernt, bestrahlt werden, so werden wir erkennen müssen, dass die Abweichung nur geringfügig sein kann. Bei der einseitigen Beleuchtung muss die Abnahme der Empfindlichkeit an der Vorderseite, wo die mittlere Intensität am höchsten ist, somit schneller vor sich gehen als hinten. Diese ungleich schnelle Aenderung der Empfindlichkeit in den antagonistischen Hälften ist eine Komplikation, welcher wir stets Rechnung tragen müssen. Bei einer Beleuchtung mit einer kleinen Lichtmenge ist die Abnahme der Empfindlichkeit indessen nur gering und in diesem Fall ist der Unterschied im Grade der Empfindlichkeit, welcher in den beiden antagonistischen Hälften hervor-

gerufen wird, somit unbedeutend. Wir werden daher zunächst den Einfluss einer solchen Beleuchtung betrachten.

Wenn das Produkt von Beleuchtungszeit und Intensität 20 MKS beträgt, zeigen die Avena-Koleoptilen anderthalb Stunden nach dem Anfang der Beleuchtung eine Krümmung von etwa 1 mm. d.h. die mittlere Abweichung der Spitze aus ihrer ursprünglichen Lage beläuft sich dann auf 1 mm. In den Versuchen von Blaauw und Fröschel rief diese Lichtmenge stets denselben Effekt hervor, gleichviel ob sie in möglichst kurzer oder in einer ziemlich langen Zeit zugeführt wurde. Theoretisch lässt sich der Intensität wenigstens nach oben hin wohl keine Grenze setzen; in wie weit das aber auch für die Beleuchtungszeit gilt, lässt sich vorläufig noch nicht entscheiden. Wenn die Pflanzen der Wirkung der Schwerkraft nicht entzogen werden, verschwindet eine Krümmung schon nach wenigen Stunden. Bei schwachen Intensitäten wird diese somit hinter der erwarteten Stärke zurückbleiben müssen, denn in diesem Fall ist derjenige Teil der Krümmung, welcher zuerst induziert wurde, bereits im Rückgang begriffen, vielleicht schon ganz verschwunden, wenn der zuletzt (einige Stunden später) induzierte Teil sich erst zu zeigen anfängt. Ob auch auf dem Klinostaten ein Rückgang der Krümmung konstatiert werden kann, ist noch immer fraglich. Jedenfalls verlegt die Krümmung sich mit der Zeit unterwärts, wodurch das Organ nach einer langwährenden schwachen Beleuchtung eine weiter ausgedehnte, aber zugleich flachere Biegung zeigen muss als nach einer starken Beleuchtung von kurzer Dauer. Wenn die Lichtstärke so gering ist, dass die Beleuchtung stundenlang fortgesetzt werden muss, wird die Krümmung im Experimente kaum mehr zu erkennen sein: sehr flache Krümmungen lassen sich nämlich nur schwierig von zufälligen Abweichungen, welche wohl nie ganz fehlen werden, unterscheiden.

Während man bei einer allseitig gleichen Beleuchtung

an allen Punkten der Oberfläche dieselbe Lichtstärke findet, ist die Intensität bei einer einseitigen Beleuchtung von Punkt zu Punkt verschieden: ihren höchsten Wert hat sie aber in der Mitte der Vorderseite. (Ausnahmsweise kann es vorkommen, dass in der Mitte der Rückseite der Konvergenz der Lichtstrahlen zufolge eine höhere Intensität erreicht wird. Das ist aber nur bei sehr dünnen und durchscheinenden Objekten möglich und trifft für die Koleoptilen von *Avena* gewiss nicht zu). Die Intensität in der Mitte der Vorderseite bei einer einseitig beleuchteten Pflanze verhält sich nun zur mittleren Intensität an der Oberfläche einer Pflanze, welche in derselben Entfernung von der Lichtquelle um ihre Achse rotiert wie $\pi : 1$. Damit bei der rotierenden Pflanze an keiner Stelle eine geringere Intensität gefunden wird als an der übereinstimmenden Stelle der stillstehenden Pflanze, müssen wir sie also mit einer π -fach grösseren Intensität bestrahlen. In dem vorliegenden Fall müssen wir den rotierenden Pflänzchen, wenn wir sie mit den einseitig beleuchteten Keimlingen vergleichen wollen, somit eine Lichtmenge von 64 MKS zuführen. Wie aus den Ergebnissen des vorigen Paragrafen hervorgeht, wird die Empfindlichkeit hiervon nur wenig herabgesetzt. Bei der einseitigen Beleuchtung mit 20 MKS können wir die Empfindlichkeit deshalb auch als nahezu konstant betrachten.

Während der Krümmung muss das Wachstum in der vorderen Hälfte natürlich schwächer als in der hinteren Hälfte sein. Es liegt auf der Hand, dieses verschiedene Verhalten der antagonistischen Seiten dem Unterschied in der Beleuchtungsstärke zuzuschreiben. Da der Einfluss der Beleuchtung sich in der am stärksten beleuchteten Hälfte naturgemäss am deutlichsten zeigen muss, kann er nur in einer Verringerung des Wachstums bestehen. Die Möglichkeit, dass es sich hier um eine Beschleunigung des Wachstums an der Rückenseite handeln würde, wäre nur dann zu erwägen, wenn es wahrscheinlich gemacht werden

könnte, dass die Pflanze als ein einheitliches Ganzes reagiert. Im zweiten Paragraphen haben wir aber schon die Gründe angegeben, weshalb wir das als unwahrscheinlich erachten und die Anwesenheit zahlreicher selbständig reagierenden Teilchen, welche als Phototropen angedeutet wurden, befürworten. Die Abnahme der Wachstumsschnelligkeit hat man vor kurzem (Blaauw¹⁾, Vogt²⁾) auch bei der allseitigen Beleuchtung konstatiert. Es wurde aber schon oben (am Ende des zweiten Paragraphen) ausgelegt, weshalb man die Ergebnisse der allseitigen Beleuchtung nicht ohne weiteres auf den Phototropismus anwenden darf. Zudem hat die Krümmung den Vorteil, dass sie die Wachstumsänderung auch deutlicher hervortreten lässt und dass man ohne weiteres die Stelle, wo diese lokalisiert ist, erkennen kann.

Die Abnahme der Wachstumsschnelligkeit können wir uns erklären, indem wir in den Phototropen das Vorhandensein lichtempfindlicher Teilchen annehmen, welche unter dem Einfluss der Beleuchtung das Wachstum herabsetzen. Selbstverständlich müssen sie dabei teilweise verbraucht werden. Durch diese Herabsetzung der Teilchenzahl muss der Einfluss der Beleuchtung sich nach und nach verringern. Nach einer allseitigen Beleuchtung wird es daher um so schwieriger fallen, eine Änderung des Wachstums und somit auch eine Krümmung hervorzurufen, je länger die Beleuchtung gedauert hat. Das ist aber gerade die Erscheinung, womit wir uns im vorhergehenden Paragraphen beschäftigt haben: die Abnahme der Empfindlichkeit unter dem Einflusse der Beleuchtung. Die Hemmung des Wachstums und die Abnahme der Empfindlichkeit müssen wir somit der Vernichtung oder Verdrängung derselben lichtempfindlichen Teilchen zuschreiben.

¹⁾ Blaauw, A. H., Zeitschr. f. Bot. 6. 1914 und 7. 1915.

²⁾ Vogt, E., Zeitschr. f. Bot. 7. 1915.

Es ist mir aus der vorhandenen Literatur nur eine Angabe bekannt, welche dieser Auffassung Schwierigkeiten zu bereiten scheint. Gemeint wird die von Pringsheim¹⁾ konstatierte Tatsache, dass eine einseitige Beleuchtung bei der Hypokoleoptile von *Panicum miliaceum* keine Krümmung hervorruft, wohl aber die Empfindlichkeit der Koleoptile herabsetzt. Es ist aber sehr gut möglich, dass die Beleuchtung in den betreffenden Versuchen Indifferenz hervorgerufen hat, wobei, wie aus den Angaben weiter unten hervorgeht, die Empfindlichkeit in starkem Grade herabgesetzt wird. Für diese Deutung spricht auch der Umstand, dass eine allseitige Beleuchtung dieses Stengelteils eine Hemmung seines Wachstums herbeiführt.

Im vorigen Paragraphen wurde die Frage aufgeworfen, ob die Abnahme der Empfindlichkeit zustande kommt, indem ein Stoff, welcher für die Ausführung der Reaktion unentbehrlich ist, zerstört wird, oder infolge der Bildung eines Stoffes, welcher die Reaktion hemmt. Jetzt, wo wir die Reaktion als eine Hemmung des Wachstums kennen gelernt haben, muss diese Frage somit lauten: vernichtet die Beleuchtung einen Stoff, welcher das Wachstum beschleunigt oder bildet sie einen wachstumshemmenden Stoff? Wenn die lichtempfindlichen Teilchen das Wachstum beschleunigen sollten, würden sie (wenigstens wenn ihre Wirkung nicht katalytisch wäre) fortwährend verbraucht werden müssen. Eine konstante Empfindlichkeit könnte es in diesem Fall nur dann geben, wenn auch fortwährend lichtempfindliche Teilchen neu gebildet würden. Wenn von den lichtempfindlichen Teilchen selbst kein Einfluss auf das Wachstum ausging, sondern wenn das Produkt, welches unter dem Einfluss des Lichtes aus ihnen entsteht, wachstumshemmend wirkte, brauchte die Neubildung weniger stark zu sein, der Hemmungsstoff müsste aber nach und

¹⁾ Pringsheim, E., Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 9. 1907.

nach beseitigt werden. Die Empfindlichkeit würde dann konstant geworden sein, wenn die Neubildung ganz aufgehört hätte und vom Hemmungsstoffe nichts übrig wäre. Vorläufig lässt sich zwischen diesen beiden Erklärungsversuchen keine Entscheidung treffen, denn die Tatsachen, welche bis jetzt bekannt worden sind, fügen sich der einen Erklärung ebenso gut wie der anderen. Es ist also nur bequemlichkeitshalber, wenn wir im folgenden eine von ihnen (wir werden dazu die erstere wählen) bevorzugen.

Wenn wir den lichtempfindlichen Teilchen eine beschleunigende Wirkung auf das Wachstum zuschreiben, wollen wir damit aber keineswegs sagen, dass die Wachstumsschnelligkeit nun auch sofort auf eine Aenderung der Teilchenzahl reagieren soll. Wir erachten es im Gegenteil als sehr wahrscheinlich, dass immer eine gewisse Zeit verlaufen muss, bevor die Reaktion äusserlich sichtbar wird. Obwohl keine entscheidende Daten vorliegen (die diesbezüglichen Angaben Tröndle's wurden von Arisz zurückgewiesen), werden wir annehmen, dass diese Latenzzeit konstant ist. Die Wachstumsschnelligkeit, welche zu der auf einem bestimmten Momente vorhandenen Teilchenzahl gehört, tritt somit erst am Ende dieser Latenzzeit hervor. Ist die Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften ungleich gross, so resultiert dabei eine Krümmung, welche um so stärker ausfällt, je grösser diese Differenz und je länger sie erhalten bleibt. Da die Teilchenzahl aber immerfort Aenderungen erfährt, nicht nur während der Beleuchtung, sondern auch noch lange nachher, ist es nicht leicht von der Grösse der erwähnten Differenz und von der Zeit, währenddessen sie erhalten bleibt, ein richtiges Bild zu bekommen. Am besten eignet sich dazu eine grafische Darstellung, wobei die Aenderungen der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften in derselben Figur zusammengestellt werden. Wir werden dafür die Zeit auf der Abscisse anmerken, während die in jedem Moment vor-

handene Teilchenzahl (der Empfindlichkeitsgrad) durch die Länge der Ordinaten wiedergegeben wird (vergl. die Figuren 9 und 10). Die Oberfläche, welche von den beiden Kurven eingeschlossen wird, ist dann ein Mass für die Krümmungsstärke.

Wenn die Lichtmengen grösser als 20 MKS werden, wächst die Krümmung anfangs ungefähr im selben Grade wie die Lichtmenge heran. Nach und nach bleibt die Zunahme der Krümmung aber hinter der Erwartung zurück.

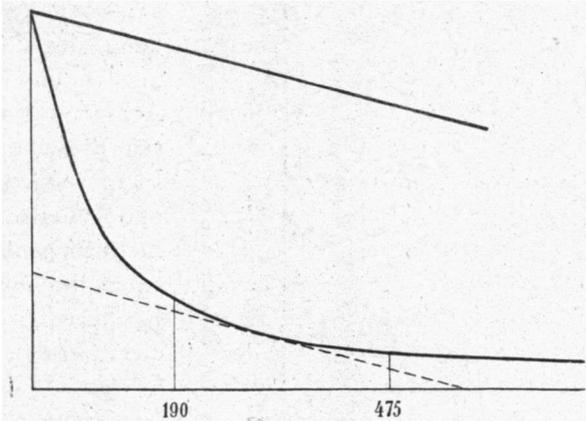


Fig. 5. Das Optimum der Krümmung und die Intensität der Beleuchtung in den antagonistischen Hälften.

Wird die Beleuchtung innerhalb weniger Sekunden vollendet, so erreicht die Krümmung zwischen etwa 100 und 250 MKS ihren maximalen Wert. Es ist noch nicht gelungen die Lage des Maximums genauer zu bestimmen; dazu ist der Unterschied der Krümmungen innerhalb der genannten Grenzen für die bisher angewendeten Messmethoden zu gering. Zwischen 100 und 250 MKS muss die Teilchenzahl in den beiden antagonistischen Hälften somit in nahezu gleichem Masse abnehmen. Unsere Figur 5 erläutert dieses Verhalten. Die Kurve, welche die Aenderungen der Teilchenzahl in der vorderen Hälfte darstellt, wurde der

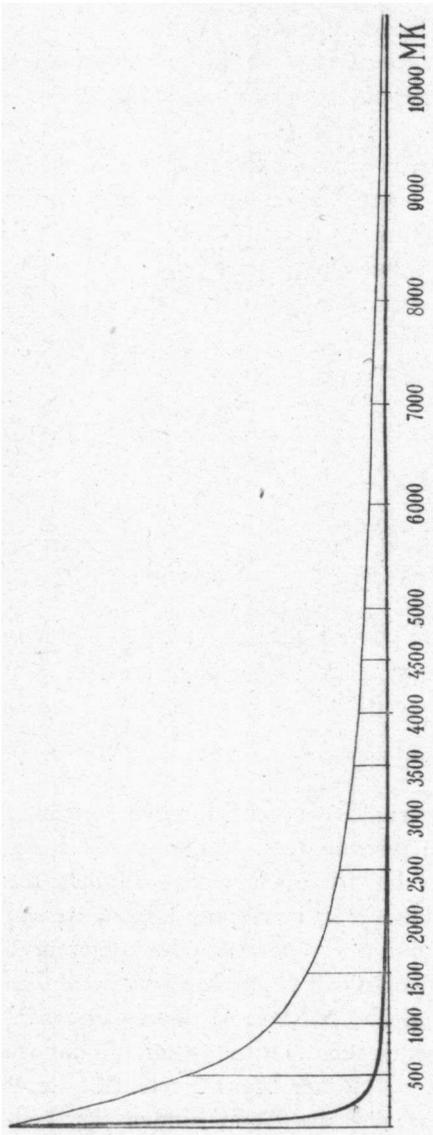


Fig. 6. Die Herabsetzung der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften.

Figur 3 entnommen. Da die mittlere Intensität in der vorderen Hälfte einer einseitig beleuchteten Pflanze aber grösser ist als im Innern einer Pflanze, welche in derselben Entfernung der Lichtquelle um ihre Achse rotiert, müssen die in dieser Figur angegebenen Werte der Lichtmenge durch einen bestimmten Koeffizienten dividiert werden. Die Grösse dieses Koeffizienten beträgt $\frac{1}{2}$ (vergl. weiter unten). Da die beiden Kurven zwischen 100 und 250 MKS ungefähr parallel laufen müssen, war die Konstruktion der Kurve nicht schwer. Wenn wir nun in diesen beiden Kurven die Längen der Ab-

szissen von Punkten, deren Ordinate gleich sind, mit einander vergleichen, so stellt sich heraus, dass diese sich verhalten wie 1 : 14. Die mittlere Intensität in der vorderen Hälfte muss sich somit zur mittleren Intensität in der hinteren Hälfte verhalten wie 14 : 1, und somit zur mittleren Intensität im Innern einer rotierenden Pflanze wie 14 : $7\frac{1}{2}$. Deshalb müssten wir die Werte der Figur 3 durch $\frac{2}{3}$ dividieren.

Die beiden Kurven der Figur 6 stellen somit die Änderungen dar, welche die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen in den antagonistischen Hälften unter dem Einflusse der Beleuchtung erfährt, wenn diese innerhalb weniger Sekunden beendet wird. Wollen wir wissen, wie gross die Krümmung sein wird, welche von einer bestimmten Lichtmenge hervorgerufen wird, so haben wir nur an der diesbezüglichen Stelle der Abszisse eine Senkrechte zu errichten. Auf diese Weise finden wir dann die Differenz in der Teilchenzahl der antagonistischen Hälften, welche uns ein Urteil über die Krümmungsstärke erlaubt. Die experimentellen Erfahrungen decken sich vollkommen mit der Erwartung. Solange die Lichtmengen innerhalb weniger Sekunden zugeführt werden, gilt somit die schon im ersten Paragraphen erwähnte Regel von Arisz, wonach die Krümmungsstärke eine Funktion der Lichtmenge ist.

Bei Lichtmengen oberhalb 200 MKS, welche innerhalb weniger Sekunden zugeführt werden, nimmt die Differenz in der Teilchenzahl wieder ab und zugleichzeit sehen wir die Krümmung allmählich kleiner werden. Bevor sie aber gänzlich verschwindet, tritt eine neue Krümmung auf, welche von der Lichtquelle abgewendet ist. Wir konstatieren sie zum ersten Mal bei einer Lichtmenge von ungefähr 4500 MKS, wo sie einige Zeit nach der ersten Krümmung sichtbar wird. Bei einer Lichtmenge von ungefähr 6000 MKS tritt nur die zweite Krümmung deutlich hervor. Bei noch grösseren Lichtmengen wird sie noch etwas stärker

(einen einigermaßen beträchtlichen Wert erreicht sie aber nie), oberhalb 10000 MKS nimmt sie dann wieder ab: bei etwa 20000 MKS bleibt die Pflanze ganz ungekrümmt. Auch bei höheren Lichtmengen ist keine Krümmung zu erhalten, wenn sie innerhalb weniger Sekunden zugeführt werden.

Die von der Lichtquelle abgewendete Krümmung wird gewöhnlich negativ phototropisch genannt. In einer früheren Mitteilung ¹⁾ habe ich aber schon darauf hingewiesen, dass sie grundverschieden ist von der negativ phototropischen Krümmung von Wurzeln und andern Organen, welche nicht von einer der Lichtquelle zugewendeten Krümmung vorangegangen wird. Da die Krümmung dieser Organe die ältesten Rechte auf den Namen geltend machen kann, müssen wir für die hier in Betracht kommende Krümmung einen anderen Namen wählen. Wir nennen sie "antiphototropisch". Die Krümmung, welche ihr vorangeht, deuten wir an als die "normale" ²⁾.

Eine befriedigende Erklärung der antiphototropischen Krümmung wurde bis heute noch nicht gegeben. In der oben erwähnten Mitteilung wies ich auf die Bedeutung der verschiedenen Empfindlichkeit hin, welche sich während der Beleuchtung in den antagonistischen Hälften einstellt. Ich will an dieser Stelle das Vorhandensein dieses Unterschiedes in der Empfindlichkeit experimentell beweisen. In den diesbezüglichen Versuchen vergleiche ich drei Serien von Pflanzen, welche erst alle einseitig mit derselben Lichtmenge bestrahlt werden. Darauf wird eine von ihnen verdunkelt, während die beiden anderen in derselben

¹⁾ Bremekamp, C. E. B., Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1915.

²⁾ Die "negativ" phototropische Reaktion von *Phycomyces* scheint sich nicht mit der antiphototropischen Reaktion von *Avena* identifizieren zu lassen.

Entfernung von der Lichtquelle aufgestellt bleiben. Die Pflanzen der dritten Serie werden aber 180° um ihre Achse gedreht. Die zweite und die dritte Serie bestehen

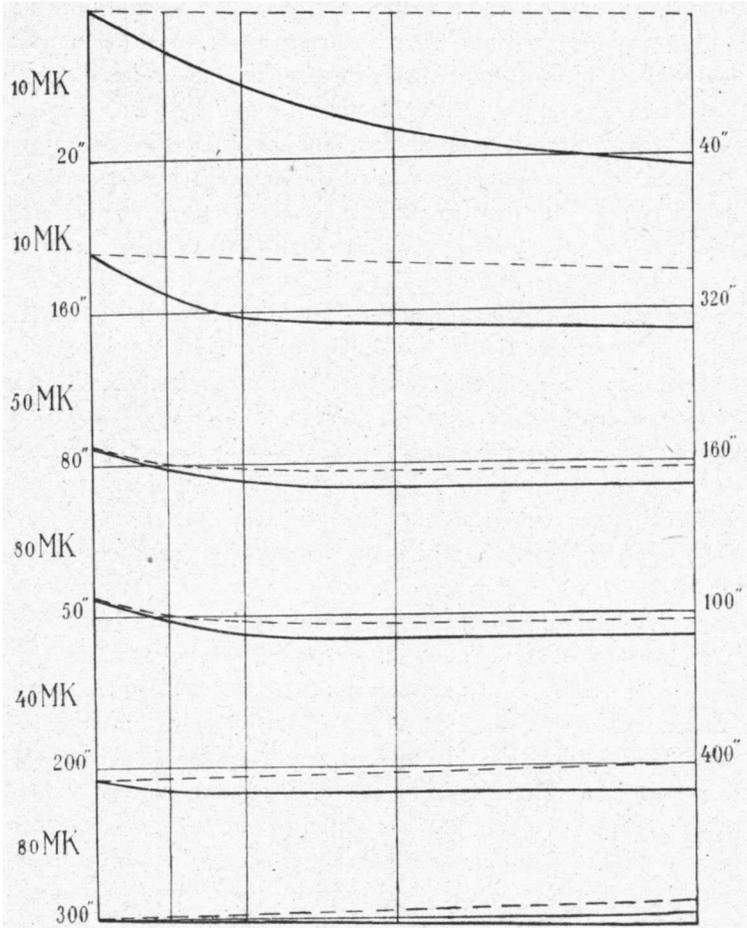


Fig. 7. Einseitig vorbeleuchtete Pflanzen. Die gestrichelte Linie stellt die Grösse der Krümmung dar bei den Pflanzen, welche bei der Fortsetzung der Beleuchtung in ihrer ursprünglichen Lage gelassen wurden; die ausgezogene Linie stellt die Grösse der Krümmung dar bei den Pflanzen, welche 180° um ihre Achse gedreht wurden. Auf der Abszisse sind die Beleuchtungszeiten angegeben.

beide wieder aus vier Gruppen von Pflanzen, von welchen die erste Gruppe während eines Viertels der Zeit, welche die Vorbeleuchtung gedauert hat, die zweite während der Hälfte dieser Zeit, die dritte während drei Viertel und die vierte während einer gleich langen Zeit, nachbeleuchtet werden. Die Resultate dieser Versuche sind in der Figur 7 zusammengestellt. Bei der Betrachtung dieser Figur stellt sich sofort heraus, dass durch eine Beleuchtung der Hinterseite manchmal eine starke Krümmung hervorgerufen wird, wenn eine fortgesetzte Beleuchtung der Vorderseite nur geringfügige Aenderungen in dem bestehenden Zustand verursacht. Dieses Verhältnis lässt sich nur verstehen, wenn wir annehmen, dass die Empfindlichkeit der hinteren Hälfte am Ende der ersten Beleuchtung bedeutend grösser ist als die Empfindlichkeit der vorderen Hälfte. Unter dieser Voraussetzung ist es aber ohne Weiteres klar, dass die schwache Intensität des Lichtes, welche bei den Pflanzen der zweiten Serie (fortgesetzte Beleuchtung der Vorderseite) in der hinteren Hälfte herrscht, eine gleich starke Wirkung haben kann als die weit grössere Lichtstärke in der vorderen Hälfte. Die Beleuchtung der Hinterseite bei den Pflanzen der dritten Serie wird aber infolge der höheren Empfindlichkeit in der ursprünglichen hinteren Hälfte einen weit stärkeren Einfluss ausüben können. Das unterste Kurvenpaar der Figur 7 illustriert den Fall, dass eine Beleuchtung der Hinterseite ungefähr dasselbe Resultat hat als eine Beleuchtung der Vorderseite. Das ist nur dann möglich, wenn die Empfindlichkeit auch in der hinteren Hälfte auf ihren niedrigsten Wert herabgesunken ist. Bei der Vorbeleuchtung wurde hier eine Lichtmenge von 24000 MKS zugeführt. In der vorderen Hälfte müsste die mittlere Empfindlichkeit dadurch in demselben Masse abnehmen wie im Innern einer rotierenden Pflanze, welche mit einer Lichtmenge von $24000 \times \frac{1}{8}$ beleuchtet wird; in der hinteren Hälfte wie bei einer rotierenden Pflanze,

welche einer Beleuchtung mit einer Lichtmenge von $24000 \times \frac{1}{8} = 3200$ MKS ausgesetzt ist. Die Empfindlichkeit muss unter dem Einfluss dieser Beleuchtung tatsächlich bis auf ihren niedrigsten Wert herabsinken. (vergl. Fig. 3).

Der Unterschied in der Empfindlichkeit der antagonistischen Hälften reicht aber nicht ohne Weiteres zur Erklärung der antiphototropischen Krümmung hin. Das tritt deutlich hervor in dem Umstande, dass diese Krümmung immer etwas später sichtbar wird als die normale. Wir sehen hierin einen Fingerzeig, dass ihre Ursache in der Zeit, welche der Beleuchtung folgt, liegen muss.

Wenn die antiphototropische Krümmung zusammen mit der normalen Krümmung auftritt, können die lichtempfindlichen Teilchen am Ende der Beleuchtung in der hinteren Hälfte noch nicht ganz verschwunden sein. In andern Fällen hat die Empfindlichkeit aber auch in dieser Hälfte schon ihren niedrigsten Wert erreicht. Jedenfalls ist die Teilchenzahl am Ende der Beleuchtung in der vorderen Hälfte schon während einiger Zeit sehr niedrig gewesen, während sie in der antagonistischen Hälfte denselben Wert erst einige Zeit später erreicht oder noch etwas dahinter zurückbleibt. Nun wissen wir aus dem vorigen Paragraphen, dass die Schnelligkeit, womit die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen stattfindet, sich nicht sofort auf den richtigen Wert einstellt. Demzufolge hat die Neubildung in der vorderen Hälfte am Ende der Beleuchtung einen gewissen Vorsprung. Solange die Beleuchtung dauerte, zeigte sich davon nichts, denn die neugebildeten Teilchen wurden sofort durch das Licht beseitigt. Wenn die Beleuchtung aber aufhört, tritt der Vorsprung deutlich hervor. Bevor die Schnelligkeit der Neubildung auch in der anderen Hälfte ihren richtigen Wert erreicht hat, ist in der vorderen Hälfte schon eine gewisse Zahl lichtempfindlicher Teilchen angehäuft. Auf diese Weise erlangt das Wachstum in der

vorderen Hälfte das Uebergewicht und kommt die antiphototropische Krümmung zustande (vergl. Fig. 8).

Wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, wird das Zustandekommen der antiphototropischen Krümmung wesentlich bedingt durch den Vorsprung, welchen die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen in der vorderen Hälfte unter gewissen Bedingungen bekommt. Die Beleuchtungszeit darf dabei nicht allzu lang sein, sonst erreicht die Schnelligkeit der Neubildung auch in der hinteren

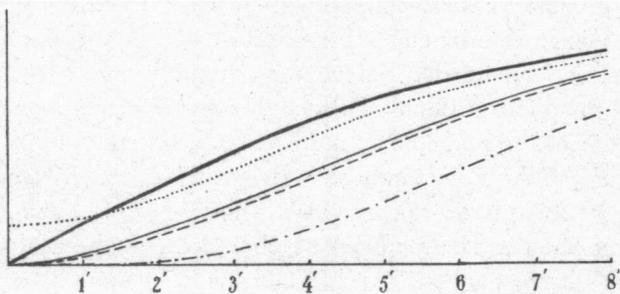


Fig. 8. Die Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen im Dunkeln. — — — —, die Neubildung fängt erst beim Aufhören der Beleuchtung an. — — — — die Neubildung hat schon während der Beleuchtung ihren maximalen Wert erreicht.

In den anderen Fällen ist die Neubildung auch schon während der Beleuchtung angefangen, ohne dass sie indessen ihre maximale Schnelligkeit erreicht hat. Die punktierte Linie stellt den Fall dar, dass die Teilchen nicht ganz durch das Licht beseitigt werden.

Hälfte schon vor dem Ende der Beleuchtung ihren richtigen Wert. Die längste Beleuchtungszeit, wobei im Experimente eine antiphototropische Krümmung konstatiert werden konnte, betrug 15 Minuten. Andererseits nimmt der Vorsprung auch wieder ab, wenn die Beleuchtungszeit sehr kurz wird. In wie weit die Krümmungsstärke sich aber unter solchen Umständen verringert, lässt sich noch nicht entscheiden: bestimmte Daten liegen darüber nicht vor. Doch scheint aus den Tabellen von Arisz hervorzugehen, dass die Krümmung bei Intensitäten oberhalb 450 Mk

weniger deutlich hervortritt. Weiter darf die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen am Ende der Beleuchtung in der hinteren Hälfte nur wenig grösser sein als in der vorderen, sonst reicht der Vorsprung in der Schnelligkeit der Neubildung dort nicht zur Herstellung eines Uebergewichts hin. Deshalb findet man bei Lichtmengen unterhalb 4000 MKS auch keine antiphototropischen Krümmungen. (Ueber die gegenteiligen Angaben Clark's vergl. weiter unten). Wenn die Teilchenzahl in der hinteren Hälfte schon während der Beleuchtung ihren niedrigsten Wert erreicht, muss der Vorsprung der Neubildung in der vorderen Hälfte am Ende der Beleuchtung schon mehr oder weniger überholt sein. Daher können keine deutlichen antiphototropischen Krümmungen erhalten werden, wenn die Beleuchtung, nachdem dieser Punkt erreicht worden ist, länger als eine bestimmte Zeit fortgesetzt wird. Die antiphototropische Krümmung wird überdies um so kleiner ausfallen, je geringer der Vorsprung war im Moment, wo die Teilchenzahl in der hinteren Hälfte ihren niedrigsten Wert erreichte. In den Tabellen von Arisz ist sie am stärksten bei einer Intensität von 100 MK. In einer Minute erreicht die Teilchenzahl in der hinteren Hälfte hier ihren niedrigsten Wert und noch nach einer Beleuchtung von 7 Minuten lässt sich eine antiphototropische Krümmung erkennen. Bei einer Intensität von 450 MK muss die Teilchenzahl in der hinteren Hälfte ihren niedrigsten Wert in etwa 15 Sekunden erreichen. Nach 4 Minuten ist die antiphototropische Krümmung hier schon nicht mehr mit Bestimmtheit erkennbar.

Es war in diesem Paragraphen bisher nur die Rede von Lichtmengen, welche in ziemlich kurzer Zeit (innerhalb weniger Minuten) zugeführt werden. Dauert die Beleuchtung aber länger, so müssen wir den Umstand, dass die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen schon während der Beleuchtung wieder heranwächst, in Rechnung ziehen. Hierbei wird

dann schliesslich, wie wir schon im vorigen Paragraphen sahen, ein Zustand erreicht, wobei die Zerstörung und die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen einander die Wage halten. Die Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften und somit auch ihre Differenz bleibt dann weiterhin, solange die Beleuchtung auf dieselbe Weise fortgesetzt wird, unverändert erhalten. Die Krümmung wird unter diesen Umständen regelmässig zunehmen müssen. Die Schnelligkeit, womit das vor sich geht, wird von der erwähnten Differenz bestimmt werden und die Krümmungsstärke, welche schliesslich erreicht wird, muss somit von der Zeit, während welcher diese Differenz erhalten bleibt, abhängen. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei Intensitäten, welche ein vorübergehendes Erlöschen der Empfindlichkeit herbeiführen. Unter solchen Umständen werden die Stadien, bevor die lichtempfindlichen Teilchen ganz beseitigt sind, so schnell durchlaufen, dass sie keinen merkbaren Einfluss ausüben können. Darauf wächst die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen in den antagonistischen Hälften wieder langsam heran, wobei schliesslich eine konstante Differenz erreicht wird. Diese muss um so kleiner ausfallen je stärker die Intensität der Beleuchtung: auch in der hinteren Hälfte wird die Lichtstärke schliesslich ja so gross, dass nur eine kleine Teilchenzahl sich erhalten kann. Der erwähnte Satz gilt nicht nur vom Gleichgewichtszustand sondern auch für die Stadien, welche diesem vorangehen. Bei starkem Licht wird man somit zur Erlangung einer Krümmung von bestimmter Stärke eine länger währende Beleuchtung brauchen als bei weniger starkem Licht. Die experimentellen Erfahrungen bestätigen das vollauf. Für eine Krümmung, welche bei einer Intensität von 250 MK eine Beleuchtung von 10 Minuten erfordert, muss man bei einer Intensität von 1000 MK schon ungefähr 30 Minuten, bei einer Intensität von 4000 MK etwa 70 Minuten und bei 20000 MK schon mehr als 100 Minuten

beleuchten. (Die Empfindlichkeit ist im letzteren Fall somit etwa 127000000-fach kleiner als vor der Beleuchtung).

Bei Licht von einer Intensität, welche nicht zur vollkommenen Beseitigung der lichtempfindlichen Teilchen ausreicht, müssen wir auch die Aenderungen der Empfindlichkeit; bevor diese ihren niedrigsten Wert erreicht hat, mit in Betracht ziehen, denn diese Stadien bleiben unter solchen Umständen lange genug erhalten, um Einfluss auf das Wachstum ausüben zu können. Etwas prinzipiell Verschiedenes bringt das aber nicht. Nur müssen wir darauf hinweisen, dass die oben erwähnte Regel, wonach die Beleuchtungszeit um so länger sein soll, je höher die Intensität des Lichtes, in diesem Fall keine Gültigkeit hat. Wenn die Lichtstärke sehr gering ist, kann die Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften sich in den wenigen Minuten, bevor die Neubildung der weiteren Abnahme ein Ende macht, nur wenig verkleinern. Die Differenz bleibt demzufolge auch auf einem niedrigen Wert stehen. Ist die Lichtstärke etwas grösser, so erreicht die Abnahme der Teilchenzahl in den beiden Hälften selbstverständlich einen höheren Wert und da die Abnahme in der vorderen Hälfte weit schneller vor sich geht als hinten, wird die Differenz grösser. Bei einer Intensität, welche wieder etwas höher liegt, verringert sich die Schnelligkeit, womit die Teilchenzahl abnimmt, in der vorderen Hälfte unabhängig von der Neubildung. Das macht der schnellen Zunahme der Differenz ein Ende. Wenn die Schnelligkeit, womit die Teilchenzahl abnimmt, in den beiden Hälften, bevor die Neubildung sich geltend macht, gleich geworden ist, so hat die Differenz ihren höchsten Wert erreicht. Bei noch höheren Intensitäten nimmt sie wieder ab. Bei solchen Beleuchtungen erfordert die Erzeugung einer Krümmung von bestimmter Grösse um so mehr Zeit je stärker die Intensität.

Zum Schluss werden wir die hier aufgedeckten Gesetz-

mässigkeiten den Ergebnissen entgegenhalten, welche wir in einigen Versuchsreihen mit einseitig einfallendem Licht gewonnen haben. In diesen Versuchen haben wir sowohl die Intensität als die Beleuchtungszeit in ausgiebigem Masse variieren lassen. Es wird sich herausstellen, dass die experimentell gefundenen Daten sich vollkommen decken mit den Werten, welche unsere Konstruktionen ergeben. Zugleichzeit werden wir die Gelegenheit benützen um einige Angaben in der Literatur, welche mit unseren Auffassungen nicht vereinbar sind, auf ihre Richtigkeit zu prüfen.

1. Intensität 2,5 MK. Beleuchtungszeiten $2\frac{1}{2}$, 5, 10, 20, 30 und 40 Minuten. Die obere Kurve der Figur 9 gibt die Konstruktion der Oberflächen an, welche als Masz der Krümmungsstärke dienen können (vergl. oben), während die untere Kurve die gefundenen Werte enthält. Für die Beleuchtungszeiten, welche kürzer als $2\frac{1}{2}$ Minuten sind, wurde sie mit Hilfe von den Ergebnissen der Tabellen 1 und 3 von Arisz ergänzt. Zur Vergleichung der theoretischen und der experimentellen Daten wäre eigentlich eine genaue Bestimmung der Oberflächen in der ersten Kurve erwünscht. Das ist indessen eine sehr langwierige Aufgabe. Verzichtet man aber auf eine Genauigkeit, welche in keinem redlichen Verhältnis zur Genauigkeit der ganzen Konstruktion stehen würde, so kann man sich durch Schätzung auf befriedigende Weise von ihrer Grösse eine Vorstellung machen. Man sieht leicht, dass die Werte sehr gut mit einander übereinstimmen.

Wo in unserer Kurve zwischen 5 und 10 Minuten kleinere Krümmungen als bei kürzeren und längeren Beleuchtungszeiten verzeichnet wurden, hat Clark¹⁾ das Vorhandensein einer negativen Spitzenkrümmung angegeben. Tatsächlich bekommt man hier, wenn die Pflänzchen

¹⁾ Clark, O. L., Zeitschr. f. Bot. 5. 1913.

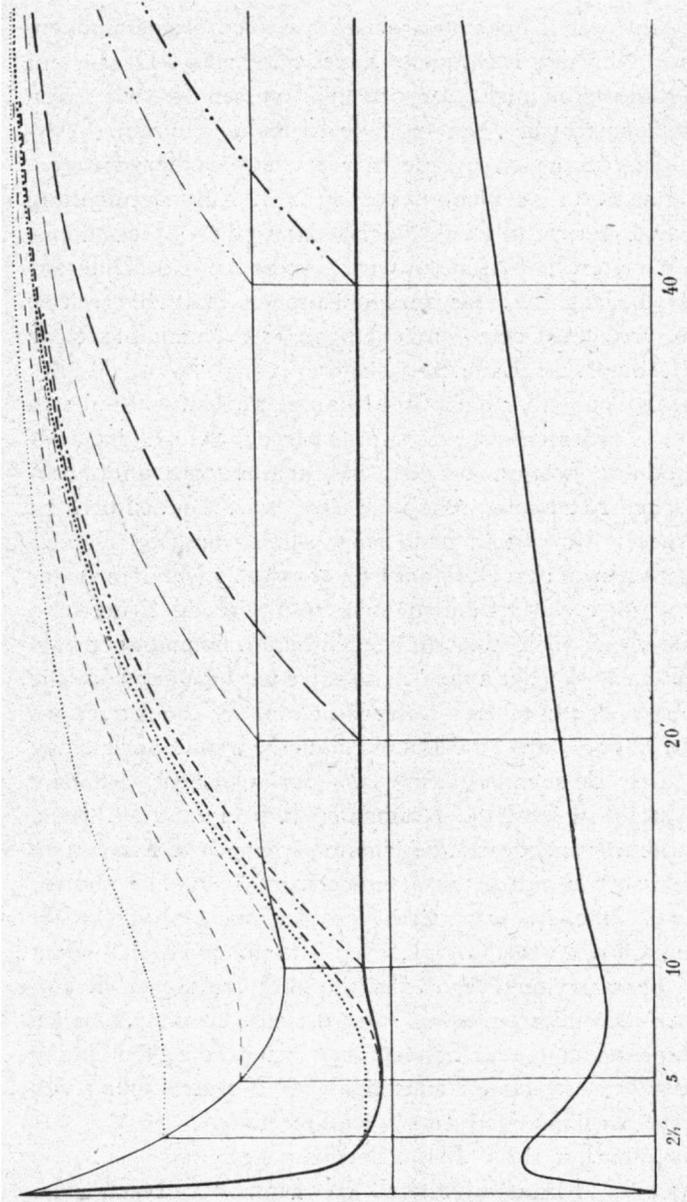


Fig. 9. Einseitige Beleuchtung mit 2,5 MK. Die oberen Kurven stellen die Änderungen der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften dar (die ausgezogenen Linien insofern sie während der Beleuchtung stattfinden.) Die untere Kurve stellt die Grösse der Krümmung dar.

nicht auf den Klinostaten gestellt werden, Krümmungen, welche von der Lichtquelle abgewandt sind. Da sie auf dem Klinostaten nicht hervortreten, müssen das, wie schon Arisz bemerkt hat, geotropische Krümmungen sein. Weshalb diese indessen gerade hier so deutlich hervortreten, wurde von Arisz nicht näher verfolgt. Eine Betrachtung unserer Figur 9 gibt uns die Erklärung dieses Verhaltens. In den ersten fünf Minuten wird eine bedeutende Differenz in der Teilchenzahl der antagonistischen Hälften erreicht. Daraus resultiert eine deutliche positive Krümmung, welche nach Ablauf der Latenzzeit sichtbar wird. Wird die Beleuchtung nun aber nach fünf Minuten sistiert, so zeigt sich an der Vorderseite der Vorsprung in der Schnelligkeit der Neubildung, wovon bei der Betrachtung der antiphotropischen Krümmung schon die Rede war. Am deutlichsten tritt dieser Vorsprung nach einer Beleuchtungszeit von $7\frac{1}{2}$ Minuten hervor: die Differenz ist hier etwa $2\frac{1}{2}$ Minuten später nahezu ganz verschwunden. Die resultierende Krümmung wächst denn auch zunächst schnell heran, kommt aber bald zum Stehen. Wieder einige Zeit später wird die geotropische Reaktion sichtbar. Bei Beleuchtungen, welche kürzer als 5 und länger als 10 Minuten dauern, bleibt noch lange nach der Beleuchtung ein Teil der Differenz erhalten. Demzufolge wächst die Krümmung hier in der Zeit, worin oben die entgegengesetzt gerichtete geotropische Krümmung schon sichtbar wurde, noch immerfort heran. Die geotropische Krümmung kann sich hier demnach erst viel später zeigen. Obwohl die Clark'schen Krümmungen sich somit nicht ohne weiteres mit den antiphototropischen Krümmungen identifizieren lassen, spielt dieselbe Ursache, nämlich der Vorsprung in der Schnelligkeit, womit die Neubildung in der vorderen Hälfte stattfindet bei der Erzeugung von beiderlei Krümmungen eine wichtige Rolle.

2. Intensität 12,5 MK. Beleuchtungszeiten $1\frac{1}{2}$, $2\frac{1}{2}$, 5, 10 und 20 Minuten. Hierzu die Figur 10. Nach einer

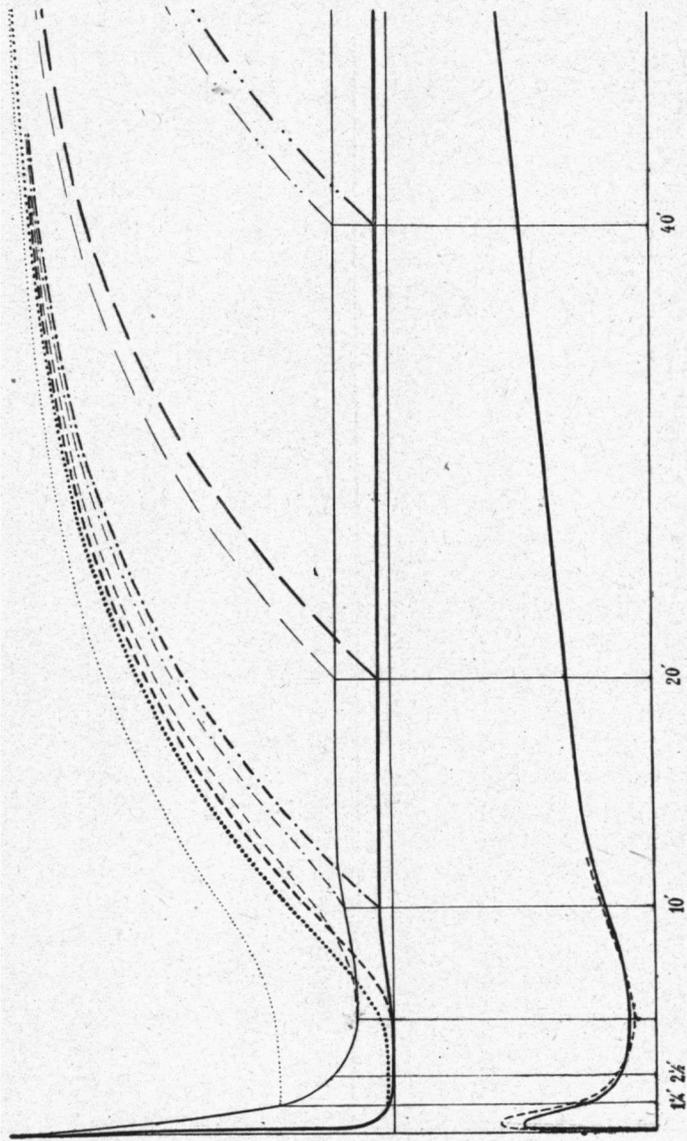


Fig. 10. Intensität der einseitigen Beleuchtung 12,5 MK. Die gestrichelte Linie in der unteren Figur stellt die Änderung der Krümmung in der vierten halben Stunde dar.

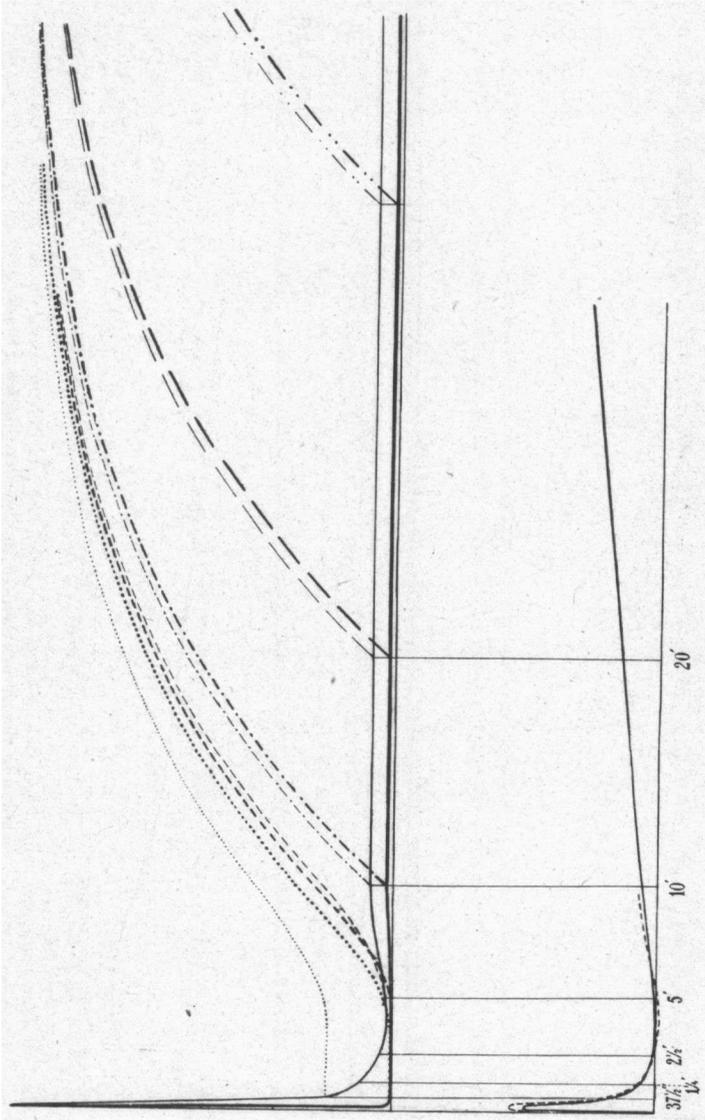


Fig. 11. Einseitige Beleuchtung mit 50 MK.

Beleuchtung während 5 Minuten zeigt sich hier eine deutliche normale Reaktion, welche von einer schwachen antiphototropischen Krümmung gefolgt wird. In der Konstruktion dieses Falles sehen wir, dass die Linien, welche die Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften darstellen, sich bald nach dem Ende der Beleuchtung kreuzen. In diesem Momente wird somit entschieden, dass das Wachstum in der hinteren Hälfte über einige Zeit (die Latenzzeit) das Uebergewicht bekommen wird. Dieses Verhalten lässt sich am besten bildlich darstellen, wenn wir in unsere Figur nicht nur die Werte der Krümmung nach $1\frac{1}{2}$ Stunden sondern auch nach 2 Stunden eintragen. Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden ist die antiphototropische Krümmung noch nicht sichtbar. Danach aber wird die Abweichung der Spitze bei einer Beleuchtung von 5 Minuten deutlich geringer, während sie bei Beleuchtungszeiten, welche kürzer als $2\frac{1}{2}$ und länger als 10 Minuten sind, noch immerfort grösser wird.

3. Intensität 50 MK. Beleuchtungszeiten $37\frac{1}{2}$ Sekunden, $1\frac{1}{4}$, $2\frac{1}{2}$, 5, 10 und 20 Minuten. Figur 11. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe geben zu näheren Erörterungen keine Veranlassung.

4. Intensität 250 MK. Beleuchtungszeiten 10, 20, 30, 40 Sekunden, $1\frac{1}{4}$, $2\frac{1}{2}$, 5, 10 und 20 Minuten. Figur 12. Zwischen $1\frac{1}{4}$ und 5 Minuten findet man keine Krümmungen. Der Vorsprung der Neubildung in der vorderen Hälfte ist somit nach $1\frac{1}{4}$ Minuten schon so gering geworden, dass die antiphototropische Reaktion experimentell nicht mehr nachweisbar ist. Nach 5 Minuten ist der Vorsprung überholt: die Differenz ist in diesem Fall zu kurz vorhanden, dass eine deutlich sichtbare Krümmung entstehen könnte.

5. Intensität 1000 MK. Beleuchtungszeiten 1, $2\frac{1}{2}$, 5, 10, 20 und 40 Sekunden, $1\frac{1}{4}$, $2\frac{1}{2}$, 5, 10, 20 und 40 Minuten. Die Periode zwischen dem Verschwinden der antiphototropischen Krümmung und dem Sichtbarwerden der zweiten normalen Krümmung dauert hier noch etwas länger als

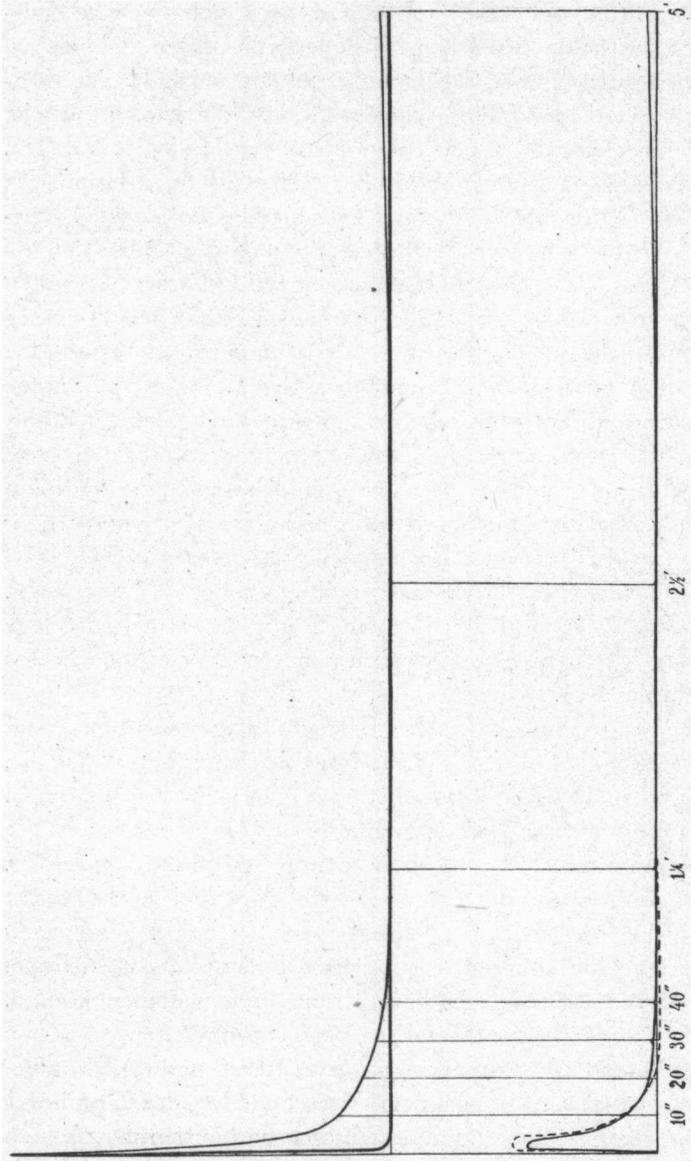
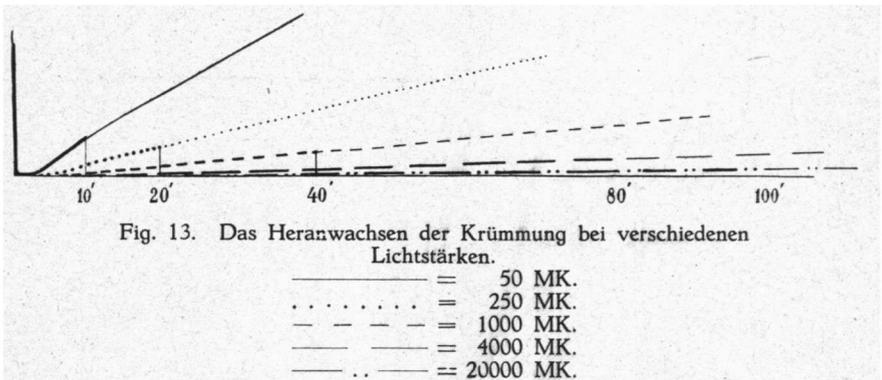


Fig. 12. Einseitige Beleuchtung mit 250 M μ .

bei 250 MK. Die antiphototropischen Krümmungen scheinen mir schon etwas kleiner zu sein. Von Arisz (l.c. Tab. 9 und 10) sind bei Intensitäten von 1800 und 4600 MK normale Krümmungen verzeichnet worden bei Beleuchtungszeiten, welche bedeutend kürzer sind als 5 Minuten. Da sich bei einer Intensität von 1000 MK davon noch nichts vernehmen lässt, während sie auch von Clark nirgends verzeichnet wurden, können sie wohl kein ernstliches Bedenken gegen unsere Auffassungen erregen.

6. Intensität 4000 MK. Beleuchtungszeiten 10, 20, 40, 60 und 80 Minuten. Ganz wie sich das unseren Auffassungen nach erwarten liess, wird die zweite normale Krümmung hier noch später sichtbar als bei 1000 MK. Die



Differenz der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften ist hier ja noch viel geringer.

7. Intensität 20000 MK. Beleuchtungszeiten 10, 20, 40, 60 und 80 Minuten. Das Auftreten der zweiten normalen Krümmung ist noch mehr verspätet.

Auch in den Versuchen, deren Ergebnisse in der Figur 7 zusammengestellt wurden, lässt sich die Krümmungsgrösse mit Hilfe unserer Konstruktion leicht bestimmen. Die theoretischen Werte decken sich vollkommen mit den

Ergebnissen des Experiments. Beispielsweise geben wir hier die Konstruktion der Krümmungen des zweiten Versuchs (Intensität 10 MK). Figur 14.

Die merkwürdige Erscheinung, welche von Pringsheim bemerkt und von Clark und Arisz bestätigt wurde, nämlich, dass eine einseitige Beleuchtung, welche von einer

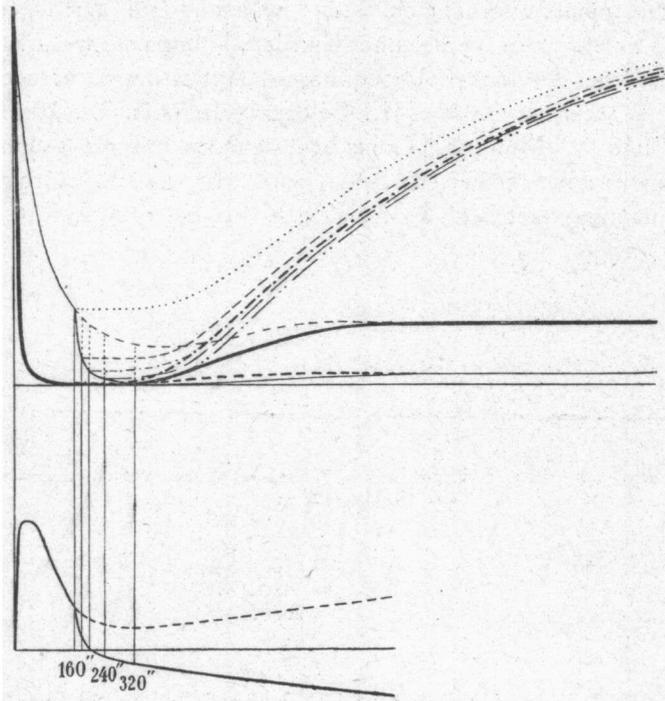


Fig. 14. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Nach 160 Sekunden wurde ein Teil der Pflanzen 180 um ihre Achse gedreht. Auf diese Pflanzen beziehen sich die ausgezogenen Linien. Die Zunahme der lichtempfindlichen Teilchen ist in allen fünf Fällen ungefähr gleich; sie ist daher nur einmal dargestellt (— . — . —).

allseitigen Beleuchtung gefolgt wird, fast immer eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung hervorruft, lässt sich jetzt ebenfalls leicht verstehen. Die positive Differenz der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften, welche

am Ende der einseitigen Beleuchtung vorhanden ist, ändert sich während der allseitigen Beleuchtung bald in eine negative Differenz. Die Teilchenzahl sinkt ja in der hinteren Hälfte jetzt unter dem Wert herab, worauf sie schliesslich stehen bleiben wird; während die Teilchenzahl in der vorderen Hälfte infolge der Neubildung langsam zum selben Wert heranwächst. Zeitweise muss die Teilchenzahl in der vorderen Hälfte somit das Uebergewicht bekommen. Diese negative Differenz verschwindet erst allmählich wieder. Ob dieser Ausgleich schon während der Beleuchtung oder erst nachher stattfindet, ist gleichgültig: in beiden Fällen resultiert eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung, welche sich sehr gut der antiphototropischen Krümmung zur Seite stellen lässt. Ach hier ist es nämlich der Vorsprung in der Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen in der vorderen Hälfte, welcher die Krümmung herbeiführt.

Zusammenfassung.

In diesem Paragraphen haben wir die zwei Faktoren, deren Produkt die Grösse der Krümmung bestimmt, kennen gelernt: die Differenz in der Zahl der lichtempfindlichen Teilchen, welche in den antagonistischen Hälften vorhanden sind und die Zeit, währenddessen die Differenz erhalten bleibt. Wie die Teilchenzahl sich unter dem Einflusse der Beleuchtung ändert, haben wir schon im vorigen Paragraphen näher verfolgt. Hier wurde bestimmt, wie die Lichtstärken in den antagonistischen Hälften sich zu einander verhalten.

Tritt eine antiphototropische Krümmung auf, so liegt das daran, dass die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen in der vorderen Hälfte, nachdem die Beleuchtung sistiert worden ist, zeitweilig einen Vorsprung gewinnt

über die Neubildung in der hinteren Hälfte. Die Bedingungen hierfür sind ziemlich schwierig zu verwirklichen. Erstens müssen die lichtempfindlichen Teilchen infolge der Beleuchtung nahezu vollständig beseitigt werden, und zweitens muss die Neubildung dieser Teilchen am Ende der Beleuchtung in der vorderen Hälfte schon einige Zeit länger im Gang sein als in der hinteren Hälfte. Sie darf in der hinteren Hälfte aber nicht so lange im Gang sein, dass sie schon ihre richtige Schnelligkeit erreicht hat. Die Beleuchtungszeit darf also ein gewisses Maximum nicht überschreiten.

Die Produktregel hat weder für die antiphototropische Krümmung noch für die zweite normale Krümmung Gültigkeit. Für beide Krümmungen ist der Zeitfaktor von grösster Wichtigkeit.

Wir haben in diesem Paragraphen angenommen, dass die lichtempfindlichen Teilchen eine fördernde Wirkung auf das Wachstum üben. Es ist indessen auch möglich, dass aus ihnen unter dem Einfluss des Lichtes ein Stoff gebildet wird, welcher das Wachstum herabsetzt. In diesem Fall muss die Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen von einer Beseitigung des Hemmungsstoffes begleitet werden. Im Uebrigen ändert das an unseren Darlegungen nichts.
