

DIE LICHTWACHSTUMSREAKTIONEN VON AVENA

von

C. VAN DILLEWIJN.

EINFÜHRUNG.

Es ist noch nicht so lange her, dasz man bei dem Studium der Pflanzenbewegungen die Ähnlichkeiten mit den tierischen Bewegungen besonders hervorhob. Man entdeckte verschiedene Analogien, so z.B. das Vermögen um intermitterende Reize zu summieren, ferner den Unterschied in zeitlicher und örtlicher Lokalisation von Perzeption und Reaktion und die damit zusammenhängende Erscheinung der Reizleitung, und schlieszlich die Stimmungerscheinungen. Die Folge hiervon war, dasz man die Bewegungen der Pflanzen in vieler Hinsicht denjenigen der Tiere gleich stellte und die bei den tierischen Bewegungen entdeckten Gesetzmässigkeiten bei den Pflanzen zurückzufinden versuchte. (Das Webersche Gesetz).

Die tierphysiologische Auffassung der Pflanzenbewegungen wurde besonders von Pfeffer und seinen Schülern verbreitet. Während Pfeffer sich selbst aber ziemlich vorsichtig über diesen Gegenstand äuzerte, gingen manche seiner Schüler, darunter vor allen Czapek, viel weiter.

Pfeffer war der Meinung, dasz das Licht auf das Plasma, welches sich in metastabilem Gleichgewicht befindet „auslösend“ wirkt. Dies wäre der Anfang einer Reizkette, deren Endglied von der Reaktion gebildet wird. Als typische Eigenschaft der Reizbewegungen wurde die absolute Disproportionalität zwischen zugeführter Energie und Reaktionsgrösze betrachtet.

Durch die Entdeckung des „Reizmengengesetzes“, welches zuerst von Fröschel und Blaauw klar ausgesprochen wurde, entstand die Möglichkeit die Untersuchungen in quantitative Bahnen zu leiten. Diese quantitativen Untersuchungen (Arisz u. A) ergaben, dasz, im Gegensatz zu der früheren Auffassung, ganz bestimmte Beziehungen zwischen zugeführter Energiemenge und Reaktionsgrösze bestehen.

In scharfem Gegensatz zu den früheren Ansichten steht auch die in 1914 von Blaauw (8) begründete Theorie des Phototropismus. Das Licht, welches bei allseitiger Zufuhr eine Lichtwachstumsreaktion hervorruft, verursacht bei einseitiger Zufuhr, infolge der ungleichen Lichtverteilung, ungleiche Lichtwachstumsreaktionen und diese sind es, welche nach Blaauw die phototropische Krümmung herbeiführen.

Der Gedanke, welcher der Blaauwschen Theorie zu Grunde liegt, wurde, wenn auch in primitiverer Form, schon vor einem Jahrhundert von A. P. de Candolle (23) ausgesprochen. De Candolle ging von der Tatsache aus, dasz Pflanzen im Dunkeln schneller wachsen als im Licht und erklärte die Krümmung nach einseitiger Belichtung aus dem geringeren Wachstum der belichteten Seite.

Auch Hofmeister (31a) versuchte in ähnlicher Weise die phototropischen Krümmungen rein mechanisch zu erklären.

Gegen die Auffassung von de Candolle lieszen sich aber einige Einwände erheben. Erstens waren in dieser Weise nicht die Krümmungen negativer Organe zu erklären und zweitens sprach gegen die Auffassung von de Candolle die Tatsache, dasz auch durchsichtige Organe (wie z.B. der Sporangienträger von *Phycomyces*), in deren Innern nach der damaligen Anschauung keine Helligkeitsdifferenzen auftreten, zu starken phototropischen Krümmungen befähigt sind. [Sachs (43)].

Diese Einwände haben dazu geführt, dasz die von de

Candolle entwickelte Anschauung bald in den Hintergrund geriet.

Blaauw hat denselben Gedanken gründlich und mit sehr feinen Methoden ausgearbeitet und konnte für sehr verschiedene Organe wahrscheinlich machen, dasz die phototropische Krümmung auf ungleiche Lichtwachstumsreaktionen der Vorder- und Hinterhälfte zurückzuführen ist.

Die gegen diese Theorie erhobenen Einwände sind zweierlei Art. Erstens wird von verschiedenen Autoren betont, dasz eine allseitige Belichtung nicht ohne weiteres mit einer einseitigen verglichen werden darf. So hat Bremekamp (21) auf die Möglichkeit hingewiesen, dasz die durch einseitige Belichtung hervorgerufene Deformation als Reiz einwirken und vielleicht Ursache des Autotropismus sein könnte.

Lundegårdh (36) erwähnt die Möglichkeit, dasz es „eine von der Krümmung ziemlich unabhängige, nur von demselben Reiz ausgehende Wachstumsreaktion gäbe“. A priori wäre dies sehr gut denkbar und jedenfalls wird man dieser Möglichkeit Rechnung tragen müssen.

Die zweite Art von Einwänden richtet sich hauptsächlich gegen die Beweiskraft der Ergebnisse, welche bis jetzt, bei den Versuchen zur Prüfung der Blaauwschen Theorie, erhalten wurden. Ferner wird auch vielfach auf die Fälle hingewiesen, welche sich noch nicht im Sinne der Blaauwschen Theorie erklären lassen.

So auszert sich Paál (39) über die Erklärung von Blaauw in den folgenden Worten: „Wir vermissen aber in diesem ganzen Erklärungsversuch eine überzeugende quantitative Parallelstellung beider Erscheinungen, einen gründlichen Nachweis, insbesondere bezüglich der negativen Krümmung, dasz die Blaauwsche „Photowachstumsreaktion“ eine phototropische Krümmung hervorzubringen tatsächlich imstande sein kann. Es ist wohl möglich,¹⁾ dasz die photo-

¹⁾ Sperrung von Paál.

tropische Krümmung sich nach weiteren Untersuchungen auf solche oder ähnliche Lichtwirkungen zurückführen lassen kann; vorläufig ist aber Blaauws Theorie von einer guten Begründung noch weit entfernt und überhaupt die ganze Frage nicht so einfach zu lösen, wie er es meint."

Und bei Jost (32) heiszt es (S. 331): „Es ist nicht zu leugnen, dasz die Blaauwsche Theorie in den letzten Jahren ganz erheblich an Boden gewonnen hat. Wir haben sie dementsprechend mehr in den Vordergrund gestellt, müssen aber zum Schlusz sagen, dasz noch viele Bedenken bestehen und viel zu tun bleibt, um sie zu beweisen.“ Und an anderer Stelle (S. 416): „Immer wieder wird man darauf hinweisen müssen, dasz diese Theorie noch mehr Erfahrungsmaterial gebrauchen kann . . .“

Aus den angeführten Bedenken ergab sich die Fragestellung, welche Veranlassung zur vorliegenden Arbeit war. Für meine Untersuchungen wählte ich das Verhalten der Avenakoleoptile, da mir dies aus verschiedenen Gründen am wichtigsten erschien. Diese Gründe sind folgende:

1. Von Avena sind die phototropischen Krümmungen für verschiedene Lichtmengen sehr genau untersucht. (Vgl. Clark, Arisz, Lundegårdh).
2. Bei diesem Objekt sind deutlich drei Krümmungsgebiete zu unterscheiden: Das Gebiet der ersten positiven, der negativen und der zweiten positiven Krümmung. Die zu jedem Krümmungsgebiet gehörenden Lichtmengen sind ziemlich genau bekannt.
3. Avena weist die Erscheinung auf, dasz Spitze und Basis sehr verschieden empfindlich sind.
4. Die Reizleitung ist bei diesem Objekt sehr schön ausgesprägt und vielfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen.
5. Die Avenakoleoptile hat durch ihre regelmäszige Form den groszen Vorzug, dasz allseitige Belichtung direkt mit einseitiger verglichen werden kann.

Aus dieser Aufzählung geht hervor, dasz dieses Objekt

alle die phototropischen Erscheinungen aufweist, welche uns hier interessieren und zudem ist kein Objekt in seinem phototropischen Verhalten so eingehend untersucht wie die Koleoptile von *Avena*. Auch aus praktischen Gründen war *Avena* das angewiesene Objekt für die vorliegenden Untersuchungen, sind doch die Kulturbedingungen und die Wirkung auszerer Einflüsse (Temperatur, Laboratoriumsluft, Feuchtigkeit, Kontaktreizbarkeit) bei *Avena* vielfach Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen.

Die Fragen, deren Beantwortung ich versucht habe, sind folgende:

1. In wieweit lassen sich die positiven Krümmungen als das Ergebnis von ungleichen Lichtwachstumsreaktionen erklären.
2. Geben die Lichtwachstumsreaktionen auch eine Erklärung für die negative und die bei gröszeren Lichtmengen auftretende zweite positive Krümmung?
3. Ist das verschiedene Verhalten bei Spitzen- und Basisbelichtung aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erklären?

Um diese Fragen zu beantworten, hatte ich die Absicht, aus den Lichtwachstumsreaktionen der Vorder- und Hinterflanke die phototropische Krümmung zu berechnen und diese mit der wirklichen phototropischen Krümmung zu vergleichen. Eine qualitative und quantitative Übereinstimmung der berechneten mit der wirklichen Krümmung würde für die Theorie von Blaauw sprechen, während dagegen ein Nichtübereinstimmen darauf hinweisen würde, dasz die Lichtwachstumsreaktion eine vom Phototropismus völlig unabhängige Erscheinung darstellt, oder, dasz ausser der Lichtwachstumsreaktion noch andere Prozesse bei dem Zustandekommen einer phototropischen Krümmung beteiligt sind.

Leider gelangte nur ein Teil der geplanten Arbeit zur Ausführung, da ich durch Antritt einer Stellung an der Zuckerversuchsstation in Pasuruan (Java) die Unter-

suchungen vorzeitig abbrechen muszte. So muszte u. A. die Untersuchung, den phototropischen Krümmungsverlauf betreffend, unterbleiben. Glücklicherweise sind in den letzten Jahren einige Arbeiten erschienen, welche sich mit diesem Gegenstand beschäftigen (Brauner, Burckhardt).

Bei den zahlreichen Lichtwachstumsreaktionen, welche ich bei verschiedenartigen und bei verschieden starken Belichtungen bestimmt habe, erhielt ich hier und da Anweisungen, welche den Weg zu einer näheren Analyse der Lichtwachstumsreaktion zu eröffnen schienen. Diese veranlassten mich zu den Untersuchungen, welche in Teil III und IV beschrieben sind.

MATERIAL UND METHODE.

§ 1. Das Material.

Alle Versuche wurden mit einer reinen Linie, dem Siegeshafer aus Svålöv, ausgeführt. Im Utrechter Laboratorium hat sich im Laufe von etwa 20 Jahren allmählig eine bestimmte Methode von Aufzucht der Haferkeimlinge entwickelt, die sehr gute Resultate gibt. Für ausführliche Beschreibung sei nach den Veröffentlichungen von Zollikofer (56) und Koningsberger (33) verwiesen. Ich will hier nur auf eine Erfahrung hinweisen, die ich gemacht habe und welche auch Andern von Nutzen sein kann. Kurz gesagt besteht die Aufzucht der Keimlinge hierin, dass der entspelzte Same während 24—48 Stunden auf feuchtem Filtrierpapier zum keimen gelegt wird. Das Filtrierpapier befindet sich zu diesem Zwecke auf der Oberseite einer kleinen Glasbrücke, welche in einer Keimschale steht, deren Boden mit einer ungefähr 1 cm. hohen Wasserschicht bedeckt ist. Das Filtrierpapier hängt an zwei Seiten in diese Wasserschicht hinab, sodass es reichlich Wasser aufnehmen kann. Die Keimschale ist von einer zweiten umgekehrten Schale zugedeckt, wobei das Aussenlicht nicht ganz abgeschlossen wird. Der gekeimte Same wird dann in runde Zinktöpfchen gepflanzt und verbleibt von nun an im Dunkelzimmer. Ich habe aber erfahren, dass die Zeit, die nötig ist, um den Samen zum keimen zu bringen, sehr stark wechseln kann. Während an manchen Tagen, besonders im Sommer, sämtlicher Same schon nach 24 Stunden völlig gekeimt

ist, kann es an andern Tagen vorkommen, dass der Same 2 bis 3 Tage bedarf, bevor er keimt.

An erster Stelle ist hier natürlich die Temperatur von grossem Einflusz. Aber daneben wird die Keimung stark beeinflusst von dem Grade in welchem der Same durch das feuchte Filtrierpapier benetzt wird. Trägt man nämlich dafür Sorge, dass das Filtrierpapier durch hohen Wasserstand in der Keimschale gut durchwässert ist, so keimt der Same sehr schnell. Dieses lässt sich noch verstärken, indem man ausser dem Papierstreifen, auf den der Same ausgelegt ist, noch einen zweiten Streifen Filtrierpapier zur Bedeckung des Samens anbringt, der genau wie der erste Streifen mit seinen beiden Enden im Wasser der Keimschale hängt. In dieser Weise bewirkt man, dass zwischen beiden Papierstreifen der Same ringsum von Kapillarwasser umgeben ist und die Keimschnelligkeit kann so verdoppelt werden. Diese Methode erlaubt es, um durch Regulieren der Feuchtigkeit die Keimung des Samens zu beschleunigen oder zu verzögern, sodass man es in der Hand hat, jeden Tag Keimlinge von bestimmter Länge zur Verfügung zu haben.

§ 2. Versuchsbedingungen.

Hauptbedingung ist aber, dass man nie einen Keimling belichtet, wenn das Wachstum sich nicht während mindestens einer Stunde als konstant erwiesen hat. Denn, wenn das Wachstum vor der Belichtung schon Unregelmässigkeiten aufweist, so ist es wahrscheinlich, dass diese Unregelmässigkeiten auch während und nach der Belichtung fortduern werden und so die Lichtwachstumsreaktion deformieren. Hält man aber fest an der Bedingung eines konstanten Wachstums vor der Belichtung, so zeigt sich, dass die individuelle Variabilität viel kleiner wird. Ein Beispiel hierfür findet sich in Fig. 25b, wo nicht nur der Mittelwert,

sondern auch die Einzelreaktionen, aus denen dieser Mittelwert berechnet wurde, eingezzeichnet sind.

Temperatur. Alle Versuche wurden im früheren Dunkelzimmer¹⁾ des Utrechter Laboratoriums ausgeführt. Eine Beschreibung desselben gab Zollikofer (56). Die Erwärmung geschah durch elektrische Heizung und die Temperatur konnte innerhalb $0,5^{\circ}$ C. konstant gehalten werden. Alle Versuche wurden bei 20° C. ausgeführt.

Das Zimmer wurde täglich ventiliert, wobei, da das Zimmer nur mit der Aussenluft kommunizierte, keine Laboratoriumsluft eintreten konnte.

Feuchtigkeit. Die Feuchtigkeit wurde konstant gehalten indem über ein niederhängendes Tuch Wasser rieselte. Da die Temperatur im Zimmer konstant war, hing die Feuchtigkeit nur von der Temperatur des Leitungswassers ab. Durch einen elektrischen Ofen konnte dieses Wasser auf eine bestimmte Temperatur erwärmt werden, bevor es auf das Tuch herabrieselte.

Die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 65 en 70 %.

§ 3. Belichtung.

Als Lichtquelle benutzte ich in allen Versuchen Philips „Argenta“ Lampen. Die Lichtstärke dieser Lampen wurde mit dem Photometer von Weber bestimmt und betrug meistens ungefähr 50 M. K. Die Lampe befand sich über der Pflanze und das senkrecht fallende Licht wurde durch drei Silberspiegel, welche unter einem Winkel von 45° befestigt waren, horizontal auf das Versuchsobjekt reflektiert. Die Pflanze wurde gegen direkt einfallendes Licht von oben geschützt durch ein rundes Scheibchen schwarzen Papiers. Um bei der Belichtung den Einfluss der Wärmestrahlung auszuschalten, war zwischen Lichtquelle und

¹⁾ Dieses Zimmer ist vor einem Jahr abgebrochen und an dessen Stelle sind im Keller des Instituts zwei neue Dunkelzimmer gebaut werden.

Keimling eine 1 cm. dicke Schicht strömenden Wassers eingeschaltet. Auch bei längerer Beleuchtung mit höheren Intensitäten zeigte diese durchströmte Wasserschicht keine Temperatursteigerung. Bei der photometrischen Bestimmung der Lichtintensität einer Lampe wurden immer Wasserschicht und Spiegel zwischen dem Photometer und der Lampe eingeschaltet, sodass nur die Lichtintensität bestimmt wurde, welche tatsächlich auf die Pflanze einwirkt.

§ 4. Methode der Wachstumsmessung.

Das Wachstum der Koleoptile wurde mit dem Auxanometer von Koningsberger (33) automatisch registriert. Hierbei drückt der wachsende Keimling *fortwährend*¹⁾ gegen ein dünnes leicht federndes Goldplättchen, welches also langsam emporgehoben wird. Sobald dieses Goldplättchen $10\text{ }\mu$ emporgehoben ist, berührt es eine Platin spitze und schliesst einen schwachen elektrischen Strom, welcher den in einem andern Zimmer sich befindenden Registrierapparat in Wirkung setzt. Zu gleicher Zeit wird das Goldplättchen samt der Platin spitze $10\text{ }\mu$ emporgerückt, sodass der Keimling erst wieder Kontakt machen kann, wenn er abermals $10\text{ }\mu$ gewachsen ist.

Der grosse Vorzug dieser Art Registrierung liegt darin, dass das Zimmer in dem der Keimling wächst und das Zimmer in dem das Wachstum registriert wird, völlig von einander getrennt sind, sodass sich das Wachstum unter völlig konstanten Versuchsbedingungen vollzieht.

Die Registrierung des Wachstums geschieht nun in der Weise, dass ein Schreibwälzchen Zeitlinien zieht, von

¹⁾ In einer kürzlich erschienenen Arbeit erhebt Lundegårdh (37) gegen diese Registriermethode den Einwand, dass der Keimling durch den *intermittierenden* Kontakt mit dem Goldplättchen gereizt wird. Dieser Einwand beruht auf einem Irrtum, denn der Keimling ist *fortwährend* in Kontakt mit dem Goldplättchen.

denen . die Länge in mm. die Zahl der Sekunden angibt, welche die Pflanze für ein Wachstum von 10μ benötigt. Zugleich wird auf einer gesonderten Linie jede 6 Minuten ein Zeitsignal aufgezeichnet. Den gesamten Zuwachs in μ innerhalb 6 Minuten erhält man nun, indem man die Anzahl der Zeitlinien zwischen zwei Zeitsignalen mit 10 multipliziert.

Bei dieser Berechnung wird jedoch ein Fehler gemacht. Der Fehler steckt hierin, dass man nicht mit Bestimmtheit

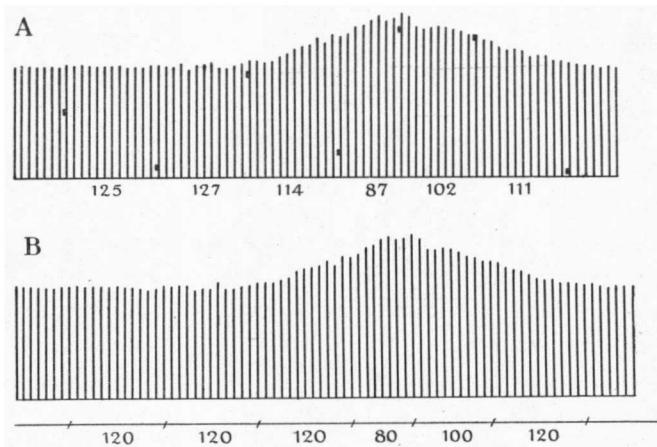


Fig. 1.

Teil eines Protokolles während der Registrierung einer Lichtwachstumsreaktion.

- Das 6-Minutensignal ist auf den Wachstumslinien angegeben, sodass der Zuwachs innerhalb 6 Minuten bis auf ein μ genau abgelesen werden kann.
 - Das 6-Minutensignal ist auf einer gesonderten Zeitlinie angegeben, sodass die Zuwachswerte auf 10μ abgerundet werden.
- Anmerkung: In Fig. A fehlt in dem ersten 6-Minutenintervall eine Zeitlinie; der Zuwachs in diesem Intervall ist also nicht 115μ sondern 125μ .

sagen kann in welchem Augenblick das 6-Minutensignal fällt, ob am Anfang einer Zeitlinie oder am Ende derselben, oder irgendwo dazwischen. Doch zählt bei der

Berechnung des Wachstums die ganze Linie mit für 10μ Wachstum. Es ist einleuchtend, dass in dieser Weise ein Fehler gemacht wird, der bis 10μ betragen kann. Dasselbe gilt für die letzte Zeitlinie eines 6-Minutenintervalles. Auch hier kann der Fehler bis 10μ betragen. Beide Fehler können sich nun gegenseitig ganz oder teilweise aufheben, sie können sich aber auch verstärken und in letzterem Falle kann ein Fehler bis 20μ auftreten.

Wenn man bedenkt, dass der mittlere Zuwachs während 6 Minuten ungefähr 120μ beträgt, dann ist es klar, dass dieser Fehler ganz beträchtlich sein kann. Noch deutlicher wird dieses bei langsam wachsenden Pflanzen oder bei Wachstumsverzögerungen, wo das Wachstum auf 60μ und weniger sinken kann. Dann bedeutet ein Fehler von 20μ ein Fehlerprozent von 33.

Dieses Übel habe ich dadurch beseitigt, dass ich das 6-Minutensignal von demselben Wägelchen, das die Zeitlinien zieht, machen liess. So bekommt man das 6-Minutensignal auf dieser Zeitlinie und kann bis auf 1μ genau das Wachstum während 6 Minuten ablesen. (Fig. 1 A).

Den Vorzug der letzteren Notierung des 6-Minutensignals ersieht man am besten, wenn man ein Protokoll auf beide Weisen umrechnet. Führen wir diese Umrechnung an einem Protokoll einer Pflanze mit konstantem Wachstum aus, so erhalten wir mit letzter Methode eine horizontale, geradlinig verlaufende Wachstumskurve, während die erste Methode eine Wachstumskurve ergibt, welche sich um die gerade Wachstumskurve schlingt; einmal erscheint das errechnete Wachstum grösser, ein anderes Mal kleiner als das wirkliche. Das totale Wachstum bleibt natürlich in beiden Fällen das gleiche. Auch wenn man Mittelwerte aus mehreren Lichtwachstumsreaktionen berechnet, wird dieser Fehler nicht hinderlich sein, da die Abweichungen sich dann bei der Summierung gegenseitig aufheben. Bei Einzelreaktionen können sie jedoch sehr

irreführend sein, da sie bei einem regelmässigen Wachstum dasselbe unregelmässig erscheinen lassen können, während bei einer Lichtwachstumsreaktion Wachstumsbeschleunigungen oder — verzögerungen vorgetäuscht werden können, welche in Wirklichkeit nicht zu existieren brauchen.

§ 5. Methode zur Erzielung eines regelmässigen Wachstums.

Eine grosse Schwierigkeit bei der Benutzung von Avenakoleoptilen war stets das unregelmässige Wachstum derselben. Auch wenn alle äusseren Faktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Beleuchtung, u. s. w. absolut konstant gehalten wurden, zeigten die Pflanzen doch noch immer eine wellenförmig verlaufende Wachstumskurve. Herr F. W. Went machte mich darauf aufmerksam, dass Koleoptilen, bei denen die Lage der Spitze in irgendeiner Weise fixiert ist, diese Unregelmässigkeiten im Wachstum nicht aufweisen. Dieses liess vermuten, dass die Unregelmässigkeiten auf kleine Nutationen beruhen, welche Ursache sind, dass die Koleoptilspitze nicht immer an die gleiche Stelle des Goldplättchens drückt. Diese Nutationen sind oft so klein, dass sie makroskopisch nicht wahrnehmbar sind; doch können diese „Mikronutationen“ im Protokoll beträchtliche Wachstumsschwankungen vortäuschen, denn es ist einleuchtend, dass eine Verschiebung der Spitze gegen den Rand des Goldplättchens auf dem Protokoll eine scheinbare Wachstumsverzögerung hervorruft, während bei der Rückkehr der Spitze gegen die Mitte des Goldplättchens eine scheinbare Wachstumsbeschleunigung registriert wird. Diesem Übel ist dadurch abzuhelfen, dass man die Koleoptile durch einen Ring wachsen lässt, der ungefähr 2 mm. unterhalb der Spitze angebracht ist. Wenn dieser Ring so gemacht wird, dass er die Koleoptile lose umfasst, so wird die Koleoptilspitze in ihren Nutationen völlig gehindert. Der

Ring, welcher dünner als 1 mm. war, wurde paraffiniert um eventuelle Kontaktreize auszuschalten. Es zeigte sich, dass ein solcher Ring keinen weiteren Einfluss auf das Wachstum ausübt, was sich auch verstehen lässt, wenn man bedenkt, dass die Spitze für Kontaktreize wenig oder gar nicht empfindlich ist (Wilschke, v. d. Wolk).

Ferner sind die Bewegungen der Mikronutationen so gering, dass die Verhinderung derselben keine Spannungen von einiger Bedeutung bewirkt. Mit Hilfe dieses Ringes war es möglich ein oft stundenlanges konstantes Wachstum zu erzielen. Diese Methode zur Verhinderung der Mikronutationen habe ich in all meinen Versuchen, mit Ausnahme derjenigen des I^{en} Teiles dieser Arbeit, benutzt.

Ich habe mit Absicht die Massregeln zur Erzielung eines regelmässigen Wachstums etwas ausführlich beschrieben. Dieses findet seinen Grund in dem Ziel, das die vorliegenden Untersuchungen verfolgen. Bei dem Versuch die phototropische Krümmung aus den Lichtwachstumsreaktionen von Vorder-und Hinterseite einer einseitig belichteten Koleoptile zu erklären, ist es von vornherein klar, dass die Differenz zwischen beiden Reaktionen sehr klein sein wird, denn es lässt sich leicht berechnen, dass zur Erzielung einer phototropischen Krümmung ein sehr minimaler Längenunterschied zwischen Vorder-und Hinterseite genügt.

Solche kleinen Differenzen lassen sich nur dann aufspüren, wenn man die Lichtwachstumsreaktionen mit grosser Genauigkeit bestimmt, und eine Hauptbedingung dabei ist, dass das Wachstum schon vor der Belichtung während längerer Zeit konstant ist. Bisher hat man es oft mit diesem konstanten Wachstum vor der Belichtung nicht sehr genau genommen. Aus letzter Zeit liegen noch Arbeiten vor, worin Wachstumsreaktionen beschrieben werden, bei denen die Unregelmässigkeiten im Wachstum vor der Belichtung gleich gross oder sogar grösser sind, als die darauf folgende Lichtwachstumsreaktion. Eine Schwierigkeit bietet

noch die individuelle Variabilität des Versuchsobjektes. Diese lässt sich aber dadurch beseitigen, dass man jede Lichtwachstumsreaktion mehrere Male bestimmt und daraus den Mittelwert berechnet.

§ 6. Berücksichtigung der grossen Periode in den Wachstumskurven.

Das Wachstum eines Haferkeimlings ist nie für mehrere Stunden das gleiche. Dies hängt bekanntlich mit der grossen Wachstumsperiode zusammen; bei jungen Keimlingen nimmt das Wachstum allmählig zu, erreicht einen Maximumwert und fällt dann wieder. Um nun verschiedene Lichtwachstumsreaktionen mit einander vergleichen zu können, ist es nötig, bei den Lichtwachstumsreaktionen den Anteil der grossen Periode zu eliminieren, sodass nur die Wachstumsänderung übrig bleibt, welche eine direkte Folge der vorangegangenen Belichtung ist.

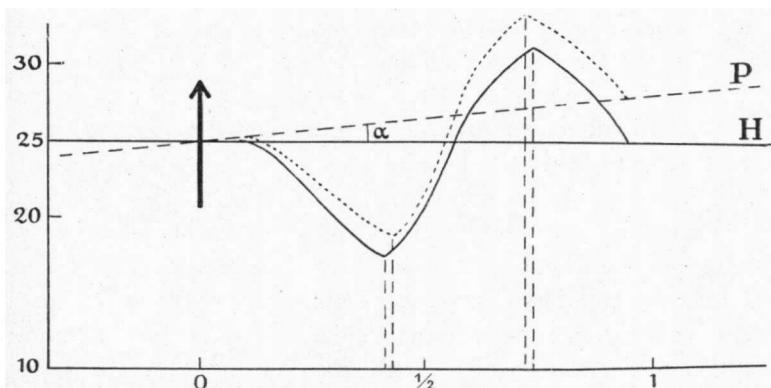


Fig. 2,

Die Eliminierung des Anteils der grossen Periode. Die punktierte Lichtwachstumsreaktion wurde erhalten in dem ansteigenden Ast (— —) der grossen Periode P, welche mit der Horizontale den Winkel α bildet. Wird die ganze Kurve um den Winkel α gedreht, sodass P und H zusammenfallen, so bekommt man die ausgezogene Kurve, welche die Lichtwachstumsreaktion darstellt bei der der Anteil der grossen Periode eliminiert ist.

Bei all meinen Versuchen habe ich vor jeder Belichtung das Dunkelwachstum während einer oder mehrerer Stunden registriert, sodass sich an diesem Dunkelwachstum leicht feststellen liess, in welchem Stadium der grossen Periode sich das Wachstum befand. Hat man so den Winkel festgestellt, welchen die Dunkelwachstumskurve mit der Horizontale macht, so lässt sich der Einfluss der grossen Periode leicht eliminieren, indem man die auf Millimeterpapier gezeichneten Lichtwachstumskurven um diesen Winkel dreht, sodass die Dunkelwachstumskurve mit der Horizontale zusammenfällt (Fig. 2). Bei dieser Umrechnungsmethode wird ein kleiner Fehler gemacht, weil durch die Drehung der ganzen Kurve um den Winkel α das Minimum und Maximum zeitlich etwas früher verlegt werden. In der Fig. 2 wo Deutlichkeitshalber der Winkel zwischen der grossen Periode P und der Horizontale H ziemlich gross gewählt wurde, beträgt diese zeitliche Verschiebung 2 Minuten. Dieser Fehler, der an sich schon gering ist, wird aber noch dadurch verkleinert, dass die Reaktionen, welche in dem absteigenden Ast der grossen Periode erhalten werden, eine Verschiebung in der entgegengesetzten Richtung erfahren, sodass bei der Berechnung des Mittelwertes diese Fehler sich zum Teil gegenseitig aufheben.

Wenn man nicht für jede einzelne Lichtwachstumsreaktion die Eliminierung der grossen Periode vornimmt, sondern sich damit begnügt, einfach den Mittelwert aus den verschiedenen Reaktionen einer Versuchsreihe zu bestimmen, so ist es einleuchtend, dass die Mittelwerte von zwei Versuchsreihen nicht unmittelbar vergleichbar sind, denn hierfür müsste in beiden Versuchsreihen der Anteil der grossen Periode denselben Wert haben, was in Reihen von 5—10 Versuchen nur vereinzelt der Fall sein wird.

TEIL I.

DIE LICHTWACHSTUMSREACTIONEN BEI TOTALER
BELICHTUNG.

*Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreaktionen
ermittelten Krümmungen mit den wirklichen
Krümmungen.*

A. § 7. Die Lichtverteilung innerhalb der Koleoptile
bei einseitiger Belichtung.

Will man die Lichtwachstumsreaktionen ermitteln, welche bei einseitiger Belichtung der Koleoptile an Vorder- und Hinterseite auftreten, so muss man zuerst wissen, wieviel Licht eine Koleoptile an der Vorder- und Hinterseite empfängt. Um einen Einblick in die Lichtverteilung im Innern der Avenakoleoptile zu gewinnen, habe ich dieselbe photographische Methode angewandt, welche Blaauw (9) für die Hypokotyle von *Helianthus* benutzte. Ein schräger Längsschnitt einer Avenakoleoptile wurde auf ein Stück photographisches Papier gelegt und dann senkrecht von oben belichtet. Nach der Entwicklung zeigt sich dann ein deutliches Bild der Helligkeitsverhältnisse in den verschiedenen Teilen des Längsschnittes. In Figur 3 sind die Aufnahmen eines solchen Koleoptil-

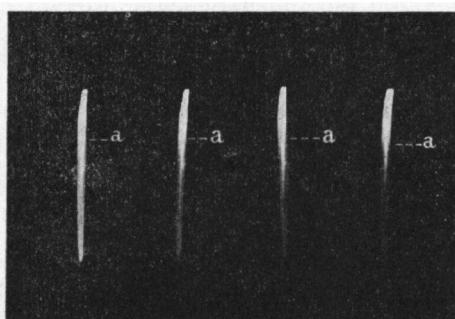


Fig. 3.

Aufnahmen einer Koleoptile, welche unterhalb a in schräger Längsrichtung durchschnitten, dann auf photographisches Papier gelegt und senkrecht von oben belichtet wurd. Oberhalb a ist die Koleoptile intakt, unterhalb a wird der Längsschnitt nach unten fortwährend dünner. Die Aufnahmen wurden von links nach rechts bei zunehmenden Lichtmengen erhalten.

längsschnittes wiedergegeben. In diesen Aufnahmen deuten dunkle Partien die Stellen der Koleoptile an, welche viel Licht hindurchlassen und umgekehrt.

Die Aufnahmen sind von einer und derselben Koleoptile gemacht worden und zwar von links nach rechts mit steigenden Lichtmengen. In allen Figuren deutet a die Stelle an, wo der Längsschnitt anfängt, oberhalb a befindet sich noch ein Stück der intakten Koleoptile, unterhalb a wird der Längsschnitt allmählich dünner.

Um die Helligkeitsdifferenzen zahlenmässig mit einander vergleichen zu können, habe ich eine Lichtskala angefertigt, indem von einem Stück photographischen Papiers verschiedene Streifen verschieden lange mit einer bestimmten Intensität belichtet wurden. So wurde eine Lichtskala von 1 bis 200 Sekunden Belichtungsdauer dargestellt. Bei diesem Verfahren muss natürlich darauf geachtet werden, dass sowohl die Aufnahme der Koleoptile wie die Lichtskala unter denselben Bedingungen angefertigt werden (dieselbe Lichtquelle, dasselbe Papier, gleicher Entwickler und gleiche Entwicklungszeit). Aus einer grossen Anzahl derartiger Aufnahmen ergab sich, dass die Hinterseite einer Koleoptile ungefähr $\frac{1}{30}$ der Lichtmenge der Vorderseite empfängt. Dieser Lichtabfall von 30 : 1 wird manchem vielleicht etwas gross erscheinen. Bei genauerer Betrachtung der Aufnahmen in Fig. 3 wird man bald die Ursache dieses starken Lichtabfalls entdecken. Wenn wir uns zuerst der zweiten Aufnahme von links zuwenden, welche bei der kleinsten Lichtmenge gemacht wurde, so sieht man, dass der dicht unterhalb a liegende Teil des Längsschnittes nicht mehr Licht durchgelassen hat, wie der oberhalb a sich befindende Koleoptilteil, oder genauer gesagt, der Unterschied war nicht so gross, dass er einen Unterschied in dem Schwärzungsgrad hervorgerufen hat. Weiter nach unten können wir jedoch einen Unterschied machen zwischen einem hellen Streifen, der keilförmig ausläuft und einer dunkleren Partie, die seitlich von diesem hellen

Streifen gelegen ist und sich auch dann noch weiter nach unten fortsetzt, wenn der helle Streifen schon geendigt ist. Es ist deutlich, dass wir hier mit dem Einfluss des Primarblattes zu tun haben. Überall wo dieses sich im Längsschnitt vorfindet, ist sehr wenig Licht hindurchgelassen. Im unteren Teil dagegen, wo nur noch die Koleoptilwand ganz oder teilweise vorhanden ist, wird viel mehr Licht hindurchgelassen. Das Primarblatt absorbiert also den grössten Teil des Lichtes. Noch deutlicher tritt diese Erscheinung in den folgenden Aufnahmen hervor, bei denen grössere Lichtmengen angewandt wurden. Bei diesen grossen Lichtmengen fällt der Unterschied zwischen dem unteren dünneren Teil der Koleoptile und der Umgebung allmählich fort; dagegen tritt das Bild des Primarblattes jetzt sehr schön hervor. In der rechten Aufnahme ist das Bild des Primarblattes eine scharf umgrenzte keilförmige Figur, während die Koleoptilwand nur noch direkt unterhalb a sichtbar ist. Mehr nach unten, wo der Längsschnitt dünner wird, ruft die Koleoptilwand kaum mehr Helligkeitsunterschiede im Bilde hervor.

Die starke Lichtabsorption im Primarblatt findet ihre Erklärung in der Tatsache, dass dieses Primarblatt eine gelbe Farbe hat, sodass gerade die Strahlen absorbiert werden, welche am stärksten auf das photographische Papier einwirken.

Dieser Methode haften einige Fehler an, auf die ich hier hinweisen will. Erstens bleibt das Licht, welches innerhalb des Organs reflektiert wird, unberücksichtigt. Ferner ist stillschweigend die Annahme gemacht worden, dass für die verschiedenen Wellenlängen die photographische Empfindlichkeit des Papiers und die phototropische Empfindlichkeit der Koleoptile die gleichen sind oder wenigstens parallel aneinander verlaufen.

Wenn diese Annahme auch nicht ganz zutrifft, so zeigt die spektrale Empfindlichkeitskurve von *Avena* (vgl. Blaauw) doch so viel Ähnlichkeit mit der des photo-

graphischen Papiers, dass die mit obiger Methode erhaltenen Resultate, vorausgesetzt, dass man ihnen keinen absoluten Wert beilegt, genügend gesichert sind. Ich will hier noch mit Nachdruck betonen, dass der Wert $1/_{80}$ nur als ungefährer Wert betrachtet werden muss. Die individuelle Variabilität äussert sich auch hier und sogar bei einer selben Koleoptile wird man verschiedene Werte finden, je nachdem man den oberen oder den unteren Teil des Koleoptilzylinders untersucht (verschiedene Entwicklung des Primarblattes). Auch wird es einen Unterschied machen, ob man den Lichtabfall in der Richtung der langen oder der kurzen Ellipsachse des Koleoptilquerschnittes untersucht.

Schliesslich sei noch betont, dass der Lichtabfall nur untersucht wurde für den Teil der Koleoptile, welcher von dem Primarblatt erfüllt ist. In dem äussersten $1/_{8}$ mm. der Spitze sind die Belichtungsverhältnisse anders; hier erhält die Hinterseite viel mehr Licht, als in den unteren Koleoptilteilen der Fall ist. Die Lichtverteilung in der äussersten Spitze ist durch die Paraboloidform derselben aber so kompliziert, dass es nicht leicht ist sich ein Urteil über die quantitativen Lichtverhältnisse in dieser Zone zu bilden.

In meinen Versuchen habe ich nur Koleoptilen benutzt, welche von dem Primarblatt ganz erfüllt waren. Weiter wurde angenommen, dass der Lichtabfall in der ganzen Koleoptile 30 : 1 beträgt, obwohl wir wissen, dass dies nicht für die alleräußerste Spitze gilt. In Teil II B 3 findet sich eine Diskussion des eventuell hieraus hervorgehenden Fehlers.

B. ERSTE VERSUCHSREIHE.

§ 8. Versuche mit 2400 und 80 M. K.

Wir haben im vorigen Abschnitt gesehen, dass bei einseitiger Belichtung eines Keimlings die Hinterseite $1/_{80}$ der zugeführten Lichtmenge empfängt. Wir sind jetzt im stande die Lichtwachstumsreaktionen zu bestimmen, die an der Vorder- und Hinterseite einer Koleoptile auftreten. Nehmen

wir z. B. den Fall, dass ein Keimling während 900 Sekunden mit 2400 M.K. belichtet wird, so wird die Hinterseite 900×80 M.K.S.¹⁾ erhalten. Wenn die Theorie von Blaauw zutrifft, müssen Vorder- und Hinterseite, unabhängig von einander, die zu den betreffenden Lichtmengen gehörenden Lichtwachstumsreaktionen ausführen und aus der Differenz von beiden muss die phototropische Krümmung resultieren.

Ich habe die Lichtwachstumsreaktionen bestimmt und aus der Differenz von Vorder- und Hinterreaktion die Krümmung abgeleitet, welche nach der Theorie von Blaauw auftreten muss. Dasselbe habe ich ausgeführt für die Fälle, dass die einseitige Belichtung 90×2400 M.K.S. 10×2400 M.K.S. und 10×80 M.K.S. beträgt. Durch die Wahl dieser Lichtmengen hoffte ich Krümmungsfälle aus verschiedenen Krümmungsgebieten zu erhalten.

In allen Tabellen der ersten Reihe ist die Zeit mit kleinen Ziffern notiert; hinter jeder Zeitziffer findet man mit einer grossen Ziffer den dazu gehörigen Zuwachswert in μ pro Minute angegeben.

Um die verschiedenen Lichtwachstumsreaktionen besser mit einander vergleichen zu können, ist überall der Augenblick des Belichtungsanfangs als 0-Zeitpunkt angenommen.

Alle Lichtwachstumsreaktionen sind angegeben, ohne die grosse Periode in Betracht zu ziehen. Erst bei der Berechnung der Mittelwerte ist die grosse Periode berücksichtigt worden.

In den meisten Versuchen ist die Totallänge, welche der Keimling im Augenblick des Belichtungsanfangs erreicht hatte, angegeben. Da die Keimlinge 10 mm. tief gepflanzt wurden, beträgt der belichtete Teil 10 mm. weniger als die Totallänge.

1) Die Lichtmengen sind so notiert, dass der erste Faktor die Belichtungsdauer in Sekunden, der zweite Faktor die Lichtintensität in M.K. angibt.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 900×2400 M. K. S.

Tabelle 1.

Versuchsnummer 122b.

Totallänge des Keimlings 35 mm.

5	21	11	21	17	22	23	21	29	20
35	20	41	20	47	20	53	18	59	18
	Licht	5	18	11	18	17	16	23	12
29		8	35	7	41	13	47	25	53
59	23	65	19						26

Tabelle 2.

Versuchsnummer 125.

Totallänge des Keimlings 30 mm.

60	24	6	24	12	23	18	25	24	25
30	24	36	24	42	24	48	26	54	26
60	26	Licht		6	28	12	29	18	27
24	22	30	$17\frac{1}{3}$	33	16	36	22	42	30
48	33	54	30	60	29	66	28	72	28

Tabelle 3

Versuchsnummer 165.

Verbrechenskammer 185. Totallänge des Keimlings 25 mm.

T a b e l l e 4.

Versuchsnummer 122a.
Totallänge des Keimlings 30 mm.

5	26	11	26	17	26	23	26	29	26
35	25	41	25	47	27	53	28	59	27
Licht	5	27	11	27	17	19	23	15	
29	12 $\frac{1}{2}$	32	12	35	16 $\frac{1}{2}$	41	20	47	23
53	26	59	24	65	22	71	17	77	20

T a b e l l e 5.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
122 b	35 Min.	11 μ /Min.	53 Min.	8 μ /Min.
125	33 "	11 "	48 "	4 "
165	31 "	13 $\frac{1}{2}$ "	46 "	7 "
122 a	32 "	14 $\frac{1}{2}$ "	53 "	-0,5 "
Mittelwert:	33 Min.	12,5 μ /M.	50 Min.	5 μ /Min.

Man ersieht aus dieser Wachstumsreaktion, dass das Wachstum nach Anfang der Belichtung noch einige Zeit konstant bleibt. Die Latentzeit beträgt bei dieser Lichtmenge ungefähr 10—12 Minuten. Blaauw (10) hat auf die theoretische Bedeutung hingewiesen, welche diese Latentzeit für die Kenntnis der Lichtwachstumsreaktion hat. Nach dieser Latentzeit findet in allen Reaktionen eine Verminderung des Wachstums statt. Das Minimum befindet sich ungefähr 33 Minuten nach Anfang der Belichtung. Dann steigt das Wachstum in den meisten Reaktionen über den Dunkelwert hinaus und erreicht einen Maximum-

wert nach ungefähr 50 Minuten, um dann wieder zu fallen. Einige der Kardinalpunkte sind in Tabelle 5 zusammengestellt.¹⁾ Hierin ist die maximale Verzögerung in der Weise berechnet, dass das Wachstum im Minimum mit dem Wachstum verglichen wurde, das die Pflanzen zu derselber Zeit aufweisen würden, falls sie nicht belichtet worden wären. Der Unterschied ergibt die maximale Wachstumsverzögerung.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 900 × 80 M. K. S.

T a b e l l e 6.

Versuchsnummer 10.

23	22 $\frac{1}{2}$	26	22 $\frac{1}{2}$	32	22 $\frac{1}{2}$	35	22 $\frac{1}{2}$	38	23
41	24 $\frac{1}{2}$	44	24 $\frac{1}{2}$	47	25	50	24 $\frac{1}{2}$	53	23
56	23	59	23		Licht	2	23 $\frac{1}{2}$	5	23 $\frac{1}{2}$
8	23 $\frac{1}{2}$	11	24	14	22 $\frac{1}{2}$	17	22 $\frac{1}{2}$	20	20
23	17 $\frac{1}{2}$	26	15	29	14	32	13	35	16
38	23	41	28 $\frac{1}{2}$	44	29 $\frac{1}{2}$	47	31 $\frac{1}{2}$	50	35
53	34	56	31 $\frac{1}{2}$	59	31 $\frac{1}{2}$	62	27	65	26
68	25 $\frac{1}{2}$	71	23 $\frac{1}{2}$	74	21	77	23	80	21
83	23	86	23	89	26				

1) Vergleicht man die Kardinalpunkte der Tabelle 5 mit denjenigen der Lichtwachstumsreaktion (Fig. 4d), so wird man bemerken, dass sie nicht ganz übereinstimmen. So ergibt sich aus der Tabelle 5, dass das Minimum im Durchschnitt nach 33 Minuten erreicht wird, während dasselbe in der mittleren Lichtwachstumsreaktion nach 31 Minuten erscheint. Auch die andern Kardinalpunkte (maximale Verzögerung und Beschleunigung) weisen manchmal Unterschiede auf, und obwohl diese äusserst klein sind, bedürfen sie doch einer Erklärung. Diese Erklärung findet sich in der Tatsache, dass die Figur 4 d nicht den Mittelwert der Zeitpunkte, in denen das Wachstum der Einzelreaktionen den Minimalwert erreicht, angibt, sondern denjenigen Zeitpunkt *in dem das mittlere Wachstum minimal ist*.

Tabelle 7.

Versuchsnummer 17.
Totallänge des Keimlings 33 mm.

2	21	8	21	14	19	20	19	26	19 $\frac{1}{2}$
32	20 $\frac{1}{2}$	38	21	44	22 $\frac{1}{2}$	50	21 $\frac{1}{2}$	56	21
	Licht	2	19	8	18	14	19	20	18
26	14	32	12	38	16	44	24	50	26 $\frac{1}{2}$
56	23 $\frac{1}{2}$	62	20 $\frac{1}{2}$	68	20	74	22 $\frac{1}{2}$	80	26
86	25	92	21						

Tabelle 8.

Versuchsnummer 47.
Totallänge des Keimlings 36 mm.

6	25	12	24 $\frac{1}{2}$	18	24	24	23 $\frac{1}{2}$	30	23 $\frac{1}{2}$
36	24 $\frac{1}{2}$	42	24 $\frac{1}{2}$	48	24 $\frac{1}{2}$	54	24	60	24
	Licht	6	23 $\frac{1}{2}$	12	23 $\frac{1}{2}$	18	20	24	16 $\frac{1}{2}$
30	13 $\frac{1}{2}$	36	16 $\frac{1}{2}$	42	25 $\frac{1}{2}$	48	29 $\frac{1}{2}$	54	29 $\frac{1}{2}$
60	26 $\frac{1}{2}$	66	23	72	21 $\frac{1}{2}$	78	21	84	19
90	19 $\frac{1}{2}$	96	20	102	19 $\frac{1}{2}$	108	20 $\frac{1}{2}$		

Tabelle 9.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.		
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:		Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung	
10	32	Min.	11 μ /Min.	50	Min.	10,5 μ /M.
17	32	"	9 "	50	"	5 "
47	30	"	9 "	51	"	7 "
Mittelwert:	31,5	Min.	9,5 μ /Min.	50	Min.	7,5 μ /M.

Auch hier ist eine Latenzzeit deutlich vorhanden. Aus der Tabelle der Kardinalpunkte sieht man, dass das erste Minimum und das erste Maximum ungefähr nach denselben Zeiten auftreten, wie bei der vorigen Lichtmenge. Die Verzögerung und die Beschleunigung sind jedoch für beide Lichtmengen sehr verschieden und zwar zeigt sich, dass die grössere Lichtmenge eine grössere Verzögerung verursacht.

Was lässt sich aus diesen Lichtwachstumsreaktionen in Bezug auf die phototropische Krümmung ableiten? Um beide Reaktionen mit einander vergleichen zu können sind in Figur 4d beide Kurven so gezeichnet, dass die Dunkelwachstumslinien (— — —) zusammenfallen. Der Grund hierzu ist deutlich; uns interessieren nur die Reaktionsflächen nicht aber das Gesamtwachstum. Um nun diese Reaktionsflächen mit einander vergleichen zu können, müssen die Kurven so gezeichnet werden, dass ihre Dunkelwachstumslinien zusammenfallen. Es zeigt sich nun, dass die 2400 M. K.-Reaktion tiefer liegt, als die 80 M.K.-Reaktion. Ein Keimling, welcher einseitig mit 900×2400 M.K.S. belichtet ist wird also an der Vorder- und Hinterseite eine Wachstumsverzögerung aufweisen. Die Wachstumsverzögerung der Vorderseite wird jedoch grösser sein, als die der Hinterseite; dieses wird eine positive Krümmung zur Folge haben.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 90×2400 M. K. S.

T a b e l l e 10.

Versuchsnummer 125.

Totallänge des Keimplings 30 mm.

60	24	6	24	12	23	18	25	24	25
30	24	36	24	42	24	48	26	54	26
60	26	Licht		6	28	12	29	18	27
24	22	30	$17\frac{1}{2}$	33	16	36	22	42	30
48	33	54	30	60	29	66	28	72	28

T a b e l l e 11.

Versuchsnummer 172.

Totallänge des Keimlings 26 mm.

36	26	42	26 $\frac{1}{2}$	48	27	54	29	60	30
6	31 $\frac{1}{2}$	12	30	18	30	24	29	30	29
36	29	42	29	48	27	54	27	60	29
	Licht	6	29	12	27	18	22	24	18
30	25	36	28	42	29 $\frac{1}{2}$	48	24	54	23
60	23	66	24	72	25	78	26	84	26
90	27	96	27	102	26	108	26 $\frac{1}{2}$		

T a b e l l e 12.

Versuchsnummer 180.

Totallänge des Keimlings 27 mm.

15	28	21	28	27	27	33	28	39	27
45	27	51	27	57	26		Licht	3	25
9	27	15	28	21	21	24	16	27	17 $\frac{1}{2}$
30	19	33	25	29	33	45	32	51	29
57	25	63	22	69	23	75	23	81	25

T a b e l l e 13.

Versuchsnummer 182.

Totallänge des Keimlings 25 mm.

3	30	9	31	15	30	21	29	27	28 $\frac{1}{2}$
33	30	39	32	45	31	51	28	57	28
3	30	9	29	15	28	21	30	27	31
33	32	39	31	45	29	51	29	57	30
	Licht	3	29 $\frac{1}{2}$	9	27	12	23	15	19
18	16	21	14	24	13	27	14	30	18
33	19	39	22	45	28	51	20	57	17

Tabelle 14.

Versuchsnummer 185.

Totallänge des Keimlings 21 mm.

48	18	54	18	60	18	6	20	12	21
18	21	24	20	30	20	36	20	42	20
48	19	54	20	60	21	Licht		6	25
12	25	15	19	18	15	24	11	27	12
30	17	33	25	36	30	42	29	48	21
54	19	60	21 $\frac{1}{2}$	66	22	72	20	78	19 $\frac{1}{2}$
84	21 $\frac{1}{2}$	90	21 $\frac{1}{2}$	96	22 $\frac{1}{2}$	102	22	108	20
114	19								

Tabelle 15.

Versuchsnummer 126.

22	29	28	31	34	29	40	29	46	28 $\frac{1}{2}$
52	28	58	30	Licht		4	30	10	30
16	27	19	22	22	20	25	18	28	19
31	29	34	30	40	32 $\frac{1}{2}$	46	31	52	29

Tabelle 16.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
125	23 Min.	9,5 μ /Min.	44 Min.	15 μ /Min.
172	24 "	11 "	42 "	0 "
180	24 "	11,5 "	39 "	5,5 "
182	24 "	16,5 "	45 "	-,6 "
185	24 "	12,5 "	36 "	6 "
126	25 "	11,5 "	40 "	2,5 "
Mittelwert:	24 Min.	12 μ /Min.	41 Min.	4 μ /Min.

Bei dieser Lichtmenge wird das Minimum etwas früher erreicht; so auch das erste Maximum. Dieses hängt mit der kürzeren Belichtungszeit zusammen. Eine Latentzeit ist auch hier wieder deutlich zu erkennen (Fig. 4c).

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 90×80 M. K. S.

T a b e l l e 17.

Versuchsnummer 46.

Totallänge des Keimlings 28 mm.

14	27	20	$27\frac{1}{2}$	26	27	32	27	38	27
44	$26\frac{1}{2}$	50	27	56	27	2	$24\frac{1}{2}$	8	$24\frac{1}{2}$
14	$24\frac{1}{2}$	20	27	26	28	32	$27\frac{1}{2}$	38	$27\frac{1}{2}$
44	27	50	$25\frac{1}{2}$	56	27		Licht	2	25
8	24	14	23	20	21	26	$20\frac{1}{2}$	32	24
38	$32\frac{1}{2}$	44	32	50	$28\frac{1}{2}$	56	$27\frac{1}{2}$	62	27
69	$27\frac{1}{2}$	62	27						

T a b e l l e 18.

Versuchsnummer 11.

Totallänge des Keimlings 35 mm.

21	15	24	15	27	15	30	15	33	15
36	15	39	15	42	15	45	15	48	15
51	15	54	15	57	15	60	15		
3	15	6	15	9	16	12	16	15	$17\frac{1}{2}$
18	16	21	12	24	$9\frac{1}{2}$	27	$13\frac{1}{2}$	30	16
33	19	36	$24\frac{1}{2}$	39	23	42	21	45	20
48	20	51	19	54	21	59	$19\frac{1}{2}$	60	$18\frac{1}{2}$
63	$18\frac{1}{2}$	66	$19\frac{1}{2}$	69	$21\frac{1}{2}$	72	$21\frac{1}{2}$	75	22
78	22	81	22	84	23	87	22	90	22
93	$21\frac{1}{2}$	96	20						

T a b e l l e 19.

Versuchsnummer 195 B.

Totallänge des Keimlings 24 mm.

16	15 $\frac{1}{2}$	22	14 $\frac{1}{2}$	28	14 $\frac{1}{2}$	34	15	40	15 $\frac{1}{2}$
46	15	52	14	58	14	4	13 $\frac{1}{2}$	10	14 $\frac{1}{2}$
16	15	22	14 $\frac{1}{2}$	28	14	34	14	40	14
46	14 $\frac{1}{2}$	52	15	58	15		Licht	4	14 $\frac{1}{2}$
10	14	16	12 $\frac{1}{2}$	19	11	22	10	25	9 $\frac{1}{2}$
31	11	34	13 $\frac{1}{2}$	37	16	40	17 $\frac{1}{2}$	43	18
46	18 $\frac{1}{2}$	52	17	58	14 $\frac{1}{2}$	64	13 $\frac{1}{2}$	70	14

T a b e l l e 20.

Versuchsnummer 34.

Totallänge des Keimlings 37 mm.

2	23 $\frac{1}{2}$	8	23	14	23 $\frac{1}{2}$	20	24	26	24
32	24 $\frac{1}{2}$	38	26	44	25 $\frac{1}{2}$	50	24 $\frac{1}{2}$	56	25
2	27	8	26 $\frac{1}{2}$	14	27	20	27	26	26 $\frac{1}{2}$
32	23 $\frac{1}{2}$	38	22 $\frac{1}{2}$	44	24	50	27	56	25 $\frac{1}{2}$
Licht	2		25 $\frac{1}{2}$	8	25 $\frac{1}{2}$	14	23	20	20 $\frac{1}{2}$
26	19	32	22	38	32 $\frac{1}{2}$	44	30 $\frac{1}{2}$	50	30
56	28 $\frac{1}{2}$	62	24 $\frac{1}{2}$	68	22 $\frac{1}{2}$				

T a b e l l e 21.

Versuchsnummer 195 A.

Totallänge des Keimlings 20 mm.

37	19	43	19	49	19	55	19	1	20
7	20	13	20	19	20	25	20	31	20
37	21	43	20	49	20	55	20		Licht
1	20	7	20	13	20	19	17	25	14 $\frac{1}{2}$
28	15	31	17	37	20	43	22	49	20 $\frac{1}{2}$
55	20	61	19 $\frac{1}{2}$	67	20	73	21	79	20
85	18	91	16	97	15	103	14	109	16
115		17							

T a b e l l e 22.

Versuchsnummer 105.

Totallänge des Keimlings 28 mm.

49	25	55	24	1	24	7	24	13	24
19	23	25	23	31	23	37	23	43	23
49	23	55	24	Licht		1	24	7	25
13	22	19	19	22	17 $\frac{1}{2}$	25	19	28	23
31	27	37	30	43	26	49	24	55	26
61	26 $\frac{1}{2}$	67	26 $\frac{1}{2}$	73	27	79	29	85	29 $\frac{1}{2}$
91	30	97	29	103	28	109	28	115	28

T a b e l l e 23.

Versuchsnummer 106.

Totallänge des Keimlings 27 mm.

26	27	32	27	38	27	44	26	50	26
56	26	2	26	8	27	14	27	20	27
26	27	32	27	38	26	44	25	50	25
56	26	Licht		2	26	8	27	14	25
20	20	26	19	32	24	38	25	44	22

T a b e l l e 24.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schieunigung:
46	26 Min.	6 μ /Min.	38 Min.	6 μ /Min.
11	24 "	6 "	36 "	8,5 "
195 B	25 "	5,5 "	46 "	4 "
34	26 "	6 "	38 "	7,5 "
195 A	25 "	5,5 "	43 "	2 "
105	22 "	6,5 "	37 "	6 "
106	26 "	7 "	38 "	-0,5 "
Mittelwert:	25 Min.	6 μ /Min.	39 Min.	5 μ /Min.

Minimum und Maximum treten ungefähr zu derselben Zeit auf, wie bei 90×2400 M.K.S. Vergleichen wir wieder die beiden Kurven wie sie in Figur 4c dargestellt sind, so sehen wir, dass auch hier die 2400 M.K.-Reaktion tiefer liegt, als die Reaktion bei 80 M.K. Hieraus ergibt sich, dass eine Koleoptile, welche einseitig mit 90×2400 M.K.S. belichtet ist, an der Vorderseite eine stärkere Wachstumsverzögerung aufweist, wie an der Hinterseite, sodass eine positiv phototropische Krümmung auftreten wird.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×2400 M.K.S.

Tabelle 25.

Versuchsnummer 87.

Totallänge des Keimlings 28 mm.

40	18	46	18	52	18	58	18	4	18
10	18	16	18	22	18	28	20	34	20
40	20	46	21	52	22	58	22		Licht
4	22	10	21	16	20	22	16	25	15
28	16	31	$17\frac{1}{2}$	34	20	40	24	46	22
52	$22\frac{1}{2}$	58	23	64	24	70	23		

Tabelle 26.

Versuchsnummer 176.

Totallänge des Keimlings 24 mm.

42	21	48	21	54	$21\frac{1}{2}$	60	21	6	21
12	22	18	23	24	23	30	23	36	23
42	23	48	22	54	$22\frac{1}{2}$	60	$22\frac{1}{2}$		Licht
6	$22\frac{1}{2}$	12	21	18	17	21	15	24	16
30	19	36	21	42	22	48	22	54	21
60	20	66	21	72	$23\frac{1}{2}$	78	24	84	23
90	22	96	$21\frac{1}{2}$	102	21				

Tabelle 27.

Versuchsnummer 130.

Totallänge des Keimlings 27 mm.

34	16	40	17 $\frac{1}{2}$	46	18	52	17	58	18
4	18	10	18	16	18	22	16	28	15
34	15 $\frac{1}{2}$	40	16	46	16	52	16	58	17
Licht	4	17	10	16	16	14	22	12	
28	10	34	13 $\frac{1}{2}$	40	16	46	15	52	14
58	16	64	16	70	16	76	16	82	16
88	16	94	15	100	15	106	15		

Tabelle 28.

Versuchsnummer 175.

6	19	12	19	18	19	24	19	30	19
36	19	42	19	48	19	54	19	60	21
Licht	6	23	12	19	15	16	18	13	
21	14	24	16	30	19	36	24	42	23 $\frac{1}{2}$
48	21	54	19	60	19	66	19	72	20
78	22	84	23	90	20	96	18	102	18
108	20	114	19	120	18	126	18	132	18
138	19	144	20	150	20	156	19 $\frac{1}{2}$	162	19 $\frac{1}{2}$
168	19 $\frac{1}{2}$	174	20	180	20	186	20		

Tabelle 29.

Versuchsnummer 188.

Totallänge des Keimlings 19 mm.

18	21	24	22	30	22	36	21	42	21
48	21	54	21	60	22	6	20	12	19
18	18 $\frac{1}{2}$	24	18	30	18	36	19	42	19
48	19	54	20	60	21	Licht	6	20	
12	19	18	16	21	15	24	15 $\frac{1}{2}$	27	18
30	20	36	22	42	22 $\frac{1}{2}$	48	26	54	23
60	20	66	21	72	23	78	21	84	20
90	22	96	24	102	24	108	22	114	21
120	18	126	20	132	20 $\frac{1}{2}$				

Tabelle 30.

Versuchsnummer 92.

Totallänge des Keimlings 27 mm.

58	21	4	21	10	21	16	21	22	21
28	21	34	22	40	22	46	22	52	21
58	21	Licht		4	21	10	21	16	17
22	15	25	14	31	17	37	20	43	22
49	24	55	23	61	25	67	25 $\frac{1}{2}$	73	25 $\frac{1}{2}$

Tabelle 31.

Versuchsnummer 178.

Totallänge des Keimlings 29 mm.

6	23	12	23	18	23	24	24	30	24
36	23	42	23	48	21	54	20	60	21
6	22	12	24	18	23	24	23	30	22
36	22	42	22	48	22 $\frac{1}{2}$	54	22 $\frac{1}{2}$	60	21
Licht	6	18	12	17	18	15	24	11	
30	14	36	18	42	20	48	20	54	18
60	16	66	16	72	16				

Tabelle 32.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
87	25 Min.	7 μ /Min.	40 Min.	2 μ /Min.
176	21 "	7,5 "	45 "	0 "
130	28 "	6 "	40 "	0 "
175	18 "	6 "	36 "	5 "
188	21 "	6 "	48 "	5 "
92	25 "	7 "	46 "	2,5 "
178	24 "	10 "	45 "	-0,5 "
Mittelwert:	23 Min.	7 μ /Min.	43 Min.	2 μ /Min.

Vergleichen wir diese Kardinalpunkte mit denen der vorigen Lichtmenge so ergibt sich kein merklicher Unterschied. Die Verlegung des Minimums nach links, die bei kurzer Belichtung auftritt, scheint bei ± 23 Minuten die Grenze erreicht zu haben.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×80 M.K.S.

T a b e l l e 33.

Versuchsnummer 196.

Totallänge des Keimlings 23 mm.

36	20	42	21	48	$21\frac{1}{3}$	54	$20\frac{1}{3}$	60	19
6	20	12	21	18	21	24	21	30	21
36	21	42	20	48	19	54	26	60	26
Licht	6	$25\frac{1}{2}$	12	26	18	23	24	20	
30	21	36	$20\frac{1}{3}$	42	20	48	$18\frac{1}{3}$	54	18
60	17	66	$16\frac{1}{2}$	72	$16\frac{1}{2}$	78	16	84	$15\frac{1}{2}$
90	18	96	22	102	23	108	21	114	20
120	19	126	18	132	$17\frac{1}{2}$	138	17	144	17
150	19	156	19	162	18				

T a b e l l e 34.

Versuchsnummer 197.

Totallänge des Keimlings 21 mm.

36	21	42	21	48	20	54	19	60	19
6	19	12	$19\frac{1}{2}$	18	20	24	20	30	21
36	22	42	22	48	21	54	21	60	21
Licht	6	21	12	20	18	20	24	20	
30	19	36	18	42	18	48	18	54	17
60	17	66	15	72	$14\frac{1}{2}$	78	14	84	15
90	17	96	19	102	22	108	23	114	22
120	20	126	$17\frac{1}{2}$	132	$17\frac{1}{2}$	138	18	144	18
150	$19\frac{1}{2}$	156	19	162	19	168	19	174	20
180	22	186	22	192	22	198	$21\frac{1}{2}$	204	20

Tabelle 35.

Versuchsnummer 200.

Totallänge des Keimlings 20 mm.

54	13 $\frac{1}{2}$	60	14	6	14 $\frac{1}{2}$	12	14	18	14
24	13 $\frac{1}{2}$	30	14	36	14	42	14 $\frac{1}{2}$	48	14 $\frac{1}{2}$
54	14 $\frac{1}{2}$	60	15		Licht	6	14 $\frac{1}{2}$	12	13 $\frac{1}{2}$
18	13 $\frac{1}{2}$	24	13	30	12	36	11	42	11
48	10 $\frac{1}{2}$	54	9 $\frac{1}{2}$	60	9	66	9	72	8
78	8 $\frac{1}{2}$	84	10	90	12 $\frac{1}{2}$	96	14	102	15
108	17	114	17	120	17	126	16	132	14
138	14	144	14	150	13 $\frac{1}{2}$	156	13 $\frac{1}{2}$	162	13 $\frac{1}{2}$
168	13 $\frac{1}{2}$	174	13 $\frac{1}{2}$	180	13	186	12 $\frac{1}{2}$	192	13

Tabelle 36.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum..		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
196	84 Min.	17 μ /Min.	102 Min.	-2 μ /Min.
197	78 "	16 "	108 "	2 "
200	72 "	15 "	114 "	2 "
Mittelwert:	78 Min.	16 μ /Min.	108 Min.	1 μ /Min.

Die Lichtwachstumsreaktion bei dieser Lichtmenge ist völlig verschieden von der vorigen (Figur 4b). Nach der Latenzzeit sinkt das Wachstum ganz allmählig und das

Minimum wird erst nach 78 Minuten erreicht. Auch das Maximum tritt viel später auf, nach 108 Minuten. Während die früheren Lichtwachstumsreaktionen kurzwellig waren und schon nach ungefähr $1\frac{1}{3}$ Stunde ihr erstes Minimum aufwiesen, ist diese Reaktion langwellig und erreicht demzufolge erst nach $1-1\frac{1}{2}$ Stunde das erste Minimum.

Diese beiden Arten von Lichtwachstumsreaktionen sind, wie wir weiter noch erfahren werden, stets durch die zeitliche Lage ihres ersten Minimums zu unterscheiden.

Demselben Unterschied werden wir später auch bei Lichtwachstumsreaktionen begegnen, deren erste Wachstumsänderung nicht in einer Verzögerung, sondern in einer Beschleunigung besteht.

Um beide Reaktionsarten scharf zu trennen, bezeichne ich als kurzwellige oder kurze Reaktion diejenige Reaktion, in der die erste Wachstumsänderung (Verzögerung oder Beschleunigung) nach der Latenzzeit schnell heranwächst und demzufolge schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunde (21 bis 36 Minuten) einen Maximalwert erreicht.

Als langwellige oder lange Reaktion bezeichne ich diejenige Reaktion, deren erste Wachstumsänderung langsam und allmälig heranwächst und somit erst nach etwa $1\frac{1}{2}$ Stunden einen Maximalwert erreicht.

Wir wollen jetzt untersuchen, welche Krümmung sich aus diesen Lichtwachstumsreaktionen ableiten lässt. Figur 4b zeigt, dass die Vorderseite während der ersten $1\frac{1}{2}$ Stunde eine grössere Wachstumsverzögerung aufweist als die Hinterseite, sodass eine positive Krümmung erfolgen muss. Nach der ersten halben Stunde kehrt sich das Verhältnis aber um. Die Verzögerung der Hinterseite dauert fort und erreicht einen beträchtlichen Wert. Das Wachstum der Vorderseite dagegen hat indessen wieder den ursprünglichen Dunkelwert erreicht. Nach der ersten halben Stunde muss also die positive Krümmung zurückgehen

und an deren Stelle setzt eine negative Bewegung ein.¹⁾

Ich will hier sofort hinzufügen, dass die Lichtwachstumsreaktionen uns nichts aussagen über den Zeitpunkt worin die positiven und negativen Phasen einander abwechseln. So geben uns z.B. die Lichtwachstumsreaktionen keine Antwort auf die Frage: „In welcher Zeit wird die positive Krümmung ganz zurückgegangen sein und die negative Krümmung anfangen?“ Eine Antwort hierauf könnten wir aus den Lichtwachstumsreaktionen nur dann erhalten, wenn wir mit Bestimmtheit wüssten, dass die Reaktionen an Vorder- und Hintenseite in denselben Zonen auftreten.

Dann könnte man z. B. aus der Figur 4b ableiten, dass in der zweiten Halbstunde die Vorderseite ein soviel stärkeres Wachstum als die Hintenseite erfährt, dass am Ende die Vorderseite im ganzen etwas länger als die Hintenseite sein muss, sodass hier der Anfang der negativen Krümmung zu suchen wäre.

Die Sache liegt aber nicht so einfach; in § 9 komme ich hierauf zurück und werde dort die Erklärung dieser Erscheinung geben.

Als letztes Beispiel dieser Serie habe ich einen Fall gewählt, in dem verhältnismässig wenig Licht zugeführt wird: 10×80 M.K.S.

Die zu dieser Lichtmenge gehörende Lichtwachstumsreaktion ist uns schon aus obigem Versuch bekannt.

1) Ich unterscheide zwischen einer *positiven Bewegung* und einer *positiven Krümmung*. Die erste ist jede Bewegung, welche nach der Lichtquelle gerichtet ist. Positiv gekrümmt ist eine Pflanze, wenn sie der Lichtquelle zugewandt ist, und zwar so, dass der gekrümmte Teil sich räumlich zwischen der Vertikallage und der Lichtquelle befindet.

Es ist einleuchtend, dass die Bezeichnungen *positive Krümmung* und *positive Bewegung* nicht zusammenfallen brauchen. Ein Keimling kann positiv gekrümmt sein und dennoch zu gleicher Zeit eine negative Bewegung ausführen.

In derselben Weise sind auch *negative Krümmung* und *negative Bewegung* zu unterscheiden.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei $10 \times 2,5$ M. K. S.

Tabelle 37.

Versuchsnummer 255.

Totallänge des Keimlings 29 mm.

24	27	30	27	36	26	42	26	48	26
54	26	60	27	6	27	12	26	18	26
24	26	30	27	36	27	42	28	48	28
54	28	60	28	Licht		6	28	12	27
18	27	24	27	30	27	36	27	42	25
48	24	54	24	60	24	66	$23\frac{1}{2}$	72	25
78	$26\frac{1}{2}$	84	$27\frac{1}{2}$	90	28	96	$28\frac{1}{2}$	102	$29\frac{1}{2}$
108	$29\frac{1}{2}$	114	$28\frac{1}{2}$						

Tabelle 38.

Versuchsnummer 269.

24	22	30	22	36	$22\frac{1}{2}$	42	23	48	25
54	25	60	25	Licht		6	25	12	25
18	25	24	25	30	$23\frac{1}{2}$	36	23	42	23
48	23	54	$22\frac{1}{2}$	60	20	66	20	72	$20\frac{1}{2}$
78	$20\frac{1}{2}$	84	21	90	22	96	23	102	23
108	22	114	22						

Tabelle 39.

Versuchsnummer 270.

Totallänge des Keimlings 32 mm.

34	22	40	$22\frac{1}{2}$	46	23	52	23	58	$22\frac{1}{2}$
4	$22\frac{1}{2}$	10	23	16	$23\frac{1}{2}$	22	23	28	23
34	$22\frac{1}{2}$	40	22	46	22	52	22	58	22
4	$22\frac{1}{2}$	10	$22\frac{1}{2}$	16	$22\frac{1}{2}$	22	$22\frac{1}{2}$	28	23
34	$23\frac{1}{2}$	40	$23\frac{1}{2}$	46	$23\frac{1}{2}$	46	$23\frac{1}{2}$	52	$23\frac{1}{2}$
58	$23\frac{1}{2}$	Licht		4	25	10	$24\frac{1}{2}$	16	$23\frac{1}{2}$
22	$23\frac{1}{2}$	28	23	34	23	40	23	46	$23\frac{1}{2}$
52	$22\frac{1}{2}$	58	22	64	$22\frac{1}{2}$	70	22	76	21
82	22	88	$25\frac{1}{2}$	94	$25\frac{1}{2}$	100	27	106	$27\frac{1}{2}$
112	$27\frac{1}{2}$	118	$27\frac{1}{2}$	124	26	130	$24\frac{1}{2}$	136	24
142	$23\frac{1}{2}$	148	$23\frac{1}{2}$	154	24	160	24		

T a b e l l e 40.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung :	Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung :
255	66 Min.	5 μ /Min.	105 Min.	0,5 μ /Min.
269	63 "	5 "	99 "	-1,5 "
270	76 "	5 "	112 "	1,0 "
Mittelwert:	68 Min.	5 μ /Min.	105 Min.	0 μ /Min.

Die bei dieser Lichtmenge auftretende Lichtwachstumsreaktion ist wieder eine typische lange Reaktion. Aus der Figur 4a ist jedoch ersichtlich, dass die totale Wachstumsverzögerung bei dieser Lichtmenge kleiner ist, als bei 10×80 M.K.S. Eine einseitig mit 10×80 M.K.S. belichtete Koleoptile wird also an der Vorderseite langsamer wachsen als an der Hinterseite und demzufolge eine positive Krümmung ausführen.

§ 9. Besprechung der Ergebnisse.

Im vorigen Abschnitte haben wir die Lichtwachstumsreaktionen ermittelt, welche an der Vorder- und Hinterseite eines einseitig belichteten Keimlings auftreten müssen und daraus die phototropische Krümmung abgeleitet, welche nach der Blaauwischen Theorie erfolgen muss. Wir wollen jetzt untersuchen, ob die in dieser Weise ermittelten Krümmungen mit den wirklichen Krümmungen übereinstimmen.

Bevor wir hierzu übergehen, wollen wir aber untersuchen ob es ohne weiteres erlaubt ist aus einer Wachstumsdifferenz der antagonistischen Hälften auf eine Krümmung in der Richtung der langsamer wachsenden

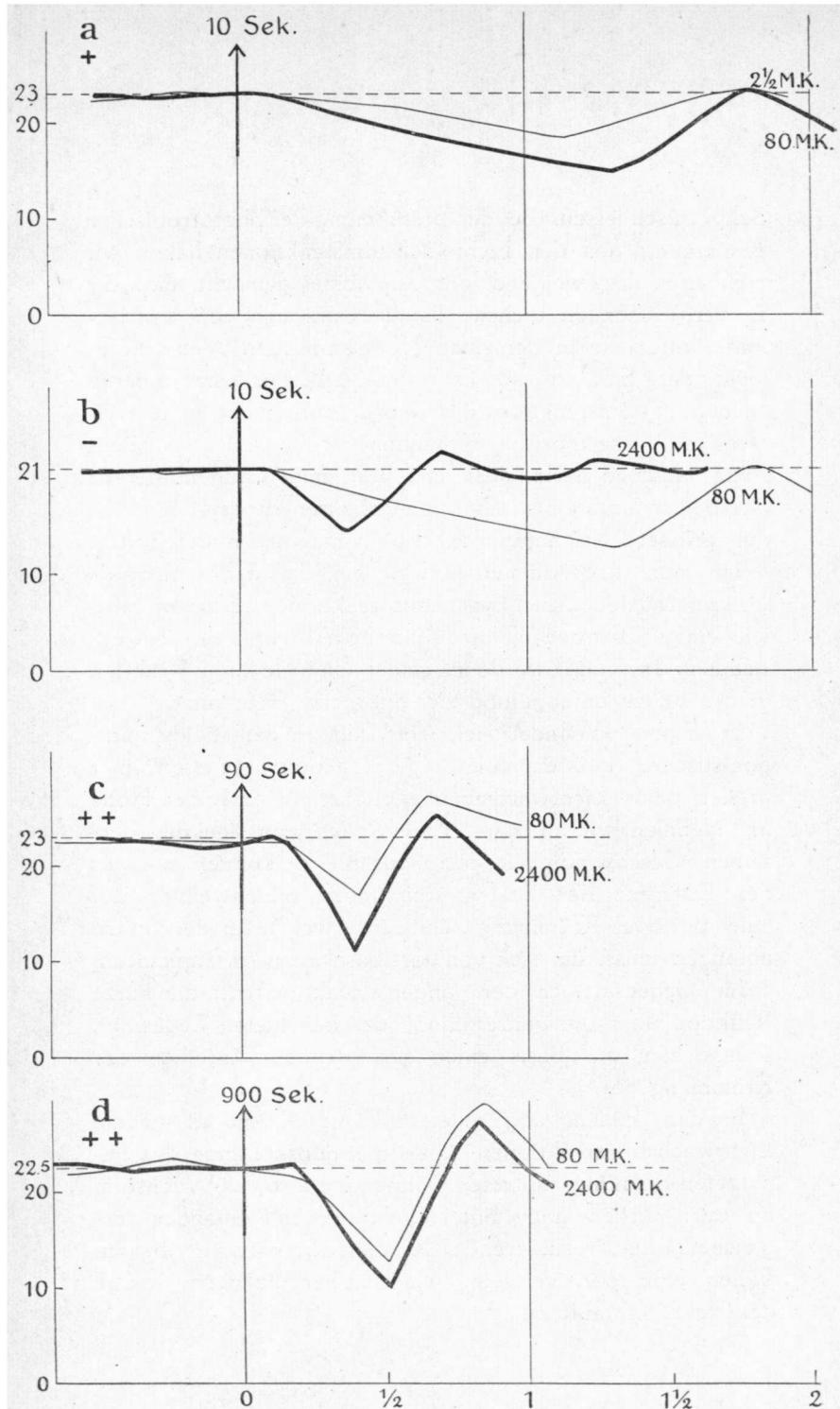


Fig. 4. Die Lichtwachstumsreaktionen, welche von einer einseitigen Belichtung an Licht- und Dunkelflanke hervorgerufen werden
 Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute,
 Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs wird durch einen Pfeil angedeutet.
 + erste positive, — negative, ++ zweite positive Krümmung.

Seite zu schliessen. Bei der Bestimmung der phototropischen Krümmung aus den Lichtwachstumsreaktionen haben wir nämlich stillschweigend die Annahme gemacht, dass die zu vergleichenden Lichtwachstumsreaktionen von Vorder- und Hinterseite in derselben Höhe angreifen. Wenn dieses nicht der Fall ist, so kann man z.B. aus einer tieferen Lichtwachstumsreaktion der Vorderseite nicht ohne weiteres auf eine positive Krümmung schliessen. Dies findet seine Ursache darin, dass eine bestimmte Längendifferenz der beiden antagonistischen Längshälften in der Basis eine viel grössere Krümmung zur Folge hat, als in der Spitze.

Um nun zu bestimmen in welchem Teil der Koleoptile die verschiedenen Lichtwachstumsreaktionen auftreten, muss ich einige Tatsachen aus späteren Abschnitten vorwegnehmen. In Teil II werde ich zeigen, dass die lange Reaktion in der Spitze anfängt und sich basipetal fortpflanzt.

In Figur 4a findet sich ein Fall, in dem beide antagonistischen Hälften eine lange Reaktion aufweisen; hier greifen beide Lichtwachstumsreaktionen in derselben Höhe an. Nehmen wir an, dass beide Reaktionen sich mit derselben Geschwindigkeit fortpflanzen, so können wir aus der Differenz der beiden Reaktionen ohne weiteres auf eine positive Krümmung schliessen, welche in der Spitze anfangen muss, um sich von dort basalwärts fortpflanzen.

Im Gegensatz zu der langen Reaktion tritt die kurze Reaktion über die ganze Länge des belichteten Teiles auf, sodass hier die Basis einen bedeutenden Anteil an der Krümmung hat.

In den Fällen, abgebildet in Figur 4c und d, wo die Lichtwachstumsreaktionen über die ganze Länge des belichteten Keimlings auftreten, können wir also das Wachstum an der Vorder- und Hinterseite direkt mit einander vergleichen. Die resultierende Krümmung wird in beiden Fällen eine positive sein, welche über die ganze Länge des Keimlings auftritt.

Betrachten wir jetzt den in Figur 4b abgebildeten Fall, wo die Vorderseite eine kurze, die Hinterseite eine lange Reaktion aufweist. Die Verzögerung fängt an beiden Seiten zur selben Zeit an. Nach einer halben Stunde muss der Keimling positiv gekrümmmt sein, nicht nur weil die Verzögerung an der Vorderseite stärker ist als an der Hinterseite, sondern vor allem weil die Verzögerung an der Vorderseite auch in der Basis angreift, während an der Hinterseite anfangs nur die Spitze reagiert. Nach weiterer Zeit erreicht die Vorderseite allmählig ihr normales Wachstum, während an der Hinterseite die Wachstumsverzögerung nach der Basis forschreitet, sodass nach Verlauf von einiger Zeit die positive Krümmung in eine negative umgesetzt ist. Der Krümmungsverlauf ist also folgender:

Nach der Belichtung tritt erst eine positive Krümmung ein über den ganzen belichteten Koleoptilteil; nach einiger Zeit fängt eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung an, welche sich von oben nach unten fortpflanzt, sodass schliesslich der ganze Keimling negativ gekrümmmt ist.

Es wird klar sein, dass man aus den Lichtwachstumsreaktionen nicht ohne weiteres den Beginn der negativen Krümmung bestimmen kann. Wenn die Lichtwachstumsreaktionen der beiden Seiten in derselben Höhe angriffen, so könnte man aus der Figur 4b ableiten, dass nach ungefähr 45 Minuten die positive Krümmung ausgeglichen sein müsste und hier der Anfang der negativen Krümmung zu suchen wäre. Da aber die Verzögerung der Hinterseite, welche schliesslich zur negativen Krümmung führen muss, in der Spitze einsetzt, wo der Krümmungseffekt am kleinsten ist, wird es länger als 45 Minuten dauern, bevor die positive Krümmung, welche auch von tieferen Zonen bewirkt wird, ausgeglichen ist.

Aus dem Vorhergesagten geht hervor, dass man nur gleichartige Lichtwachstumsreaktionen direkt mit einander vergleichen darf.

Wenn die antagonistischen Seiten eines Keimlings gleichartige Lichtwachstumsreaktionen aufweisen, kann man aus der Differenz der Wachstumsflächen direkt die phototropische Krümmung bestimmen.

Wenn die antagonistischen Seiten ungleichartige Lichtwachstumsreaktionen zeigen, muss man Rücksicht nehmen auf die Zone, in welcher die Lichtwachstumsreaktionen auftreten.

§ 10. Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreaktionen ermittelten Krümmungen mit den wirklichen Krümmungen.

Die phototropischen Krümmungen der Avenakoleoptile sind am eingehendsten von Arisz (1) untersucht worden. Auch Clark (26) untersuchte die Krümmung bei verschiedenen Lichtmengen, doch ohne die Wirkung der Schwerkraft auszuschalten, sodass, wie Arisz hervorhebt, die Schwerkraft Gegenkrümmungen induzieren konnte, welche den Eindruck von negativen Krümmungen erwecken.

Später untersuchte auch Lundegårdh (36) die phototropischen Krümmungen bei verschiedenen Lichtmengen. Lundegårdh registrierte die Krümmung während Klinostatenrotation, sodass durch die Schwerkraft induzierte Gegenkrümmungen ausgeschlossen waren. Schliesslich haben Brauner (16), Burckhardt (22) und Pisek (40) die phototropische Krümmung bei einigen Lichtmengen untersucht.

Wir wollen jetzt zur Vergleichung der Krümmungen übergehen.

Aus Figur 4a ergab sich, dass eine Belichtung mit 800 M.K.S. (10×80 M.K.S.) eine positive Krümmung bewirken muss. Arisz und Lundegårdh fanden bei dieser Lichtmenge wirklich eine positive Krümmung und zwar eine erste positive Krümmung. Auch in anderer Hinsicht stimmen diese

Ergebnisse mit denen von Arisz überein, obwohl ein direkter Vergleich nicht möglich ist, da Arisz Spitzenbelichtung anwandte.

Im Vorhergehenden haben wir gezeigt, dass aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erwarten ist, dass diese positive Krümmung an der Spitze anfangen und sich von dort nach der Basis fortpflanzen muss.

In der Tat hat Arisz, in den Fällen wo er die Krümmungen aus dem ersten positiven Gebiete zeitlich verfolgte, beobachtet, dass die Krümmung von der Spitze nach der Basis fortschreitet. In den Figuren 3, 5, 6 und 8 von Arisz tritt diese Erscheinung deutlich zu Tage.

In Figur 4b haben wir für eine Belichtung mit 24000 M.K.S. (10×2400 M.K.S.) eine negative Krümmung erhalten, vorangegangen von einer positiven. Arisz fand die negativen Krümmungen bei Spitzenbelichtung oberhalb ungefähr 4000 M.K.S. und ein anderes Mal unter andern Versuchsbedingungen oberhalb 2000 M.K.S. Lundegårdh fand bei total belichteten Keimlingen die untere Grenze der negativen Krümmung bei ungefähr 1000 M.K.S. Auch fand Arisz, dass die negative Krümmung oft von einer positiven vorangegangen wird. Wir werden später zeigen, dass das Mass der vorübergehenden positiven Krümmung von der Grösse des belichteten Koleoptilteiles bestimmt wird: Je grösser der belichtete Teil ist, desto stärker ist die positive Phase.

Da Arisz bei der Mehrzahl der negativen Krümmungen nur die Spitze belichtete, während in meinen Versuchen der ganze Keimling belichtet wurde, ist es zu erwarten, dass in den, aus den Lichtwachstumsreaktionen berechneten, Krümmungen die positive Phase in stärkerem Masse auftreten wird, als in den Versuchen von Arisz.

Arisz fand bei Lichtmengen von 5040 M.K.S. bis 10800 M.K.S., dass die negative Krümmung von einer positiven vorangegangen wurde. Wenn wir also bei total belichteten Keimlingen bei 24000 M.K.S. eine vorübergehende positive

Krümmung finden, so ist dies nach dem Obengesagten gut verständlich.

Für die Lichtmengen 216000 M.K.S. (90×2400 M.K.S.) fanden wir eine positive Krümmung (Figur 4c).

Dieses stimmt mit den Ergebnissen von Arizz überein, welcher sowohl bei 162000 M.K.S. (90×1800 M.K.S.) als bei 270000 M.K.S. (150×1800 M.K.S.) positive Krümmungen erhielt und zwar aus dem zweiten positiven Gebiet.

Lundegårdh hat die Krümmung bei einer ähnlichen Lichtmenge nicht untersucht.

Auch das Resultat mit 2160000 M.K.S. (900×2400 M.K.S.) (Figur 4d) ist in guter Übereinstimmung mit den wirklich beobachteten Krümmungen. Bei dieser Lichtmenge fand Arizz eine positive Krümmung und Lundegårdh fand dasselbe bei einer ähnlichen Lichtmenge. (2400000 M.K.S.)

Aus den in Figur 4c und d abgebildeten Kurven lässt sich noch eine Eigentümlichkeit ableiten, welche die Stärke der zweiten positiven Krümmung anbetrifft. Da die Differenz der Wachstumsfläche in der Figur 4d kleiner ist, als die in Figur 4c, muss die Krümmung bei 2160000 M.K.S. schwächer sein als bei 216000 M.K.S. Eine solche Abnahme der zweiten positiven Krümmung ist von Arizz tatsächlich gefunden worden. Die Tabelle 10 von Arizz zeigt diese Abnahme deutlich. Aus dem Gesagten geht deutlich hervor, dass die aus den Lichtwachstumsreaktionen berechneten Krümmungen mit den tatsächlich beobachteten übereinstimmen.

§ 11. Zusammenhang zwischen den drei Krümmungsgebieten und der Art der Lichtwachstumsreaktion.

Aus dem im vorigen § Besprochenen lässt sich der folgende Zusammenhang zwischen Krümmungsart und Lichtwachstumsreaktion ableiten:

Zeigen Vorder- und Hinterseite eines einseitig belichteten Keimlings beide eine lange Reaktion, so erfolgt eine erste positive Krümmung.

Zeigen beide Flanken eine kurze Reaktion, so erfolgt eine zweite positive Krümmung.

Zeigen Vorder- und Hinterseite ungleichartige Lichtwachstumsreaktionen, so resultiert eine negative Krümmung (eventuell vorangegangen von einer positiven).

Dieser Zusammenhang gilt nur für totalbelichtete Keimlinge; bei Spitzen- oder Basisbelichtung liegen die Verhältnisse anders, wie in Teil II gezeigt werden soll.

Ich will hier schon auf den prinzipiellen Unterschied hinweisen zwischen einer ersten und einer zweiten positiven Krümmung.

Die erste positive Krümmung beginnt in der Spitze und schreitet von hier nach unten fort.

Bei der zweiten positiven Krümmung setzt die Bewegung über die ganze Länge des belichteten Teiles ein: Arisz fand in seinen Untersuchungen keinen qualitativen Unterschied zwischen den beiden positiven Krümmungen. Dieses findet seine Erklärung hierin, dass Arisz für die Erzielung von zweiten positiven Krümmungen nur die Spitze belichtete. Er tat dieses mit der Absicht, die in der Basis induzierten Krümmungen zu vermeiden. Da aber hauptsächlich in diesen Basiskrümmungen der Unterschied zwischen erster und zweiter positiver Krümmung liegt, ist es verständlich, dass Arisz in seinen Versuchen keinen qualitativen Unterschied fand.

Zur Illustrierung des Vorhergesagten verweise ich jetzt noch nach einigen Zeichnungen von Krümmungen, welche den besprochenen Unterschied deutlich erkennen lassen. Den zeitlichen Krümmungsverlauf einer ersten positiven Krümmung bei totaler Belichtung zeigen die Figuren 3, 5, 6 und 8 von Arisz (1); die Fortpflanzung der Krümmung von der Spitze nach der Basis tritt deutlich hervor.

Auch Brauner (16) hat eine erste positive Krümmung (totale Belichtung) zeitlich verfolgt (Abb. 5. 200 M.K.S.) und in seiner Zeichnung ist die Fortpflanzung der Krümmung gut sichtbar.

Von dem Verlauf einer zweiten positiven Krümmung findet sich bei Brauner auch eine gute Abbildung (Abb. 5. 50000 M.K.S.) worin deutlich hervortritt, dass der Keimling kurze Zeit nach der Belichtung fast über seine ganze Länge reagiert.

C. ZWEITE VERSUCHSREIHE.

§ 12. Versuche mit 450 und 15 M.K.

Obwohl die Ergebnisse der ersten Versuchsserie vollkommen mit den phototropischen Krümmungen von Arisz, Lundegårdh und Brauner übereinstimmen und somit sehr zu Gunsten der Blaauwschen Theorie sprechen, habe ich doch noch eine zweite Versuchsreihe bei einer andern Lichtintensität ausgeführt. Einerseits bestand ja die Möglichkeit, dass durch eine zufällige Konstellation der verschiedenen Faktoren, wie z.B. Lichtintensität, Belichtungsdauer, etc. die Übereinstimmung nur eine zufällige wäre. Um dieses zu untersuchen, war eine zweite Versuchsreihe bei ganz andern Lichtmengen erwünscht.

Andererseits schien mir die benutzte Prüfungsweise der Theorie von Blaauw sehr wichtig, ja eigentlich die einzige ausschlaggebende, sodass mehr Versuchsmaterial nur willkommen sein konnte.

Ich wählte für diese Versuchsreihe eine Intensität von 450 M.K. im Anschluss an Tabelle 8 von Arisz. Doch ist ein direkter Vergleich der hier erhaltenen Resultate mit denen von Arisz nicht erlaubt, weil Arisz unter ganz andern Verhältnissen arbeitete. (Spitzenbelichtung!).

Um die Lichtwachstumsreaktionen in einer mehr über-

sichtlichen Form notieren zu können, habe ich den Zeitpunkt der Belichtung so gewählt, dass dieser in allen Versuchen in der Mitte eines Sechsminutenintervales fällt. So ist es möglich, die Reaktionen in Tabellenform zusammenzufassen. Die Zuwachswerte stellen den mittleren Wachstumswert pro Minute innerhalb eines Sechsminutenintervales dar.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 90×450 M.K.S.

Tabelle 41.

Versuchsnummer	Total-länge								
392	—	24	25	27	27	27	25	24	
393	20				18	18	18	18	18
396 ^I	19	18	18	16	16	16	16	16	16
396 ^{II}	22	23	24	24	24	24	22	21	
437 ^I	19,5				16	16	16,5	16	
437 ^{II}	26,5	17	17	17	16	16	17	17	

Versuchsnummer	Fortsetzung								
392	24	24	24	24	25	25	25	27	
393	18	19	20,5	20	19	17,5	17	16	
396 ^I	18	19	20	20	20	20	20	20	
396 ^{II}	22	23	24	24	22	22	21	20	
437 ^I	17	17	16,5	17	18	18	17	18	
437 ^{II}	18	17	16	17	17	17,5	17	16,5	

Tabelle 41. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Licht. Fortsetzung. ↑								
392	28	28	28	26	21	22	32	34	
393	18	18,5	15,5	12	11,5	16	19	22	
396 ^I	20	20	20	16	12,5	15	20	23	
396 ^{II}	20,5	22	18,5	13,5	12	19	26	27	
437 ^I	18,5	19,5	17,5	13	11	14	18	17	
437 ^{II}	17	18	17,5	14	10,5	14	24	25	

Versuchs- nummer	Fortsetzung. 1 Stunde.								
392	33	32,5	33	30	30	31	31	32	
393	21	21	21	20	20	20	21	22	
396 ^I	24	24	24	24	22	21	22	23	
396 ^{II}	26	24	23,5	23	23	23	23	24	
437 ^I	17	16	17	18	17	17	17	16	
437 ^{II}	22	18	16,5	17	18	17,5	17,5	17	

Versuchs- nummer	Fortsetzung							2 Stunden	
392	30	30	32,5	32	31	29			
393	22	20	19	19					
396 ^I	24	24	23	22	21				
396 ^{II}	23	23	23	22	22	22,5	23	23	21
437 ^I	17	16	16	16	17	16	16	16	16
437 ^{II}	17,5	17	17	17	16	16,5	16		

T a b e l l e 42.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung :	Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung :
392	24 Min.	7,5 μ /Min.	42 Min.	5 μ /Min.
393	24 "	8 "	42 "	3,5 "
396 ^I	24 "	8 "	48 "	2,5 "
396 ^{II}	24 "	9,5 "	42 "	5,5 "
437 ^I	24 "	6 "	36 "	1 "
437 ^{II}	24 "	6,5 "	42 "	8 "
Mittelwert:	24 Min.	7,5 μ /Min.	42 Min.	4 μ /Min.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass das Wachstum nach einer Latentzeit von 12 Minuten schnell fällt und einen Minimumwert erreicht nach \pm 24 Minuten.

Dann steigt der Wachstumswert wieder und erreicht nach 45 Minuten den Dunkelwert und das erste Maximum stellt sich nach 42 Minuten ein. Nach weiterer Zeit fällt das Wachstum wieder allmählig und nach 80 Minuten ist der Dunkelwert erreicht (Fig. 5c).

Die zeitliche Lage des Minimums ist in allen diesen Versuchen eine sehr konstante, die des Maximums zeigt in den einzelnen Versuchen individuelle Schwankungen.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die individuelle Variabilität der Kardinalpunkte mit der zeitlichen Entfernung von dem Belichtungszeitpunkt zunimmt.

Die Grösse der maximalen Verzögerung ist sehr bedeutend ($7,5 \mu$ /Min.), dagegen beträgt die grösste Beschleunigung nur 4 μ /Min.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 90×15 M. K. S.

T a b e l l e 43.

Versuchsnummer	Totallänge						
402 ^I	21				21	22	20,5
402 ^{II}	27	23	23	23,5	23,5	23,5	23
402 ^{III}	30						19
434 ^I	28				23	23	24
434 ^{II}	35	30	30	30	29	28	30
435	29	21	21	22	22	21,5	21,5

Versuchsnummer	Fortsetzung							
402 ^I	20	21	20	20	22	23	24	23,5
402 ^{II}	23,5	23,5	23	23	24	23	22	22
402 ^{III}	19,5	18	20	21	21	21	21	20
434 ^I	24	24	25	26	26	26	25	25,5
434 ^{II}	26,5	28,5	26,5	28	29	29	29	28
435	21	21	20,5	21	21,5	22	21	20,5

Versuchsnummer	Fortsetzung							Licht	↑
402 ^I	23,5	23,5	23	24	25	26	26	24	
402 ^{II}	23	23,5	23	23,5	24	23,5	23,5	25	
402 ^{III}	21	21	21	22	21	21	21	21	
434 ^I	25	25	25	24	24	24	24	24	
434 ^{II}	28	28	28	28	28	27	27	27	
435	21	22	22	22	22	21	20	20	

Tabelle 43. Fortsetzung.

Versuchsnummer	Fortsetzung								
402 ^I	22	18	16,5	22	26	28	26	25	
402 ^{II}	25	19	13	13,5	26	30	26,5	22	
402 ^{III}	20	16	12	18	28	29	27	25	
434 ^I	25	21	21	30	33	35	33	31,5	
434 ^{II}	27	22	18	23	32,5	30	30	31	
435	19,5	17	14	17	20	19	18	17	

Versuchsnummer	1 Stunde		Fortsetzung						
402 ^I	25	26	24	35	26	25	24,5	24,5	
402 ^{II}	19	17	17	19	19,5	18	20	21	
402 ^{III}	24	22	19	20	21	22	23	24	
434 ^I	33	31,5	31,5	30	30	30,5	30	30	
434 ^{II}	28	29	28,5	26,5	28,5	25	23,5	25	
435	17	18	18	19	20	18	17	18	

Versuchsnummer	Fortsetzung			2 Stunden					
402 ^I	25	24	23	23	23	23	23,5	23,5	
402 ^{II}	21	21	21	20	21	21	21	22	
402 ^{III}	23	22	21	21	21	21	22	21	
434 ^I	30	29	28	30	26,5	28,5	26,5	28	
434 ^{II}	26,5	25	21,5	23	23,5	23	23,5	21,5	
435	19	20	20	18,5	18,5				

Tabelle 43. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung		3 Stunden				
402 ^I	23,5	23	23,5	23,5	2,3	23	
402 ^{II}	21	21	21	21	2,0		
402 ^{III}	22	22	21	21	2,2		
434 ^I	29	29	29	28	2,8	28	
434 ^{II}	21,5	22	22	22	2,1		
435							

Tabelle 44.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:		Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
402 ^I	24 Min.	7 μ /Min.		42 Min.	5 μ /Min.
402 ^{II}	24 "	9,5 "		42 "	7,5 "
402 ^{III}	24 "	9 "		42 "	8 "
434 ^I	21 "	4,5 "		42 "	9 "
434 ^{II}	24 "	8 "		36 "	6,5 "
435	24 "	6 "		36 "	0 "

Mittelwert:	23,5 Min.	7,5 μ /Min.	40 Min.	6 μ /Min.
-------------	-----------	-----------------	---------	---------------

Auch diese Lichtmenge verursacht eine ausgesprochene kurze Reaktion. Die Latenzzeit beträgt etwa 12 Minuten und nach einer starken Wachstumsabnahme tritt das Minimum nach 24 Minuten ein. Bei dem Anstieg des Wachstums wird der Dunkelwert nach 33 Minuten erreicht und das Maximum findet sich nach 40 Minuten. Der Schneidepunkt des Dunkelwertes nach 33 Minuten und das Maximum unterscheiden sich von denen der vorigen

Reaktion dadurch, dass sie einerseits früher eintreten und dass anderseits das Maximum einen höheren Wert erreicht.

Auch nach dem Maximum bleibt der Wachstumswert bei 90×15 M. K. S. während der ganzen Beobachtungszeit höher als derjenige bei 90×450 M. K. S.

Aus der Kombination von dieser Reaktion mit der vorigen (Figur 5c), lässt sich schliessen, dass bei einseitiger Belichtung mit 90×450 M. K. S. eine positive Krümmung erfolgen muss. Da der Unterschied im Wachstum zwischen beiden Kurven sehr klein ist, wird auch die Krümmung ziemlich schwach sein. Wir befinden uns mit dieser Lichtmenge am Anfang des zweiten positiven Krümmungsgebietes. Nun ist es auffallend, dass sowohl bei 90×450 M. K. S. wie bei 90×15 M. K. S. die Lichtwachstumsreaktionen in den ersten 24 Minuten nach der Belichtung nahezu denselben Verlauf aufweisen; erst nach 24 Minuten divergieren beide Kurven. Dies hat zur Folge, dass die phototropische Krümmung frühestens 24 Minuten nach der Belichtung anfangen wird; die Latenzzeit der Krümmung wird hierdurch also verlängert.

Auf diese Verlängerung der Latenzzeit bei grösseren Lichtmengen hat in letzter Zeit noch Burckhardt (22) aufmerksam gemacht. In § 28 komme ich hierauf noch zurück.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×450 M. K. S.

Tabelle 45.

Tabelle 45. Fortsetzung.

Versuchs-nummer	Fortsetzung								
350 ^I	16.5	17	17	17	17	17	17	17	17
350 ^{II}	15	14.5	14	14	14	14	14	14	14
350 ^{III}	15.5	16	17	17	17	16.5	16	16	16
368	21	20	19	20	20	20.5	20.5	21	
371 ^I			32	32	31	30	30	29	

Versuchs-nummer	Licht ↑	Fortsetzung							
350 ^I	17	16.5	16	14.5	12.5	14.5	17	18.5	
350 ^{II}	14	14	13	12.5	11	11.5	14.5	17	
350 ^{III}	16.5	16.5	15.5	13	11	12.5	17	19.5	
368	22	22	21	19	17	22	29	28	
371 ^I	29	29	28	22	19.5	32.5	34	32.5	

Versuchs-nummer	Fortsetzung 1 Stunde								
350 ^I	18,5	18	17.5	17	17.5	18	18	18	
250 ^{II}	18	18	17	16	15.5	15.5	15.5	16	
350 ^{III}	20	20	19	18	17	16.5	17	18.5	
368	27	24	23	22	22	22	21	20	
371 ^I	31	27	28	29	31.5	31	32	35	

Versuchs-nummer	Fortsetzung					2 Stunden				
350 ^I	17	17.5	17.5	16.5	17	16.5	15.5	15.5		
350 ^{II}	17	17	17	16.5	16	16	16.5	16.5		
350 ^{III}	18.5	18	18	18						
368	18	16	16	19	19	18				
371 ^I	33	33	33	32.5	22	30	29	30		

Tabelle 45. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung			
350 ^I	15	15	14.5	
350 ^{II}				
350 ^{III}				
368				
371 ^I	29	29	29	29

Tabelle 46.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
350 ^I	24 Min.	4,5 μ /Min.	45 Min.	1,5 μ /Min.
350 ^{II}	24 ..	4 ..	51 ..	3 ..
350 ^{III}	24 ..	5 ..	51 ..	4 ..
368	24 ..	3,5 ..	36 ..	8,5 ..
371 ^I	24 ..	5 ..	36 ..	4 ..
Mittelwert:	24 Min.	4,5 μ /Min.	44 Min.	4 μ /Min.

Der Mittelwert der Lichtwachstumsreaktionen, welche bei 10×450 M. K. S. erhalten wurden, ist in der Figur 5b graphisch dargestellt. In der Tabelle 46 sind einige der Kardinalpunkte zusammengefasst.

Es tritt auch bei dieser Lichtmenge noch eine ausgesprochene kurze Reaktion auf. Die Latenzzeit beträgt etwa 6–12 Minuten, dann fällt das Wachstum ziemlich stark und erreicht nach 24 Minuten einen Minimumwert. Die zeitliche Lage des Minimums ist in allen Versuchen bei dieser und der vorigen Lichtmenge genau dieselbe. Der

Wachstumswert fällt aber bei dieser Lichtmenge nicht so stark und somit liegt das Minimum auch weniger tief als bei der vorigen Lichtmenge.

Nach dem Minimum steigt das Wachstum wieder, sodass die Wachstumskurve nach 35 Minuten den Dunkelwert passiert und nach 44 Minuten den Maximumwert erreicht. Die maximale Beschleunigung beträgt $4.5 \mu/\text{Min.}$, also nur etwas weniger als die maximale Verzögerung. Nach dem Maximum fällt der Wachstumswert allmählig und es scheint, als wenn ein zweites Minimum nach etwa 75 Minuten hervortritt. Doch bleibt der Wachstumswert während der untersuchten Zeit (beinahe 2 Stunden) fortwährend grösser als der Dunkelwert.

In dieser Hinsicht zeigt diese Kurve eine grosse Übereinstimmung mit derjenigen, welche bei der vorigen Lichtmenge erhalten wurde.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei $10 \times 15 \text{ M. K. S.}$

T a b e l l e 47.

Versuchs-nummer	Totallänge	17	17	16	15	15	15,5
380							
390	13				17,5	17,5	18
436					19	20	20

Versuchs-nummer	Fortsetzung							
380	16,5	17	17	17	17	17,5	17,5	18
390	18	18,5	19	19	19	19	19	19
436	20	20	21	22	22	22	22	22

Tabelle 47. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung								Licht ↑
	19	18,5	18	18,5	18,5	19	19,5	20	
380	19	18,5	18	18,5	18,5	19	19,5	20	
390	18	17,5	17,5	18	18	18,5	18	18,5	
436	22	22	23	23	23	22	22	23	

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
	19	18	17	17	16,5	16	15,5	15	
380	19	18	17	17	16,5	16	15,5	15	
390	18,5	18	16,5	17	16,5	16	15,5	15	
436	22	21	20,5	22	23	23	21,5	19,5	

Versuchs- nummer	1 Stunde								
	Fortsetzung								
380	1	4,5	14,5	14,5	18	20	22	22	22,5
390	1	5	15	20	23	21,5	20	19,5	20
436	1	8	17	21	25	27	26	25	24

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
	2 Stunden								
380	21	21	22	22	22,5	21			
390	22	24	24,5	24	22	21	19,5	20,5	
436	24	26	28	26	25	23	22	22	

Tabelle 47. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						3 Stunden
	22	21	21	20,5	20,5	21	
380							
390	22	21	21	20,5	20,5		
436	22	22	22	22	21		

Tabelle 48.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.		
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:		
380	66 Min.	6 μ /Min.	102 Min.	2 μ /Min.		
390	60 "	5 "	78 "	2 "		
436	66 "	6 "	84 "	4 "		
Mittelwert:	64 Min.	5.5 μ /Min.	88 Min.	2.5 μ /Min.		

Die Kardinalpunkte gibt die Tabelle 48, während der Mittelwert der Lichtwachstumsreaktionen in Figur 5b dargestellt ist. Betrachten wir zuerst die Figur 5b, so fällt sofort auf, dass man bei dieser Lichtmenge eine lange Reaktion erhält, auf der aber eine schwache kurze Reaktion superponiert ist. Diese kurze Reaktion ist hier nur noch in rudimentärer Form vorhanden, was man am besten aus den Zahlen der einzelnen Lichtwachstumsreaktionen sehen kann. Es zeigt sich nämlich, dass in dem Versuch 380 das Minimum der kurzen Reaktion nicht vorhanden ist; wohl kann man in dem konstant Bleiben des Wachstums während 12 Minuten auf 17 μ eine Andeutung einer kurzen Reaktion erblicken. In dem Versuch 390 ist das Minimum der kurzen Reaktion deutlich, wenn auch nur in schwacher Form zugegen, während

in dem Versuch 436 nicht nur das Minimum sondern auch das Maximum der kurzen Reaktion klar zu Tage tritt.

Wir befinden uns mit einer Lichtmenge von 10×15 M.K.S. anscheinend an der unteren Grenze der Energiemenge, welche bei totaler Belichtung noch eine kurze Reaktion hervorrufen kann. Hiermit stimmt überein, dass eine kleinere Lichtmenge wie z.B. 2×15 M.K.S. nur noch eine lange Reaktion auslöst (Figur 5a) ohne irgendwelche Andeutung einer kurzen Reaktion. Auch bei 25 M.K.S. ($10 \times 2,5$ M.K.S.) haben wir in der ersten Versuchsreihe nur eine einfache lange Reaktion erhalten.

Betrachten wir jetzt den weiteren Verlauf der Lichtwachstumsreaktionen bei 10×15 M.K.S. so finden wir das erste Minimum nach 64 Minuten; der darauf folgende Anstieg des Wachstums verläuft im Gegensatz zu der Verzögerung sehr schnell, sodass nach 77 Minuten der Dunkelwert wieder erreicht ist und sich nach 88 Minuten das erste Maximum einstellt. Nach weiterer Zeit scheint das Wachstum noch etwas zu schwanken, wobei ein zweites Minimum und Maximum zum Vorschein treten, und nach Beendigung des Versuches, also nach 138 Minuten scheint der ursprüngliche Dunkelwert wieder erreicht zu sein. Die grösste Wachstumsverzögerung beträgt $5,5 \mu/\text{Min.}$, die grösste Beschleunigung dagegen nur $2,5 \mu/\text{Min.}$ Diese Erscheinung der geringen Beschleunigung, welche wir auch bei der langen Reaktion der ersten Versuchsreihe begegnet sind, ist für die lange Reaktion sehr charakteristisch.

In der Tabelle 48 sind nur die Kardinalpunkte der langen Reaktion aufgenommen, da die kurze Reaktion bei dieser Lichtmenge nur eine untergeordnete Bedeutung hat.

Untersuchen wir jetzt welcher Krümmungsverlauf aus den Lichtwachstumsreaktionen der antagonistischen Flanken resultieren muss, so können wir aus des Figur 5b ableiten, dass nach der Belichtung erst eine phototropische Latentzeit auftritt von ungefähr 7 Minuten. Nach dieser Zeit divergieren

die Wachstumsreaktionen der beiden Flanken derartig, dass die Vorderseite langsamer wächst als die Hinterseite; es muss also eine positive Krümmungsbewegung eintreten. Nach etwa 30 Minuten kehrt die Sache sich um, sodass jetzt die Vorderseite das stärkere Wachstum aufweist. Die ursprüngliche positive Bewegung wird also nach einiger Zeit rückgängig gemacht und dann tritt die negative Krümmung ein. Wir haben hier also einen ähnlichen Fall vor uns wie in der ersten Versuchsreihe bei 10×2400 M.K.S. Und wie für jenen Fall gilt auch hier, dass man aus den Lichtwachstumsreaktionen nicht ohne weiteres den Zeitpunkt bestimmen kann, in welchem z.B. die positive Bewegung von der negativen abgelöst wird, oder in welchem die erste negative Krümmung auftreten wird.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 2×450 M.K.S.

Tabelle 49.

Versuchsnummer	Totallänge des Keimlings.								
351	—					17	17		
353	23					19,5	19,5		
355	26								
371 ^{II}	27					29	30		
371 ^{III}	41	26	26	26	26	25	24	2,4	
371 ^{IV}	45							2,5	

Versuchsnummer	Fortsetzung									
351	17	16,5	17	16	15,5	16	16	15		
353	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	19,5	
355		21	20,5	20	19,5	19	19	19	18,5	
371 ^{II}	29	29	29	29	28	28	28	28	27	
371 ^{III}	25	25	24	24	24	23,5	23	23	23	
371 ^{IV}	25	24	23	23	23	22	21	21	21	

Tabelle 49. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Licht. ↑	Fortsetzung							
		14	14	14	14	13,5	15	16,5	
351	15	14	14	14	14	13,5	15	16,5	
353	19,5	19,5	19,5	19,5	17	15	19	25	
355	18,5	18,5	18,5	17,5	15	14	19	23	
371 ^{II}	27	27	26	25	21	22	32,5	35	
371 ^{III}	22	22	22	21	19	15,5	22	33	
371 ^{IV}	22	21	21	21	17	14	21	32,5	

Versuchs- nummer	Fortsetzung				1 Stunde				
	16	16	14,5	13	12	11	10,5	10,5	
351	16	16	14,5	13	12	11	10,5	10,5	
353	24	22	21	20,5	20	20	23	24	
355	22	19,5	18,5	16	14	13	12	12	
371 ^{II}	31	28	28	27	26	27	28	28	
371 ^{III}	31	25	23	23	22	19,5	21	23	
371 ^{IV}	30	27	24	23	22	22	20	20	

Versuchs- nummer	Fortsetzung					2 Stunden				
	11,5	13	13,5	14	15,5	17,5	18	18		
351	11,5	13	13,5	14	15,5	17,5	18	18		
353	24	23	24	21,5	21	22	24	22		
355	12	12,5	12,5	13	13	13,5	15,5	18		
371 ^{II}	28	28	27	27	26	26	26	26		
371 ^{III}	23,5	24	25	24	25	25	24	23		
371 ^{IV}	23	22	21	22	22	20	21	21		

Tabelle 49. Fortsetzung.

Versuchsnummer	Fortsetzung					
351	18	18	17	16,5	16	15,5
353	22	23	23	23		
355	20	19,5	20	19	25	25
371 ^{II}	26	25	24	24	21	22
371 ^{III}	23	23	22	21		
371 ^{IV}	20	20	20	20	20,5	

Tabelle 50.

Versuchsnummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstumsverzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbeschleunigung:
351	24 Min.	0,5 μ /Min.	36 Min.	2,5 μ /Min.
353	24 "	4,5 "	36 "	5,5 "
355	24 "	3,5 "	36 "	6 "
371 ^{II}	18 "	7,5 "	36 "	9 "
371 ^{III}	24 "	6,5 "	36 "	11 "
371 ^{IV}	24 "	6 "	36 "	11 "
Mittelwert:	23 Min.	4,5 μ /Min.	36 Min.	7,5 μ /Min.

Die Lichtwachstumsreaktion bei dieser Lichtmenge, wie sie in Figur 5a dargestellt ist, zeigt eine kurze Reaktion, welche nach einer Latentzeit von 9 Minuten eine Wachstumsverzögerung aufweist, sodass nach 24 Minuten das Minimum eintritt. Dann erfolgt ein rascher Anstieg des Wachstums, sodass schon 12 Minuten später das Maximum erreicht wird, welches bei dieser Lichtmenge ausserordentlich hoch liegt. Während die maximale Verzögerung $4,5 \mu$ /Min. beträgt, erreicht die maximale Beschleunigung den beträchtlichen Wert von $7,5 \mu$ /Min. Der absteigende Ast des Maximums verläuft

weniger steil als der ansteigende, sodass erst nach 72 Minuten ein zweites Minimum erreicht wird. In den darauffolgenden 60 Minuten bleibt der Wachstumswert höher als der Dunkelwert und erst nach 140 Minuten hat sich das Wachstum wieder auf den Dunkelwert eingestellt.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 2×15 M. K. S.

T a b e l l e 51.

Versuchsnummer	Totallänge des Keimlings							
391 ^I	18	22	21,5	21	21	21	21	21
421	—	18	18	18	17	15	14	
432 ^I	19							21,5
432 ^{II}	25	15,5	15,5	15,5	15	15	15	15
439	24	19	19	19	18,5	18,5	18,5	18,5
440	22	23	23	22,5	23	22,5	22,5	22,5

Versuchsnummer	Fortsetzung							
391 ^I	20,5	19,5	19	19	19,5	19	19	19
421	14	14	14	16,5	16,5	16	16	16
432 ^I	22	22	22	22,5	23	23	23	23
432 ^{II}	15	15,5	15,5	15	15	14	14	15
439	19	19	19	19	19	19	19	19
440	21	22	22	22	22	21	20	20,5

Versuchsnummer	Fortsetzung	Licht ↑						
391 ^I	20	20	20	20	21	21	19	18
421	16	15	14	14	13,5	13	12	11
432 ^I	23	22	22	22	21	19	18,5	18,5
432 ^{II}	15,5	15	14	14	14	13,5	12,5	13,5
439	19	18,5	18,5	19	18,5	18	17,5	17
440	19	20	21	21	20,5	19	18,5	18

Tabelle 51. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung				1 Stunde				
	18	17,5	17	15,5	1 5	15	17	18	
391 ^I	18	17,5	17	15,5	1 5	15	17	18	
421	11	10,5	10,5	11	1 1,5	11,5	10	10,5	
432 ^I	17,5	16,5	15,5	15	1 7	17	16	20	
432 ^{II}	14,5	15	15	14	1 3,5	13	11,5	11	
439	17	17	16	15	1 4,5	14,5	14,5	14	
440	17,5	17	15,5	14	1 3	13	13	12	

Versuchs- nummer	Fortsetzung				2 Stunden				
	19	22	24	24	23	22	23	23	
391 ^I	19	22	24	24	23	22	23	23	
421	10,5	11	12	13	13,5	13,5	14	13,5	
432 ^I	23	22	21	21	21	22	22	22	
432 ^{II}	10	10,5	15	19	19	19	18	17	
439	13,5	10,5	9,5	12	18	23,5	23	21	
440	10,5	12	15	17	18	18	18	18	

Versuchs- nummer	Fortsetzung				3 Stunden				
	23	22	22	22	23	23	22	22	22
391 ^I	23	22	22	22	23	23	22	22	22
421	13,5	13,5	13,5	12	12	13	14	15	15
432 ^I	21	21							
432 ^{II}	16	15	13,5	14	14	16	17	16	16
439	20	19,5	18	17,5	17	17	16,5	16	15,5
440	16,5	17,5	19	19	19	18	18	17,5	18,5

Tabelle 52.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
391 ^I	63 Min.	5 μ /Min.	99 Min.	4 μ /Min.
421	72 "	3,5 "	120 "	1,5 "
432 ^I	54 "	6 "	84 "	2 "
432 ^{II}	87 "	4 "	108 "	4 "
439	96 "	9,5 "	114 "	4,5 "
440	84 "	8,5 "	117 "	-0,5 "
Mittelwert:	76 Min.	6 μ /Min.	107 Min.	2,5 μ /Min.

Die Kardinalpunkte sind wieder in der Tabelle 52 zusammengestellt; den Mittelwert sämtlicher Lichtwachstumsreaktionen bei 2×15 M.K.S. findet man in Figur 5a. Es zeigt sich, dass diese Lichtmenge eine lange Reaktion hervorruft, deren Minimum nach 76 Minuten erreicht wird. Die Wachstumsabnahme nach der Latenzzeit ist eine sehr langsame und gleichmässige; der Anstieg nach dem Minimum erfolgt bedeutend rascher, und das erste Maximum wird nach 107 Minuten erreicht. Die Kurve verläuft dann noch einige Zeit oberhalb der Dunkelwachstumslinie und erreicht nach 140 Minuten den Dunkelwert. Wie bei den früheren langen Reaktionen zeigt sich auch hier, dass die maximale Verzögerung (6 μ /Min.) bedeutend grösser ist, als die maximale Beschleunigung (2,5 μ /Min.).

In den einzelnen Reaktionen findet sich in Nummer 432^{II} noch eine schwache kurze Reaktion mit einem Minimumwachstum von 12,5 μ /Min. nach 24 Minuten. Da in den übrigen Einzelreaktionen nichts von einer

kurzen Reaktion zu spüren ist, handelt es sich hier wahrscheinlich um eine Ausnahme.

Wenn wir an der Hand der Figur 5a untersuchen, welche phototropische Krümmung nach einseitiger Belichtung mit 2×450 M. K. S. zu erwarten ist, so finden wir zuerst wieder eine Latenzzeit, welche hier 8 Minuten beträgt. Nach dieser Latenzzeit zeigt, ähnlich wie bei 10×450 M.K.S., die Vorderseite wieder eine stärkere Verzögerung als die Hinterseite, sodass auch hier zuerst eine positive Krümmungsbewegung zu erwarten ist. Nach 27 Minuten kehrt sich das Verhältnis um, da die Vorderseite dann stärker wächst als die Hinterseite und hieraus muss eine negative Krümmungsbewegung resultieren, welche schliesslich zu einer negativen Krümmung führt.

§ 13 Besprechung der Ergebnisse.

Aus dieser Versuchsreihe hat sich ergeben, dass bei zwei von den drei untersuchten Lichtmengen eine negative Krümmung zu erwarten ist, welche von einer positiven vorangegangen wird. In § 9 haben wir darauf hingewiesen, dass die kurze Reaktion, welche hier die positive Bewegung hervorruft, auch in den Basiszonen auftritt.

Betrachten wir nun die in Figur 5a und b gezeichneten Kurven, so fällt es auf, dass, in Bezug auf die kleine positive Krümmung, Figur 5a den einfachsten Fall darstellt, da hier nur die Lichtflanke eine kurze Reaktion aufweist. In Figur 5b zeigt sich, dass die kurze Reaktion auch an der Dunkelflanke auftritt, sodass hier eine Neigung besteht, um den Wachstumsunterschied zwischen beiden antagonistischen Flanken zu verkleinern.

Es ist nach allem, was wir jetzt von den kurzen Reaktionen in ihrer Abhängigkeit von der Lichtmenge wissen, wahrscheinlich, dass die Minima der kurzen Reaktion beider Flanken bei grösseren Lichtmengen dichter aufeinander rücken werden, sodass der Wachstumsunter-

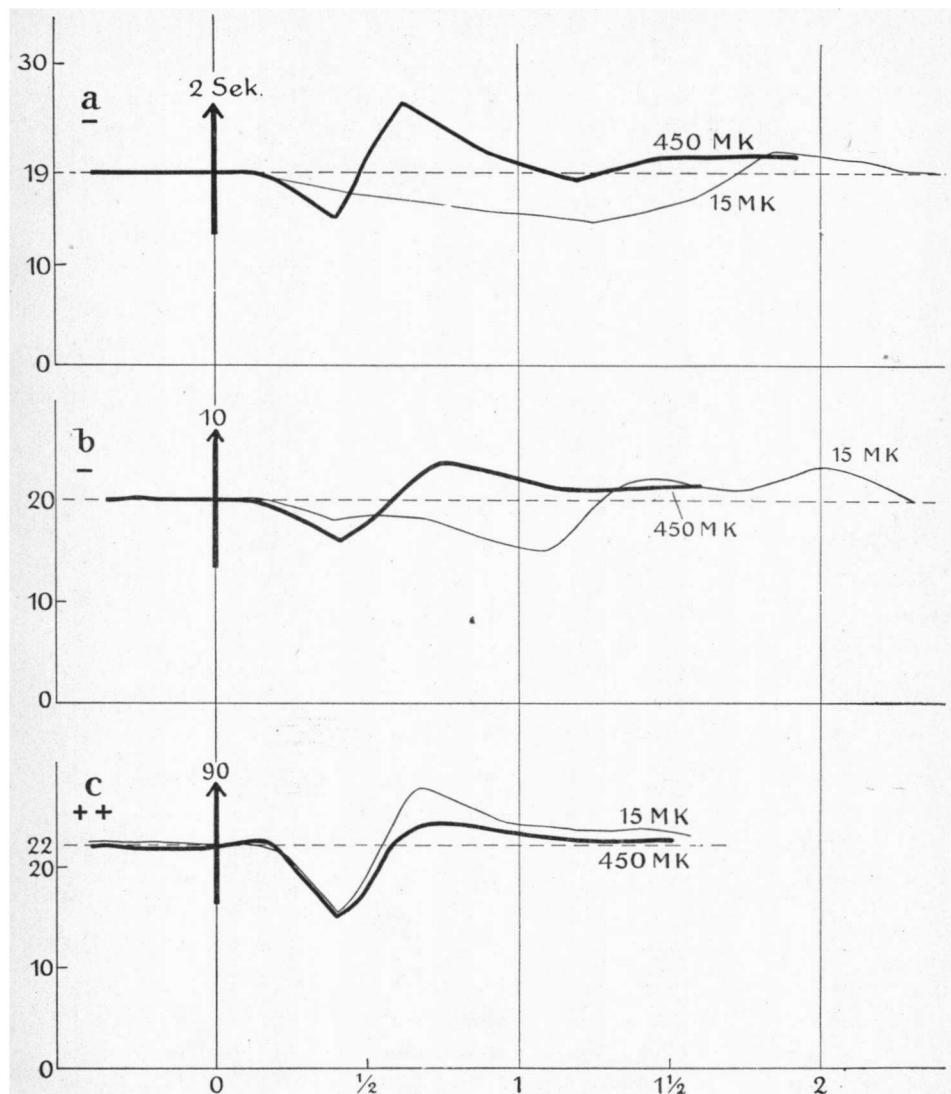


Fig. 5.

Die Lichtwachstumsreaktionen, welche von einer einseitigen Belichtung an Licht- und Dunkelflanke hervorgerufen werden.

Ordinate: Zuwachs in μ pro Minuten
Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs wird durch den Pfeil angedeutet.
— negative, + + zweite positive Krümmung.

schied zwischen beiden antagonistischen Hälften und somit auch die positive Bewegung an Grösse abnehmen wird.

Bei der Beobachtung von phototropischen Krümmungen muss man also darauf bedacht sein, dass die positive Krümmung, welche einer negativen vorangeht, so schwach ausgeprägt sein kann, dass diese nur bei mikroskopischer Beobachtung nachzuweisen ist.

Die zweite Versuchsreihe hat neben zwei negativen Krümmungen auch einen Fall von einer zweiten positiven Krümmung aufgeliefert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei geringen Lichtmengen auch die erste positive Krümmung auftreten wird. Da sich hierbei nach dem in der ersten Versuchsreihe Erhaltenen nichts Neues erwarten liess, habe ich mich darauf beschränkt, die in mancher Hinsicht komplizierten und interessanten negativen Krümmungen samt den zweiten positiven Krümmungen zu untersuchen.

§ 14 Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreaktionen ermittelten Krümmungen mit den wirklichen Krümmungen.

Bei der Vergleichung mit den Krümmungen von Arisz fällt es auf, dass Arisz bei dieser Lichtintensität die drei Krümmungsarten erhielt. Zur Erzielung dieser Krümmungen bedurfte Arisz aber grösserer Lichtmengen. Arisz fand negative Krümmungen erst bei 4500 M. K. S. (Tab. 8), während in meinen Versuchen schon bei 900 M. K. S. negative Krümmungen auftreten. Auf diese Erscheinung, das spätere Auftreten der negativen Krümmungen bei Arisz, habe ich schon früher hingewiesen (§ 9) und gezeigt, dass dieses seine Erklärung findet in der Spitzbelichtung. Bei totaler Belichtung kann man negative Krümmungen erhalten bei kleineren Lichtmengen. So fand Lundegårdh für die kleinste Lichtmenge, welche noch eine negative Krümmung hervorruft ungefähr 800 M.K.S. Hierdurch wird also dieser Unterschied zwischen den

Krümmungen von Arisz und den von mir abgeleiteten Krümmungen verständlich.

Auch die zweiten positiven Krümmungen erhielt Arisz erst bei grösseren Lichtmengen. Hierbei ist zu bedenken, dass Arisz unter ganz andern Verhältnissen arbeitete, besonders was die Lichtquelle anbetrifft. Und ferner muss berücksichtigt werden, dass Arisz auch hier nur die Spitze belichtete. Dass auch hier totale Belichtung einen andern Einfluss haben wird als Spitzenbelichtung ist, nach demjenigen was wir bei den negativen Krümmungen erfahren haben, sehr wahrscheinlich.

Das Hauptresultat dieser Serie ist, dass wir hier wieder zwei von den drei Krümmungsarten erhalten haben.

D. LITERATURÜBERSICHT.¹⁾

§ 15. Über die Versuchsanordnung.

Bevor wir dazu übergehen, die erhaltenen Ergebnisse mit denen von andern Autoren zu vergleichen, ist es erwünscht zu untersuchen, in wiefern die äusseren Versuchsbedingungen bei den verschiedenen Autoren die gleichen waren und, sofern sie es nicht waren, von welchem Einfluss dies auf die Resultate gewesen sein kann.

Wenden wir uns zuerst dem Versuchsobjekt zu, so fällt schon sofort auf, dass meistens die Koleoptile von Avena benutzt wird, dasz aber die Mehrzahl der Forscher mit verschiedenen Rassen arbeitete. So benutzte Sierp Petkuser Hafer, Brauner und Pisek arbeiteten mit verschiedenen reinen Linien aus Weihenstefan. Nur die reine Linie des Siegeshafers aus Svalöv wurde von mehreren Forschern benutzt, so, ausser im Utrechter Laboratorium, von Lun-

¹⁾ Nach Abschluss dieser Literaturübersicht erschien das Sammelreferat von Brauner (20): „Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus“, welches in knapper Form ein übersichtliches Bild gibt von den Untersuchungen, die zur Prüfung dieser Theorie angestellt sind.

degårdh, Burckhardt und in letzter Zeit auch von Sierp und Seybold. Es ist sehr wahrscheinlich, dass einige sich widersprechende Ergebnisse auf die Verwendung von verschiedenen Haferrassen zurückgeführt werden können. So erhielten Arisz, Lundegårdh und Burckhardt bei bestimmten Lichtmengen deutliche negative Krümmungen, während dagegen Brauner und Pisek solche nicht auffinden konnten.

Betrachtet man die Temperatur, so findet man erhebliche Unterschiede; während Pisek und Brauner resp. bei $18,5^{\circ}$ — 19° C und $19,5^{\circ}$ C arbeiteten, verwandten Burckhardt und Lundegårdh beträchtlich höhere Temperaturen, resp. $22,3^{\circ}$ und 25° C.

Seit den Versuchen von M. S. de Vries (51b) und Brauner (16) wissen wir, dass der Einfluss der Temperatur ein sehr bedeutender ist, und es ist daher unbedingt notwendig, dass man bei der Vergleichung der Ergebnisse verschiedener Autoren die Temperatur berücksichtigt.

Auch die Lichtwachstumsreaktionen werden von der Temperatur stark beeinflusst.

Belichtet man Keimlinge, ohne die Wärmestrahlen durch eine Wasserschicht zu absorbieren, so kann dies eine Temperatursteigerung des Keimlings zur Folge haben. Dies äussert sich bei allseitiger Belichtung in einer plötzlichen Wachstumsbeschleunigung, wie es die Versuche von Vogt bei grossen Lichtmengen sehr schön zeigen. Vgl. auch Silberschmidt (46) und Ermann (27).

Von den zwei Arten von allseitiger Belichtung ist die senkrechte Belichtung (Vogt, Sierp zum Teil) allmälig ausser Gebrauch geraten. Für die Vergleichung der phototropischen Krümmungen mit den Lichtwachstumsreaktionen ist dies ein glücklicher Umstand, denn nur bei horizontaler Belichtung dürfen die Resultate der allseitigen Belichtung unmittelbar mit denen der einseitigen verglichen werden.

§ 16. Über den Lichtabfall im Keimling.

Blaauw (9) war der erste, welcher den Lichtabfall an einem phototropisch empfindlichen Organ quantitativ studierte. Bei *Helianthus*-Hypokotylen fand er, dass die Vorderseite $3\frac{1}{2}$ Mal so viel Licht empfängt als die Hinterseite.

Für die Koleoptile von *Avena* hat bisher nur Lundegårdh Bestimmungen über den Lichtabfall gemacht. Lundegårdh (36) fand auf photographisch-photometrischem Wege, dass bei seinem Material das Licht in der Spitze um $\frac{1}{10}$ abgeschwächt wird, d. h. dass die Hinterseite $\frac{9}{10}$ der Lichtmenge der Vorderseite empfängt. Für die Basis meint Lundegårdh, dass $\frac{1}{20} - \frac{1}{50}$ der Lichtmenge nach der Hinterseite hindurchgelassen wird; letzteres stimmt ziemlich gut mit dem von mir ermittelten Wert von $\frac{1}{50}$ überein.

Bremekamp (21) berechnete aus den phototropischen Krümmungen eine Lichtabschwächung von 14: 1.

In seinen theoretischen Betrachtungen über die phototropischen Stimmungserscheinungen nimmt v. d. Sande Bakhuizen (2) für die Spitze einen Lichtabfall 4: 1 an. Hier will ich auch einen Fehler berichtigen, welcher sich in meiner ersten vorläufigen Mitteilung (26b) hereingeschlichen hat. Bei der Besprechung der Arbeit von v. d. Sande Bakhuizen habe ich nämlich versäumt, darauf hinzuweisen, dass v. d. Sande Bakhuizen den Lichtabfall 4: 1 nur für die Spitze angenommen hat.

§ 17. Über den Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung.

Als Blaauw (8) bei *Phycomyces* den Einfluss von allseitig zugeführten Lichtmengen auf das Wachstum studierte, entdeckte er die typische Lichtwachstumsreaktion. In seiner ersten Arbeit über die Lichtwachstumsreaktion

legte Blaauw schon Verband zwischen den Lichtwachstumsreaktionen, die bei allseitiger Belichtung auftreten und den phototropischen Krümmungen, welche als Folge von einseitigen Belichtungen entstehen. So entwickelte er seine Theorie des Phototropismus, welche er zunächst nur für *Phycomyces* aufstellte, und welche die phototropische Krümmung auffasst „als die Resultante der „ungleichen Photowachstumsreaktion der ungleich belichteten Vorder- und Rückseite der Zelle.“ (S. 697).

Um diese Theorie zu prüfen, hat Blaauw an den Sporangienträgern von *Phycomyces*, welcher einseitig mit verschiedenen Lichtmengen gereizt wurde, zugleichzeitig Wachstum und Krümmung verfolgt und hierbei ergab sich:

1^o. dass die Lichtwachstumsreaktion immer früher anfängt, als die phototropische Krümmung;

2^o. dass bei Lichtmengen, welche keine Lichtwachstumsreaktion hervorrufen, auch keine phototropische Krümmung auftritt.

Letzteres war z.B. der Fall bei 2 M.K.S. (Tab. 51, S. 694) und bei 4 M.K.S. (Tab. 52).

Es gelang Blaauw in den untersuchten Fällen stets die phototropische Krümmung aus den Lichtwachstumsreaktionen der antagonistischen Hälften zu erklären.

Ein Jahr später veröffentlichte Blaauw (9) seine zweite Arbeit über Lichtwachstumsreaktionen; als Objekt benutzte er diesmal das Hypokotyl von *Helianthus*, bei welchem er Lichtwachstumsreaktionen fand bei 4 bis 1050000 M.K.S. und bei Dauerbelichtung von 1 bis 4096 M.K. In dieser Arbeit macht Blaauw den Versuch aus den Lichtwachstumsreaktionen der antagonistischen Seiten die phototropische Krümmung zu berechnen. Auf photographischem Wege bestimmte Blaauw den Lichtabfall von Vorder nach Hinterseite auf $3\frac{1}{2} : 1$ und konnte nun berechnen, welche Lichtwachstumsreaktionen die antagonistischen Hälften bei einer bestimmten einseitigen Belichtung aufweisen müssen.

Blaauw führte diese Berechnung aus für Dauerbelichtung mit 512 M.K. während zwei Stunden. Die in dieser Weise berechnete Krümmung betrug 11° , die beobachtete Krümmung 10° .

In „Licht und Wachstum III“ untersuchte Blaauw die Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces* bei Dauerbelichtung und fand bei niedrigen und mittleren Intensitäten während der ersten zwei Stunden nach Belichtungsanfang eine Wachstumsförderung, bei höheren Intensitäten eine Wachstumsabnahme. Für die phototropische Krümmung liess sich, unter Berücksichtigung der typischen Strahlenbrechung bei *Phycomyces*, ableiten, dass die niedrigen und mittleren Intensitäten positive Krümmungen, die höheren Intensitäten dagegen negative hervorrufen müssen, was tatsächlich der Fall ist. Bei den Wurzeln von *Lepidium sativum* fand Blaauw keine deutliche Lichtwachstumsreaktion. Einseitig belichtet, zeigten diese auch keine phototropische Krümmung.

Auch bei den Wurzeln von *Avena sativa* und *Raphanus sativus* fand Blaauw ein vollständiges Fehlen, sowohl der Lichtwachstumsreaktion, als der phototropischen Krümmung. Diese negativen Ergebnisse sind im vollen Einklang mit der Theorie von Blaauw, denn nach dieser Theorie ist ein Organ, welches bei allseitiger Belichtung keine Lichtwachstumsreaktion aufweist, nicht im stande, sich bei einseitiger Belichtung phototropisch zu krümmen.

Bei den Wurzeln von *Sinapis alba* liess sich eine Lichtwachstumsreaktion feststellen und auch hier konnte unter Berücksichtigung der Lichtverteilung in der Spitze, die phototropische Krümmung erklärt werden.

Die Versuche Blaauws zeigen deutlich:

1°. dass alle diejenigen Organe, welche bei allseitiger Belichtung eine Lichtwachstumsreaktion aufweisen, sich bei einseitiger Belichtung phototropisch krümmen.

2°. dass alle diejenigen Organe, welche bei allseitiger

Belichtung keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen, auch nicht im stande sind, auf einseitiger Beleuchtung mit einer Krümmung zu reagieren.

3º. dass sich in den untersuchten Fällen aus den Lichtwachstumsreaktionen die Art der Krümmung ableiten lässt und dass diese berechnete Krümmung übereinstimmt mit der wirklich beobachteten Krümmung.

Vogt (51) war der erste, welcher die Lichtwachstumsreaktionen bei Avena studierte. Im Gegensatz zu Blaauw glaubte Vogt nicht an einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung. Auf Seite 240 seiner Arbeit sagt Vogt: „Mit Hilfe der „Photogrowthreaction“ sucht nun Blaauw das Zustandekommen positiver und negativer phototropischer Krümmungen zu erklären. Ohne weiter auf diese Erörterungen einzugehen, sei nur erwähnt, dass die Darlegungen Blaauws nicht sehr überzeugend wirken. Sie könnten auch höchstens für einzellige, glashelle Pilzhypen zutreffen, keinenfalls aber können sie uns irgendwelche Aufklärung über die Vorgänge bei vielzelligen phototropischen Organen, Sprossen und Wurzeln höherer Pflanzen geben.“ Vogt gibt gar kein Argument für seinen ablehnenden Standpunkt betreffs der Theorie von Blaauw an, aber auf Seite 214 findet sich eine Stelle, welche wahrscheinlich den Standpunkt Vogts erklärt: „Sehr geringe Lichtmengen von nur 25 M.K.S. lassen endlich irgendeine Beeinflussung des Wachstumsverlaufs überhaupt nicht mehr erkennen, sodass weitere Versuche mit solchen und noch geringeren Lichtmengen, durch die bekanntlich phototropische Krümmungen schon induziert werden, nicht ausgeführt wurden.“¹⁾

Es scheint mir, dass diese Überlegung von entscheidendem Einfluss gewesen ist auf die Stellungnahme Vogts

1) Kursivierung von mir. v. D.

gegen die Theorie von Blaauw. Denn wenn es wahr wäre, dass Lichtmengen, welche einseitig zugeführt, eine phototropische Krümmung verursachen, bei allseitiger Zuführung keine Lichtwachstumsreaktion ergeben, so würde dies ganz entschieden gegen Blaauws Theorie sprechen. Dies ist aber nicht der Fall. Aus meinen Versuchen geht ganz klar hervor, dass Lichtmengen von 25 M.K.S. und 30 M.K.S. noch eine deutliche Lichtwachstumsreaktion verursachen. Und Sierp (44) fand schon bei 10 M.K.S. eine Lichtwachstumsreaktion.

Wenden wir uns der Tabelle 8 von Vogt zu in welcher die Lichtwachstumsreaktionen bei 25 M.K.S. und mehr aufgenommen wurden, so sind nach Vogts eigener Meinung (51) die Lichtwachstumsreaktionen oberhalb 2880 M.K.S. deutlich und typisch, bei „2880 M.K.S. wird das „Resultat schon unsicher. Eine Belichtung mit 900 „M.K.S. hatte noch weniger sicheren Erfolg. Sehr geringe „Lichtmengen von nur 25 M.K.S. lassen endlich irgend „eine Beeinflussung des Wachstumsverlaufes überhaupt nicht „mehr erkennen.“

Bei einem genaueren Studium dieser Tabelle kann ich Vogt in sofern beistimmen, dass die Lichtmengen oberhalb 2880 M.K.S. „die bekannte Reaktion in ihrer typischen Form hervorruft.“ Da es sich bei diesen Lichtmengen um kurze Reaktionen handelt, ist es klar, dass Vogt mit „bekannter Reaktion in ihrer typischen Form“ die kurzwellige Reaktion meint, welche nach etwa $1/2$ Stunde ein Minimum und nach ungefähr 50 Minuten ein Maximum aufweist. Bei 2880 M.K.S. werden das erste Minimum und Maximum schon weniger ausgeprägt, sind aber immerhin noch vorhanden. Dasselbe gilt für 900 M.K.S.: Ein schwaches Minimum nach 30 Minuten (58 μ) und ein schwaches Maximum nach 42 Minuten (74 μ). Unterhalb 900 M.K.S. ist die „typische Reaktion“ nicht mehr nachweisbar. Wir wissen aber, dass bei diesen kleinen Lichtmengen lange Reaktionen auftreten, deren

Minimum etwa $1-1\frac{1}{2}$ Stunden nach Anfang der Belichtung fällt. Diese lange Reaktion ist nun tatsächlich in den Versuchen von Vogt nachzuweisen. Versuch 2 mit 25 M.K.S. zeigt ein Minimum (66 μ) nach ungefähr 60 Minuten. Nach diesem Minimum steigt das Wachstum wieder, bis es den ursprünglichen Dunkelwert erreicht hat. (69 μ —72 μ).

Auch in Versuch 1 sinkt der Wachstumswert nach der Belichtung ganz allmählig und das Minimum findet sich hier nach ungefähr 1 Stunde. Da der Versuch aber bald darauf abgebrochen wurde, so fehlt hier der Wiederanstieg des Wachstums. Da Vogt die Lichtwachstumsreaktion nur in der Form der kurzen Reaktion kannte, ist es begreiflich, dass er in dem allmählig fallenden Wachstum keine Lichtwachstumsreaktion erblickte.

Wir gelangen also zu der Ansicht, dass Vogt bei allen untersuchten Lichtmengen eine Lichtwachstumsreaktion erhalten hat. Wenn er bei den kleineren Lichtmengen diese Lichtwachstumsreaktionen übersehen hat, so röhrt dies daher, dass er auch hier eine kurze Lichtwachstumsreaktion erwartete, während, wie meine Untersuchungen zeigten, die kleinen Lichtmengen nur eine lange Reaktion bewirken. Und diese lange Reaktion ist, wenn auch nur schwach ausgeprägt, tatsächlich in den Versuchen Vogts nachzuweisen.

Dass die Lichtwachstumsreaktionen in Vogts Versuchen vielfach so schwach ausgeprägt sind, findet seine Ursache in den eigenartigen Versuchsbedingungen, unter denen Vogt arbeitete. Blaauw hat hierauf schon hingewiesen und ich will hier nur die Hauptpunkte andeuten.

1^o. Vogt benutzte für seine Versuche senkrechte Belichtung, wodurch die Pflanzen viel weniger Licht erhalten als bei allseitiger horizontaler Belichtung.

2^o. Durch eine kontinuierlich brennende rote Lampe war die Empfindlichkeit der Pflanzen niedriger als bei Dunkelpflanzen.

3^o. Die Lichtwachstumsreaktionen von Vogt zeigen

erhebliche Schwankungen im Wachstum, sodass es bei kleinen Lichtmengen schwer fällt zu sagen, ob noch eine Reaktion vorhanden ist oder nicht.

Ich glaube durch diese Ausführungen deutlich gemacht zu haben:

- 1^o. dass in allen Versuchen Vogts eine Lichtwachstumsreaktion vorhanden ist;
- 2^o. dass, wo diese Lichtwachstumsreaktionen schwach ausgeprägt sind, die Ursache in den Versuchsbedingungen zu suchen ist;
- 3^o. dass Vogt bei den kleinen Lichtmengen die Lichtwachstumsreaktionen übersehen hat, weil er auch hier kurze Reaktionen erwartete und daher die langen Reaktionen nicht als Lichtwachstumsreaktionen erkannt hat.

Van de Sande Bakhuyzen (2) hat, unter der Annahme, dass die Theorie von Blaauw richtig ist, aus den Krümmungen von Arisz die Wachstumsverzögerung bei verschiedenen Lichtmengen berechnet und diese in übersichtlicher Weise dargestellt in einer Wachstumsverzögerungskurve.

Unter der Annahme, dass der Lichtabfall in der Spitze 4:1 beträgt, liess sich ableiten, in welcher Weise die verschiedenen Krümmungen zu stande kommen.

Auch den Autotropismus hat van de Sande Bakhuyzen in seine Betrachtungen bezogen. Im Anschluss an die Resultate von Sierp, welcher bei Verdunklung eine typische Wachstumsreaktion fand, welche derjenigen einer Belichtung entgegengesetzt verläuft, glaubte van de Sande Bakhuyzen in dieser Dunkelwachstumsreaktion die Ursache des Autotropismus suchen zu müssen.

Sierp (44) untersuchte die Lichtwachstumsreaktionen von Avena bei einer grossen Anzahl Lichtmengen zwischen 10 und 160.000 M.K.S. Er fand entgegen der Ansicht Vogts auch bei den kleinsten Lichtmengen noch eine deutliche Lichtwachstumsreaktion. Sierp zerlegte die von ihm gefun-

denen Lichtwachstumsreaktionen in zwei Komponente, eine kurzwellig verlaufende Reaktion und eine langwellige, welche er resp. mit den Namen primäre und sekundäre Reaktion belegte. Die sekundäre Reaktion wird nur von der Spitze ausgelöst, wie Sierp durch partielle Belichtung wahrscheinlich machen konnte. Bei der Prüfung der Theorie von Blaauw berücksichtigte Sierp nur die sekundäre Reaktion:

„Für die phototropischen Krümmungen kann nur die „sekundäre Wirkung in Betracht kommen, weil nur diese, „wie wir gefunden haben, in der Spitze der Koleoptile „ihren Sitz hat, also an der Stelle, an der auch die „phototropischen Krümmungen ausgelöst werden“. (S. 161)

Dieses ist nicht ganz richtig. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, hat auch die kurze Reaktion für das Zustandekommen der phototropischen Krümmungen ihren bestimmten Wert. Sierp ist wahrscheinlich zu seiner Ansicht gelangt, weil damals noch keine Versuche vorlagen über phototropische Krümmungen bei grösseren Lichtmengen, welche mikroskopisch verfolgt waren. Es war damals nur bekannt, dass eine phototropische Krümmung nie früher als 45 Minuten nach der Belichtung sichtbar wird.

Dieser späte Beginn der phototropischen Krümmung im Zusammenhang mit dem viel früheren Anfang der Lichtwachstumsreaktion (nach etwa 12 Minuten) führte Sierp wahrscheinlich zu der Annahme, dass die primäre Reaktion in keinem Zusammenhang steht mit der phototropischen Krümmung. Aus letzter Zeit liegen aber Untersuchungen von Brauner (16) und Burckhardt (22) vor, welche zeigen, dass bei mikroskopischer Beobachtung die phototropische Krümmung schon nach 10—15 Minuten anfängt, wenigstens bei nicht zu kleinen Lichtmengen.

Dieser gleichzeitige Anfang von Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung spricht ganz dafür, dass

auch die primäre Reaktion an der phototropischen Krümmung beteiligt ist.

Wenn auch Sierp die Bedeutung der primären Lichtwachstumsreaktion für den Phototropismus unterschätzt hat, so kommt ihm andererseits das Verdienst zu, dass er die viel grössere Bedeutung der sekundären Reaktion klar erkannt hat.

Was diese sekundäre Reaktion anbelangt, so fand Sierp, dass sie unterhalb 3000 M. K. S. aus einer Wachstumsverzögerung besteht; für 3000 M. K. S. fand er ein Indifferenzstadium und für höhere Lichtmengen bis 160.000 M. K. S. ergab sich eine Wachstumsbeschleunigung.

Bei der Vergleichung der Lichtwachstumsreaktionen mit den phototropischen Krümmungen ergaben sich aus seinen Resultaten drei Krümmungsgebiete: Das Gebiet der ersten positiven, der negativen und der zweiten positiven Krümmung.

Die untere Grenze der negativen Krümmung müsste nach den Ergebnissen Sierps unterhalb 3000 M. K. S. liegen.

Das Hauptresultat von Sierps Untersuchungen ist also, dass sich mit Hilfe der Theorie von Blaauw die drei Krümmungsgebiete aus den Lichtwachstumsreaktionen ableiten lassen,

In 1922 veröffentlichte Lundegårdh (36) die Ergebnisse, welche er erhalten hatte bei Versuchen zur Prüfung der Blaauwschen Theorie. Der Gedanke, der Lundegårdh's Versuchen zu Grunde liegt, ist dieser, dass, wenn die Theorie von Blaauw richtig ist, die Krümmung, welche man aus den einzelnen Lichtwachstumsreaktionen der Licht- und Dunkelflanke berechnen kann, übereinstimmen muss mit der Krümmung, welche man bei einseitiger Belichtung erhält.

Zu diesem Zweck vergleicht Lundegårdh die Wachstumsdifferenz der antagonistischen Seiten mit der photo-

tropischen Krümmung und zwar beide nach 4 Stunden.

Lundegårdh betont hierbei besonders, dass eine exakte Messung gefordert werden muss: „Um die Frage „endgültig zu entscheiden, war es notwendig, nicht nur „exakte Masse auf die phototropische Krümmung nach „verschiedener Reizung zu besitzen, sondern auch die Wachstumsreaktion während der Krümmung zu messen“.

Doch bezweifle ich, ob die von Lundegårdh benutzte Methode grosse Genauigkeit beanspruchen darf.

Denn anstatt die Lichtwachstumsreaktionen an allseitig belichteten Keimlingen zu verfolgen, bestimmt Lundegårdh dieselben an phototropisch gekrümmten Pflanzen und zwar misst er an diesen das Wachstum der Mediane. Das Wachstum dieser Mediane betrachtet Lundegårdh nun als die zu der betreffenden Lichtmenge gehörende Lichtwachstumsreaktion. In dieser Weise bestimmt Lundegårdh die Lichtwachstumsreaktion für verschiedene Lichtmengen und, um aus diesen die phototropische Krümmung abzuleiten, kombiniert er die Lichtwachstumsreaktionen, welche bei einseitiger Belichtung an Licht- und Dunkelflanke auftreten unter der Annahme, dass der Lichtabfall zwischen $1: \frac{9}{10}$ und $1: \frac{1}{50}$ beträgt.

Es bedarf aber kaum der Erwähnung, dass Lundegårdh fehl geht, wenn er die Wachstumsänderung der Mediane als die Lichtwachstumsreaktion betrachtet, welche zu der einseitig zugeführten Lichtmenge gehört. Man weiss einfach nicht, zu welcher Lichtmenge diese Reaktion gehört, weil man nicht die Lichtmenge kennt, welche die Mediane empfängt.

Ein zweiter Fehler findet sich in der Registrierungsweise der phototropischen Krümmungen. Die Krümmungen wurden mittels einer Filmkamera automatisch photographiert. Diese Aufnahmen wurden gemacht bei dem Lichte einer Lampe, welche in bestimmten Zeitintervallen brannte. Die Lichtstrahlen dieser Lampe mussten ein, mit Helianthin impräg-

niertes, Gelatinefilter passieren, welches nach Lundegårdhs Angabe nur „rote, gelbe und etwas grüne Strahlen“ hindurchlässt. Von der Wirkung dieser Strahlen sagt Lundegårdh: „Das hindurch gelassene Licht hat nur eine sehr schwache phototropische Wirkung. Da bei der Registrierung die Lampe zumeist nur stündlich von 30—60 Sekunden brannte, waren Störungen des Krümmungsverlaufs ausgeschlossen“.

Hierin kann ich Lundegårdh nicht beistimmen. Aus den Untersuchungen von Zollikofer (56) wissen wir, dass sehr kurze Belichtungen mit schwachem rotem Licht noch phototropische Krümmungen hervorrufen. Nach Zollikofer soll der Schwellenwert für die Erzielung einer makroskopisch sichtbaren Reaktion bei 8—10 M. K. S. liegen. Für die wirksameren gelben und grünen Strahlen liegt der Schwellenwert entsprechend tiefer. Wenn wir nun bedenken, dass die Richtung der Belichtung mit rotem Licht senkrecht zu derjenigen mit weissem Licht (zur Erzielung der phototropischen Krümmung) steht, so folgt hieraus, dass die Keimlinge sich infolge der roten Belichtung so krümmen werden, dass sie sich mehr oder weniger von dem photographischen Film abwenden. Dieses hat aber notwendig zur Folge, dass das photographische Bild des Keimlings zu kurz erscheinen wird.

Wo es sich bei diesen Messungen um solche geringe Längendifferenzen handelt, bedeutet eine schwache Krümmung schon bald einen erheblichen prozentuellen Fehler.

Nach dem Gesagten wird es nicht sehr befreunden, dass Lundegårdh in der Mehrzahl seiner Versuche findet, dass die Wachstumsverzögerung viel grösser ist, als zur Erzielung einer Krümmung nach der Blaauwischen Theorie zu erwarten wäre. Wenn dieser Fehler ein konstanter wäre, so würde er ziemlich unschädlich sein, weil er bei der Berechnung der Differenz von zwei Wachstumsreaktionen eliminiert wird. Aber die Variabilität von

phototropischen Krümmungen ist bekanntlich sehr gross und die vom roten Licht verursachten Krümmungen werden sich daher auf der photographischen Aufnahme als Wachstumsänderungen von ungleicher Grösse manifestieren. Auch besteht die Möglichkeit, dass Keimlinge, welche anfangs eine schwache Krümmung nach der photographischen Platte zeigen, infolge der roten Belichtung eine mehr oder weniger Geradestreckung erfahren und dies wird sich im Protokoll als eine Wachstumsbeschleunigung zeigen.

Bei der Beurteilung dieses Fehlers muss man wohl beachten, dass dieser nicht beurteilt werden muss im Verhältnis zum totalen Zuwachs während der 4 Stunden (für Avena etwa 5 mm.), sondern im Verhältnis zur Wachstumsdifferenz, welche für eine Krümmung 1—2 mm. beträgt. Wenn also ein Keimling infolge der roten Belichtung eine kleine Krümmung ausführt, welche auf dem Film einen Zuwachsfehler von 0.5 mm. vortäuscht, so bedeutet dies einen Fehlerprozent von 50—25.

Schliesslich will ich noch hinweisen auf einen Fehler, der allen derartigen Versuchen anhaftet. Bei Versuchen, in denen man den Zuwachs einer Reihe Dunkelkeimlinge vergleicht mit dem einer Reihe belichteter Keimlinge, besteht die Möglichkeit, dass die von der Belichtung verursachte Differenz innerhalb der Variabilität des Dunkelzuwachses liegt. Nehmen wir den Fall, dass die Belichtung eine Zuwachsdifferenz von 1—2 mm. hervorruft. Wenn man das Dunkelwachstum verschiedener Keimlinge untersucht, so zeigt sich, dass dieses bei den einzelnen Individuen schwankt zwischen 12 und 36 μ pro Minute. Dies ergibt für den Zuwachs innerhalb 4 Stunden eine Schwankung zwischen 2880 und 8640 μ , sagen wir 3 und 8.5 mm. Will man nun Differenzen aufspüren, welche 1—2 mm. betragen, so ist es klar, dass man seine Versuche mit einer sehr grossen Zahl von Keimlingen anstellen muss. Zudem muss man aber die Pflanzen so wählen, dass der Zuwachs

der einzelnen Individuen keine zu grossen Schwankungen aufweist.

In den Versuchen Lundegårdhs finden sich keine Angaben über die individuelle Variabilität des Wachstums. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass die Wachstums schwankungen von Einfluss auf seine Resultate gewesen sind.

Bei der genauen Verfolgung der Lichtwachstumsreaktionen, wie sie zuerst von Blaauw eingeführt wurde, bestimmt man nur den Inhalt der Lichtwachstumsreaktionen und vergleicht, indem man sie übereinander legt, nur diese mit einander.

Die absolute Höhe der Dunkelwachstumskurve lässt man unberücksichtigt. Dies ist erlaubt, weil die Lichtwachstumsreaktion nur von der zugeführten Lichtmenge abhängig ist, nicht aber von der Größe des Dunkelwachstums. Ausnahmen hiervon finden sich nur in den Fällen, worin die Pflanzen sich am Anfang oder am Ende der grossen Periode befinden.

Renner (41) veröffentlichte in 1922 einige Untersuchungen in denen er u. a. den Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung studierte. Diese Untersuchungen, welche schon in 1916 ausgeführt wurden und welche, wie Renner selbst sagt, sehr fragmentarisch sind, bedeuten insofern einen Schritt vorwärts, als hier zum ersten Mal der Versuch unternommen wird, den Verlauf der Lichtwachstumsreaktion der Vorder- und Hinterseite quantitativ zu bestimmen und aus diesen die Krümmung abzuleiten. Da die Lichtmenge, welche die Hinterseite bei einseitiger Belichtung empfängt, unbekannt und somit auch die Lichtwachstumsreaktion dieser Hinterseite nicht quantitativ zu bestimmen war, wählte Renner seine Versuchsanordnung so, dass die Koleoptile nicht einseitig, sondern zweiseitig mit ungleicher Intensität belichtet wurde. Dies erreichte er dadurch, dass das von oben senkrecht einfallende Licht auf der einen Seite von einem Spiegel, auf der andern Seite von einem Papierstreifen horizontal auf die Pflanzen reflektiert

wurde. Die Lichtwachstumsreaktion der Vorderseite bestimmte **Renner** nun bei zweiseitiger Spiegelbelichtung, die der Hinterseite bei zweiseitiger Belichtung mittels Papierstreifen. Hierbei wird, wie **Renner** selbst hervorhebt, ein Fehler gemacht, indem man bei der ungleichen antagonistischen Belichtung diejenige Lichtmenge vernachlässigt, welche vom Spiegel kommend den Keimling durchsetzt und an der abgewandten Seite eine Lichtwachstumsreaktion hervorruft.

Dieser Fehler ist aber jedenfalls viel geringer als derjenige den man macht, wenn man bei einseitiger Belichtung die Lichtmenge, welche die Hinterseite empfängt, vernachlässigt.

Aus den Lichtwachstumsreaktionen konstruierte **Renner** die Krümmung, die nach **Blaauw** zu erwarten war, und diese stimmte grösstenteils mit der wirklichen phototropischen Krümmung, welche **Renner** ebenfalls in kleinen Zeitintervallen mikroskopisch verfolgte, überein.

Brauner (22), ein Schüler **Renners**, hat es unternommen die Theorie von **Blaauw** bei verschiedenen Lichtmengen zu prüfen. Während **Renner** aber die Reaktion von Vorder- und Hinterseite in Betracht zog, hat **Brauner** nur die Reaktion der Vorderseite mit der Krümmung verglichen. Daher ist es zu erklären, dass **Brauner** in mehreren Fällen keine Übereinstimmung fand und auch erklärt dies die Tatsache, dass die beste Übereinstimmung gefunden wurde bei kleinen Lichtmengen, bei denen die Reaktion der Hinterseite so klein ist, dass sie vernachlässigt werden kann.

So fand **Brauner** bei 200 M.K.S. eine lange Lichtwachstumsreaktion mit einem Minimum nach 80 Minuten; der Krümmungsverlauf zeigt in Hauptsache das Spiegelbild der Wachstumskurve. Bei dieser Lichtmenge lässt sich also die Krümmung aus der Lichtwachstumsreaktion der Vorderseite ableiten. Bei 50000 M.K.S. liegt die Sache aber schon anders. **Brauner** fand bei dieser Lichtmenge eine kurze Reaktion, welche etwa die Form der von mir bei 900×80 M.K.S.

gefundenen Reaktion hat (Figur 4d.). Aus dieser Kurve lässt sich, wenn man die Reaktion der Hinterseite unberücksichtigt lässt, ableiten, dass der Keimling erst eine positive und nach 40 Minuten eine negative Bewegung aufweisen muss. Die positive Phase fand Brauner in guter Übereinstimmung mit der Wachstumsreaktion, die negative Phase fehlte aber fast vollständig. Hätte Brauner auch die Lichtwachstumsreaktion der Hinterseite bestimmt, so würde er gefunden haben, dass diese oberhalb der Vorderreaktion verläuft. Aus der Differenz von beiden hätte sich dann wahrscheinlich nur eine positive Krümmung ergeben, ähnlich wie ich es in der Figur 4d und c dargestellt habe.

Bei Dauerbelichtung des totalen Keimlings mit 12,8 M.K. war die Übereinstimmung sehr mangelhaft. Wenn mit derselben Intensität nur die Basis belichtet wurde, war die Übereinstimmung besser.

Wichtig sind in den Untersuchungen Brauners die Beobachtungen, welche er bei der zeitlichen Verfolgung des Krümmungsverlaufs machte. Hieraus geht mit Deutlichkeit hervor, dass die Krümmung und die Lichtwachstumsreaktion zu derselben Zeit anfangen, *dass also auch die allerersten Wachstumsänderungen für die phototropische Krümmung von Bedeutung sind.* Dasselbe fand Renner auch schon. Besonders bei den grösseren Lichtmengen (50000 M.K.S.) tritt dieses deutlich hervor. Als Sierp seine Untersuchungen über die Lichtwachstumsreaktionen ausführte, waren diese ersten Krümmungsstadien noch nicht bekannt und dies veranlasste Sierp zu der Auffassung, dass die ersten Wachstumsänderungen für die phototropische Krümmung keine Bedeutung haben. So sagt Sierp (44, S. 168) das erste „Wellental, das nach jeder Belichtung entsteht, und das, wie „wir gesehen haben, nichts mit der phototropischen Reaktion „zu tun hat.“

In all seinen Versuchen fand Brauner, dass Krümmung und Lichtwachstumsreaktion ungefähr gleichzeitig einsetzen.

Arisz untersuchte den zeitlichen Verlauf der Krümmung bei kleinen Lichtmengen und fand bei 360 M.K.S. dass die Krümmungsschnelligkeit während der ersten 80 Minuten zunimmt und dann einen konstanten Wert erreicht, welcher längere Zeit beibehalten wird.

Brauner meint, dass **Arisz** die ersten Schwankungen des Krümmungsverlaufs übersehen hat, weil letzterer zu grosse Beobachtungsintervalle benutzte (40 Minuten). Ich glaube dagegen, dass der Krümmungsverlauf bei diesen kleinen Lichtmengen ein viel regelmässigerer ist, als bei grösseren Lichtmengen und dass die Kurve von **Arisz** den Krümmungsverlauf richtig wiedergibt. Den Beweis hierfür ersehe ich in der guten Übereinstimmung, welche die Krümmungskurve von **Arisz** (Figur 2) mit derjenigen von **Brauner** zeigt (Tab. I, S. 509). In beiden wird die Krümmungsschnelligkeit während der ersten 60—70 Minuten grösser und erreicht dann einen konstanten Wert.

Pisek (40) hat die Prüfung der Theorie von **Blaauw** in einer andern Weise vorgenommen. Bei Spitzenbelichtung mit 240 M.K.S. bestimmte er nach 3 Stunden die phototropische Krümmung (etwa 90°) und berechnete hieraus die Längendifferenz zwischen Licht- und Dunkelflanke. Diese betrug etwa 2 mm. Unter der Annahme, dass die phototropische Krümmung hauptsächlich durch eine Wachstumsverzögerung an der Lichtflanke zu stande kommt, liess sich berechnen, dass die Pflanzen bei allseitiger Belichtung mit 240 M.K.S. gegen die Dunkelpflanzen im Wachstum zurückbleiben würden und zwar um einen Wert von etwa 2 mm. **Pisek** fand jedoch keinen Unterschied im Zuwachs zwischen belichteten und unbelichteten Koleoptilen, welches Resultat ihn zu der Schlussfolgerung veranlasste, dass die phototropische Krümmung nicht aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erklären ist.

Auch bei einer grösseren Lichtmenge (30 Min. \times 20 M.K.), welche eine zweite positive Krümmung hervorruft, fand

Pisek bei allseitiger Belichtung keinen Wachstumsunterschied.

Nun ist das Merkwürdige an den Versuchen Piseks, dass er bei keiner der untersuchten Lichtmengen eine Wachstumsänderung finden konnte. Ausser den obengenannten Lichtmengen untersuchte er auch noch die Hälften dieser Lichtmengen, ohne irgend eine Wachstumsänderung zu finden. Und dass es bei den betreffenden Lichtmengen deutliche Wachstumsänderungen gibt, ist ausser Zweifel. So fand ich bei Spitzenbelichtung mit 800 M.K.S. eine Wachstumsabnahme, welche während $2\frac{1}{2}$ Stunden anhielt. (Figur 15). Bei totaler Belichtung, welche bei diesen kleinen Lichtmengen der Spitzenbelichtung gleich gesetzt werden darf, ergaben 800 M.K.S. (Figur 4a), 25 M.K.S. (Figur 4a) und 30 M.K.S. (Figur 5a) Wachstumsverzögerungen, welche während der ganzen Versuchsdauer (im Durchschnitt 2 Stunden) anhielten.

Bei den grösseren Lichtmengen von Pisek (36000 und 18000 M.K.S.) fand ich bei Spitzenbelichtung eine ausgesprochene Wachstumsbeschleunigung (Figur 15), welche etwa $2\frac{1}{2}$ Stunden fortdauerte.

Auch aus Sierps Kurven geht hervor, dass Lichtmengen wie Pisek sie benutzte, deutliche Lichtwachstumsreaktionen hervorrufen. Wenn Sierp seine Kurven auch bei total belichteten Pflanzen erhalten hat, so hat er doch sehr wahrscheinlich gemacht, dass gerade die lang anhaltende, sekundäre Reaktion eine Folge der Spitzenbelichtung darstellt. Die Tatsache, dass Pisek bei keiner der untersuchten Lichtmengen eine Zuwachsänderung erhielt, findet ihre Erklärung in der benutzten Methode. Bei der Besprechung der Arbeit Lundegårdhs wurde schon darauf hingewiesen, dass die gesuchte Zuwachsdifferenz innerhalb der Fehlergrenze des Dunkelzuwachses liegen kann.

Gegen derartige Versuche, in denen man das Resultat einer Belichtung erst nach Stunden bestimmt, lassen sich bedenkliche Einwände erheben. Dass einem in dieser Weise

alle Einzelheiten der Lichtwachstumsreaktionen entgehen, ist noch nicht so schlimm, denn das Endresultat muss dasselbe sein, ob man das Wachstum in kleinen Intervallen oder in einem grossen Intervall bestimmt. Aber im Falle der Lichtwachstumsreaktion bestimmt man die Wachstumsänderung, im andern Falle das totale Wachstum nach Belichtung. (In den Versuchen Piseks den Gesamtwachstums der oberen 16 mm.).

Nun hat die Lichtwachstumsreaktion für jede Belichtung einen konstanten Wert, welcher von der Wachstumsgrösse des einzelnen Individuums im allgemeinen unabhängig ist.

Dagegen bestimmt man in der von Pisek benutzten Versuchsanordnung den *totalen Zuwachs*, der bei der Krümmung beteiligten Zone. Dieser ist zusammengesetzt aus dem Dunkelwachstum minus der Lichtwachstumsreaktion. Da das Dunkelwachstum für die verschiedenen Pflanzen grosse individuelle Schwankungen aufweist, die Lichtwachstumsreaktion dagegen ziemlich konstant ist, muss die Resultante von beiden auch eine variable sein. Es leuchtet ein, dass man bei derartigen Versuchen zwei Bedingungen streng beachten muss:

- 1^o. Soll das Wachstum der Versuchspflanzen möglichst das gleiche sein;
- 2^o. ist es erwünscht, den Mittelwert aus einer grossen Anzahl von Versuchspflanzen zu bestimmen.

Untersuchen wir die Versuche von Pisek auf diese beide Bedingungen, so ergibt sich, dass keine dieser erfüllt ist.

Das Wachstum schwankt innerhalb der Versuchsreihen sehr stark, so z.B. in Tabelle 1 zwischen 24 und 36. Die Zahl der Versuchspflanzen in jeder Versuchsreihe variiert von 4 bis 7, welche Zahl für Pflanzen mit solchen grossen individuellen Wachstumsdifferenzen entschieden zu klein ist.

In diesen beiden Tatsachen, das ungleiche Wachstum und die geringe Zahl der Versuchspflanzen muss die Erklärung

dafür gesucht werden, dass Pisek bei seinen Belichtungen keinen Einfluss auf das Wachstum fand. Da das Prinzip dieser Art Versuchsanordnung ein so klares und übersichtliches ist und somit das Resultat einen zwingenden Schluss ergibt, kann bei künftigen Versuchen dieser Art nicht genug darauf hingewiesen werden, die obengenannten Bedingungen in acht zu nehmen und auf die genaue Bestimmung der Wachstumsdifferenzen grossen Wert zu legen.

In einer kurzen Mitteilung berichtet Beyer (6) über Versuche mit dekapitierter Keimlingen, welche bei allseitiger Belichtung eine Wachstumsreaktion, bei einseitiger Belichtung aber keine Krümmung aufweisen. Beyer meint, dass dieses Ergebnis in Widerspruch zur Blaauwschen Theorie steht. Man muss aber mit der Möglichkeit rechnen, dass eine einseitige Belichtung an Licht- und Dunkelflanke eine gleich grosse Lichtwachstumsreaktion hervorrufen kann. Dass solche Fälle tatsächlich vorkommen, habe ich für Spitzenbelichtung wahrscheinlich gemacht. Vgl. hierfür § 33.

Aus den Versuchen von U. Weber (53) geht hervor, dass wahrscheinlich auch die geotropischen Krümmungen im Sinne der Blaauwschen Theorie zu erklären sind.

Beim Überblick der Literatur fällt es auf, dass sich in allen Fällen worin die Blaauwsche Theorie für Avena in exakter Weise geprüft wurde, eine gute Übereinstimmung ergeben hat. In den Fällen, worin die Theorie von Blaauw nur teilweise bestätigt wurde (Sierp, Brauner) und in den Fällen in denen die erhaltenen Resultate gegen diese Theorie zeugten (Vogt, Lundegårdh, Pisek, Beyer) konnte nachgewiesen werden, dass entweder Fehler in der Versuchsanordnung oder Fehler in der Deutung der Versuchsergebnisse vorlagen.

In dieser guten Übereinstimmung und in dem Fehlen einer einwandfreien Widerlegung, ersehe ich eine kräftige Stütze für die Theorie von Blaauw.

§ 18. Zusammenfassung.

Es wurde versucht die Theorie von Blaauw an der Avenakoleoptile zu prüfen und zwar in der Weise, dass die Lichtwachstumsreaktionen der Licht- und Dunkelflanke bestimmt und die hieraus berechnete Krümmung verglichen wurde mit der phototropischen Krümmung.

Zu diesem Zweck wurde untersucht, wieviel Licht bei einseitiger Belichtung nach der Dunkelflanke hindurchgelassen wird. Es ergab sich ein Lichtabfall von 30 : 1. Für sieben verschiedene Lichtmengen wurden die Lichtwachstumsreaktionen bestimmt und desgleichen für $\frac{1}{30}$ dieser Lichtmengen.

Aus den paarweisen Kombinationen dieser Lichtwachstumsreaktionen (Figur 4 und 5) ergab sich Folgendes:

1. Bei kleinen Lichtmengen müssen positive Krümmungen auftreten (z. B 800 M. K. S.): Erste positive Krümmung.
2. Grössere Lichtmengen verursachen negative Krümmungen (900, 4500 und 24000 M. K. S.)
3. Noch grössere Lichtmengen haben wieder positive Krümmungen zur Folge (40500 und 216000 M.K.S.): Zweite positive Krümmung.
4. Bei sehr grossen Lichtmengen nimmt diese zweite positive Krümmung an Stärke ab (2160000 M. K. S.)

Bei der Vergleichung dieser aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleiteten Krümmungen mit den wirklichen, von andern Autoren beobachteten, ergab sich eine weitgehende Übereinstimmung.

Aus den Lichtwachstumsreaktionen liessen sich ausser diesen Hauptresultaten noch die folgenden Einzelheiten betreffs der phototropischen Krümmungen ableiten:

- a. Die erste positive Krümmung muss in der Spitze anfangen und sich von dort nach der Basis fortpflanzen.
- b. Die zweite positive Krümmung dagegen muss über die ganze Länge des belichteten Teiles einsetzen.

- c. An der eigentlichen negativen Krümmung muss oft eine zeitweise positive Krümmung vorangehen.

Auch diese Einzelheiten konnten in den phototropischen Krümmungen, wie sie von mehreren Autoren bestimmt wurden, nachgewiesen werden.

Es wurde darauf hingewiesen, dass man bei allen Lichtwachstumsreaktionen zwei Grundformen unterscheiden kann, die sich hauptsächlich durch die zeitliche Lage ihres ersten Minimums unterscheiden: Die kurze Reaktion erreicht ihre erste maximale Wachstumsänderung nach etwa $1\frac{1}{2}$ Stunde, die lange Reaktion erreicht dieselbe erst nach 1 bis 2 Stunden.

Zwischen der Krümmungsart und der Art der Lichtwachstumsreaktionen besteht *bei totaler Belichtung* folgender Zusammenhang:

- a. Die erste positive Krümmung kommt zu stande, wenn Licht- und Dunkelflanke eine lange Reaktion aufweisen.
- b. Die negative Krümmung tritt auf, wenn die Vorderseite eine kurze, die Hinterseite dagegen eine lange Reaktion ergibt.
- c. Die zweite positive Krümmung entsteht, wenn sowohl die Vorder- wie die Hinterseite eine kurze Reaktion aufweisen.

In allen Lichtwachstumsreaktionen konnte eine Latenzzeit nachgewiesen werden, welche durchschnittlich ungefähr 10 Minuten beträgt. Auch die phototropische Latenzzeit beträgt im Einklang mit der Theorie von Blaauw mindestens 10 Minuten. Für grössere Lichtmengen wurde darauf hingewiesen, dass die phototropische Latenzzeit hier dadurch verlängert werden kann indem die Lichtwachstumsreaktionen an Licht- und Dunkelflanke während kürzerer oder längerer Zeit zusammenfallen, sodass in dieser Zeit keine Krümmung erfolgt.

TEIL II.

DIE LICHTWACHSTUMSREAKTIONEN BEI PARTIELLER BELICHTUNG.

*Analyse der Lichtwachstumsreaktion mittels Zonenbelichtung.***§ 19. Einführung.**

Die im ersten Teil angeführten Versuche haben gezeigt, dass die phototropischen Krümmungen der Avenakoleoptile zurückzuführen sind auf ungleiche Lichtwachstumsreaktionen der antagonistischen Hälften.

Von den Lichtwachstumsreaktionen selbst wissen wir aber noch verhältnismässig wenig. Warum verursachen kleine Lichtmengen eine lange, grosse Lichtmengen eine kurze Reaktion? Gibt es quantitative Beziehungen zwischen den allseitig zugeführten Lichtmengen und der Reaktionsgrösse? Dies sind einige der Fragen, welche sich bei einem Versuch, die Lichtwachstumsreaktion näher zu analysieren, zuerst aufdrängen.

Durch Zonenbelichtung hoffte ich auf diese Fragen eine Antwort zu erhalten. In den jetzt folgenden Untersuchungen habe ich den Versuch gemacht, die Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei Belichtung der totalen Koleoptile erhält, durch Zonenbelichtung in ihre Teilkomponente zu zerlegen. Zu diesem Zweck habe ich Zonen von 2 mm. Länge in verschiedener Höhe der Koleoptile belichtet. Die so ermittelten Lichtwachstumsreaktionen mussten Aufschuss geben:

1. über die Lichtempfindlichkeit der verschiedenen Zonen;
2. über die Art der Lichtwachstumsreaktionen, welche bei partieller Belichtung auftreten.

An dritter Stelle mussten diese Versuche Aufschluss geben über die Art und Weise, in der die phototropischen Krümmungen bei partieller Belichtung zu stande kommen. Über phototropische Krümmungen bei partieller Belichtung liegen Untersuchungen vor von Wilschke, Arisz,

Lundegårdh, Brauner, Pisek, Sierp und Seybold. Alle diese Untersuchungen liessen, ebenso wie die Untersuchungen über die Lichtwachstumsreaktion bei partieller Belichtung, vermuten, dass die Verhältnisse hier sehr kompliziert liegen.

Bei der Wahl der zu belichtenden Zonen, kam es darauf an, die meist typischen Zonen zu untersuchen. An erster Stelle kommt hierfür in Betracht die Spitzenzone. Von dem subapikalen Teil wählte ich eine Zone in dem stark wachsenden Teil der Koleoptile. Diese Zone befand sich 7—9 mm. von der Spitze. Durch Messung der Wachstumsverteilung überzeugte ich mich davon, dass das Wachstum oberhalb dieser Zone nach der Spitze abnimmt. Dicht unterhalb dieser Zone erreicht das Wachstum den maximalen Wert und nimmt basalwärts sehr allmählig ab.

Die zweite subapikale Zone wählte ich direkt unterhalb der Spitzenzone, also zwischen 2—4 mm. Entfernung von der Spitze. Durch diese Wahl hoffte ich die Grenze der Spitze mit ihrer typischen Funktion (Produktion von Wachstumsregulatoren) mehr oder weniger genau zu bestimmen. Schliesslich habe ich die Spitze auch noch untersucht auf ihren äussersten $\frac{1}{2}$ mm. Hiermit hatte ich die Absicht zu untersuchen, wie gross die Empfindlichkeit dieser äussersten Spitzenzone ist.

Um in den folgenden Versuchen die verschiedenen Zonen kurz andeuten zu können, habe ich jede Zone von 2 mm. durch die Lage ihrer oberen Grenze angedeutet; sie sind folgende:

Zone 0 = die Spitzenzone von 0—2 mm.

Zone II = die Zone von 2—4 mm.

Zone VII = die Zone von 7—9 mm.

Die äusserste Spitzenzone = von 0— $\frac{1}{2}$ mm.

Um alle Zonen direkt auf ihre Lichtwachstumsreaktionen vergleichen zu können, habe ich jede Zone bei 4 Lichtmengen untersucht und zwar 800, 8000, 80000 und 800000 M.K.S.

Diese Lichtmengen sind in folgender Weise zusammen-
gesetzt:

$$\begin{aligned}
 800 \text{ M.K.S.} &= 10 \times 80 \text{ M.K.S.} \\
 8000 \text{ M.K.S.} &= 10 \times 800 \text{ M.K.S. oder } 100 \times 80 \text{ M.K.S.} \\
 80000 \text{ M.K.S.} &= 100 \times 800 \text{ M.K.S.} \\
 800000 \text{ M.K.S.} &= 1000 \times 800 \text{ M.K.S.}
 \end{aligned}$$

A. DIE SUBAPIKALEN ZONEN.

1. Zone VII.

§ 20. Methode.

Das Verdunkeln eines Keimlings bis auf eine Zone von 2 mm. in willkürlicher Höhe ist eine Sache, welche viel Sorgfalt verlangt. Denn da die Pflanze wächst, muss die Verdunklungsvorrichtung mitbewegen, damit man die Gewissheit hat, dass stets die gewünschte Zone belichtet wird. Und ausserdem muss man darauf achten, dass die Koleoptile sich nicht infolge von Kontakt- oder Druckwirkung krümmt und dadurch eine Wachstumsänderung im Protokoll vor- täuscht. Ich habe verschiedene Verdunklungsweisen ver- sucht, bevor ich die Versuche definitiv anfangen konnte.

Der Verdunklungsapparat ist in Figur 6 dargestellt.

Die Koleoptile K im Zinktöpfchen befindet sich im Auxonometer. Von diesem ist nur der kupferne Arm A eingezeichnet, in welchem die Schraube S angebracht ist, welche an ihrem untern Ende die Platin spitze P trägt.

An demselben Arm ist auch ein schmales Kupferstück B befestigt, welches an seinem Ende das Goldplättchen G trägt. Die Verdunklung der Koleoptile *unterhalb* der belichteten Zone geschieht nun mittels mehrerer Metallzylinder Z, welche sich leicht ein- und ausschieben lassen. Diese sind geschwärzt und lassen absolut kein Licht durch. Der obere dieser Zylinder wird auf einen Kupferring R geschoben, welcher durch einen Arm U und W an dem Kupferstück A befestigt ist. Die wachsende Pflanze verursacht in be-

stimmten Zeitintervallen Kontakt zwischen dem Goldplättchen G und dem Platinstift P und demzufolge wird jedesmal der Arm A, mit allem was daran befestigt ist, 10μ emporgehoben.

Da nun die Hohlzylinder Z fest mit dem Kupferstück A verbunden sind, werden diese mit emporgehoben, sodass der Ring R immer dieselbe Entfernung von der Spitze beibehält und demzufolge eine eventuelle Belichtung stets dieselbe Zone trifft.

Um die Koleoptile oberhalb der Belichtungszone zu verdunkeln ist ein Zylinderrohr Y angebracht, welches mittels eines dünnen Kupferstücks V an den Arm B befestigt ist. Auch dieser Zylinder wird während des Wachstum emporgehoben, sodass die Entfernung zwischen diesem Zylinder Y und dem Ring R stets dieselbe bleibt; in meinen Versuchen 2 mm.

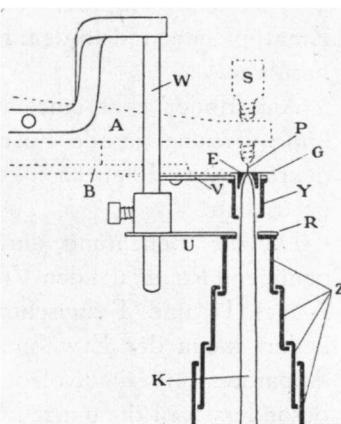


Fig. 6.

Verdunklungsapparat, welcher die ganze Koleoptile, mit Ausnahme der Zone VII. verdunkelt. Mit punktierten Linien sind einige Teile des Auxanometers eingezeichnet. Weitere Erklärung im Text.

währleistet, dass sich ein Teil des Käppchens innerhalb des Zylinders Y befindet. Nur $1/2$ mm. desselben steckt oben aus dem Zylinder hervor. Um Kontaktreizung der Spitze vorzubeugen, ist das Käppchen von innen parafiniert. Es kommt als glücklicher Umstand noch hinzu, dass die Empfindlichkeit der Koleoptilspitze von Avena für Kontaktreize sehr gering ist (v. d. W o l k, W i l s c h k e); irgend einen Einfluss dieses Käppchens auf das Wachstum habe ich nie spüren können, wass ich in Hinsicht auf das geringe Gewicht desselben auch wohl begreifen lässt.

Die Basis dagegen ist wohl für Kontaktreize empfindlich. Der Zylinder Y und der Ring R sind aber genügend weit, sodass sie die Koleoptile, welche durch ihre Befestigung in dem Zinktöpfchen und in dem Käppchen eine fixe Lage hat, nicht berühren.

Am Ende jedes einzelnen Versuches wurde der Keimling auf seine gerade Form kontrolliert, und die vereinzelt gekrümmten Pflanzen wurden aus der Versuchsreihe gestrichen.

Da die Belichtung durch drei Spiegel geschah, gab es genügend Raum, um den Verdunklungsapparat mit Hilfe der Armes U und T zwischen den Spiegeln anzubringen. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass das Anbringen dieses Apparates um die Koleoptile eine sehr subtile Arbeit ist, besonders weil die ganze Manipulation bei schwachem roten Licht geschehen muss.

Bevor die eigentlichen Versuche angefangen wurden, habe ich mich durch Kontrollversuche davon überzeugt, dass der Verdunklungsapparat kein Licht hindurchlässt.

An Stelle der Koleoptile wurde ein Zylinder oder ein Streifen aus photographischem Papier gesetzt und dann mit einer bestimmten Lichtmenge belichtet. Es zeigte sich, dass nur die betreffende Zone von 2 mm. Licht erhielt und zwar war diese Zone an Unter- und Oberseite sehr scharf gegen die verdunkelten Teile abgegrenzt.

§ 21. Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×80 M.S.K.Tabelle 53¹⁾.

Versuchsnummer	Total-länge						
557 ^I	30				148	140	134
557 ^{II}	34	146	146	146	146	142	144
560 ^I	29						140
560 ^{II}	33					168	174

Versuchsnummer	Fortsetzung						
557 ^I	132	126	114	128	136	136	136
557 ^{II}	144	140	144	148	150	146	147
560 ^I	150	150	150	144	148	150	154
560 ^{II}	170	166	174	175	176	178	172

Versuchsnummer	Licht.	↑	Fortsetzung				
557 ^I	138	138	138	140	140	140	140
557 ^{II}	150	152	152	147	134	134	150
560 ^I	162	160	160	164	168	168	184
560 ^{II}	172	174	172	174	178	176	178

1) In dieser und den folgenden Tabellen sind die Wachstumswerte pro 6 Minuten angegeben.

Tabelle 53. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung				1 Stunde		
557 ^I	154	154	146	146	146	146	142
557 ^{II}	162	163	158	158	143	142	148
560 ^I	188	184	176	165	160	162	163
560 ^{II}	176	170	178	176	176	176	173

Versuchs- nummer	Fortsetzung						
557 ^I	144	144	140	144	148	150	146
557 ^{II}	150	148	148	150	148	154	153
560 ^I	168	174	170	166	174	175	176
560 ^{II}	173	176	170	166	174	176	

Versuchs- nummer	2 Stunden. Fortsetzung			
557 ^I	147	150	152	152
557 ^{II}	145	146	154	155
560 ^I	178	172	172	174
560 ^{II}				

Der Mittelwert dieser Lichtwachstumsreaktionen ist unter Berücksichtigung der grossen Wachstumsperiode in Figur 7 graphisch dargestellt. Aus den Reaktionen geht deutlich hervor, dass die Zone VII nicht, oder nur schwach, auf eine Lichtmenge von 800 M.K.S. reagiert. Keine Reaktion zeigen die Versuchspflanzen 557^I und 560^{II}; eine schwache Reaktion dagegen zeigen die Versuchspflanzen 557^{II} und 560^I.

Der Mittelwert (Figur 7) zeigt eine kaum merkliche Wachstumsverzögerung, 21 Minuten nach der Belichtung, und eine deutliche Wachstumsbeschleunigung, welche ihr Maximum nach etwa 37 Minuten erreicht.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×800 M.K.S.

Tabelle 54.

Versuchsnummer	Länge						
552 ^{II}	22		140	133	132	1	36
552 ^{III}	25		116	113	114	1	14
563 ^I	32	124	124	124	120	120	120
563	29				125	123	122
570 ^I	43		164	160	160	163	160

Versuchsnummer	Fortsetzung						
552 ^{II}	132	136	140	138	140	143	140
552 ^{III}	114	112	112	110	110	108	114
563 ^I	118	116	118	120	122	122	120
563 ^{II}	120	122	125	128	130	126	130
570 ^I	158	166	172	166	170	168	168

Versuchsnummer	Fortsetzung	Licht ↑					
552 ^{II}	140	144	146	140	140	114	110
552 ^{III}	120	120	121	124	122	118	116
563 ^I	136	132	130	128	128	118	112
563 ^{II}	128	126	122	123	118	104	96
570 ^I	168	164	160	166	167	156	155

Tabelle 54. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						1 Stunde
552 ^{II}	126	138	130	116	108	108	116
552 ^{III}	132	152	160	143	124	116	114
563 ^I	123	134	134	125	123	122	120
563 ^{II}	106	116	116	114	106	106	110
570 ^I	162	164	178	175	166	166	158

Versuchs- nummer	Fortsetzung						
552 ^{II}	120	116	113	114	114	114	112
552 ^{III}	108	98	94	93	100	110	118
563 ^I	122	125	128	130	126	130	128
563 ^{II}	120	118	116	112	108	106	110
570 ^I	156	152	166	164	165	156	146

Versuchs- nummer	2 Stunden			Fortsetzung			
552 ^{II}	112	110	110	108	114	120	120
552 ^{III}	122	124	122	120	122	128	134
563 ^I	126	122					
563 ^{II}	110	110	110	108	114	123	123
570 ^I	136	146	146	144	144	140	

Versuchs- nummer	Fortsetzung					3 Stunden	
552 ^{II}	121						
552 ^{III}	127	124	123	124	130	134	134
563 ^I		122					
563 ^{II}	118						
570 ^I							

T a b e l l e 55.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung
552 ^{II}	24 Min.	5 μ /Min.	36 Min.	0,5 μ /Min.
552 ^{III}	24 "	1 "	42 "	6 "
563 ^I	24 "	3 "	39 "	1 "
563 ^{II}	24 "	4 "	39 "	0 "
570 ^I	24 "	1 "	42 "	3 "
Mittelwert:	24 Min.	3 μ /Min.	40 Min.	2 μ /Min.

Der Mittelwert der Reaktionen findet sich in Figur 7. Es fällt in dieser Figur auf, dass das erste Minimum und Maximum, welche bei 800 M.K.S. nur kaum oder schwach angedeutet waren, hier deutlich zum Vorschein treten. Nach etwa 10 Minuten fängt das Wachstum an abzunehmen und erreicht nach 24 Minuten den Minimalwert. Dann steigt es rasch an, erreicht nach 30 Minuten den ursprünglichen Dunkelwert und nach 40 Minuten das Maximum. Dann fällt es wieder bald bis wenig unter den Dunkelwert und wird dann allmählig konstant. Vergleichen wir die Lichtwachstumsreaktionen bei 800 und 8000 M.K.S. mit einander, so können wir den Unterschied folgendermassen zusammen fassen:

1. Minimum und Maximum treten bei der grösseren Lichtmenge später auf, als bei der kleineren.
2. Die maximale Verzögerung und die maximale Beschleunigung sind am stärksten bei der grösseren Lichtmenge.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100 × 80 M. K. S.

Tabelle 56.

Versuchsnummer	Total länge						
514 ^I	28	154	154	130	130	140	150
514 ^{II}	35		140	138	132	135	136
520 ^{II}			140	140	138	136	
520 ^{III}							138

Versuchsnummer	Fortsetzung						
514 ^I	150	148	150	148	148	142	138
514 ^{II}	138	132	128	138	146	147	140
520 ^{II}	138	135	137	140	134	134	138
520 ^{III}		155	147	148	155	150	146

Versuchsnummer	Fortsetzung		Licht. ↑				
514 ^I	136	140	134	130	129	128	132
514 ^{II}	140	140	145	147	142	128	125
520 ^{II}	138	136	140	150	144	134	140
520 ^{III}	145	140	136	142	140	124	132

Versuchsnummer	Fortsetzung						1 Stunde
514 ^I	146	158	156	150	150	156	154
514 ^{II}	143	160	147	132	124	125	136
520 ^{II}	170	174	160	155	147	148	155
520 ^{III}	170	164	140	136	134	136	140

Tabelle 56. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung							
514 ^I	154	156	150	144	146	140	144	
514 ^{II}	140	135	130	136	140	132	123	
520 ^{II}	150	146	145	140	136	142	140	
520 ^{III}	137	132	134	147	150	140	134	

Versuchs- nummer	2 Stunden		Fortsetzung					
514 ^I	140	142	148	146	142	148	150	
514 ^{II}	125	120	128	121	124	126	125	
520 ^{II}								
520 ^{III}								

Versuchs- nummer	Fortsetzung							
514 ^I	143							
514 ^{II}	120	120						
520 ^{II}								
520 ^{III}								

Tabelle 57.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.		
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:		Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:	
514 ^I	18 Min.	3 μ /Min.		36 Min.	2 μ /Min.	
514 ^{II}	24 "	3 "		36 "	3 "	
520 ^{II}	18 "	1 "		36 "	5 "	
520 ^{III}	18 "	3 "		30 "	4 "	

Mittelwert:	19,5 Min.	2,5 μ /Min.	34,5 Min.	3,5 μ /Min.
-------------	-----------	-----------------	-----------	-----------------

Die Lichtwachstumsreaktion bei dieser Lichtmenge wurde bestimmt um zu untersuchen ob es noch Unterschied macht, ob die Lichtmenge aus 10×800 M.K.S. oder aus 100×80 M.K.S. zusammengesetzt ist. Die Reaktionen zeigen keinen prinzipiellen Unterschied bei beiden Kombinationen.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100×800 M. K. S.

Tabelle 58.

Versuchsnummer	Länge								
520 ^I	—				138	136	128	128	
521	—	110	116	113	110	112	116	120	
552 ^I	28	150	152	150	144	136	137	138	
563 ^{III}	34	112	108	106	110	108	110	110	
570 ^{II}	46	156	152	166	164	165	156	146	

Versuchsnummer	Fortsetzung						Licht ↑		
520 ^I	130	134	132	128	134	138	140	144	
521	114	102	108	114	116	112	110	111	
552 ^I	134	124	120	120	118	122	132	128	
563 ^{III}	108	114	123	123	118	122	124	124	
570 ^{II}	136	146	146	144	144	140	136	138	

Versuchsnummer	Fortsetzung								1 Stunde
520 ^I	126	110	128	152	155	145	140	142	
521	100	88	96	130	138	118	102	96	
552 ^I	106	94	114	126	122	120	120	120	
563 ^{III}	112	100	108	142	178	168	162	144	
570 ^{II}	123	106	124	146	152	150	146	138	

Tabelle 58. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung									
520 ^I	138	126	122	126	136	138	146	152	146	
521	100	103	106	100	98	104	112	116	110	
552 ^I	118	114	120	132	148	140	133	132	136	
563 ^{III}	130	116	126	126	132	140	136	128	122	
570 ^{II}	126	118	120	126	130	134	130	128	120	

Versuchs- nummer	2 Stunden		Fortsetzung							
520 ^I	14	4	140	146	138	136	138	138	135	137
521	11	4	118	118	108					
552 ^I	13	2	136	140	138	140	143	140	140	144
563 ^{III}	12	3	123	120	126	134	134	128	124	120
570 ^{II}	12	0	128	124	114	106				

T a b e l l e 59.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.		
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung:		Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:	
520 ^I	24 Min.	4	μ /Min.	42 Min.	3	μ /Min.
521	24	"	4	"	42	"
552 ^I	24	"	6	"	36	"
563 ^{III}	24	"	4	"	42	"
570 ^{II}	24	"	5	"	42	"
Mittelwert:	24	Min.	4,5 μ /Min.	41	Min.	3,5 μ /Min.

Den Mittelwert aus diesen Lichtwachstumsreaktionen findet man in Figur 7. Die Kurve zeigt erst eine Latenzzeit von etwa 13 Minuten, dann sinkt der Wachstumswert und erreicht nach 25 Minuten ein Minimum. Die darauf folgende Beschleunigung passiert nach 33 Minuten den Dunkelwert und erreicht das erste Maximum nach 41 Minuten. Dann fällt das Wachstum weiter, passiert nach 61 Minuten zum zweiten Mal den Dunkelwert und erreicht ein zweites Minimum. Dieses wird von einem schwachen zweiten Maximum gefolgt.

Die Vergleichung mit den vorigen Lichtwachstumsreaktionen ergibt auch hier wieder ein ähnliches Resultat: Minimum und Maximum erscheinen später und die maximale Verzögerung und Beschleunigung sind grösser als in den vorigen Kurven. Neu ist für diese Lichtmenge das Auftreten eines zweiten Maximums. Während die vorigen Kurven schon eine Andeutung von einem zweiten Minimum besassen, aber dann weiter ein konstantes Wachstum zeigten, tritt in dieser Kurve das zweite Minimum deutlich hervor. Man bekommt den Eindruck, dass die starken Ausschläge des ersten Minimums und Maximums noch fortklingen in dem zweiten Minimum und Maximum, während in den vorigen Kurven wo diese ersten Ausschläge schwächer waren, sie auch sofort abklingen konnten.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 1000×800 M. K. S.

Tabelle 60.

Versuchsnummer	Total-länge						
555 ^I							152
555 ^{II}						172	162
557 ^{III}	36	158	158	143	166	148	150
558 ^I	33					202	214
558 ^{II}	38						
558 ^{III}	41				112	116	118

Tabelle 60. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung							
555 ^I	162	162	162	162	162	166	166	160
555 ^{II}	162	156	150	156	156	154	150	150
557 ^{III}	148	148	150	148	154	153	145	146
558 ^I	210	210	204	200	194	178	180	184
558 ^{II}	156	150	140	132	120	134	140	138
558 ^{III}	112	112	120	130	130	126	120	116

Versuchs- nummer	Licht ↑		Fortsetzung				
555 ^I	160	172	168	130	110	107	138
555 ^{II}	150	146	138	122	92	76	108
557 ^{III}	154	155	157	138	118	104	114
558 ^I	198	186	170	136	112	102	116
558 ^{II}	132	132	144	122	100	86	118
558 ^{III}	122	128	118	103	82	73	78

Versuchs- nummer	Fortsetzung			1 Stunde			
555 ^I	160	166	172	162	162	156	150
555 ^{II}	148	174	166	144	126	116	124
557 ^{III}	136	124	124	124	116	116	116
558 ^I	132	146	154	148	148	156	150
558 ^{II}	190	210	202	176	148	130	120
558 ^{III}	150	184	178	157	134	110	94

Tabelle 60. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						2 Stunden
555 ^I	156	156	154	150	150	150	1 46
555 ^{II}	120	124	126	128	128	128	1 24
557 ^{III}	126	132	134	132	130	124	
558 ^I	140	144	150	142	128	113	1 10
558 ^{II}	116	112	116	118	112	112	1 20
558 ^{III}	84	86	94	108	110	106	1 04

Versuchs- nummer	Fortsetzung			
555 ^I				
555 ^{II}	124	124	122	116
557 ^{III}				
558 ^I	120	140	134	146
558 ^{II}	130	130	126	120
558 ^{III}	104	102		

Tabelle 61.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung :	Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung :
555 ^I	30 Min.	8,5 μ /Min.	54 Min.	2 μ /Min.
555 ^{II}	30 "	10 "	48 "	6 "
557 ^{III}	30 "	8 "	42 "	-2 "
558 ^I	30 "	10 "	54 "	0 "
558 ^{II}	30 "	8 "	48 "	14 "
558 ^{III}	30 "	8 "	48 "	10 "

Mittelwert:	30 Min.	8,5 μ /Min.	49 Min.	5 μ /Min.
-------------	---------	-----------------	---------	---------------

Auch bei dieser Lichtmenge finden wir ähnliche Verhältnisse, wie bei den vorigen. Die Latenzzeit (Figur 7) beträgt ungefähr 12 Minuten; die Wachstumsverzögerung hält der grösseren Lichtmenge zufolge länger an und das Wachstum erreicht erst nach 30 Minuten den Minimumwert. Die maximale Verzögerung ist bedeutend grösser ($8,5 \mu/\text{Min.}$) als in den vorigen Kurven. Nach dem Minimum steigt die Kurve wieder an, geht nach 41 Minuten durch den Dunkelwert und erreicht nach 50 Minuten das erste Maximum. Dann fällt die Kurve wieder, geht nach 65 Minuten abermals durch den Dunkelwert und zeigt dann ein lang ausgezogenes zweites Minimum. Die Kurve bleibt während der weiteren Versuchsdauer unter dem Dunkelwert.

Wir finden also auch hier, dass bei erhöhter Lichtmenge die Ausschläge grösser werden und dabei später auftreten, als bei den kleineren Lichtmengen.

Als neue Erscheinung zeigt die Wachstumskurve bei dieser grossen Lichtmenge eine Tendenz, um nach den ersten beiden Ausschlägen einige Zeit unterhalb dem Dunkelwert zu bleiben, sodass das zweite Maximum, so weit es hier noch vorhanden ist, auch unterhalb der Dunkellinie liegt. In den individuellen Kurven tritt dieses zweite Maximum manchmal noch deutlich hervor, so z.B. in dem Versuch 558¹¹¹.

§ 22. Diskussion der Ergebnisse.

Wir wollen jetzt untersuchen, was diese Lichtwachstumsreaktionen uns über die phototropischen Krümmungen bei subapikaler Belichtung aussagen. Aus den Kurven geht deutlich hervor, dass die maximale Verzögerung und Beschleunigung mit steigenden Lichtmengen grösser werden. Daraus ergibt sich für die phototropische Krümmung:

Wenn man die Zone VII einer Koleoptile einseitig belichtet mit einer Lichtmenge zwischen etwa 8000 und 800000 M.K.S., so wird der Keimling auf diese Lichtmenge mit einer positiven Bewegung reagieren, welche bald von einer

Zone VII

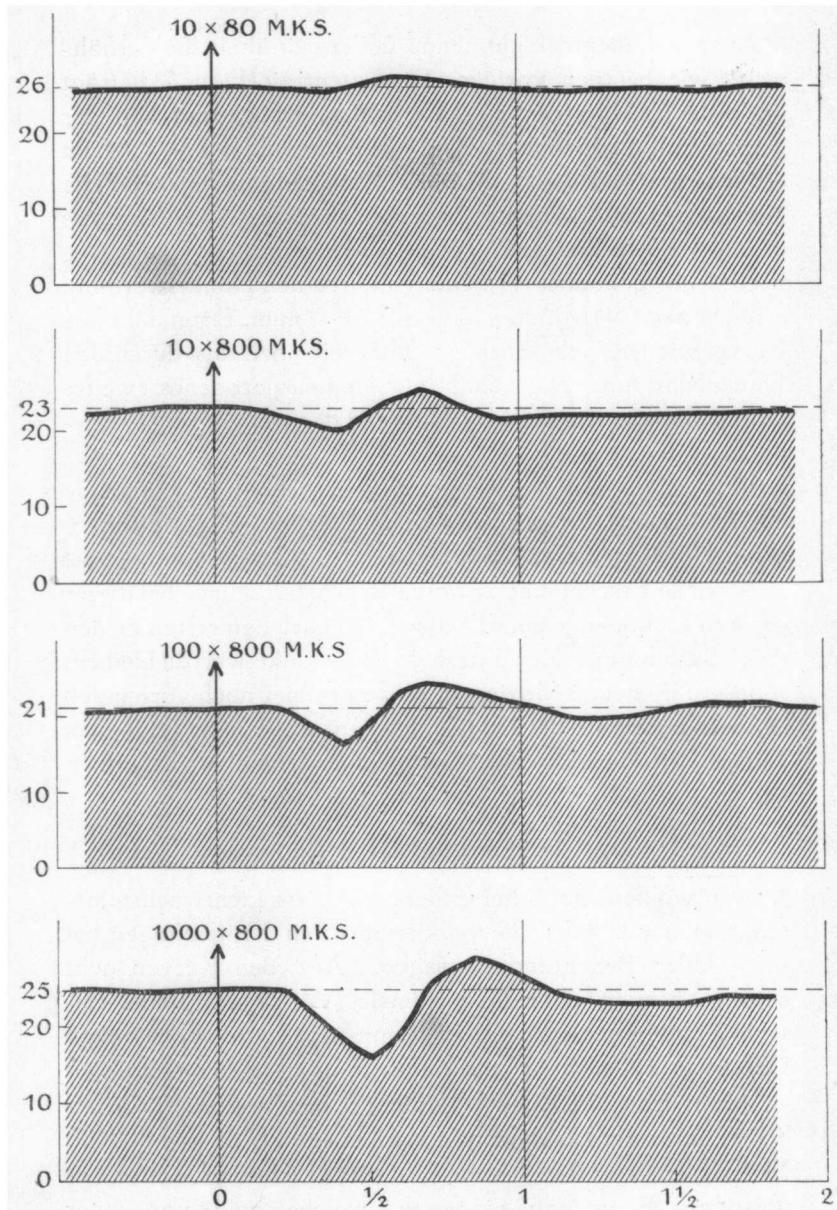


Fig. 7.

Die Lichtwachstumsreaktionen der Zone VII.
 Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute. Abszisse: Zeit in Stunden.
 Der Augenblick des Belichtungsanfangs wird durch den Pfeil angegeben.

negativen abgelöst wird. Am besten ist dieses wieder zu sehen, wenn man in eine graphische Darstellung die Reaktionen der Licht- und Dunkelflanken zusammen einträgt. In Figur 8 ist dies geschehen für den Fall, dass die einseitige Belichtung 800000 M.K.S. beträgt. Die Dunkelflanke bekommt etwa 27000 M.K.S. Da ich von dieser Lichtmenge keine Reaktion besitze, habe ich die Reaktionen von 800 und

Zone VII

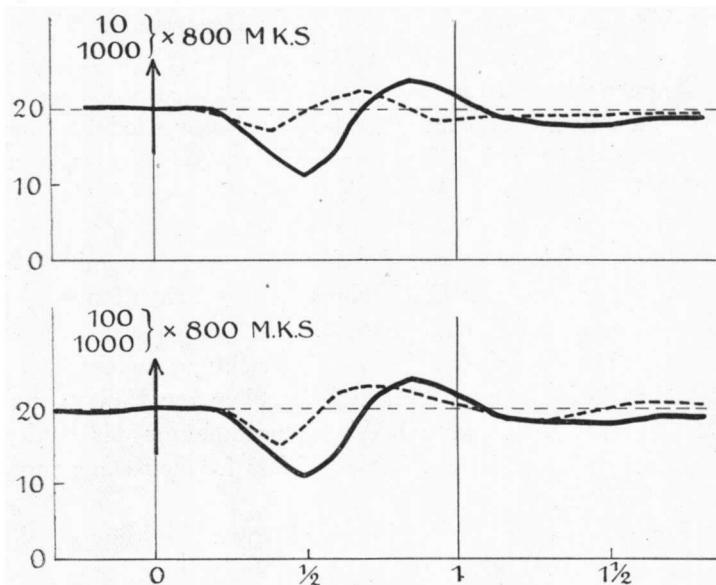


Fig. 8.

Die Lichtwachstumsreaktionen welche bei einseitiger Belichtung der Zone VII mit 1000×800 M. K. S. an Licht- und Dunkelflanke auftreten, unter der Annahme, dass der Lichtabfall 100:1 (oben) oder 10:1 beträgt. Die Reaktion der Lichtflanke ist gezogen, die der Dunkelflanke gestrichelt.

Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs ist durch einen Pfeil angedeutet.

80000 M.K.S. eingetragen. Die erwünschte Reaktion liegt zwischen diesen beiden. Aus dieser Figur lassen sich bezüg-

lich der phototropischen Krümmung folgende Einzelheiten ableiten:

1. Nach der Belichtung tritt erst eine Latenzzeit ein von etwa 12 Minuten, während welcher Zeit die beiden Flanken denselben Wachstumswert beibehalten, wie vor der Belichtung.
2. Nach Beendigung dieser Latenzzeit nimmt das Wachstum an beiden Flanken ab, jedoch an der Vorderseite stärker als an der Hinterseite. Auch tritt das Minimum an der Vorderseite später auf als an der Hinterseite.

Aus dieser ungleichen Wachstumsverzögerung wird eine positive Krümmung resultieren.

3. Nach dem Minimum steigt das Wachstum wieder an und zwar verläuft die Kurve an der Vorderseite steiler als an der Hinterseite, sodass nach einiger Zeit die Vorderseite einen höheren Wachstumswert aufweist.
4. Da das Maximum an der Lichtflanke höher und später auftritt als an der Dunkelflanke, wird sich hieraus eine negative Bewegung ergeben.

Nicht nur über die Bewegungsrichtung, sondern auch über die Bewegungsschnelligkeit geben die Figuren uns Aufschluss. Denn die Wachstumsdifferenz der beiden Kurven ist zu jeder Zeit ein Mass für die Krümmungsschnelligkeit.

Figur 8 sagt uns z.B., dass nach etwa 15 Minuten die Wachstumsdifferenz sehr klein anfängt, dann allmählig grösser wird und nach etwa 35 Minuten einen Maximalwert erreicht. Dann nimmt die Wachstumsdifferenz wieder allmählig ab. Denselben Verlauf muss natürlich die Krümmungsschnelligkeit aufweisen.

Dasselbe finden wir nun auch mehr oder weniger in der negativen Bewegungsphase. Auch hier beginnt die Bewegung erst langsam, wird grösser, erreicht einen Maximumwert und nimmt dann wieder ab.

Was die Grösse der positiven und negativen Krümmungs-

bewegungen anbetrifft, so zeigt die Figur 8 deutlich, dass die positive Krümmungsphase grösser ist als die negative.^{19d9}

Wir haben bisher nur die beiden ersten Krümmungsphasen berücksichtigt. Aus der Figur 8 geht aber hervor, dass nach der negativen Phase die beiden Reaktionen an Vorder- und Hinterseite wieder divergieren: Die Vorderseite wächst langsamer. Es muss also wieder eine positive Krümmungsbewegung eintreten. Diese Bewegung ist zwar nicht so stark wie die beiden vorigen, aber dafür währt sie so viel länger. Wir können bei der einseitigen Zonenbelichtung also drei Krümmungsphasen unterscheiden:

1. eine kurzdauernde positive Phase:
2. eine kurzdauernde negative Phase, welche kleiner ist als die positive Phase.
3. eine länger dauernde zweite positive Phase.

Die phototropischen Krümmungen, welche nach Belichtung von Zonen von 2 mm. auftreten, sind bisher nur von Wilschke (54) studiert worden. Wilschke, dem es darum zu tun war, die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit bei der Koleoptile von *Avena* zu studieren, bestimmte die Lichtmenge, bei welcher die erste deutliche Krümmung auftrat. Wilschke untersuchte zu diesem Zweck 4 Zonen: Die Spitzenzone, eine Zone in der Region des stärksten Wachstums, eine Zone in der untern Koleoptilbasis und eine Zone des Hypokotyls.

Unsere Ergebnisse betreffende Zone VII sind am besten zu vergleichen mit den Resultaten, welche Wilschke erhielt mit der Zone in der Region des stärksten Wachstums. Dies war eine Zone von 2 mm. deren Entfernung von der Spitze 5 bis 7 mm. betrug, also vergleichbar mit unserer Zone VII. Wilschke fand nun bei 675 M.K.S (15 × 45 M.K.S.) keine Krümmung.

Überhaupt trat in seinen Versuchen nie eine Krümmung unterhalb 8100 M.K.S. ein. Bei 8100 M.K.S. (30 Min.

× 4,5 M.K.) fand Wilschke eine fragliche Krümmung, ebenso bei 12150 M.K.S. (45 Min × 4,5 M.K.). Bei 16200 M.K.S. fand er die ersten deutlichen Krümmungen, womit Wilschke Krümmungen bezeichnet, welche mit der Normale einen Winkel von 40° bis 60° bilden, also ziemlich starke Krümmungen. Deutliche Krümmungen traten ferner auf bei 20250, 24300 und 28350 M.K.S. Aus den Lichtwachstumsreaktionen lässt sich ableiten, dass 800 M.K.S. keine makroskopisch sichtbare Krümmung verursachen wird. Dagegen wird bei 8000 M.K.S. eine, wenn auch schwache Krümmung auftreten. Die Übereinstimmung mit den Ergebnissen Wilschkes ist also eine sehr befriedigende.

Ferner bieten die Untersuchungen von Wilschke keine Punkte zur Vergleichung mit den, an den Lichtwachstumsreaktionen gewonnenen, Ergebnissen. Da Wilschke nur das Endresultat, nicht aber den zeitlichen Verlauf des Krümmungsprozesses beobachtete, ist es auch nicht möglich zu kontrollieren, ob die aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleiteten drei Krümmungsphasen sich in den Versuchen von Wilschke vorfanden. Wir werden aber später, bei der Besprechung der Lichtwachstumsreaktionen, welche bei Belichtung der Basis auftreten, einen andern Weg kennen lernen, um diese Vergleichung auszuführen.

2. Zone II.

§ 23. Methode.

Für die Belichtung der Zone II (2—4 mm.) kann die Versuchsanordnung etwas vereinfacht werden. (Figur 9.)

Um die oberen 2 mm. der Spitze zu verdunkeln, ist an der Unterseite des Goldplättchens G ein dünnes Ebonitkäppchen E befestigt, dessen innerer parafinierter Hohlraum eine Höhe von genau 2 mm. besitzt. Die Verdunklung

des unteren Koleoptilteiles geschieht in derselben Weise wie bei der Zone VII (Figur 6). Weil die Spitze viel lichtempfindlicher ist als die Basis kommt es bei diesen Versuchen noch mehr als bei der vorigen Serie darauf an, dass nur die zu untersuchendes Zone belichtet wird und dass das Käppchen keine Lichtstrahlen nach der Spitze hindurchlässt. Durch Einschaltung eines Diaphragmas zwischen Lichtquelle und Spiegel kann dafür gesorgt werden, dass das Lichtbündel nur parallel gerichtete Strahlen enthält. Durch denselben Krontollversuch, wie in der vorigen Serie, konnte ich mich davon überzeugen, dass die Spitze kein Licht bekommt. Ersetzt man den Keimling durch einen Streifen photographischen Papiers, so zeigt sich nach Entwicklung desselben, dass nur die Zone II Licht erhalten hat.

Die Untersuchung der Zone II hatte insofern besonderen Wert, weil sie Aufschluss geben musste über die Frage, wo die Grenze der Spitze liegt. Aus Versuchen von Went jr. wissen wir, dass die Spitze auf Belichtung mit einer langen Lichtwachstumsreaktion reagiert. Aus der vorigen Versuchsreihe konnten wir schliessen, dass die Basiszone VII nur im stande ist, mit einer kurzen Reaktion auf eine Belichtung zu antworten. Wir haben also in der Lichtwachstumsreaktion eine physiologische Eigenschaft, womit es möglich ist zu entscheiden welche Zonen zum subapikalen Teil und welche zur Spitze gehören, immerhin in physiologischem Sinne.

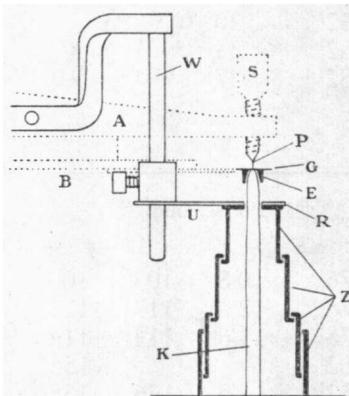


Fig. 9.

Verdunklungsapparat (gezogen) und seine Befestigung an dem Auxanometer (punktiert). Belichtung der Zone II.

Weitere Erklärung in Text.

Die folgenden Versuche werden uns zeigen, wie wir die Zone II auffassen müssen.

§ 24. Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×80 M.K.S.

Table 62.

Versuchs- nummer	Xeophyl- lange	Vergleichende Werte der Lichtwachstumsreaktionen					
		Zeit der Kultur	Zeit der Beleuchtung	Zeit der Verdunstung	Zeit der Verdunstung	Zeit der Verdunstung	Zeit der Verdunstung
576 ^I	108	116	114	116	114	116	116
576 ^{II}	120	117	122	116	114	112	110
578 ^I	116	114	114	114	114	114	116
582 ^I	30						
582 ^{II}	34						
582 ^{III}	37						

Versuchs- nummer	Vergleichende Werte der Lichtwachstumsreaktionen					
	Zeit der Zone	Zeit der Verdunstung				
576 ^I	96	96	95	95	97	106
576 ^{II}	116	114	112	112	110	106
578 ^I	114	114	114	114	116	120
582 ^I						
582 ^{II}	140	136	138	146	144	146
582 ^{III}	146	142	146	142	144	138

Versuchs- nummer	Vergleichende Werte der Lichtwachstumsreaktionen					
	Zeit der Zone	Zeit der Verdunstung				
576 ^I	95	104	104	108	116	114
576 ^{II}	113	116	112	112	106	104
578 ^I	118	113	114	118	120	113
582 ^I						
582 ^{II}	146	150	150	150	152	150
582 ^{III}	134	136	134	130	132	130

Tabelle 62. Fortsetzung.

Versuchsnummer	Fortsetzung					1 Stunde			
576 ^I	118	117	116	114	116	120	117	122	
576 ^{II}	100	98	102	108	114	116	120	120	
578 ^I	108	104	100	98	98	94	94	94	
582 ^I	162	162	154	150	150	150	156	160	
582 ^{II}	152	152	150	150	146	150	150	150	
582 ^{III}	126	126	126	124	128	134	142	146	

Versuchsnummer	Fortsetzung					2 Stunden			
576 ^I	116	114	112	110	106	113	116	120	
576 ^{II}	120	120	124	120	114	106	104	105	106
578 ^I	96	96	96	92	90	88	84	88	87
582 ^I	152	146	142	140	136	138	146	144	142
582 ^{II}	148	146	142	146	142	144	144	138	134
582 ^{III}	142	138	130	130	134	134	133	132	134

Versuchsnummer	Fortsetzung					3 Stunden			
576 ^I									
576 ^{II}	106	112	112	116	112				
578 ^I	92	88	88	90	84	85	87	93	
582 ^I	146	146	146	150	150				
582 ^{II}	134	134							
582 ^{III}	130	130	138	138	130	132	132	130	128

Den Mittelwert aus diesen sechs Reaktionen findet man in Figur 10. Es zeigt sich, dass diese Lichtmenge das Wachstum nicht nennenswert beeinflusst. Wohl ist eine Andeutung von einer langen Reaktion vorhanden, aber diese ist so schwach ausgeprägt, dass man sich fragen muss,

ob das Licht, welches innerhalb der Koleoptile nach der Spitze reflektiert wird, nicht diese Reaktion verursacht. Wir wissen, dass die Spitze viel lichtempfindlicher ist als die Basis. Nach Sierp und Seybold (45) ist der äusserste $\frac{1}{4}$ mm. der Spitze sogar 36000 Mal so empfindlich als der ganze übrige Koleoptilteil. Hinsichtlich dieser grossen Empfindlichkeit der Spitze ist es also sehr gut möglich, dass das äusserst schwache Licht, das die Spitze durch Reflexion innerhalb der Koleoptilwand empfängt, der Anlass ist zu einer schwachen langen Reaktion.

Von einer kurzen Reaktion findet sich bei dieser Lichtmenge keine Spur, im Gegensatz zu der Zone VII, welche bei dieser Lichtmenge eine schwache kurze Reaktion ergab.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100×80 M.K.S.

Tabelle 63.

Versuchsnummer	Koleoptillänge	108	108	108	108	102	102
332	—	108	108	108	108	102	102
335 ^I	24			156	168	174	168
— II	29	195	186	186	195	195	198
— III	34	162	150	138	132	150	144
— IV	37	144	138	132	126	120	120
337 ^I	—		174	174	174	174	180

Versuchsnummer	Fortsetzung		Licht						
			↑						
332	99	96	96	102	108	114	111	108	105
335 ^I	168	174	180	192	192	189	180	180	174
— II	210	204	195	192	183	174	174	192	195
— III	144	138	135	132	138	138	132	138	150
— IV	120	123	120	120	126	120	114	108	126
337 ^I	184	174	174	168	168	162	162	168	168

Tabelle 63. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung		1 Stunde								
			102	99	108	117	117	108	96	90	87
332			174	171	189	198	198	180	174	162	168
335 ^I			— II	174	174	174	16.2	162	168	162	162
— III			— IV	150	150	144	13.8	138	156	150	144
— IV			337 ^I	126	126	120	12.0	114	102	96	99
				162	156	144	13.8	141	141	150	156
											159

Versuchs- nummer	Fortsetzung		2 Stunden								
			90	93	93	96	99	102	105	108	102
332			335 ^I	180	192	195	186	18.6	195	195	198
— II			— III	153	159	168	159	15.6	156	159	162
— IV			— IV	138	132	126	120	12.0	120	123	120
337 ^I				99	102	102	96	9.6	96	96	96
				156	156	156	159	16.2	162	162	159
											159

Diese Lichtmenge ruft in den angeführten Versuchen keine deutliche Lichtwachstumsreaktion hervor. In einigen Versuchen (z.B. 335 IV) tritt ein Minimum nach 30 Minuten ein, welches auf eine kurze Reaktion hindeutet. Der Mittelwert der Reaktionen (Figur 10) zeigt ein wenig geändertes Wachstum. Nur eine schwach ausgeprägte kurze Reaktion ist sichtbar.

Dieselbe Lichtmenge ruft, wie wir gesehen haben, in der Zone VII eine ausgeprägte kurze Reaktion hervor, was auf eine grössere Lichtempfindlichkeit schliessen lässt.

Wir wissen, dass die Zone VII sich von der Zone II durch ein stärkeres Streckungswachstum unterscheidet. Die Lichtwachstumsreaktionen legen die Vermutung nahe, dass zwischen Wachstumsgrösse und Lichtempfindlichkeit der *subapikalen Zonen* eine Beziehung in dem Sinne besteht, dass

Zone II

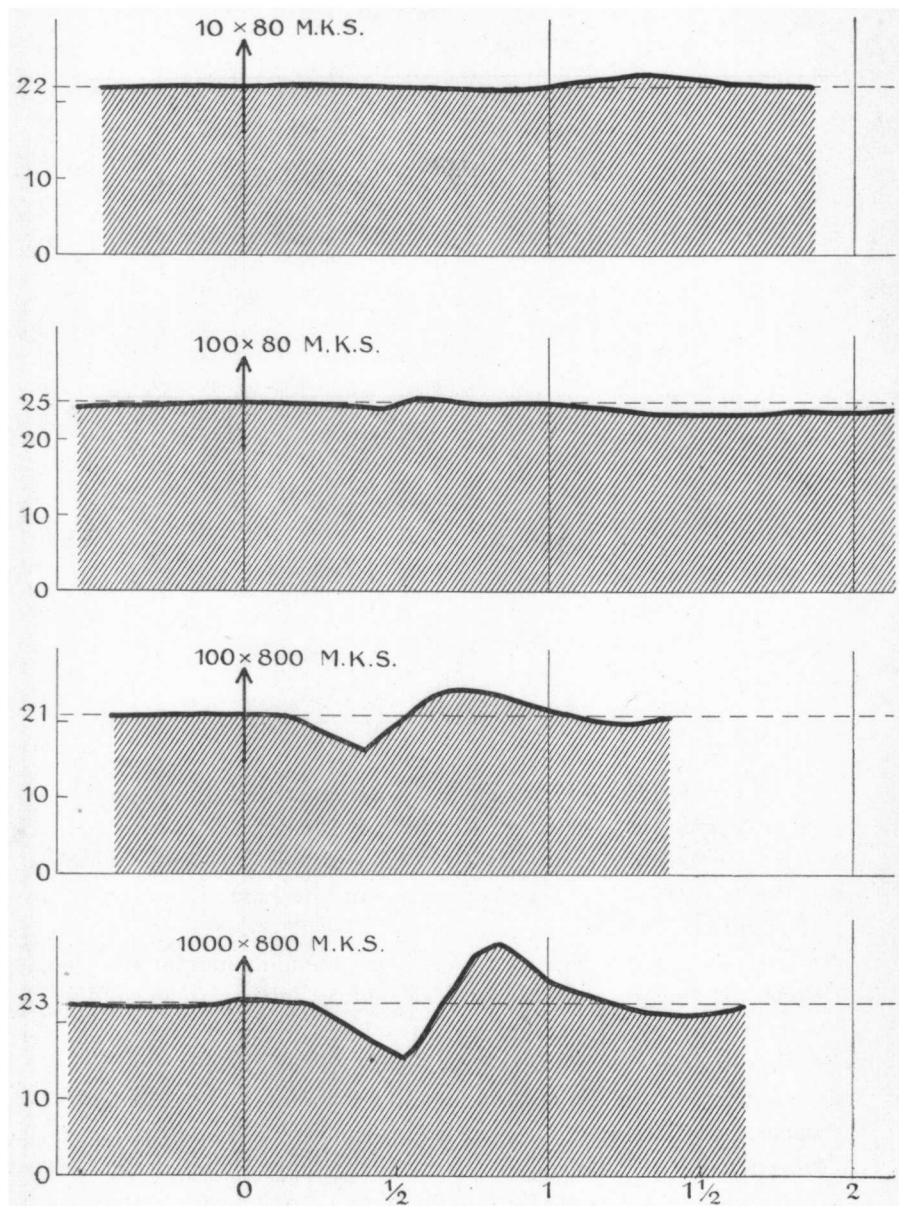


Fig. 10.

Die Lichtwachstumsreaktionen der Zone II.
Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs ist durch einen Pfeil angegeben.

die Lichtempfindlichkeit am grössten ist in denjenigen Zonen, welche das stärkste Streckungswachstum aufweisen.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100 × 800 M. K. S.

Tabelle 64.

Versuchs-nummer	Koleoptil-länge.								
330 ^{III}	44								
338 ^{II}	38.5								
341 ^I	29								
— ^{II}	35	126	126	150	144	138	141	144	
				120	120	114	108	108	

Versuchs-nummer	Fortsetzung							
330 ^{III}							150	150
338 ^{II}				150	150	150	150	156
341 ^I	141	138	132	138	138	132	132	138
— ^{II}	108	108	111	108	108	111	114	111

Versuchs-nummer	Fortsetzung							
330 ^{III}	132	132	132	138	132	126	126	132
338 ^{II}	156	156	156	153	156	144	132	150
341 ^I	138	138	138	138	141	138	138	138
— ^{II}	111	114	120	120	114	114	120	123

Versuchs-nummer	Fortsetzung	Licht						
		↑						
330 ^{III}	126	120	120	120	108	90	78	90
328 ^{II}	144	138	144	126	126	114	99	132
341 ^I	132	135	135	132	132	120	108	123
— ^{II}	120	114	114	114	114	102	84	99

Tabelle 64. Fortsetzung.

Tabelle 65.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
330 ^{III}	24 Min.	5,5 μ /Min.	42 Min.	2,5 μ /Min.
338 ^{II}	24 "	6,5 "	48 "	7 "
341 ^I	24 "	4 "	42 "	1 "
341 ^{II}	24 "	5 "	42 "	3 "
Mittelwert:	24 Min.	5 μ /Min.	43,5 Min.	3,5 μ /Min.

Diese Lichtmenge bewirkt eine kurze Reaktion, welche verglichen mit derselben Reaktion bei Zone VII eine grosse Ähnlichkeit mit dieser aufweist. Minimum und Maximum fallen in beiden Kurven ungefähr zu gleicher Zeit, und sogar die Ausschläge derselben sind gleich gross.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 1000 \times 800 M. K. S.

Tabelle 66.

Versuchs- nummer	Koleoptil- länge								
572	25	110	110	108	112	112	112	112	112
578 ^{II}	41			88	87	92		88	
580 ^{II}	37								
581	30								

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
572	10	6	118	116	112	112	110	110	106
578 ^{II}	8	8	90	84	85	87	93	94	96
580 ^{II}				200	193	180	170	172	174
581	14	0	138	150	156	154	156	158	160

Tabelle 66. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung		Licht ↑						
572	100	104	106	106	104	92	78	70	
578 ^{II}	96	95	95	96	104	108	96	78	
580 ^{II}	174	178	186	182	176	152	136	126	
581	164	170	168	170	172	152	134	134	

Versuchs- nummer	Fortsetzung		1 Stunde						
572	66	120	156	152	130	114	104	100	
578 ^{II}	68	73	152	164	136	118	112	104	
580 ^{II}	168	212	228	192	166	158	156	146	
581	196	210	224	213	210	198	194	192	

Versuchs- nummer	Fortsetzung		2 Stunden						
572	98	96	106	124	128	126	120	120	122
578 ^{II}	100	94	94	96	100	104			
580 ^{II}	146	146	154	168	144				
581	196	194	196	194	196	194	194	194	192

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
572	122	120	120	120	124	126	124		
578 ^{II}									
580 ^{II}									
581	186	178	168	164					

Tabelle 67.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
572	36 Min.	6 μ /Min.	48 Min.	8 μ /Min.
578 ^{II}	36 "	5 "	54 "	10 "
580 ^{II}	30 "	8 "	48 "	6 "
581	27 "	8 "	48 "	6 "
Mittelwert:	32 Min.	7 μ /Min.	49,5 Min.	7,5 μ /Min.

Auch diese Lichtmenge gibt eine Reaktion, welche grösstenteils übereinstimmt mit der in Zone VII bei derselben Lichtmenge erzielten Reaktion. Das Minimum tritt in Zone VII und Zone II resp. nach 30 und 30 Minuten auf, während das erste Maximum resp. nach 49 und 49,5 Minuten folgt. Die Ausschläge sind aber etwas verschieden, und bei der Zone II ist es eigenartig, dass der Ausschlag des ersten Maximums grösser ist, als der des ersten Minimums. Beide Zonen stimmen darin überein, dass die beiden Ausschläge gefolgt werden von einer Wachstumsverzögerung.

§ 25. Diskussion der Ergebnisse.

Was uns bei der Betrachtung sämtlicher Reaktionen der Zone II sofort auffällt, ist die grosse Übereinstimmung mit den Reaktionen der Zone VII. Abgesehen von kleinen Unterschieden, worauf bei der Besprechung der betreffenden Lichtwachstumsreaktionen schon hingewiesen wurde, zeigen die beiden Zonen, was ihre Lichtwachstumsreaktionen anbetrifft, folgende Ähnlichkeiten:

1. 800 M.K.S. verursacht eine schwache kaum merkliche Reaktion.

2. Grössere Lichtmengen (8000, 80000 und 800000 M.K.S.) haben eine kurze Reaktion zur Folge.
3. Mit der Lichtmenge nimmt der Inhalt der ersten Wachstumsverzögerung zu und zwar in zweierlei Art:
 - a) das Minimum wird tiefer;
 - b) die Verzögerung hält länger an.

In ähnlicher Weise nimmt auch der Inhalt der ersten Beschleunigung zu, doch bleibt diese meistens bedeutend kleiner als die vorangegangene Verzögerung.

Für die phototropischen Krümmungen bei einseitiger Beleuchtung der Zone II lässt sich ungefähr dasselbe ableiten wie für Zone VII. Auch hier kann man durch Übereinanderlagerung der Lichtwachstumsreaktionen, welche an den antagonistischen Flanken auftreten, zeigen, dass erst eine positive, dann eine negative und zuletzt wieder eine positive Phase auftreten müssen.

Die Figur 11 zeigt dies für den Fall, dass die einseitige Belichtung 1000×800 M.K.S. beträgt. In der oberen Kurve wurde angenommen, dass die Dunkelflanke 100×80 M.K.S. in der unteren, dass dieselbe 100×800 M.K.S. empfängt. In Wirklichkeit erhält die hintere Hälfte eine Lichtmenge, welche zwischen diesen beiden Werten liegt.

Die grosse Übereinstimmung der Lichtwachstumsreaktionen bei Belichtung der Zonen VII und II weist darauf hin, dass beide Zonen in physiologischer Hinsicht sich sehr ähnlich sind. Zone II gehört also, gerade wie Zone VII, in physiologischem Sinne zur Basis. Da man bei dem Wort „Basis“ aber immer an einen unteren Teil denkt scheint es mir besser von „subapikalem Teil“ zu reden, womit ich diejenigen Zonen der Koleoptile bezeichne, welche bei allseitiger Belichtung nur mit kurzen Reaktionen antworten, wie es bisher für die Zonen II und VII nachgewiesen wurde. Der subapikale Teil fängt also etwa 2 mm. unterhalb der Spitze an.

Die gleichartige Reaktion der beiden subapikalen Zonen hängt mit ihrer physiologischen Funktion zusammen. Von

einer Koleoptile haben Spitze und subapikaler Teil, wie bekannt, verschiedene Funktion: die Spitze produziert wachstumfördernde Stoffe, welche in dem subapikalen Teil das Wachstum induzieren. Die äusserste Spitze wächst nicht oder nur sehr wenig: in dem subapikalen Teil dagegen sind die Zellen in Streckung begriffen.

Went jr. (53b) hat nachgewiesen, dass Spitze und subapikaler Teil verschiedene Lichtwachstumsreaktionen er-

Zone II

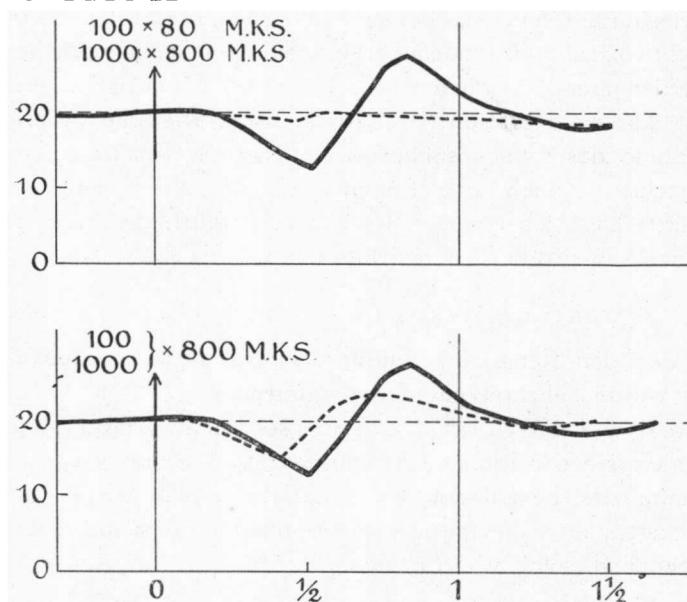


Fig. 11.

Die Lichtwachstumsreaktionen, welche bei einseitiger Belichtung der Zone II mit 1000×800 M.K.S. an Licht- und Dunkelflanke erfolgen unter der Annahme, dass der Lichtabfall 100 : 1 (oben) oder 10 : 1 (unten) beträgt. Die Reaktion der Lichtflanke ist gezogen, die der Dunkelflanke gestrichelt.

Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs ist durch einen Pfeil angedeutet.

geben: die Spitze reagiert auf allseitiger Belichtung mit einer langen Reaktion, der subapikale Teil mit einer kurzen. Wenn man eine Koleoptile total belichtet, bekommt man die Resultante beider Reaktionen. Es bestand nun die Möglichkeit, dass auch der subapikale Teil in seinen verschiedenen Zonen verschiedene Lichtwachstumsreaktionen aufweisen würde. Die von mir ausgeführten Versuche haben nun gezeigt, dass zwei verschiedene Zonen, von denen die eine kurz unterhalb der Spitze, die andere in der Zone des starken Streckungswachstums gelegen ist, dieselben Reaktionen ergeben. Dies weist darauf hin, dass der subapikale Teil in Bezug auf seine Lichtwachstumsreaktion als ein einheitliches Organ bezeichnet werden muss, von dem jede Zone für sich bei Belichtung nur mit kurzen Reaktionen reagieren kann, während bei Belichtung des totalen subapikalen Teiles die Reaktionen der einzelnen Zonen sich summieren. Um dieses näher zu prüfen habe ich einige Versuche ausgeführt, bei denen der ganze subapikale Teil belichtet wurde.

3. Belichtung des totalen subapikalen Teiles.

Von den Keimlingen wurde 2 mm. der Spitze verdunkelt. Es wurde belichtet mit den Lichtmengen 10×800 M.K.S. und 1000×800 M.K.S. Da bei den subapikalen Belichtungen die Grösse der Lichtwachstumsreaktionen abhängt von der Länge des belichteten Koleoptilteiles wurde Sorge dafür getragen, dass die mittlere Koleoptillänge bei beiden Lichtmengen dieselbe war (31 mm.).

§ 26. Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×800 M.K.S.

T a b l e 68.

Versuchsnummer	Koleoptillänge	26	22	21	21	22	22	21	21	21
315 ^{III}										
316 ^{II}	36	27	27	27	27	27	26,5	28	27	25

Tabelle 68. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung					Licht			
						↑			
315 ^{III}	21,5	21	22	22,5	23	22,5	22		18,5
316 ^{II}	25	25	25	25,5	24,5	23,5	22		16,5
Versuchs- nummer	Fortsetzung					1 Stunde			
	14,5	20	26	26	25	22	20	19	19
315 ^{III}	15	18	22,5	24	23	21	17	17	16
Versuchs- nummer	Fortsetzung					2 Stunden			
	21	21,5	23	23	23	23,5	23	23	23
315 ^{III}	17	16,5	15,5	15,5	14	14	15	16	
Versuchs- nummer	Fortsetzung								
	23	21,5	21	21,5	22,5	22,5	22,5	22	
Versuchs- nummer	3 Stunden		Fortsetzung						
	315 ^{III}	22	21,5	21,5	21,5	21,5	21,5		
316 ^{II}									

Tabelle 69.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
315 ^{III}	24 Min.	8,5 μ /Min.	39 Min.	3,5 μ /Min.
316 ^{II}	24 "	8,5 "	42 "	5,5 "
Mittelwert:	24 Min.	8,5 μ /Min.	40,5 Min.	4,5 μ /Min.

Der Mittelwert in Figur 12 zeigt uns, dass eine Lichtmenge von 8000 M.K.S., bei Belichtung des totalen subapikalen Teiles, eine viel stärkere Reaktion verursacht als bei Zonenbelichtung. Maximum und Minimum fallen bei Zone VII und bei totaler Belichtung des subapikalen Teiles zu gleicher Zeit. Den einzigen grossen Unterschied bilden die stärkeren Ausschläge der Verzögerung und Beschleunigung. Hieraus geht mit Deutlichkeit hervor, dass

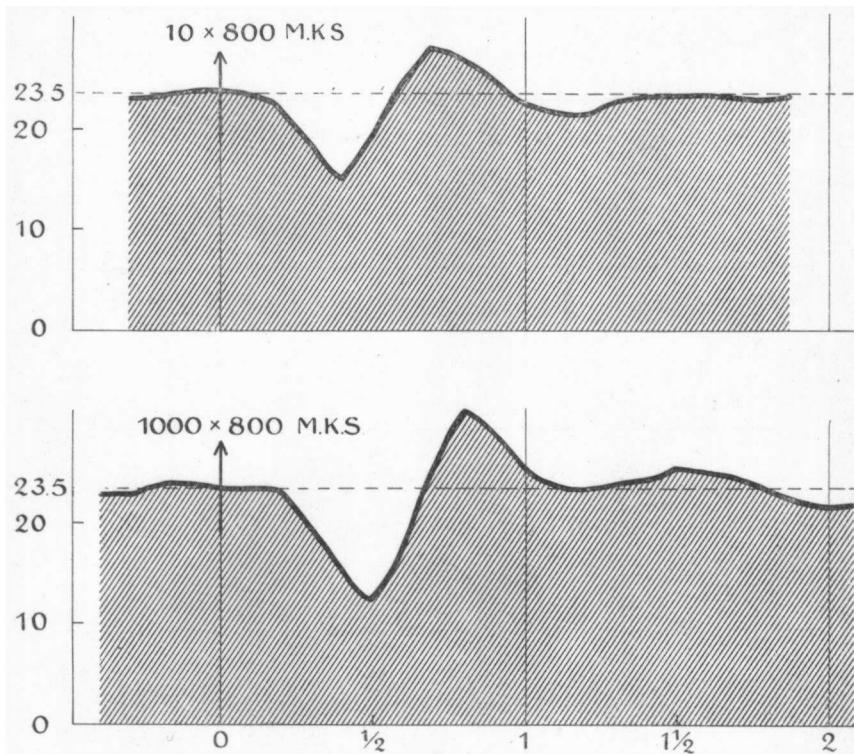


Fig. 12.

Lichtwachstumsreaktionen bei Belichtung des ganzen subapikalen Teiles
(die Spitze 2 mm verdunkelt).

Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs ist durch einen Pfeil angedeutet.

die Grösse einer Lichtwachstumsreaktion bei subapikaler Belichtung bestimmt wird von der Länge der belichteten Zone.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 1000×800 M. K. S.

T a b e l l e 70.

Versuchsnummer	Koleoptil-länge									
315 ^{IV}	30	21,5	21	21,5	22,5	22,5	22,5	22,5	22	22
316 ^I		2,5	24	25	25	25	25	25	24	
Versuchsnummer	Fortsetzung									Licht ↑
315 ^{IV}	22	21,5	21,5	21,5	21,5	21,5	21,5	21,5	22	17
316 ^I	25	25	25	27	26	2,5,5	25,5	25,5	25	21
Versuchsnummer	Fortsetzung									1 Stunde
315 ^{IV}	13	9,5	10	18	26	29	2,5	20,5	18,5	
316 ^I	15,5	14	25	36	34	29	2,5	25,5	27	
Versuchsnummer	Fortsetzung									2 Stunden
315 ^{IV}	19	20	23,5	23	20	18	17	16,5	17	
316 ^I	27	27	27	26,5	28	27	25	2,5	25	
Versuchsnummer	Fortsetzung									
315 ^{IV}	18	20	20	20	19	19	20	20	20	
316 ^I	25	25,5	24,5	23,5						

Tabelle 70. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	3 Stunden	Fortsetzung			
315 ^{IV}	21	20	20	20	19
316 ^I					

Tabelle 71.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung.	Nach :	Maximale Wachstumabe- schleunigung.
315 ^{IV}	30 Min.	11,5 μ /Min.	54 Min.	8 μ /Min.
316 ^I	30 "	11,5 "	42 "	10,5 "
Mittelwert:	30 Min.	11,5 μ /Min.	48 Min.	± 9 μ /Min.

Den Mittelwert aus diesen Reaktionen gibt Figur 12. Vergleichen wir diesen mit denen der Zonen VII und II bei denselben Lichtmengen (Figur 7 und 10), so fällt auch hier wieder auf, dass der ganze Verlauf der Reaktion der selbe ist. Das Minimum, welches bei den Zonen VII und II resp. nach 30 und 32 Minuten erreicht wird, stellt sich hier nach 30 Minuten ein. Das Maximum fällt bei den Zonen VII und II resp. nach 49 und 49,5 Minuten, während es bei Belichtung des subapikalen Teiles nach 48 Minuten auftritt.

Nur findet sich hier wieder ein Unterschied in der Ausschlagshöhe: Bei Belichtung des subapikalen Teiles liegt das Wachstumsminimum tiefer und das Maximum höher. Auch bei dieser grossen Lichtmenge kommen wir also zu dem Ergebnis, dass bei Belichtung eines subapikalen Teiles die Grösse der Lichtwachstumsreaktion von der Länge der belichteten Zone abhängt.

§ 27. Diskussion der Ergebnisse.

Aus dem oben Mitgeteilten können wir in der üblichen Weise die phototropische Krümmung bei einseitiger Belichtung ableiten. In diesem Falle ist es besonders leicht, da wir gezeigt haben, dass sowohl Belichtung der Zonen VII und II, als Belichtung des ganzen subapikalen Teiles nahezu dieselben Reaktionen hervorruft, wenigstens was die zeitliche Lage des ersten Minimums und Maximums anbetrifft. Während nun Zone VII und II auch in der Grösse der beiden ersten Wachstumswellen ziemlich gleich sind, zeigen sich bei Belichtung des subapikalen Teiles eine viel grössere Verzögerung und Beschleunigung, welche aufzufassen sind als das Gesammtresultat der verschiedenen Reaktionen. Dennoch darf man hier nicht ohne weiteres an eine einfache Summierung von Zonenreaktionen denken, denn es wäre sehr gut möglich, dass diese einzelnen Zonenreaktionen einander beeinflussen.

Da die zeitliche Lage von Minimum und Maximum bei Belichtung des subapikalen Teiles dieselbe ist als bei Zonenbelichtung und da ferner, wie gezeigt wurde, bei Belichtung des subapikalen Teiles die maximale Verzögerung und Beschleunigung beide zunehmen, lässt sich betreffs der phototropischen Krümmung dasselbe ableiten wie für Zonenbelichtung.

Bei einseitiger Belichtung des subapikalen Teiles muss die Krümmung folgendermassen verlaufen: Zuerst tritt eine Latenzzeit ein von mindestens 10 Minuten, dann fängt in dem ganzen belichteten Teil eine positive Krümmungsphase an, welche bis zu einem bestimmten Maximumwert an Schnelligkeit zunimmt, dann wieder sinkt und sogar in einen negativen Wert umschlägt. Mit diesem Umschlag fängt eine Rückbewegung an, die negative Phase, welche im ganzen einen kleineren Wert hat, als die vorangegangene positive Phase. Diese negative Phase macht nach kurzer Zeit wieder

einer positiven Bewegung Platz, indem das Wachstum der Vorderseite kleiner wird als dasjenige der Hinterseite. Diese letzte Bewegung, die zweite positive Phase, dauert meistens länger als die beiden vorigen Phasen und wird daher eine kräftige Krümmung ergeben. Die abwechselnden Krümmungsphasen ergeben die oft in der Literatur beschriebenen Oszillationsbewegungen.

Die Oszillationsbewegungen sind also das Resultat der kurzen Lichtwachstumsreaktionen in den antagonistischen Flanken der belichteten Zonen.

Hieraus folgt, dass die Oszillationsbewegungen über den ganzen belichteten Teil der Koleoptile einsetzen. Die Oszillationsbewegungen sind nun so typisch für subapikale Belichtungen, dass sie als Indikator derselben angesehen werden dürfen. Zwar tritt auch bei Spitzenbelichtung eine kurze Lichtwachstumsreaktion auf, genau wie bei Belichtung einer subapikalen Zone, allein die dann erfolgenden Oszillationen müssen schon deshalb sehr schwach sein, weil die Bewegung in der Spitze erfolgt.

Es ist bekannt, dass eine phototropische Krümmung nicht immer gleichmässig und in derselben Richtung verläuft. Einen gleichmässigen Krümmungsverlauf findet man nur bei kleineren Lichtmengen, wie z.B. Brauner bei 200 M.K.S. beobachtet hat. Bei grösseren Lichtmengen beobachtet man immer Oszillationen, Hin- und Herschwankungen des Keimlings. Da diese Oszillationen ungleich sind, sodass z.B. die positive Phase grösser ist als die negative, resultiert aus diesen Schwankungen auch eine phototropische Krümmung. Und sehr oft hören die Oszillationen bald auf und der Krümmungsverlauf wird dann regelmässig.

Hier besteht also eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleiteten und den wirklich beobachteten Krümmungsbewegungen. In einem weiteren Abschnitt werde ich zeigen, dass auch die

Spitzenzonen diese typische kurze Reaktion aufweisen und zwar bei denselben Lichtmengen in demselben Masse, wie die untersuchten Zonen VII und II.

Bei Keimlingen, welche einseitig total belichtet werden, beruhen die Krümmungsbewegungen in den ersten 50 Minuten nach Belichtungsanfang fast ausschliesslich auf den Reaktionen, welche die Folge der subapikalen Belichtung sind. Dies kommt daher, weil die Reaktion der Spitze während dieser Zeit nur in geringem Masse an der Krümmung mitwirkt, denn die Spitzenreaktion hat einen viel höheren Angriffspunkt als die subapikalen Reaktionen, sodass ein gleicher Längenunterschied der antagonistischen Flanken in der Basis einen viel grösseren Krümmungseffekt bewirken wird als in der Spitze. Darum ist es erlaubt bei den ganz belichteten Keimlingen die Krümmungsbewegungen, welche *innerhalb der ersten 50 Minuten* auftreten, grösstenteils zurückzuführen auf die kurzen Reaktionen der belichteten Zonen.

4. Literaturbesprechung.

§ 28. Die Krümmungen bei subapikaler Belichtung.

Während Darwin (26a) noch der Meinung war, dass die Basis sich nur krümmen kann, wenn die Spitze belichtet ist, zeigte Rothert (42), dass auch nach einer subapikalen Belichtung eine Krümmung erfolgen kann. Rothert versuchte auch einen Einblick zu gewinnen in die Empfindlichkeitsverhältnisse der verschiedenen Zonen des subapikalen Teiles. Seine Ergebnisse fasste Rothert in den folgenden Worten zusammen (Seite 47):

1. „Alle wachsenden Zonen des Cotyledo sind heliotropisch „empfindlich.“
2. „Die heliotropische Empfindlichkeit nimmt nicht allmälig „in basipetaler Richtung ab, sondern sie ist im ganzen „Cotyledo gleich gross mit Ausnahme einer kurzen

„Spitzenregion, welcher bedeutend stärkere Empfindlichkeit eigentlich ist.“

Bei den Keimlingen der Paniceae fand Rothert ein abweichendes Verhalten. Nach seinen Ergebnissen wäre bei diesen Pflanzen die Perzeption ausschließlich in der Spitze lokalisiert, sodass bei Belichtung des Hypokotyls keine Krümmung erfolgt. Dagegen sollte dem Kotyl das Reaktionsvermögen fehlen, sodass nur das Hypokotyl sich krümmen kann.

Fitting (28a) erhielt bei der Nachprüfung dieser Versuche Ergebnisse, welche zum Teile von denen Rotherts abweichen und A. Bakker (53a) konnte einwandfrei nachweisen dass von einem Unterschied in der Lokalisation von Perzeption und Reaktion bei den Paniceae nicht die Rede ist, denn erstens fand sie, dass auch das Kotyl sich krümmen kann und zweitens erhielt sie auch Krümmungen wenn nur das Hypokotyl einseitig belichtet wurde.

Zu denselben Ergebnissen, welche Rothert mit Avena erhalten hatte, kam auch Wilschke (54), als er verschiedene 2 mm.-Zonen der Basis auf ihre phototropische Reizschwelle untersuchte. Wilschke, welcher die Lichtmenge bestimmte, die eine eben sichtbare phototropische Krümmung hervorruft, fand für die verschiedenen subapikalen Zonen einen Wert von ungefähr 20000 M.K.S.

Arisz (1) fand bei Belichtung des totalen subapikalen Teiles einen viel niedrigeren Schwellenwert: 100 M.K.S. Die Tatsache, dass Wilschke einen soviel höheren Schwellenwert annimmt, findet ihre Erklärung in den folgenden Erwägungen:

I. Wilschke belichtete nur eine Zone von 2 mm., sodass eine viel schwächere Reaktion erfolgte als bei totaler subapikaler Belichtung.

II. Die von Wilschke als Reizschwelle angegebene Lichtmenge von 20000 M.K.S. bezieht sich auf „deutliche Krümmungen“, womit Wilschke Krümmungen bezeichnet.

wobei der Winkel der Koleoptile mit der Normalen 40° bis 60° beträgt. Unterzieht man die Tabellen von Wilschke einer genauen Durchsicht, so wird man finden, dass auch bei kleineren Lichtmengen schon Krümmungen auftreten, welche Wilschke als fragliche bezeichnet. Leider ist die Zahl der Pflanzen, die Wilschke bei jeder Lichtmenge benutzte, viel zu klein (1—3) um aus seinen Tabellen die Reizschwelle genau zu bestimmen. Aber dass die Lichtmenge, bei welcher eine eben sichtbare Krümmung auftritt, bedeutend kleiner ist als 20000 M.K.S. geht aus diesen Tabellen mit Deutlichkeit hervor.

Mit den Befunden von Rothert und Wilschke stimmen die Tatsachen überein, welche aus den Lichtwachstumsreaktionen der einzelnen Zonen abgeleitet wurden. Auch bei den Lichtwachstumsreaktionen fanden wir, dass die untersuchten subapikalen Zonen ungefähr die gleiche Empfindlichkeit besitzen und dass die Reizschwelle bei viel höheren Lichtmengen liegt (800—8000 M.K.S.) als für die Spitze. Denn bei total belichteten Pflanzen zeigt sich bei 25 und 30 M.K.S. schon eine deutliche Lichtwachstumsreaktion und da die subapikalen Zonen für diese Lichtmenge unempfindlich sind, muss diese Reaktion durch Belichtung der Spitze verursacht sein. In späteren Versuchen über Spitzenbelichtung werde ich noch zeigen, dass 800 M.K.S. eine starke Lichtwachstumsreaktion ergeben.

Arisz (1) war der erste, welcher die Krümmungen bei subapikaler Belichtung für verschiedene Intensitäten und Beleuchtungsdauer systematisch untersuchte. Zu diesem Zwecke verdunkelte Arisz den oberen Teil der Koleoptile durch Käppchen von 5 und 12 mm. Länge. Das Resultat bei verschiedenen Lichtmengen fasste Arisz in Tabelle 14 zusammen. Arisz legt nun grossen Wert darauf, dass eine eben sichtbare Krümmung schon bei viel kleineren Lichtmengen erfolgt, als man früher dachte; er fand schon bei 100 M.K.S. eben merkliche Krümmungen.

Nach den Untersuchungen von Arisz rufen subapikale Belichtungen ausschliesslich positive Krümmungen hervor. Eine deutliche negative Krümmung erfolgte bei keiner der untersuchten Lichtmengen. Bei den hohen Intensitäten fand er etwas Ähnliches als bei Spitzenbelichtung: Bei kleinen Lichtmengen eine positive Krümmung, bei grösseren Lichtmengen eine Abnahme dieser positiven Krümmung bis keine Krümmung mehr auftritt, und bei noch grösseren Lichtmengen wieder deutliche positive Krümmungen.

Arisz fasste seine Ergebnisse bei Basisbelichtungen folgendermassen zusammen (S. 99):

„Eine starke Intensität gibt also wie bei den Spitzen-„krümmungen bei sehr kurzer Reizdauer eine positive Krümmung, bei etwas längerer kommt unter dem Einfluss der „negativen Reaktion eine Abnahme der positiven zustande, „sodass keine (oder negative ?) Krümmung auftritt. Bei noch „länger fortgezetteten Beleuchtungen wird wieder eine positive „Krümmung sichtbar (sogenannte 2^e positive Krümmung) . . . „Der Unterschied mit der Spitzenreaktion liegt hauptsächlich „darin, dass bei der Basis die sogenannte 1^e positive „Krümmung so schwach ist.“ Und an anderer Stelle (S. 102):

„Wenn man die Versuche dieses Abschnittes zusammenfasst, kann man sagen, dass die Erscheinungen bei Beleuchtung der Spitze und Basis eine sehr grosse Übereinstimmung zeigen, dass aber die basalen Krümmungen viel „weniger deutlich sind.“

Das Material der Lichtwachstumsreaktionen bei Zonenbelichtung, welches ich zusammengebracht habe, ist zu gering um etwas über die zwei Gebiete der positiven Krümmungen auszusagen, aber eines lässt sich mit Bestimmtheit aus ihnen folgern:

Bei Basisbeleuchtung können nur positive Krümmungen resultieren. Dies folgt ohne weiteres aus den Lichtwachstumsreaktionen, welche bei steigenden Lichtmengen fortwährend stärker ausgeprägt werden.

Belichtet man also eine Basis einseitig mit irgend welcher Lichtmenge, so wird immer die Reaktion der Hinterseite schwächer oder höchstens gleich stark ausfallen wie die der Vorderseite.

Die bis jetzt besprochenen Autoren haben den Krümmungsverlauf in grossen Zeitintervallen beobachtet oder sogar nur das Endresultat notiert. Dadurch war es bei der Besprechung ihrer Arbeit nicht möglich die Einzelheiten im Krümmungsverlauf, wie ich sie aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleitet habe, an dem wirklich beobachteten Krümmungsverlauf zu prüfen. Und gerade diese Einzelheiten, wie z. B. die Oszillationsbewegungen, sind sehr typisch für subapikale Beleuchtungen, da sie bei Spitzenbelichtung nicht oder nur schwach auftreten, wie ich in dem Folgenden zeigen werde. Glücklicherweise sind in den letzten Jahren einige Arbeiten erschienen, in denen der Krümmungsverlauf in kürzeren Zeitintervallen verfolgt wurde.

Renner (41) war der erste, welcher durch Beobachtung der Spitzenlage die Krümmungsbewegung in 3-Minutenintervallen verfolgte. Er belichtete mit ungefähr 7200 M.K.S. (3 Min. \times 40 M. K.), also mit einer Lichtmenge, welche in dem subapikalen Teil eine deutliche Lichtwachstumsreaktion hervorruft. Er beobachtete nun tatsächlich die Oszillationsbewegungen und zwar zuerst eine positive Bewegung, welche nach 33 Minuten von einer negativen abgelöst wurde. Diese negative Bewegung dauerte mit einer Unterbrechung bis 57 Minuten nach dem Belichtungsanfang und dann setzte eine zweite positive Bewegung ein.

Brauner (16) bestimmte in derselben Weise wie **Renner** den Krümmungsverlauf für verschiedene Lichtmengen, sowohl bei totaler, wie bei partieller Beleuchtung. Bei 200 M. K. S. traten keine Oszillationen auf, sondern nur eine Krümmungsbewegung, welche allmählig in Stärke zunahm. Der subapikale Teil ist also nicht empfindlich

für eine Lichtmenge von 200 M. K. S. Dies stimmt mit dem, was wir aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleitet haben, überein. Denn bei totaler Belichtung mit 25, 30 und sogar 800 M. K. S. erhielt ich nur eine lange Reaktion. Da die lange Reaktion ihren Sitz in der Spitze hat, wie später gezeigt werden soll, müssen wir daraus schliessen, dass der subapikale Teil für diese Lichtmengen unempfindlich ist. Dies stimmt also mit den Befunden Brauner überein. Ferner benutzte Brauner eine Lichtmenge von 50000 M. K. S. (Belichtungszeit 18 Min. 15 Sek). Hierbei beobachtete er bei dem Krümmungsverlauf Oszillationsbewegungen, wie es aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erwarten war.

Auch untersuchte Brauner den Krümmungsverlauf, wenn nur der subapikale Teil mit derselben Lichtmenge belichtet wurde und hierbei war die Krümmungsbewegung ziemlich dieselbe, nur mit dem Unterschiede, dass die Abnahme der ersten positiven Phase nicht in eine negative Bewegung umschlug. Denn dieses liesz sich aus den Lichtwachstumsreaktionen erwarten. Vielleicht ist dies dadurch zu erklären, dass Brauner bei diesen Versuchen nur fünf Pflanzen benutzte. Da die einzelnen Krümmungsbewegungen erhebliche Schwankungen aufweisen, wäre es ganz gut denkbar, dass der Mittelwert aus einer grösseren Versuchsreihe eine andere Kurve ergeben hätte. Schliesslich hat Brauner in Abb. 5 den Verlauf der Krümmung eingezeichnet für den Fall, dass die Basis mit 12,8 M. K. durchbelichtet wird. Hier findet man eine positive Phase, welche 50 Minuten anhält, dann eine negative Bewegung, welche bald zum Stillstand kommt. Der weitere Verlauf ist nicht eingezeichnet.

Dieselbe Belichtung, 2-seitig zugeführt, ergab in Brauners Versuchen eine kurze Reaktion. Auch hier finden wir also den Parallelismus: Kurze Lichtwachstumsreaktion-Oszillationen.

Burckhardt (22) hat zur Prüfung der Produktregel

Blaauws den Krümmungsverlauf bei einer grossen Anzahl Avenakoleoptilen studiert und in dieser Weise ein wertvolles Material über die feineren Krümmungsbewegungen während der ersten 90 Minuten nach Belichtungsanfang zusammengebracht. Burckhardt belichtete seine Versuchspflanzen total. Nun habe ich schon darauf hingewiesen, dass die lange Reaktion, welche infolge Spitzenbelichtung auftritt, so schwach ist im Vergleich zur kurzen Reaktion der tieferen Zonen, dass man den Spitzenanteil an der Krümmung während der ersten 50 Minuten vernachlässigen kann und somit die Krümmungsbewegungen innerhalb dieser Zeit auffassen darf als das alleinige Resultat der subapikalen Belichtung. Dies gilt aber nur für die ersten 50 Minuten nach Belichtungsanfang. Nach Ablauf dieser Zeit äussert sich die lange Reaktion, welche in der Spitze aufgeweckt wurde je länger je kräftiger. Burckhardt benutzte die Lichtmengen 3000 und 22500 M.K.S. in verschiedenen Reizdauer-Intensitätskombinationen. Betrachten wir zuerst, welche Lichtwachstumsreaktionen eine Lichtmenge von 3000 M.K.S. auslösen wird. Aus Versuchen des § 12 wissen wir, dass 900 M.K.S. schon eine kurze Reaktion verursachen, 3000 M.K.S. werden also eine kräftige kurze Reaktion bewirken. Eine Koleoptile, welche einseitig mit 3000 M.K.S. belichtet wird, empfängt im subapikalen Teil auf der Hinterseite 100 M.K.S., welche Lichtmenge zu klein ist, um eine Lichtwachstumsreaktion zu verursachen. Da die Dunkelflanke nicht reagiert, bleibt nur die Reaktion der Lichtflanke übrig. Hieraus muss, wie leicht einzusehen ist, eine Oszillationsbewegung resultieren und tatsächlich hat Burckhardt solche Bewegungen deutlich beobachtet. Für die Lichtmenge von 3000 M.K.S. fand er bei 7 von den 9 Kombinationen von Reizdauer und Intensität eine deutliche positive und negative Krümmungsphase, welche wieder in einer zweiten positiven Phase endete (Figur 2, 3 und 4 von Burckhardt). Da wir bei dieser Lichtmenge mit dem einfachen Fall zu

tun haben, dass nur die Lichtflanke eine Lichtwachstumsreaktion aufweist, können wir auch leicht die zeitliche Lage der maximalen Krümmungsschnelligkeit der beiden ersten Phasen ableiten (Figur 13a.): Das erste Minimum der Lichtwachstumsreaktion bedeutet zugleich den Zeitpunkt der maximalen Krümmungsgeschwindigkeit der positiven Phase und das erste Maximum muss zusammenfallen mit dem Zeitpunkt, in welchem die negative Bewegung maximal geworden ist. Die Kurven von Burckhardt zeigen nun die betreffenden Kardinalpunkte nach resp. 25—30 und 40—45 Minuten, welche Werte dieselben sind wie die Kardinalpunkte der kurzen Lichtwachstumsreaktion! Wir wollen jetzt untersuchen, was die Lichtwachstumsreaktionen uns aussagen über die Krümmungen bei Reizung mit grösseren Lichtmengen. Burckhardt benutzte für eine zweite Serie 22500 M.K.S. Bei solchen Lichtmengen ergibt sich schon sofort ein grosser Unterschied im Vergleich mit den Versuchen bei 3000 M.K.S., indem bei grossen Lichtmengen auch die Dunkelflanke mit einer Lichtwachstumsreaktion antwortet und die phototropische Krümmung somit die Resultante beider Wachstumsreaktionen darstellt. In Figur 13b finden wir eine schematische Darstellung der Lichtwachstumsreaktionen, welche in einem derartigen Falle an Vorder- und Hinterseite auftreten. Bei der Betrachtung der Figur erinnere ich daran, dass das Wachstumsminimum bei grösseren Lichtmengen (Lichtflanke) später erreicht wird als bei kleineren Lichtmengen (Dunkelflanke). Die Wachstumsdifferenz zwischen Licht- und Dunkelflanke nimmt nach dem Minimum der Dunkelflanke noch zu und erreicht den grössten Wert erst zur Zeit des Minimums der Lichtflanke oder noch etwas später, was mit der Form und dem Neigungswinkel des steigenden Kurventeils zusammen hängt. Da die maximale Wachstumsdifferenz zugleich die maximale Krümmungsgeschwindigkeit darstellt, können wir über letztere Folgendes aussagen:

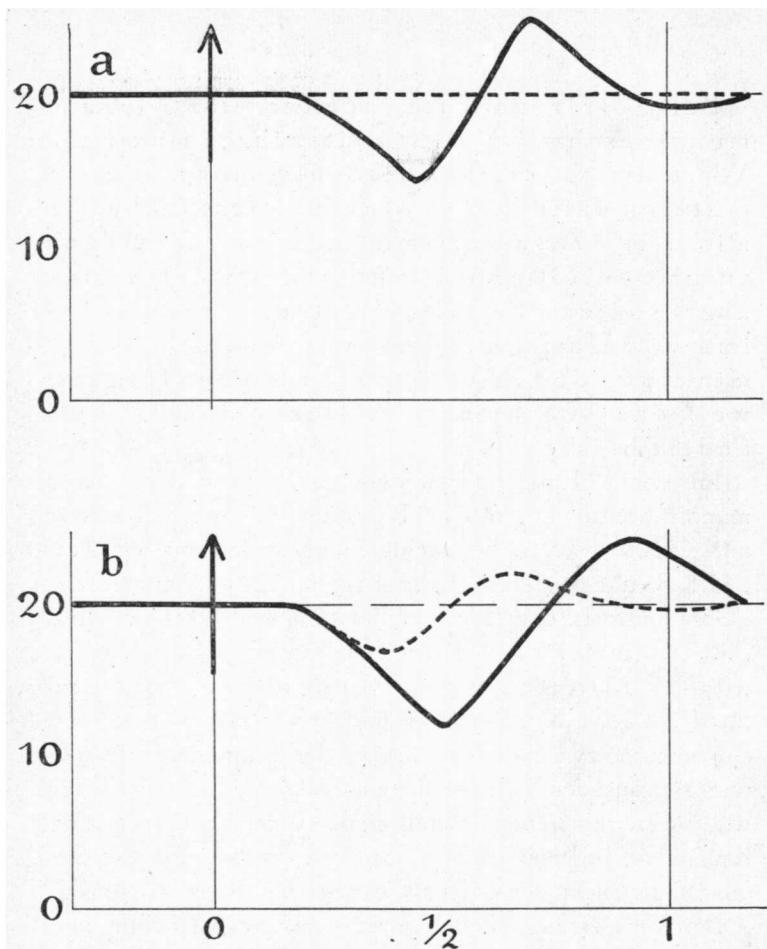


Fig. 13.

Schematische Darstellung der Lichtwachstumsreaktionen, welche in den antagonistischen Flanken des subapikalen Teiles erfolgen.

— Reaktion der Lichtflanke.

- - - Reaktion der Dunkelflanke.

- a. Die einseitig zugeführte Lichtmenge beträgt 3000 M. K. S., sodass die Dunkelflanke keine Reaktion aufweist. Die phototropische Latenzzeit ist gleich gross wie die Latenzzeit der Lichtwachstumsreaktion.
- b. Die einseitig zugeführte Lichtmenge beträgt 22500 M. K. S. Da die beiden Reaktionen im Anfang denselben Verlauf aufweisen, ist die phototropische Latenzzeit länger als die Latenzzeit der Lichtwachstumsreaktion.

Bei grösseren Lichtmengen erreicht die Krümmungsgeschwindigkeit später ihren maximalen Wert als bei kleineren Lichtmengen. Bei den ersteren fällt dieser Maximalwert frühestens mit dem Wachstumsminimum der Lichtflanke zusammen (30–36 Minuten), vielfach fällt er aber später; bei den letzteren muss dieser immer zusammenfallen mit dem Wachstumsminimum der Lichtflanke (24–30 Minuten) weil das Wachstum der Dunkelflanke unverändert bleibt.

Im vollen Einklang mit dem Gesagten sind die Krümmungsbewegungen, welche Burckhardt nach Belichtung mit 22500 M.K.S. beobachtete: „Bei Reizung mit 22500 „M.K.S. ähnelt der typische Krümmungsgang nur in seiner „Gesammtform dem Verlauf der Reaktion bei 3000 M.K.S. Sämtliche Kardinalpunkte liegen um „10—15 Minuten später gegenüber ihrer Lage „bei 3000 M. K. S.“¹⁾ Hier finden wir also völlige Übereinstimmung zwischen Einzelheiten des Krümmungsverlaufes, wie sie aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleitet und wie sie wirklich beobachtet sind. Was für die maximale Krümmungsbewegung der positiven Phase gesagt wurde, gilt in gleichem Masse für die negative Phase.

Bei Vergleichung der Figuren 13a und b leuchtet dieses sofort ein. Bei der Betrachtung dieser Figuren fällt noch Folgendes auf: Bei 3000 M.K.S. setzt nach Ablauf der Latenzzeit die Krümmung sofort ein, weil dann die Wachstumswerte der Licht- und Dunkelflanke divergieren. Bei 22500 M.K.S. dagegen, wo nach Ablauf der Latenzzeit die Wachstumswerte beider Flanken während der ersten Zeit gleich oder ungefähr gleich stark fallen und erst nach etwa 15 Minuten divergieren, wird auch die Krümmungsbewegung später einsetzen.

1) Sperrung von mir. v. D.

Bei kleinen Lichtmengen ist die phototropische Latenzzeit gleich lang, wie diejenige der Lichtwachstumsreaktion. Bei grösseren Lichtmengen ist die phototropische Latenzzeit beträchtlich länger als die der Lichtwachstumsreaktion. Man vergleiche auch die Figur 5c. Und auch dieses wurde von Burckhardt beobachtet. Von den Krümmungsbewegungen bei 3000 M.K.S. sagt Burckhardt S. 284: „Eine deutliche Reaktion beginnt erst 15 Minuten nach der Belichtung mit einer positiven Spitzenabweichung“. Und von der Krümmungsbewegung bei 22500 M.K.S. heisst es S. 298: „Eine deutliche positive Spitzenbewegung beginnt niemals früher als 20—25 Minuten nach der Belichtung und sämtliche Kardinalpunkte liegen um 10—15 Minuten später gegenüber ihrer Lage bei 3000 M.K.S.“

Pisek (40.) hat u. a. den Krümmungsverlauf bei Basis- und Spitzenbelichtung studiert. Er beobachtete, dass Keimlinge, deren Spitze einseitig mit 240 M.K.S. (12×20 M.K.S.) belichtet waren, eine deutliche positive Krümmung aufwiesen, welche den gleichen Verlauf hat, als wenn die Pflanzen total belichtet waren. Wurde nur die Basis mit derselben Lichtmenge gereizt, so trat keine Krümmung auf.

Nach alledem was wir jetzt von den Lichtwachstumsreaktionen bei Basisbelichtung wissen, war dieses Resultat zu erwarten. Denn 240 M.K.S. allseitig zugeführt ruft in der Basis keine Lichtwachstumsreaktion hervor. Hierfür verweise ich nach Figur 4a, wo eine Lichtmenge von 800 M.K.S. (10×80 M.K.S.) keine oder nur eine schwache kurze Reaktion hervorruft, und nach den Versuchen mit 150 M.K.S. (10×15 M.K.S.), wo die kurze Reaktion auch nur sehr schwach hervortritt. (Figur 5b).

Dagegen wissen wir, dass bei grösseren Lichtmengen die Basis mit einer deutlichen kurzen Reaktion reagiert. Und

hiermit stimmen die Ergebnisse, die Pisek bei einer grösseren Lichtmenge erhielt, überein. Belichtete er die Basis mit 36000 M.K.S. (30 Min. \times 20 M.K.), so ergaben die Keimlinge deutliche Krümmungen (Pisek, Fig. 13).

Im Laufe dieser Literaturübersicht haben wir überall einen Parallelismus gefunden zwischen Oszillationen im Krümmungsverlauf und dem Vorhandensein von kurzen Lichtwachstumsreaktionen.

Diejenigen Lichtmengen, welche allseitig zugeführt, eine kurze Reaktion hervorrufen, verursachen einseitig zugeführte Oszillationsbewegungen.

Diese Oszillationsbewegungen sind das Resultat der ungleichen kurzen Reaktionen an Licht- und Dunkelflanke des einseitig belichteten Organs.

§ 29. Die Lichtwachstumsreaktionen bei subapikaler Belichtung.

Das Studium der Lichtwachstumsreaktionen bei partieller Belichtung ist zuerst von Sierp (44) behandelt worden. Sierp war der Ansicht, dass die Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei totaler Belichtung mit grösseren Lichtmengen erhält, zusammengesetzt sind aus einer kurzweligen und einer langweligen Reaktion, und dass die langwellige Reaktion ihren Sitz in der Koleoptilspitze hat. Durch partielle Beleuchtung konnte er diese Auffassung bestätigen. Es zeigte sich nämlich, dass bei Spitzenbelichtung die langwellige Reaktion, bei Basisbelichtung die kurzwellige Reaktion hervortritt. S. 158 heisst es: „Die Schwankungen, die durch die Wellenlinie in „der ersten Stunde bewirkt werden, treten am deutlichsten bei „dem 1, 3 und 4 Versuch¹⁾ auf, also bei den Pflanzen, wo der „basale Teil beleuchtet war. In den beiden Versuchen, in

1) Dies muss wahrscheinlich heissen: 1, 4 und 5 Versuch.

„denen nur die Spitze beleuchtet wurde, sind diese nur so undeutlich vorhanden, dass man nicht weiss, ob man sie als tatsächlich vorhanden bezeichnen soll oder nicht.“ Und an anderer Stelle: „Die obigen Versuche haben uns das eine mit aller Deutlichkeit ergeben, dass die Wellenlinie nicht ihren Sitz in der Spitze der Koleoptile hat.“

Sierp bezeichnete die kurzwelligen Wachstumsschwankungen als primäre Wachstumsreaktion und war der Meinung, dass sie für das Zustandekommen der phototropischen Krümmung keine Bedeutung hatte: „Das erste Wellental, das nach jeder Belichtung entsteht, und das, wie wir gesehen haben, nichts mit der phototropischen Reaktion zu tun hat.“ (S. 168). Wie aber schon im Ist Teil dieser Arbeit erörtert wurde, haben auch die kurzen Reaktionen Bedeutung für das Zustandekommen der phototropischen Krümmung.

Brauner (16) hat auch für einige Lichtmengen die Wachstumsreaktion bei Basisbelichtung bestimmt. In einem Versuch, wo er die Spitze 10 mm. weit verdunkelte und dann allseitig mit 50000 M.K.S. (Zeitfaktor 18 Minuten) belichtete, erhielt er eine Reaktion deren Minimum nach 45 Minuten erreicht wurde, was für eine kurze Reaktion sehr spät ist. Es ist möglich, dass die Ursache für das spätere Minimum in Unterschieden des Materials zu suchen ist oder in Unterschieden der äusseren Versuchsbedingungen in Brauners und in meinen Versuchen. Andererseits muss man auch Rechnung halten mit der Möglichkeit, dass die tieferen Basiszonen vielleicht anders reagieren als die höheren. In meinen Versuchen wurden die Zonen, welche sich unterhalb 9 mm. Entfernung von der Spitze befinden, nicht untersucht.

In letzter Zeit hat Went jr. (53b) gezeigt, dass die kurze Reaktion in dem subapikalen Teil, die lange Reaktion dagegen in der Spitze induziert wird. So konnte er nachweisen, dass 500 M.K.S. (5 x 100 M.K.S.) bei Spitzenbelichtung eine lange, bei Basisbelichtung dagegen eine kurze Reaktion hervorrufen, während bei totaler Belichtung beide Reaktionen

summiert werden. Went spricht darum von Spitzenreaktion und Basisreaktion. Da es sich aber gezeigt hat, dass diese Reaktionen nicht streng auf die Spitze und Basis lokalisiert sind, so dass z.B. bei Spitzenbelichtung auch kurze Reaktionen (Basisreaktionen) auftreten können, ziehe ich es vor die Bezeichnungen lange und kurze Reaktion ferner beizubehalten, weil diese nur etwas über die Form der Reaktion aussagen.

Das Minimum der kurzen Reaktion fand Went jr. schon nach 15 Minuten, während es in meinen Versuchen frühstens nach 18 Minuten auftrat. Dies ist lediglich die Folge der verschiedenen Temperaturen bei denen Went jr. und ich gearbeitet haben (resp. 25° und 20° C.). Übrigens waren das Material und alle anderen Versuchsbedingungen dieselben. Die Temperatur beschleunigt also den Ablauf der Wachstumsreaktion, was sich auch sehr gut begreifen lässt.

B. Die Spitzenzonen.

§ 30. Einführung.

Es ist eine schon längst bekannte Tatsache, dass die Koleoptilspitze für Belichtung viel empfindlicher ist, als der übrige Teil der Koleoptile. Darwin ging sogar so weit, dass er nur der Spitze Lichtempfindlichkeit zuschrieb und alle Basiskrümmungen auf Reizleitung von der Spitze zurückführte. Spätere Untersuchungen haben gezeigt, dass dem nicht so ist; auch die Basis ist lichtempfindlich aber die Spitze nimmt durch ihre viel grössere Empfindlichkeit doch eine ganz besondere Stelle ein.

Auch für die meisten andern Reizerscheinungen ist ein typischer Unterschied zwischen der Spitze und dem übrigen Koleoptilteil konstatiert worden (Schwerereiz, Kontaktreiz).

Nun ist in den letzten Jahren seit Paál (39) gezeigt worden, dass die Spitze eine ganz besondere Funktion besitzt, indem sie wachstumfördernde Stoffe (vielfach Hormonen genannt) produziert, welche in den unterhalb der Spitze

gelegenen Koleoptileiteilen das Wachstum induzieren. Eine Koleoptile besteht somit aus zwei in physiologischer Hinsicht sehr verschiedenen Teilen: Aus der Spitze mit ihrer sekretorischen Funktion und aus dem übrigen Koleoptilteil, welcher durch Wachstum (Zellstreckung) gekennzeichnet ist.

Wir wollen jetzt untersuchen, welche Lichtwachstumsreaktionen auftreten, wenn einer Spitzenzone sehr verschiedene Lichtmengen zugeführt werden.

1. Zone O.

§ 31. Methode.

Bei Spitzenbelichtung ist die Versuchsanordnung bedeutend einfacher als bei Belichtung von subapikalnen Zonen. Während bei der letzteren zwei Teile der Koleoptile verdunkelt werden müssen, eine oberhalb und eine unterhalb der belichteten Zone, braucht man bei Spitzenbelichtung nur den Teil unterhalb der belichteten Zone zu verdunkeln.

Die Befestigung des Verdunklungsapparates ist in Figur 14 dargestellt. 2 mm. unterhalb der Spitze wird der Ring R mittels eines kupfernen Armes U und W fest mit dem Auxanometerarm A verbunden. Der Ring R trägt die zylindrischen schwarzen Verdunklungsrohren Z. Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass der Arm A sich mit der wachsenden Pflanze empor bewegt, und weil der ganze Verdunklungsapparat fest

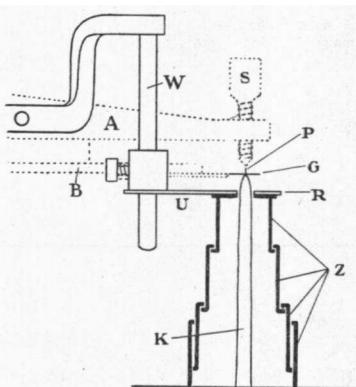


Fig. 14.

Verdunklung der ganzen Koleoptile mit Ausnahme einer Spitzenzone von 2 mm. Weitere Erklärung im Text.

mit A verbunden ist, bleibt die Länge der zu belichtenden Zone stets konstant.

Bei den Spitzenbelichtungen habe ich die Erfahrung gemacht, dass die Empfindlichkeit der Spitze für Kontaktreiz verschwindend klein ist im Vergleich zu den subapikalen Zonen, eine Erscheinung auf die schon v. d. Wolk und Wilschke hingewiesen haben. Diese fanden, dass die oberen 3 bis 4 mm. der Koleoptile unempfindlich sind gegen Kontaktreize. Dieser Umstand hat die Durchführung der jetzt folgenden Versuche wesentlich erleichtert.

§ 32. Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10 × 80 M.K.S.

Tabelle 72.

Versuchsnummer	Koleoptillänge							
536	34	122	122	126	125	126	121	
463 ^{II}	—		120	130	135	120	116	

Versuchsnummer	Fortsetzung						Licht ↑
	121	126	123	124	126	122	
536	121	126	123	124	126	122	120
463 ^{II}	126	124	122	125	130	125	136

Versuchsnummer	Fortsetzung						
536	120	117	110	110	114	114	112
463 ^{II}	137	132	122	124	112	105	102

Tabelle 72. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	1 Stunde		Fortsetzung					
536	108	104	102	97	96	90	88	
463 ^{II}	106	100	103	117	114	124	125	
Versuchs- nummer	Fortsetzung						2 Stunde	
536	88	90	95	94	104	135	130	
463 ^{II}	137	142	145	148	151	149	138	
Versuchs- nummer	Fortsetzung							
536	127	120	130	130	120			
463 ^{II}	127	133	131	121	115	118	120	

Tabelle 73.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:		Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
536	93 Min.	6 μ /Min.		126 Min.	2 μ /Min.
463 ^{II}	60 "	4 "		120 "	4 "
Mittelwert:	76,5 Min.	5 μ /Min.		123 Min.	3 μ /Min.

Diese Lichtmenge ergibt eine lange Reaktion auf der eine kaum merkliche kurze Reaktion superponiert ist. Das Minimum der kurzen Reaktion findet sich etwa 24 Minuten nach der Belichtung. Nach ungefähr 76 Minuten wird das

Minimum der langen Reaktion erreicht. Dann setzt eine Beschleunigung ein, sodass nach etwa 2 Stunden der ursprüngliche Dunkelwert erreicht ist. Diese Reaktion ähnelt sehr derjenigen, welche man bei Belichtung der totalen Koleoptile mit derselben Lichtmenge erhält. (Figur 4a). In der Tabelle 73 sind nur die Kardinalpunkte der langen Reaktion eingetragen.

Diese Lichtwachstumsreaktion lässt sich in Anlehnung an Paál's Theorie der phototropischen Reizleitung (39) in folgender Weise interpretieren. Paál (39) nimmt an, dass zwischen der Spitze und dem übrigen Koleoptilteil eine Korrelation besteht welche hierauf beruht, dass in der Spitze wachstumfördernde Stoffe abgeschieden werden. Bei einseitiger Belichtung werden weniger wachstumfördernde Stoffe abgeschieden, oder dieselben werden in ihrer Wanderung nach den tieferen Koleoptilzonen gehemmt. S. 448 sagt Paál: „Ein von der Spitze ausgehender und diffusionsfähiger Stoff ist aber auch der „Vermittler der Wachstumsregulation. Man kann nun die „Annahme machen, dass eben dieser Korrelationsträger, der unter normalen Umständen fortwährend und allseitig gleichmäßig aus der „Spitze nach unten wandert, bei Belichtung „der Spitze in seiner Entstehung gestört oder „photochemisch zersetzt oder in seiner Wanderung etwa durch eine Änderung des Plasmatis gehemmt wird und zwar an der besser beleuchteten Seite in stärkerem Masse. Die „Folge davon müsste freilich eine Wachstumsabnahme an der betreffenden Seite, also eine „Krümmung nach der Lichtquelle hin, sein.“¹⁾

Übertragen wir die hier für einseitige Belichtung entwickelte Anschauung auf den Fall einer allseitigen Be-

1) Sperrung von Paál.

lichtung, so können wir uns vorstellen, dass infolge einer Belichtung mit 10×80 M. K. S. weniger wachstumfördernde Stoffe aus der Spitze in den subapikalen Teil wandern als im Dunkeln der Fall sein würde. Dass es sich hier um wachstumfördernde Stoffe handelt, hat Paál schon sehr wahrscheinlich gemacht und wurde später von andern Forschern, besonders durch die anregenden Versuche Södings (46a), einwandfrei bewiesen.

Diese wachstumfördernde Stoffe zeigen in ihrer Wirkungsweise eine grosse Ähnlichkeit mit den aus der Tierphysiologie bekannten Hormonen, weshalb sie vielfach mit diesem Namen angedeutet werden. Doch bringt die Bezeichnung „Hormon“ die grosse Gefahr mit, dass mit dem Namen auch bestimmte Begriffe und Vorstellungen aus der Tierphysiologie in die Pflanzenphysiologie übertragen werden. Deshalb schlage ich vor diese wachstumfördernde Stoffe *Auximonen* zu nennen, mit welchem Namen nur die wachstumfördernde Wirkung betont werden soll ohne etwas weiteres über die Natur dieser Stoffe auszusagen.¹⁾.

Über die primäre Ursache, welche dazu führt, dass bei allseitiger Belichtung weniger Auximonen in den subapikalen Teil gelangen, wissen wir bis auf heute noch nichts Näheres. Für alle drei von Paál angegebene Möglichkeiten lassen sich Argumente zusammenbringen; außerdem muss man auch die Möglichkeit berücksichtigen, dass bei bestimmten Lichtmengen zwei oder mehr dieser Prozesse zusammen arbeiten.

Die Wachstumsverzögerung, welche sich in einer langen Reaktion äussert, ist auch noch in anderer Weise zu erklären. Es ist nl. denkbar, dass infolge der Belichtung Stoffe gebildet werden, die das Wachstum hemmen (Brauner).

1) Von Bottomley (12a) wird der Name Auximonen in ähnlicher Bedeutung angewandt und zwar für bestimmte Stoffe welche, wenn sie in geringen Mengen an die Nährsalze der Pflanze hinzugefügt werden, das Wachstum bedeutend steigern.

Die Frage, welche von beiden Auffassungen die richtige ist, konnte bis auf heute nicht entschieden werden. Versuche von Dolk (26d), welche ergaben, dass bei dekapi- tierten Keimlingen die phototropische Empfindlichkeit und die Auximonenproduktion nach derselben Zeit wieder zurückkehren, sprechen für die erstere Auffassung. So lange noch nicht bewiesen ist, dass bei Spitzenbelichtung mit bestimmten Lichtmengen ausser den Auximonen noch andere Stoffen, welche das Wachstum beeinflussen, ent- stehen, ziehe ich es vor, die von den Belichtungen ver- ursachten Zuwachsänderungen einfach dadurch zu erklären, dass mehr oder weniger Auximonen als im Dunkeln der Fall ist, aus der Spitze in den subapikalen Teil wandern. Aus den Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei Spitzenbelichtung erhält, lässt sich nun ableiten, ob mehr oder weniger Auximonen aus der Spitze in den subapikalen Teil gelangen. Für den Fall einer allseitigen Belichtung mit 10×80 M. K. S. müssen wir uns vorstellen, dass die Absonderung von Auximonen gehemmt oder für kurze Zeit ganz stillgesetzt wird. Hierdurch entsteht ein Defizit an Auximonen, welches sich in eine Zuwachsverzögerung äussern wird. Nehmen wir an, dass dieses Defizit zunächst direkt unterhalb dem sezernierenden Spitzenteil entsteht und sich von dort über die tieferen Zonen ausbreitet, so folgt hieraus notwendig dass auch die Wachstumsverzö- gerung von der Spitze nach der Basis fortgeleitet werden muss. Das gestörte Gleichgewicht der Auximonenproduktion in der Spitze wird sich einige Zeit nach der Belich- tung wieder auf den früheren Dunkelwert einstellen; sodann werden wieder mehr Auximonen aus der Spitze hinunter diffundieren, wodurch das Wachstum wieder einen höheren Wert erreicht. Auch diese Wachstumsbeschleunigung wird sich von der Spitze nach der Basis fortpflanzen. Es ist somit sehr gut denkbar, dass in einer Koleoptile, deren Spitze mit 800 M. K. S. belichtet ist, eine untere Zone noch

eine Wachstumsverzögerung aufweist, während eine höhere Zone schon in einer Wachstumsbeschleunigung begriffen ist.

So lange sich nun die Verzögerung ausbreitet wird die Wachstumskurve fallen, sobald die Spitze wieder anfängt mehr Auximonen abzusondern, wird die Verzögerung nicht mehr ganz in der Wachstumskurve zu Tage treten, sondern teilweise von der Beschleunigung in den höheren Zonen verdeckt werden. So lange der Zuwachs der Verzögerung jedoch grösser ist als derjenige der Beschleunigung wird die Wachstumskurve fallen; halten die beiden einander das Gleichgewicht, so wird sie weder sinken noch steigen (Minimum der Reaktion!); wird der Zuwachs der Beschleunigung grösser als derjenige der Verzögerung, so wird die Lichtwachstumsreaktion wieder steigen.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100 × 80 M. K. S.

T a b e l l e 74.

Versuchs-nummer	Koleoptil-länge							
553	—		179	173	176	174	176	
465 ^I	—				128	130	130	
— II	—					110	114	
522 ^I	27				122	114	122	
— II	32	140	142	140	134	160	156	158
— III	39	158	154	143	152	152	146	145
Versuchs-nummer	Fortsetzung							Licht ↑
553	184	185	191	190	186	184	181	186
465 ^I	114	104	114	118	114	120	128	130
— II	115	114	114	112	106	106	104	108
522 ^I	124	126	134	137	133	128	132	132
— II	166	160	156	160	166	168	172	173
— III	156	150	140	150	154	146	146	150

Tabelle 74. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
553	194	186	188	186	178	188	190	181	
465 ^I	138	122	120	122	118	112	124	134	
— ^{II}	118	122	116	112	106	116	118	122	
522 ^I	135	140	142	128	119	126	132	130	
— ^{II}	168	174	174	172	193	204	198	187	
— ^{III}	148	144	147	146	162	166	166	158	

Versuchs- nummer	1 Stunde		Fortsetzung						
553	184	180	182	192	186	190	183	175	
465 ^I	128	128	120	114	110	114	135	130	
— ^{II}	122	112	105	105	100	100	98	98	
522 ^I	124	116	117	120	123	123	124	126	
— ^{II}	174	180	176	184	186	182	173	156	
— ^{III}	160	156	144	150	154	150	150	152	

Versuchs- nummer	Fortsetzung			2 Stunden					
553	182	178	176	174	166	168	172	173	
465 ^I	122	123	120						
— ^{II}	102	104	106	100	98	98	98	96	
522 ^I	138	144	146	146	137	140	142	140	
— ^{II}	156	163	160	160	154	160	156	155	
— ^{III}	144	140	144	150	144	148	152	146	

Tabelle 74. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung				3 Stunden			
	178	178	165	180				
553								
465 ^I								
— II								
522 ^I	134	160	156	158	166	160	156	160
— II	157	153	153	158	154	143	152	152
— III	152	143	147	147	150	154	146	146

Versuchs- nummer	Fortsetzung			
	166	168	172	173
553				
465 ^I				
— II				
522 ^I	146	145	156	150
— III				

Das Resultat bei dieser Lichtmenge ist ein fast unverändertes Wachstum. Die Figur 15b, welche den Mittelwert der gesamten Reaktionen darstellt, zeigt, dass das Wachstum nach wie vor der Belichtung dasselbe ist. Dies bedeutet, dass die Spitze bei einer Belichtung mit 8000 M.K.S. gleichviel Auximonen abscheidet, als wenn sie überhaupt nicht belichtet wäre. Hieraus darf aber nicht ohne weiteres gefolgert werden, dass diese Lichtmenge gar keinen Einfluss auf die Auximonenproduktion hat, denn es besteht die Möglichkeit, dass die Belichtung zwei Reaktionen hervorruft, welche einander kompensieren. Diese Möglichkeit gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir die Einzelreaktionen betrachten, denn diese zeigen manchmal kurze Reaktionen, welche aber

meistens schwach ausgeprägt sind und bei der Berechnung des Mittelwertes durch Kompensierung mit andern kleinen Wachstumsschwankungen verloren gehen. Bei den folgenden Lichtmengen werden wir Reaktionen erhalten, welche diese Erscheinung sehr deutlich aufweisen. Hierbei wird es leichter sein die zusammengesetzte Natur dieser Lichtwachstumsreaktionen nachzuweisen.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100×800 M.K.S.

Tabelle 75.

Versuchsnummer	Koleoptillänge						
460 ^{II}	40		198	198	200	186	193
463 ^I	—						
— III	—					138	127
475 ^{II}	36	114	113	112	118	106	100

Versuchsnummer	Fortsetzung					Licht ↑	
460 ^{II}	200	192	188	195	203	198	185
463 ^I		120	120	115	118	118	112
— III	133	131	121	115	118	120	118
475 ^{II}	106	104	95	88	88	107	111

Versuchsnummer	Fortsetzung						
460 ^{II}	188	175	174	217	243	243	238
463 ^I	123	125	117	110	122	143	148
— III	112	103	112	158	178	185	190
475 ^{II}	112	100	88	90	110	150	173

Tabelle 75. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	1 Stunde		Fortsetzung					
460 ^{II}	229	216	214	220	215	203	192	
463 ^I	166	172	157	140	126	120	130	
— III	172	160	145	144	133	128	124	
475 ^{II}	145	148	140	130	130	126	126	

Versuchs- nummer	Fortsetzung				2 Stunden		
	1	2	3	4	1	2	3
460 ^{II}	197	188	187	178	170	186	183
463 ^I	135	120	116	126	124	122	125
463 ^{III}	126	123	128	132	132	135	138
475 ^{II}	130	137	132	130	133	128	122

Versuchs- nummer	Fortsetzung			
460 ^{II}	180	177	196	204
463 ^I	130	125		
— III	138	136	143	
475 ^{II}	123			

Tabelle 76.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum:		Erstes Maximum:	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
460 ^{II}	24 Min.	3 μ /Min.	39 Min.	8,5 μ /Min.
463 ^I	30 "	1,5 "	60 "	8,5 "
— III	18 "	2,5 "	48 "	12 "
475 ^{II}	24 "	3 "	48 "	10 "
Mittelwert:	24 Min.	2,5 μ /Min.	49 Min.	10 μ /Min.

Der Mittelwert dieser Reaktionen, welcher in Figur 15c graphisch dargestellt ist, zeigt, dass eine Lichtmenge von 80000 M.K.S. eine starke Wachstumsbeschleunigung hervorruft. Das Maximum wird nach 49 Minuten erreicht; eine kleine Wachstumsverzögerung geht der Beschleunigung voran. Das hierzu gehörende Minimum weist durch seine zeitliche Lage (24 Minuten) darauf hin, dass es zu einer kurzen Reaktion gehört. Der ganze Verlauf der Reaktion erweckt auch hier den Eindruck, dass diese Kurve aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist. Die eine ist die kurze Reaktion mit einem Minimum nach 24 Minuten. Wir haben bisher erfahren, dass alle kurzen Reaktionen ausser ihrer zeitlichen Lage des Minimums und Maximums noch dadurch gekennzeichnet sind, dass die Beschleunigung kleiner oder höchstens gleich gross ist wie die Verzögerung. Die Reaktion auf 80000 M.K.S. kann also keine einfache kurze Reaktion sein, sondern besitzt noch eine andere Komponente.

Diese Komponente erhält man, wenn von der totalen Reaktion die kurze Reaktion subtrahiert wird, wie es die Figur 16c zeigt. Als zweite Komponente ergibt sich nun eine lange Reaktion, welche eine bedeutende Beschleunigung aufweist. Eine Lichtmenge von 80000 M.K.S. erhöht also die Absonderung von Auximonen in starkem Masse.

Man könnte den Einwand erheben, dass die obige Auffassung der Reaktion als Resultante von zwei Einzelreaktionen mehr oder weniger willkürlich ist; ich will darum jetzt die Erwägungen besprechen, welche mich zu dieser Auffassung veranlaszt haben.

Wie schon erörtert wurde, ist die lange Reaktion, welche bei 800 M.K.S. auftritt so zu verstehen, dass als Folge der Belichtung weniger Auximonen hinabdiffundieren. Je nachdem dieses Defizit nach den tieferen Zonen fortgeleitet wird, breitet die Wachstumsverzögerung sich über mehr Zonen aus und es entsteht eine lange Reaktion. Umgekehrt ist zu

Zone 0

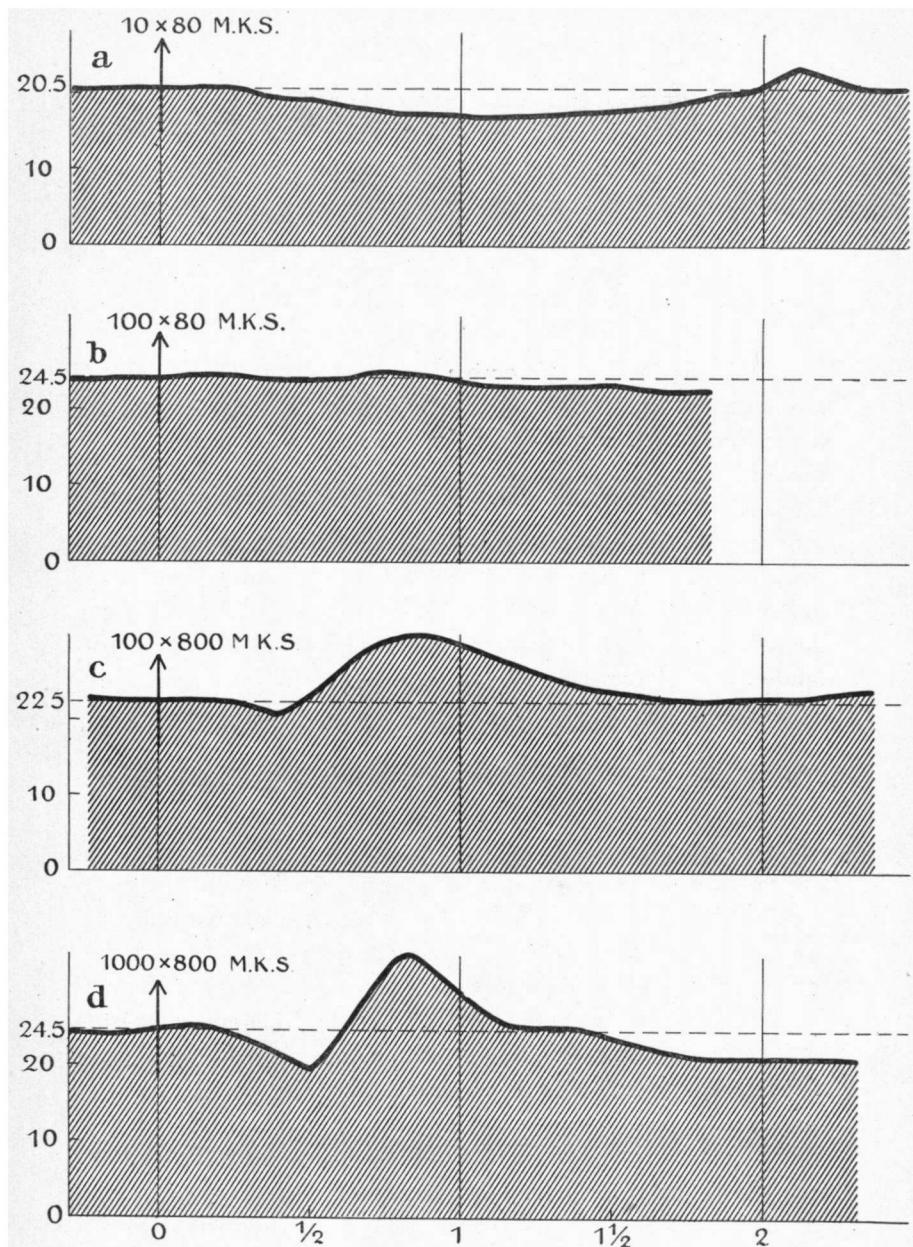


Fig. 15.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei Belichtung der Zone 0.

Ordinate: Wachstum in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Augenblick des Belichtungsanfangs ist durch den Pfeil angegeben.

erwarten, dass, wenn durch irgendeine Lichtmenge die Auximonenabsonderung gefördert wird, auch dieses eine lange Reaktion hervorruft, aber dann mit einer Beschleunigung. Nun haben wir tatsächlich bei einer Lichtmenge eine Beschleunigung erhalten in der Form einer langen Reaktion, nur mit dem Unterschied, dass hier eine kleine Verzögerung eingeschaltet war. Diese Verzögerung tritt aber nur bei denjenigen Lichtmengen auf, welche in den subapikalen Zonen eine kurze Reaktion hervorrufen. — 800 M.K.S. welche in diesen Zonen keine Reaktion verursachen, rufen auch bei Spitzenbelichtung ausser der langen Reaktion keine Wachstumsänderung hervor. 80000 M.K.S. dagegen verursachen bei subapikaler Zonenbelichtung eine kurze Reaktion und bei Spitzenbelichtung ausser einer langen Reaktion noch eine vorübergehende Wachstumsverzögerung. Für 800000 M.K.S. gilt dasselbe. Die Empfindlichkeitsgrenze der subapikalen Zonen fanden wir bei ungefähr 8000 M.K.S. und dieselbe Lichtmenge ist es auch welche bei Spitzenbelichtung die ersten Wachstumsschwankungen kurz nach der Belichtung hervorruft. (Tabelle 74).

Bei all diesen Lichtmengen fällt das erste Minimum sowohl bei Spitzen- wie bei subapikaler Belichtung zur selben Zeit. Aus den Tatsachen, dass das frühe Minimum, welches man bei Spitzenbelichtung mit grösseren Lichtmengen erhält, zur selben Zeit und bei denselben Lichtmengen auftritt wie das 1^e Minimum bei subapikaler Belichtung, kann man schliessen, dass dieses vorübergehende Minimum zu einer kurzen Reaktion gehört. Somit sind alle Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei Belichtung der Spitze mit grösseren Energiemengen erhält, zusammengesetzt aus zwei Komponenten: Einer kurzen und einer langen Reaktion.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 1000 × 800 M.K.S.

T a b e l l e 77.

Versuchs-nummer	Koleoptillänge						
530 ^I	33						152
— II	37				138	132	124
531	—	115	115	114	118	112	120
532	30	154	155	160	176	188	188
533 ^I	25	128	132	135	128	128	134
— II	30			160	153	168	172
— III	35			134	132	130	122

Versuchs-nummer	Fortsetzung						
530 ^I	150	146	148	148	150	152	156
— II	121	114	124	120	124	130	128
531	120	120	118	120	120	118	120
532	164	160	162	158	156	150	132
533 ^I	134	124	135	137	138	137	144
— II	168	175	176	178	174	170	174
— III	120	118	122	126	126	130	138

Versuchs-nummer	Fortsetzung		Licht					
			↑					
530 ^I	158	160	160	160	152	142	127	
— II	128	130	136	140	126	114	104	
531	126	124	124	123	127	126	114	
532	142	146	152	165	140	126	106	
533 ^I	146	146	143	158	153	150	137	
— II	180	172	172	178	170	170	152	
— III	144	136	140	142	134	118	110	

Tabelle 77. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						1 Stunde
530 ^I	113	144	176	186	180	168	157
— II	106	160	182	188	172	158	147
531	110	146	194	196	196	165	146
532	96	124	166	198	164	138	128
533 ^I	118	110	176	253	228	212	190
— II	136	146	200	217	232	200	184
— III	102	135	184	208	198	162	124

Versuchs- nummer	Fortsetzung						
530 ^I	156	156	148	142	138	132	124
— II	136	134	132	127	123	120	120
531	166	176	163	158	146	138	140
532	118	110	114	116	108	98	102
533 ^I	186	196	186	182	164	158	160
— II	168	162	164	160	147	134	132
— III	108	108	112	110	98	96	95

Versuchs- nummer	2 Stunden		Fortsetzung				
530 ^I	122	114	124	120	124	130	128
— II	114	112	118	118	116	116	116
531	140	135	135	148	142	136	
532	102	106	106	104	106	112	113
533 ^I	153	160	168	172	168	175	176
— II	130	122	120	118	122	126	126
— III	96	95	103	102	98	106	106

Tabelle 77. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung				3 Stunden				
	128	130	122	117	1	17	120	122	118
530 ^I									
— ^{II}	118	118	122	117	1	17	120	122	118
531									
532	105	98	98	98	1	12	112	111	111
533 ^I	178	174	170	174	1	80	172	172	178
— ^{II}	130	138	144	136	1	40			
— ^{III}	108	106	110	110	1	10	96	106	110

Tabelle 78.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Wachstums- verzögerung:	Nach:	Maximale Wachstumsbe- schleunigung:
530 ^I	30 Min.	8 μ /Min.	48 Min.	4 μ /Min.
— ^{II}	24 "	6 "	48 "	9 "
531	30 "	3 "	51 "	11 "
532	30 "	8 "	48 "	10 "
533 ^I	36 "	6 "	48 "	16 "
— ^{II}	30 "	6 "	54 "	10 "
— ^{III}	30 "	6 "	48 "	10 "
Mittelwert:	30 Min.	6 μ /Min.	49 Min.	10 μ /Min.

Bei dieser Lichtmenge tritt die kurze Reaktion sehr stark hervor. Während bei den vorigen Lichtmengen die kurze Reaktion gegen die lange Reaktion in den Hintergrund trat, finden wir hier den umgekehrten Fall. Dass aber andererseits diese Reaktion nicht nur aus einer kurzen sondern aus einer kurzen und einer langen Reaktion besteht, geht hieraus hervor, dass der Ausschlag des Maximums fast zweimal so

Zone 0

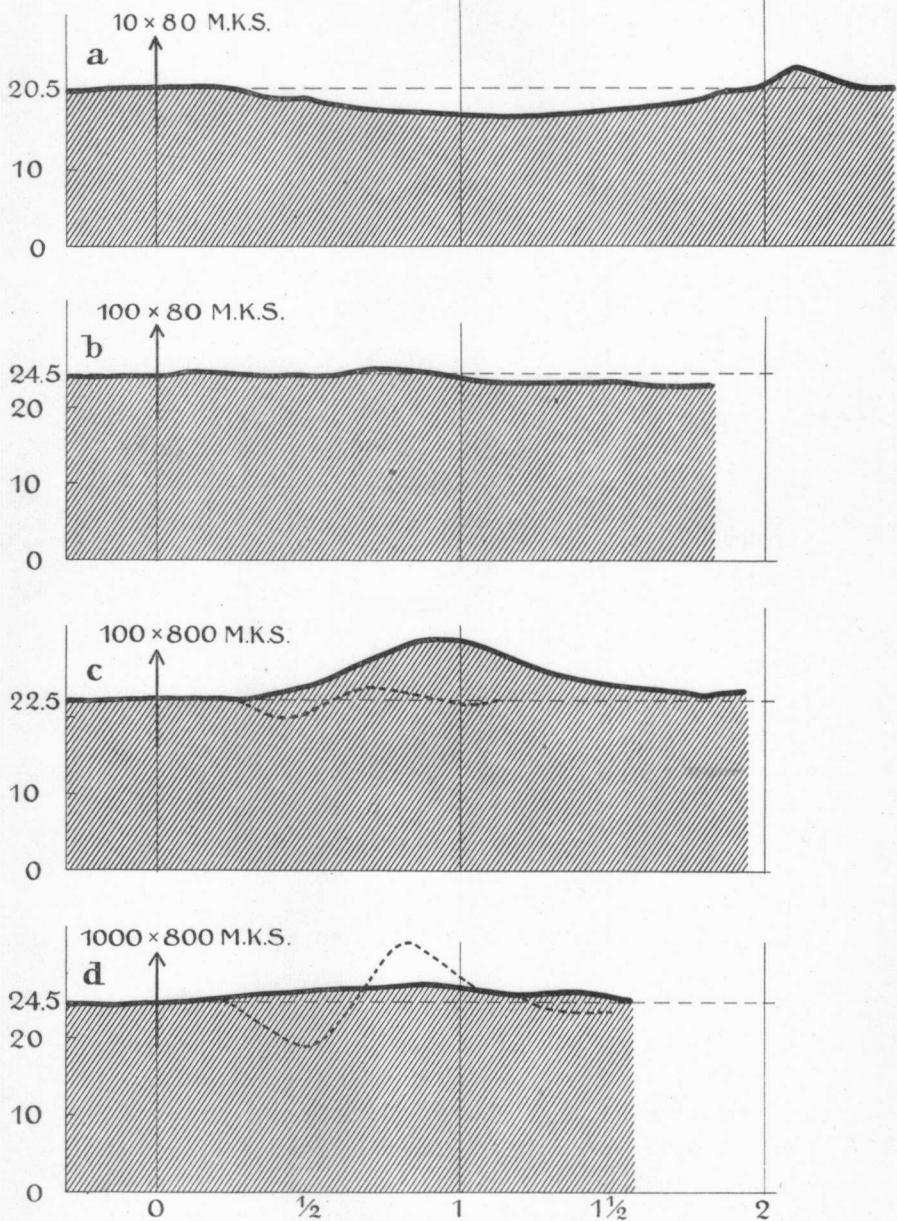


Fig. 16.

Die Lichtwachstumsreaktionen der Zone 0 in ihre Teilreaktionen zerlegt.

— lange Reaktion.

— — — kurze Reaktion.

gross ist als derjenige des Minimums, während bei einfachen kurzen Reaktionen die Ausschläge etwa gleich sind, oder der des Maximums kleiner ist als derjenige des Minimums.

Um auch hier die lange Reaktion in ihrer reinen Form zu erhalten, müssen wir von der totalen Reaktion die kurze Reaktion subtrahieren. (Fig. 16d). Als Mass dieser letzteren wählen wir am besten die Reaktion der nächstliegenden Zone II bei derselben Lichtmenge. Die lange Reaktion ergibt nun eine schwache Beschleunigung. Dies bedeutet, dass eine Lichtmenge von 800000 M.K.S. die Abscheidung von Auximonen in schwachem Masse erhöht.

§ 33. Diskussion der Ergebnisse. Die Wachstumsänderungskurve.

Trägt man in einem Koördinatensystem für verschiedene Lichtmengen die zugehörenden Wachstumsänderungen ein, so erhält man eine Wachstumsänderungskurve. Dieses Verfahren wurde von van de Sande Bakhuyzen (2) eingeführt und hat den Vorteil, dass es den Einfluss verschiedener Lichtmengen auf das Wachstum in übersichtlicher Form darstellt.¹⁾ Figur 17 gibt die Wachstumsänderungskurve für Belichtung der Zone O. Auf der Abszisse sind die Lichtmengen logarithmisch eingetragen; auf der Ordinate finden sich die zugehörigen Wachstumsänderungen und zwar oberhalb D die Beschleunigungen, unterhalb D die Verzögerungen. D stellt den Dunkelzuwachs dar. In Punkt D ist die Grösse der Wachstumsänderung also gleich 0.

Die Kurve zeigt einen wellenförmigen Verlauf. Die Licht-

¹⁾ v. d. Sande Bakhuyzen konstruierte diese Kurve für total belichtete Keimlinge. Er fand bei allen Lichtmengen Wachstumsverzögerungen und spricht darum von einer *Wachstumsverzögerungskurve*. Da Belichtung aber in vielen Fällen auch eine Wachstumsbeschleunigung hervorrufen kann, scheint es mir besser allgemein von *Wachstumsänderungskurve* zu reden.

mengen unterhalb 8000 M.K.S. rufen eine Verzögerung, diejenigen oberhalb 8000 M.K.S. eine Beschleunigung hervor.

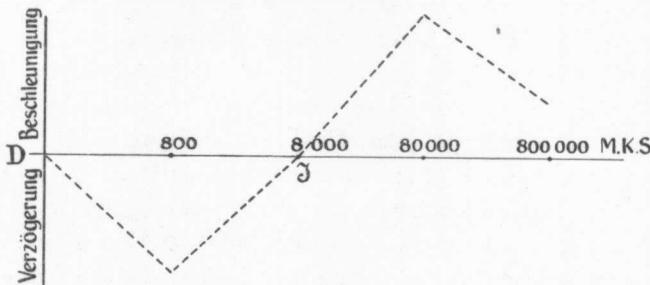


Fig. 17.

Wachstumsänderungskurve bei Belichtung der Zone O. Von den Kurven der Fig. 15 wurde die von der ersten Reaktionswelle (Verzögerung + Beschleunigung) verursachte Wachstumsänderung in μ berechnet und in der obigen Kurve eingetragen. So ergeben 800 M.K.S. im ganzen eine Zuwachsabnahme von 246μ , 80.000 M.K.S. bewirken eine Beschleunigung von 312μ .

Den Punkt I, wo keine Wachstumsänderung auftritt, wollen wir *Invariante Punkt* nennen; dieser befindet sich bei 8000 M.K.S., welche Lichtmenge wir mit *Invariante Lichtmenge*¹⁾ bezeichnen. Den Punkt der Kurve, wo die Verzögerung ihren Maximalwert erreicht, nennen wir *Maximumverzögerungspunkt*; den Punkt wo die Beschleunigung maximal ist *Maximumbeschleunigungspunkt*.

Aus der Wachstumsänderungskurve lassen sich nun sehr leicht drei verschiedene Gebiete der phototropischen Krümmung ableiten: Ein erstes positives, ein negatives und ein zweites positives Gebiet.

¹⁾ Es wäre unrichtig hier von Indifferenzlichtmenge zu sprechen, weil dieses bedeuten würde, dass der Keimling für diese Lichtmenge indifferent, also unempfindlich, ist. Denn da die Pflanze schon auf viel kleinere Lichtmengen reagiert, ist es nicht gut denkbar, dass sie für 8000 M.K.S. ganz unempfindlich sein würde. Vielmehr müssen wir uns vorstellen, dass von dieser Lichtmenge mehrere Reaktionen hervorgerufen werden, welche einander entgegengesetzt verlaufen, sodass das äusserste Resultat ein *ungeändertes* Wachstum ist.

Wenn wir nun die langen Reaktionen berücksichtigen, welche in Figur 16 dargestellt sind und hierfür die Wachstumsänderungskurve konstruieren, erhalten wir die Kurve der Figur 18. Diese Kurve hat noch eine besondere Bedeutung, denn da eine lange Reaktion zu betrachten ist als Indikator für die Menge der Auximonen, welche bei einer bestimmten Lichtmenge gebildet werden, zeigt diese Kurve uns für die verschiedenen Lichtmengen ob mehr oder weniger derselben produziert werden wie im Dunkeln. Die Wachstumsreaktion sagt uns, dasz bei kleinen Lichtmengen die Auximonenabscheidung herabgesetzt wird. Bei der Maximumverzögerungslichtmenge äusert sich dieser Einfluss am stärksten. Bei gröszeren Lichtmengen steigt die Wachstumsänderungskurve wieder.

Hierfür gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Es kann sein, dasz derselbe Prozess, auf den kleine Lichtmengen hemmend einwirken, von gröszeren Lichtmengen gefördert wird. Es ist aber auch denkbar, dasz bei gröszeren Lichtmengen das Licht, neben seinem hemmenden Einfluss auf diesen

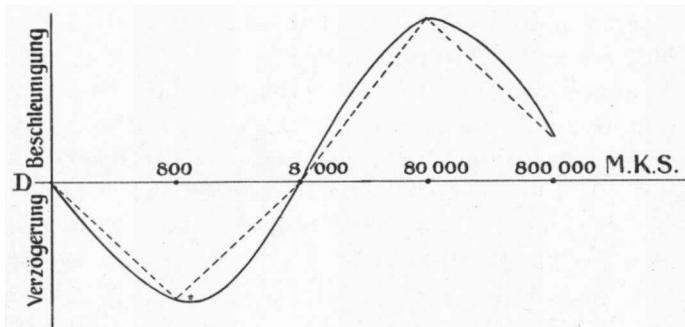


Fig. 18.

Wachstumsänderungskurve der Zone O, wobei nur die lange Reaktion berücksichtigt ist. Nach Fig. 16.

Prozess, fördernd einwirkt auf einen anderen Teilprozess der Auximonenproduktion. Somit wäre bei allen gröszeren

Lichtmengen die Einwirkung eine doppelte. Oberhalb der Invariantlichtmenge musz man sich vorstellen, dasz die fördernde Wirkung gröszer ist als die hemmende.

Wir wollen jetzt untersuchen, welche Krümmungen bei einseitiger Belichting der Zone 0 zu erwarten sind, und zwar berücksichtigen wir zuerst nur die lange Reaktion und werden später den Einfluss der kurzen Reaktion besprechen. An der Hand der Lichtwachstumsreaktionen der Figur 16 und der Wachstumsänderungskurve der Figur 18 lassen sich die Krümmungen leicht ableiten. Zwar kennen wir den Lichtabfall in der äussersten Spitze nicht genau, aber dieses ist für die folgende Untersuchung auch nicht nötig. Wir brauchen nur zu bedenken, dass in der Spitze die Dunkelflanke viel mehr Licht erhält als in der Basis.

In der Figur 19 findet man die Krümmungen für verschiedene Lichtmengen aus der Wachstumsänderungskurve abgeleitet. Hierbei sind die Zuwachsänderungen der Lichtflanke immer durch eine ausgezogene, diejenigen der Dunkelflanke durch eine punktierte Linie angegeben. Der Lichtabfall (Abstand zwischen einer ausgezogenen und der zugehörigen punktierten Linie) ist, da es sich um eine schematische Darstellung handelt, willkürlich gewählt.

Unterhalb 800 M. K. S. werden bei einseitiger Belichtung nur positive Krümmungen auftreten, denn mit abnehmender Lichtmenge wird auch die Wachstumsverzögerung geringer (Figur 19, Lichtmenge 1). Bei einseitiger Belichtung mit 8000 M. K. S. wird die Vorderseite ihr Wachstum nicht ändern, die Dunkelflanke wird eine Verzögerung aufweisen und es muss eine negative Krümmung resultieren (Lichtmenge 3). Zwischen dem positiven und negativen Gebiet muss es eine Lichtmenge geben (2), welche an der Licht- und Dunkelflanke gleich grosse Wachstumsverzögerungen verursacht, sodass keine Krümmung erfolgt. Diese Lichtmenge muss sich rechts von dem Maximumverzögerungspunkt (M. V.) befinden.

Nicht nur 8000 M. K. S. sondern auch Lichtmengen dicht unter- und oberhalb 8000 M. K. S. werden negative Krümmungen verursachen.

Eine Lichtmenge, welche dicht unterhalb 8000 M. K. S. liegt, wird an der Licht- und Dunkelflanke eine Verzögerung induzieren; da aber die Verzögerung der Dunkelflanke grösser ist als die der Lichtflanke, muss eine negative Krümmung erfolgen.

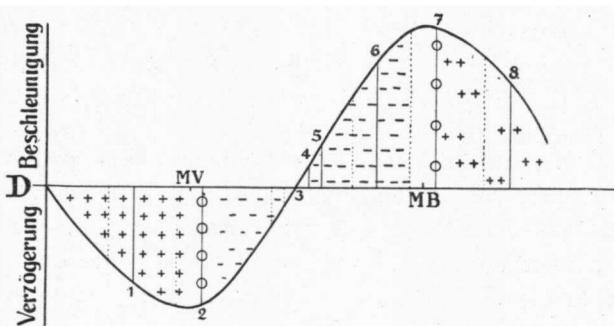


Fig. 19.

Wachstumsänderungskurve der Zone O wie in Fig. 18, worin in schematischer Weise die Krümmungsarten angegeben sind, welche bei einseitiger Belichtung der Zone O erfolgen müssen, wenn nur die langen Reaktionen berücksichtigt werden.

- Zuwachsänderung der Lichtflanke.
- ... Zuwachsänderung der Dunkelflanke.
- +- erste positive Krümmung.
- negative "
- ++ zweite positive "
- O keine Krümmung (Indifferenzstadium).

Eine Lichtmenge (6) oberhalb 8000 M. K. S. wird an Vorder- und Hinterseite eine Wachstumsbeschleunigung verursachen, welche an der Vorderseite am grössen ist, sodass wiederum eine negative Krümmung resultiert.

Das Gegenstück der bei 8000 M.K.S. auftretenden Krümmung, bei der nur die Hinterseite eine Wachstumsänderung aufweist, finden wir bei derjenigen Lichtmenge bei der die

Hinterseite 8000 M. K. S. erhält (5). In diesem Falle wird die Dunkelflanke eine invariante Lichtwachstumsreaktion aufweisen, während die Lichtflanke eine Beschleunigung erfährt. Auch hier muss eine negative Krümmung auftreten.

Schliesslich kann eine negative Krümmung noch dadurch zu stande kommen, dass die Lichtflanke eine Beschleunigung, die Dunkelflanke eine Verzögerung aufweist. Dies wird der Fall sein bei einer Lichtmenge, welche etwas grösser ist, als die Invariante Lichtmenge (4). Das negative Gebiet breitet sich nach oben mindestens bis zum Maximumbeschleunigungspunkt aus, denn bei all diesen Lichtmengen gibt die Lichtmenge der Hinterseite eine geringere Beschleunigung als die Lichtmenge der Vorderseite. Die obere Grenze des negativen Gebietes liegt rechts vom Maximumbeschleunigungspunkt (M. V.). Wir können aber nichts genaueres über diese Grenze aussagen, weil wir das Lichtverhältnis von Vorder- und Hinterhälfte der Spitze nicht kennen. Rechts von dieser Grenze gibt es wieder eine Lichtmenge bei der Vorder- und Hinterseite die gleiche Wachstumsbeschleunigung erfahren, sodass keine Krümmung auftritt (7). Rechts hiervon kommt das Gebiet der zweiten positiven Krümmung. Bei diesen Lichtmengen weisen Vorder- und Hinterflanke eine Wachstumsbeschleunigung auf und da diese an der Lichtflanke kleiner ist als an der Dunkelflanke, erfolgt eine positive Krümmung (8). Wir wollen jetzt das Gesagte kurz zusammenfassen. Es gibt drei Krümmungsgebiete und zwei indifferente Gebiete:

1. *Das erste positive Gebiet:* Licht- und Dunkelflanke zeigen eine Verzögerung; die der Lichtflanke ist die grössere (1).
2. *Das erste indifferente Gebiet:* Licht- und Dunkelflanke zeigen eine gleich grosse Verzögerung (2).
3. *Das negative Gebiet:* Die negative Krümmung kann in fünf Weisen zu stande kommen.
 - a. Die Lichtflanke erfährt eine kleinere Verzögerung als die Dunkelflanke.

- b. Die Lichtflanke gibt keine Lichtwachstumsreaktion, die Dunkelflanke eine Verzögerung (3).
- c. Die Lichtflanke erfährt eine Beschleunigung, die Dunkelflanke eine Verzögerung (4).
- d. Die Lichtflanke zeigt eine Beschleunigung, die Dunkelflanke zeigt keine Lichtwachstumsreaktion (5).
- e. Die Lichtflanke erfährt eine grössere Beschleunigung als die Dunkelflanke (6).
- 4. *Das zweite indifferente Gebiet:* Licht- und Dunkelflanke erfahren eine gleich grosse Beschleunigung (7).
- 5. *Das zweite positive Gebiet:* Die Lichtflanke erfährt eine kleinere Beschleunigung als die Dunkelflanke (8).

Da wir hier überall mit langen Reaktionen zu tun haben, von denen wir wissen, dass sie nach der Basis fortgeleitet werden, können wir sagen, dass bei Spitzenbelichtung sowohl die positiven wie die negativen Krümmungen nach der Basis fortgeleitet werden.

Wir haben bisher nur die lange Reaktion berücksichtigt. Wir wissen aber, dass oberhalb 8000 M. K. S. die Reaktionen der Zone O komplexer Natur sind und ausser einer langen Reaktion noch eine kurze enthalten. Es gibt zwei Fälle in denen die kurze Reaktion sich deutlich geltend macht. Das ist erstens der Fall, wenn die Bedeutung der langen Reaktion sehr klein ist für die Krümmung, wie z. B. in den beiden indifferenten Krümmungsgebieten. Hier werden die gleich grossen langen Reaktionen der antagonistischen Flanken keine Krümmung hervorrufen. Dagegen werden die kurzen Reaktionen an Licht- und Dunkelflanke eine oszillierende Bewegung verursachen, wie ich es früher für die subapikalen Zonen VII und II abgeleitet habe. Einen zweiten Fall, in dem die kurze Reaktion merklich wird, finden wir bei den negativen Krümmungen. Da die erste Phase der Oszillationsbewegung eine positive ist, ist es möglich, dass negative Krümmungen in ihrem ersten Anfang von der Oszillationsbewegung ver-

deckt werden, sodass zuerst eine positive Krümmung auftritt, welche bald der definitiven negativen Krümmung Platz macht. Diese Erscheinung ist nur dort zu erwarten, wo die negative Krümmung schwach ist, sodass ihr Anfang von der Oszillationsbewegung leicht unterdrückt werden kann. Und dies wird besonders der Fall sein in der Nähe der beiden indifferenten Gebiete, also an der unteren und oberen Grenze des negativen Krümmungsgebietes. Und tatsächlich fand Arisz bei Spaltenbelichtung am Anfang und am Ende des negativen Gebietes, dass die negative Krümmung von einer vorübergehenden positiven Krümmung vorangegangen wird, während er zwischen diesen beiden äussersten ein Gebiet von nur reinen negativen Krümmungen nachweisen konnte.

Wir haben gesehen, dass die kurzen Reaktionen ausser einer Verzögerung und Beschleunigung meistens noch eine zweite Verzögerung aufweisen, welche weniger tief ist, aber oft länger anhält. Auch nimmt die Grösse dieser Verzögerung bei grösseren Lichtmengen vielfach zu.

In dieser Verzögerung muss wahrscheinlich die Ursache der Krümmungen, welche bei Basisbelichtung auftreten, gesucht werden.

2. Die äusserste Spaltenzone von $1/2$ mm.

§ 34. Methode.

Um nur die äusserste Spitze über $1/2$ mm. Länge zu belichten konnte der in § 31 beschriebene Verdunklungsapparat benutzt werden, nachdem hieran ein kleiner Zylinder Y hinzugefügt worden war, welcher genau in die Öffnung des Ringes R passt und welcher getragen wird von einem kupfernen Arm V, welcher an dem Kupferstück B befestigt ist. Die Länge dieses kleinen Zylinders

ist so gewählt, dass nur $1/2$ mm. der Spitze aus ihm hervorragt. Bei dieser Versuchsanordnung musste besonders darauf geachtet werden, dass sowohl das Goldplättchen G wie das Kupferstück V sich genau in horizontaler paralleler Lage befinden, da eine kleine Ablenkung von dieser Lage eine ungleiche Belichtung bedingt, was zu phototropischen Krümmungen führen würde. Nach Ablauf eines jeden Versuches wurde darauf geachtet, ob bei der Herausnahme des Keimlings auch Krümmungen auftraten. Blieben diese aus, so durfte angenommen werden, dass die Belichtung allseitig gleich stark gewesen war.

§ 35. Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×80 M. K. S.
T a b e l l e 79.

Versuchsnummer	Koleoptillänge	160	160	166	164	154	152	166
501	32							
503 ^I	25							126
504	28							
505	29							
508 ^I ¹⁾	26							
— ^{III}	38	172	170	168	172	168	160	166

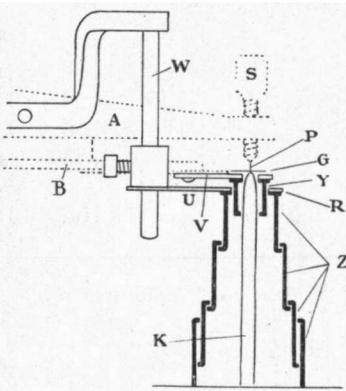


Fig. 20.

Verdunklungsvorrichtung wobei nur die äusserste Spitzenzone von $1/2$ mm. belichtet wird. Weitere Erklärung im Text.

1) Während der Zeit vor der Belichtung war das Wachstum in diesem Versuch sehr konstant. Da aber das 6-Minutensignal versagt hatte, konnten die Wachstumswerte nicht berechnet und in dieser Tabelle eingetragen werden.

Tabelle 79. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
501	152	164	164	160	168	164	154	156	
503 ^I	131	132	124	120	123	128	126	122	
504		156	136	138	142	146	144	142	
505			158	164	162	154	158	158	
508 ^I									
— III	160	164	166	164	174	170	160	152	
Versuchs- nummer	Licht	Fortsetzung							
	↑								
501	158	160	168	168	158	150	150	148	
503 ^I	127	126	124	118	116	118	119	112	
504	145	146	146	142	135	132	132	131	
505	158	158	156	150	156	150	142	138	
508 ^I	148	150	152	150	140	134	131	128	
— III	162	166	158	156	156	158	156	154	
Versuchs- nummer	Fortsetzung		1 Stunde						
501	142	138	138	136	136	138	126	124	120
503 ^I	110	106	96	94	91	96	94	85	80
504	128	124	122	122	123	120	118	120	126
505	132	134	128	132	133	133	138	146	136
508 ^I	122	124	124	120	116	113	120	130	136
— III	152	150	150	140	130	125	126	116	124
Versuchs- nummer	Fortsetzung		2 Stunden						
501	116	112	106	112	134	162	160	144	132
503 ^I	78	86	96	105	90	80	77	93	110
504	130	130	128	127	123	124	123	122	120
503	130	142	150	144	133	130	130	125	121
508 ^I	138	142	138	134	142	145	146	156	156
— III	134	148	142	145	140	140	146	152	148

Tabelle 79. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung		3 Stunden								
501	136	138	152	166	1	68	170	170	164	168	
503 ^I	118	112	106	102	1	06	112				
504	118	117	120	126	1	24	122	115	122	134	
505	125	124	125	123	1	30					
508 ^I	150	148	150	150	1	50					
— III											

Tabelle 80.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.			Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung		Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung
501	114 Min.	8 μ /Min.		132 Min.	0,5 μ /Min.
503 ^I	102 "	7 "		120 "	-2 "
504	84 "	4 "		105 "	-2 "
505	60 "	4 "		114 "	0,5 "
508 ^I	78 "	6 "		108 "	-1 "
— III	90 "	8 "		108 "	-2 "
Mittelwert:	84,5 Min.	6 μ /Min.		114,5 Min.	-1 μ /Min.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass bei Belichtung der äussersten Spitze mit 10×80 M. K. S. eine lange Reaktion erfolgt, welche ein Minimum nach 84,5 Minuten erreicht. In einigen Versuchen findet man auch die Andeutung einer kurzen Reaktion, so in den Versuchszahlen 503^I, 505 und 508^{III}. Diese kurze Reaktion ist jedoch so schwach ausgeprägt, dass sie bei der Berechnung des Mittelwertes nicht zu Tage tritt. Nach dem Minimum steigt das Wachstum wieder an und erreicht nach 114,5 Minuten das erste Maximum, welches jedoch unter dem

Dunkelwert liegt. Vorbei dem Maximum fällt das Wachstum ein wenig und erreicht dann einen konstanten Wert. Gerade wie bei Belichtung der Zone O hat eine Lichtmenge von 10×80 M. K. S. zur Folge, dass weniger Auximonen aus der Spitze hinabdiffundieren als im Dunkeln.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 10×800 M. K. S.

T a b e l l e 81.

Versuchsnummer	Koleoptillänge							
548 ^I	25 m.m.			152	158	156	156	
— II	32 m.m.	158	166	158	152	152	158	162
— III	38 m.m.	164	164	162	156	164	168	162
506 ^I	35 m.m.				134	134	142	146
— II	41 m.m.	154	166	170	164	158	164	160
550	25 m.m.			158	150	137	140	153

Versuchsnummer	Fortsetzung							
548 ^I	152	154	164	163	162	162	158	160
— II	166	158	150	154	160	158	166	160
— III	165	170	168	168	170	168	156	154
506 ^I	147	152	153	150	142	146	150	150
— II	148	156	168	168	168	166	165	176
550	155	142	144	152	154	144	143	152

Versuchsnummer	Licht	Fortsetzung						
		↑						
548 ^I	166	166	164	157	165	162	164	166
— II	155	168	172	162	168	180	184	188
— III	152	150	154	150	142	140	138	144
506 ^I	144	150	144	136	132	132	144	140
— II	172	166	160	158	158	163	162	158
550	152	147	137	137	140	134	130	126

Tabelle 81. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung 1 Stunde									
	166	170	176	174	180	176	166	168	176	
548 ^I	166	170	176	174	180	176	166	168	176	
— II	186	186	188	186	180	160	167	158	162	
— III	154	147	126	118	124	120	114	110	120	
506 ^I	144	140	140	146	146	144	144	140	138	
— II	160	155	150	156	163	152	158	162	158	
550	126	128	136	140	142	134	123	114	133	

Versuchs- nummer	Fortsetzung 2 Stunden									
	166	176	175	166	165	165	165	165	154	
548 ^I	166	176	175	166	165	165	165	165	154	
— II	164	164	162	156	164	168	162	165	170	
— III	124	120	116	110	123	126	126	126	126	
506 ^I	140	148	154	160	164	154	150	158	154	
— II	153	156	155	152	148	147	144	140	136	
550	142	136	126	126	123	123				

Versuchs- nummer	Fortsetzung 3 Stunden									
	145	158	166	158	152	152	158	162	166	
548 ^I	145	158	166	158	152	152	158	162	166	
— II	168	168	170	168	156	154	152			
— III										
506 ^I	166	170	164	158	164	160	148	156	168	
— II										
550										

Diese Lichtmenge gibt genau dasselbe Resultat, welches wir auch erhielten bei der Zone O; das Wachstum behält nach der Belichtung seinen Dunkelwert, als ob überhaupt keine Belichtung stattgefunden hätte. Dies bedeutet

Äusserste Spitzenzone ($\frac{1}{2}$ mm)

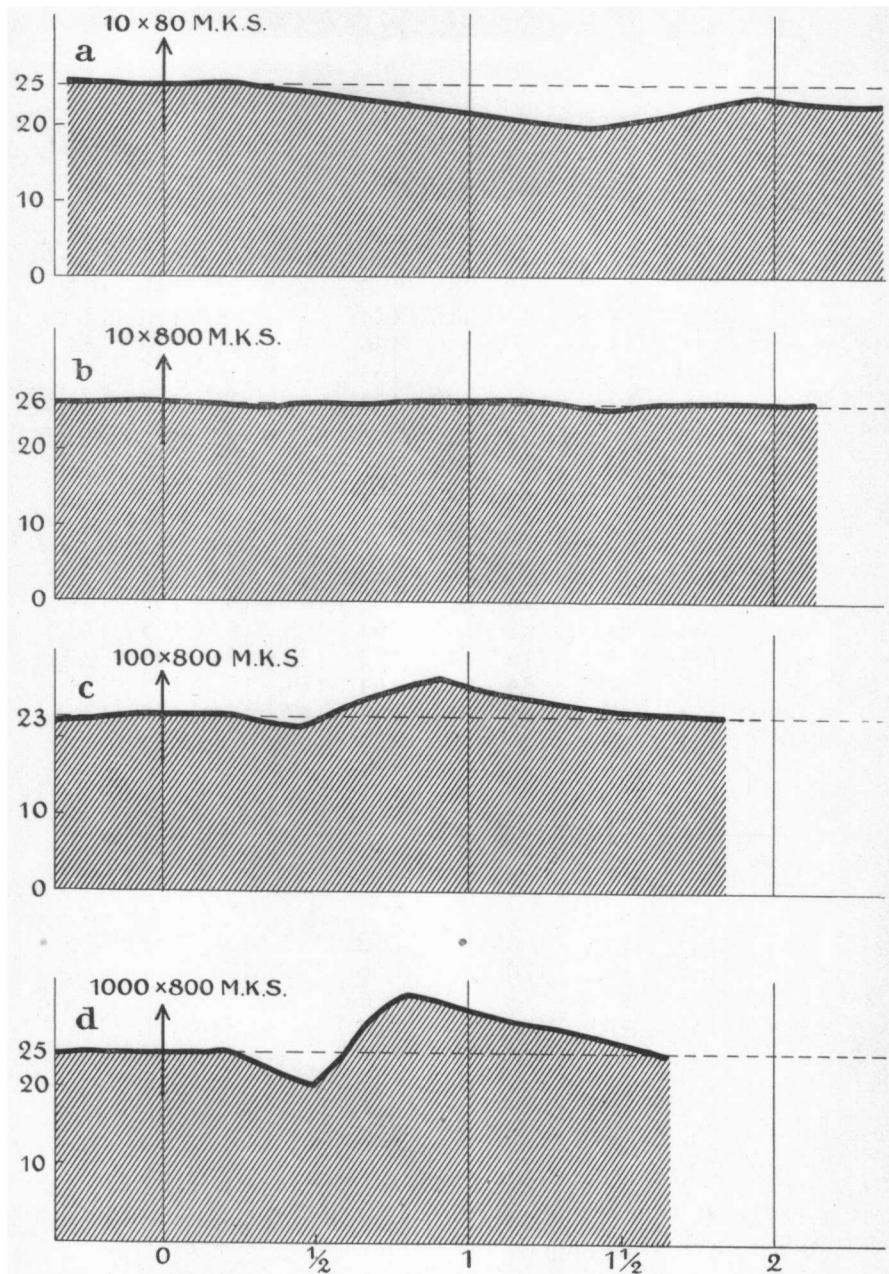


Fig. 21.

Die Lichtwachstumsreaktionen, welche bei Belichtung der äussersten Spitzenzone ($\frac{1}{2}$ mm) auftreten.

Ordinate: Zuwachs in μ pro Minute.

Abszisse: Zeit in Stunden.

Der Pfeil gibt den Augenblick der Belichtung an.

also, dass bei dieser Lichtmenge gleich viel Auximonen abgeschieden werden wie im Dunkeln. Wie schon früher bei Zone O erörtert wurde, bedeutet dies aber keineswegs, dass 8000 M. K. S. den Prozess der Auximonenabscheidung nicht beeinflusst; vielmehr ist es sehr gut möglich, dass der Einfluss der Belichtung auch hier ein doppelter ist und zwar so, dass beide Komponenten einander gegenseitig aufheben.

Auch bei dieser Lichtmenge findet man in einigen Versuchen eine schwach ausgeprägte kurze Reaktion. Jedoch tritt diese lange nicht in allen Versuchen eindeutig auf, sodass sich in der Kurve des Mittelwertes nur eine schwache Andeutung derselben ergibt. (Figur 21b).

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 100×800 M. K. S.

T a b e l l e 82.

Versuchsnummer	Koleoptil-länge									
477 ^{II}	31 m.m.	96	98	94	98	103	106	108	108	
510 ^I	26 m.m.									168
511	—									185
542	36 m.m.				96	98	96	93	94	185
543 ^I	27 m.m.									128
544	—	80	80	80	80	77	75	76	77	136

Versuchsnummer	Fortsetzung							Licht		
								↑		
477 ^{II}	110	116	114	114	112	118	124			126
510 ^I	168	168	170	164	172	178	188			190
511	180	172	173	176	180	178	172			168
542	98	98	96	96	104	106	110			106
543 ^I	132	126	130	126	134	132	132			126
544	77	78	80	77	78	80	84			90

Tabelle 82. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung								
477 ^{II}	127	128	128	128	135	143	149	144	
510 ^I	188	186	180	186	194	200	200	210	
511	182	170	177	220	236	246	240	248	
542	106	108	100	94	86	96	116	122	
543 ^I	128	118	98	104	124	138	152	160	
544	90	84	77	74	82	93	104	108	

Versuchs- nummer	1 Stunde		Fortsetzung						
477 ^{II}	145	156	146	156	150	148	136	140	
510 ^I	204	206	204	200	197	200	192	190	
511	242	236	226	220	208	204	200	188	
542	116	112	112	108	106	106	108	112	
543 ^I	154	150	140	136	130	136	155	150	
544	104	96	87	87	87	80	75	84	

Versuchs- nummer	Fortsetzung		2 Stunden						
477 ^{II}	142	138	140	142	140	134	138	134	
510 ^I	178	177	178	174	188	186	182	190	
511	188	184	186	200	204	214	214	214	
542	114	116	108	108	106	102	100	98	
543 ^I	142	136	130	130	140	152	152	150	
544	94	94	88	80	76	77	71	74	

Tabelle 82. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung		3 Stunden					
477 ^{II}	124	120	120	124	123	120	125	118
510 ^I	186	188	186	184	184	182		
511	214	210	214	202	198			
542	98	100	97	96	95	95	93	92
543 ^I	158	162	152	142	142			
544	78	78	80	79	78	78	76	80

Versuchs- nummer	Fortsetzung					
477 ^{II}	120	114	116	120	115	112
510 ^I						
511						
542						
543 ^I						
544	82	78	73	70	73	70

Tabelle 83.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung	Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung
477 ^{II}	— Min.	0 μ /Min.	66 Min.	2,5 μ /Min.
510 ^I	24 "	0,5 "	54 "	4 "
511	18 "	1,5 "	54 "	10 "
542	36 "	4 "	54 "	2,5 "
543 ^I	24 "	6 "	54 "	5 "
544	30 "	1,5 "	54 "	4 "

Mittelwert:	25,5 Min.	2 μ /Min.	56 Min.	4,5 μ /Min.
-------------	-----------	---------------	---------	-----------------

Aus diesen Versuchen ergibt sich, wie Figur 21c zeigt, eine Reaktion, welche wieder deutlich zusammengesetzt

ist aus zwei Komponenten; das Minimum nach 25,5 Minuten gehört zu der kurzen Reaktion, das Maximum der kurzen Reaktion wird von der Beschleunigung der langen Reaktion verstärkt und auf einen späteren Zeitpunkt verschoben, sodass die Beschleunigung, welche nach 32 Minuten anfängt und ungefähr 60 Minuten dauert, aus zwei Beschleunigungs- wellen besteht. Die eine ist die lange Reaktion, die andere ist die Beschleunigungswelle der kurzen Reaktion. Auch die Verzögerung, welche das erste Minimum nach 25,5 Minuten ergibt, ist aufzufassen als die Resultante von zwei Komponenten. Denn, da die Latenzzeit der kurzen und langen Reaktion höchstwahrscheinlich dieselbe ist, muss die Verzögerung der kurzen und die Beschleunigung der langen Reaktion zur selben Zeit anfangen. Die Verzögerung, welche wir erhalten haben, stellt also die Resultante von beiden Komponenten dar; die Verzögerung der kurzen Reaktion ist also grösser als diese.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei 1000 × 800 M. K. S.

Tabelle 84.

Versuchs- nummer	Koleoptil- länge								
478	34 m.m.		164	166	164	166	150	144	
510 ^{II}	32 m.m.	174	188	186	182	190	186	188	
543 ^{II}	30 m.m.	130	130	140	152	152	150	158	
546	29 m.m.		158	158	158	154	154	162	
547	23 m.m.	78	74	74	76	76	78	78	
Versuchs- nummer	Fortsetzung	Licht ↑							
478	146	150	158	168	170	162	162	148	
510 ^{II}	186	184	184	182	176	178	160	148	
543 ^{II}	162	152	152	142	150	150	134	112	
546	160	162	160	154	156	168	162	152	
547	78	76	82	85	86	84	80	70	

Tabelle 84. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						1 Stunde	
478	132	145	194	216	224	203	202	183
510 ^{II}	166	218	246	228	208	200	198	200
543 ^{II}	96	128	178	198	186	170	162	162
546	142	172	194	206	190	188	186	180
547	62	68	96	116	132	118	106	100

Versuchs- nummer	Fortsetzung						2 Stunden	
478	177	178	172	162	153	146	148	
510 ^{II}	192	190	185	178	182	184	182	180
543 ^{II}	155	146	142	137	134	134	138	136
546	190	186	178	170	154	146	148	144
547	96	94	86	80	75	73	72	69

Versuchs- nummer	Fortsetzung							
478								
510 ^{II}	182	182	192	186	190	184	170	174
543 ^{II}	132	134	128	132	128	134	144	148
546								
547								

Versuchs- nummer	3 Stunden			Fortsetzung		
478						
510 ^{II}	186	180	160	162		
543 ^{II}	148	144	140	136		
546						
547						

Äusserste Spitzenzone ($\frac{1}{2}$ mm)

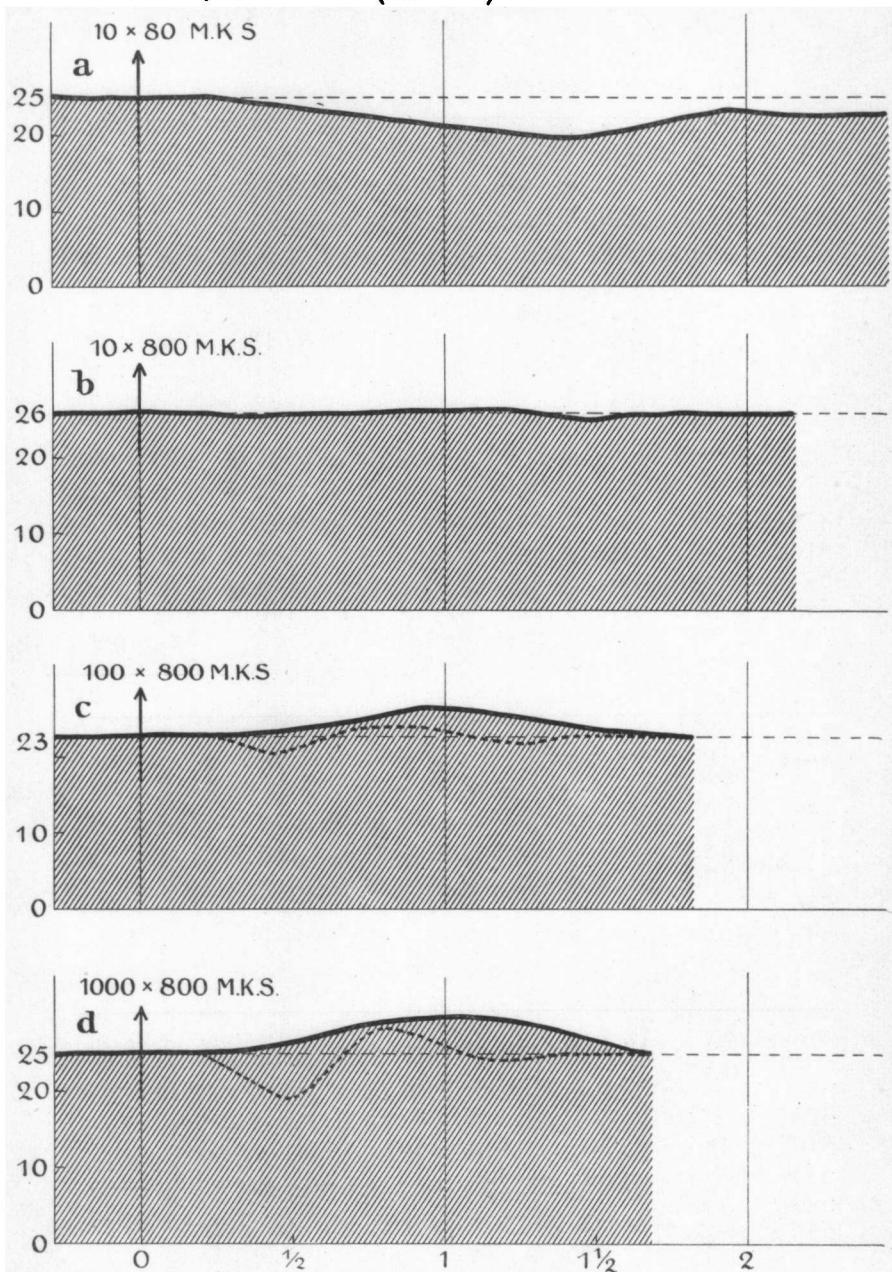


Fig. 22.

Die Reaktionen der äussersten Spitzenzone in ihre Teilreaktionen zerlegt.

— lange Reaktion.
..... kurze Reaktion.

T a b e l l e 85.

Versuchs- nummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Wachstumsbe- schleunigung	Nach :	Maximale Wachstums- verzögerung
478	30 Min.	5 μ /Min.	54 Min.	10 μ /Min.
510 ^{II}	24 "	6 "	42 "	10 "
543 ^{II}	30 "	8 "	48 "	10 "
546	30 "	3 "	48 "	8 "
547	30 "	2.5 "	54 "	8 "
Mittelwert:	29 Min.	5 μ /Min.	49 Min.	9 μ /Min.

Bei dieser Lichtmenge fällt wieder gerade wie bei Zone O das starke Hervortreten der kurzen Reaktion auf. Doch ist auch hier leicht nachzuweisen, dass die Lichtwachstumsreaktion bei dieser Lichtmenge ausser der kurzen Reaktion noch eine andere Komponente enthält, denn die Beschleunigung ist viel grösser als die Verzögerung, während bei einer einfachen kurzen Reaktion die Beschleunigung meistens kleiner, nur selten gleich gross als die Verzögerung ist.

Das erste Minimum liegt bedeutend tiefer, wie bei der vorigen Lichtmenge. Diese Erscheinung der Vertiefung des ersten Minimums mit zunehmenden Lichtmengen, fanden wir auch bei der Zone O, und dies erinnert uns an die ähnliche Erscheinung, welche wir bei Belichtung von subapikalnen Zonen erhalten haben. Diese Übereinstimmung weist wieder darauf hin, dass wir tatsächlich in allen diesen Fällen mit einer Superponierung einer kurzen auf eine lange Reaktion zu tun haben.

Die lange Reaktion in ihrer reinen Form können wir wieder erhalten, wenn wir von der in Figur 21d eingezeichneten Kurve die Kurve der kurzen Reaktion subtrahieren. (Fig. 22d.)

§ 36. Diskussion der Ergebnisse.

Die bei der äussersten Spitze erhaltenen Lichtwachstumsreaktionen zeigen im allgemeinen eine grosse Übereinstimmung mit denjenigen der Zone O. In beiden Fällen ergibt eine Lichtmenge unterhalb 8000 M.K.S. eine Wachstumsverzögerung, eine solche oberhalb 8000 M.K.S. eine Beschleunigung. Auch für die äusserste Spitze lässt sich eine Wachstumsänderungskurve konstruieren. Einen Unterschied mit der Zone O ergeben die grösseren Lichtmengen, welche in der Zone O eine Abnahme der Beschleunigung verursachen (800.000 M.K.S.). Bei der äussersten Zone scheint diese Abnahme, wenn sie vorhanden sein sollte, erst bei Lichtmengen oberhalb 800.000 M.K.S. zu erfolgen. Abgesehen von diesem Unterschied bei den grösseren Lichtmengen, können wir aber sagen, dass die Lichtwachstumsreaktionen der Zone O und der äussersten Spitzenzone eine sehr grosse Ähnlichkeit haben, was darauf hinweist, dass bei Belichtung der Zone O hauptsächlich die äusserste Spitzenzone reagiert. Dies stimmt überein mit den Befunden von Sierp und Seybold (45.), welche nachweisen konnten, dass bei einseitiger Belichtung die Krümmung grösstenteils die Folge ist von der Belichtung der oberen Spitzenzone von $\frac{1}{4}$ mm.

3. Die phototropischen Krümmungen bei totaler Belichtung abgeleitet aus den Lichtwachstumsreaktionen, welche bei Spitzen- und Basisbelichtung erhalten wurden.

Wir wollen jetzt untersuchen, welche Krümmungen auftreten müssen, wenn man für bestimmte Lichtmengen die Lichtwachstumsreaktionen, welche bei Spitzenbelichtung und subapikaler Belichtung erfolgen, kombiniert. Hierbei werden wir die Annahme machen, dass bei totaler Belichtung die in Spitze und subapikalem Teile induzierten Lichtwachstumsreaktionen unabhängig von einander verlaufen,

dass sie also keinen gegenseitigen Einfluss auf einander ausüben, sodass wir die Lichtwachstumsreaktionen, welche infolge der Spitzbelichtung und der subapikalen Belichtung auftreten, einfach summieren können.

Wahrscheinlich liegt die Sache nicht so einfach wie wir es hier bequemlichkeitshalber annehmen. Denken wir uns z. B., dass die kurze Reaktion dadurch zu stande kommt, dass die Herabwanderung der Auximonen in irgendeiner Weise gehemmt wird. Dann muss man annehmen, dass eine gleiche Lichtmenge, welche stets eine gleiche Hemmung hervorruft, ganz verschiedene Auswirkungen haben wird, je nachdem die Spitze verdunkelt oder belichtet war. Denn bei verdunkelter Spitze wandert eine bestimmte Menge Auximonen in den subapikalen Teil, bei Spitzbelichtung wird diese Menge kleiner oder grösser sein, je nachdem die Lichtmenge klein oder gross ist. Es ist aber klar, dass eine gleiche Hemmung einen verschiedenen Effekt haben wird, je nachdem die herabströmende Auximonenmenge grösser oder kleiner ist. Im ersten Fall wird eine grössere Auximonenmenge zurückgehalten werden als im letzteren Fall, was eine grössere Verzögerung für den ersten Fall bedeutet. Es ist also a priori sehr gut denkbar, dass die Reaktionen bei gleichzeitiger Spitzbelichtung und subapikaler Belichtung einander beeinflussen, und zwar in quantitativer Weise. Es ist aber unwahrscheinlich, dass auch in qualitativem Sinne eine Beeinflussung besteht; eine subapikale Belichtung wird stets eine kurze Reaktion, eine Spitzbelichtung immer eine lange Reaktion hervorrufen. In der jetzt folgenden Auseinandersetzung werde ich die Möglichkeit einer quantitativen Beeinflussung unberücksichtigt lassen und mich infolgedessen nur auf qualitative Schlussfolgerungen beschränken.

Wir können aus den drei Krümmungsgebieten einige typische Fälle herausgreifen und hierfür die Reaktionen

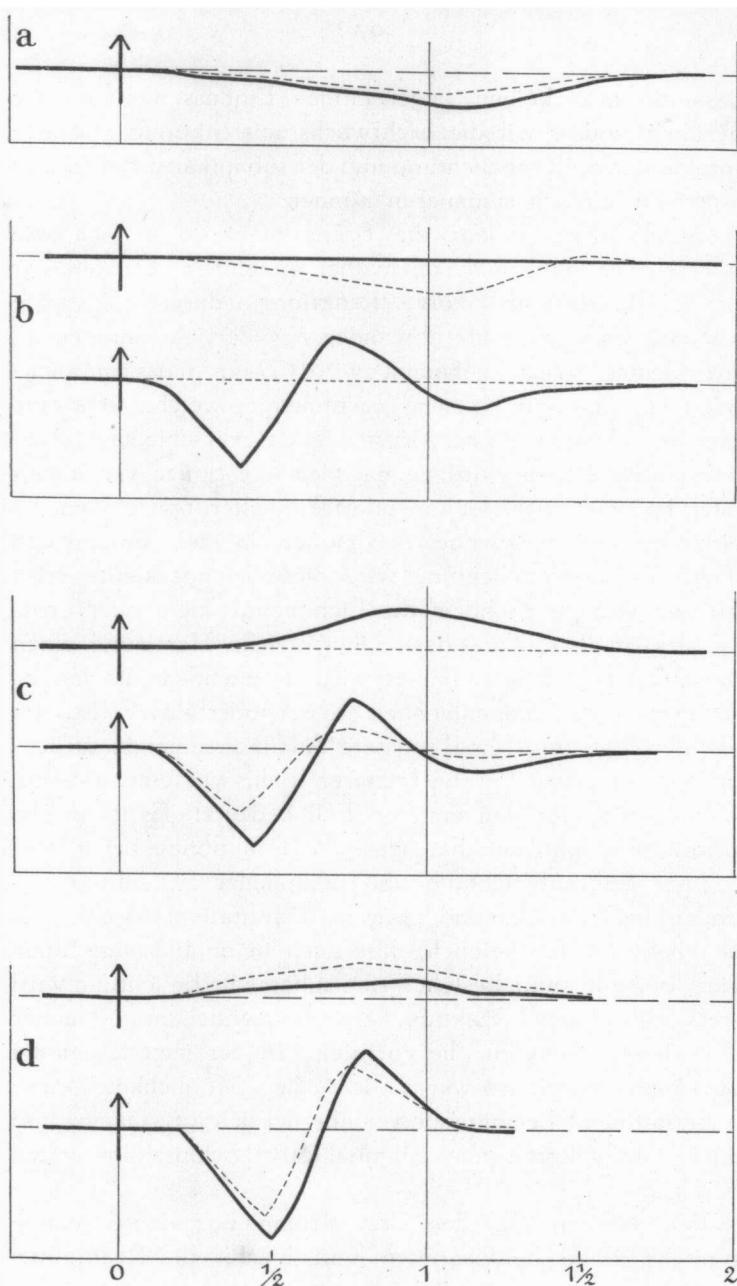


Fig. 23.

bei Spitzen- und Basisbelichtung im Zusammenhang mit einander betrachten. In der Figur 23 findet man die betreffenden Reaktionen dargestellt. Für einige Lichtmengen sind die Lichtwachstumsreaktionen aus früheren Versuchen bekannt, für die Lichtmengen bei welchen dies nicht der Fall ist, wurden die Reaktionen schematisch eingetragen, wobei ihre Grösse durch Interpolation, an der Hand von bekannten Reaktionen, bestimmt wurde. Die Figuren beabsichtigen nur in schematischer Weise ein übersichtliches Bild der Reaktionsmöglichkeiten darzustellen, welche bei totaler Belichtung vorkommen können.

Figur 23a stellt den einfachen Fall dar, dass die Lichtmenge so klein ist, dass nur die Spitze reagiert ($10 \times 2,5$ M.K.S.). An der Vorderseite tritt eine lange Reaktion auf, an der Hinterseite ebenfalls, aber hier ist sie schwächer ausgeprägt. Es entsteht eine positive Krümmung, welche nach dem subapikalen Teil fortgeleitet wird. Der subapikale Teil reagiert also in diesem Falle nicht direkt auf die Belichtung sondern indirekt. Einen noch einfacheren Fall erhalten wir bei denjenigen Lichtmengen, welche so klein sind, dass

Fig. 23. Schematische Darstellung der Lichtwachstumsreaktionen, welche bei einseitiger Belichtung der totalen Koleoptile erfolgen. Mit Ausnahme von Fig. a sind in allen Figuren die von der Spitzenbelichtung hervorgerufenen Reaktionen in dem oberen Kurvenpaar angegeben, während in dem unteren Kurvenpaar die von der subapikalen Belichtung verursachten Reaktionen eingetragen sind.

— Lichtwachstumsreaktion der Lichtflanke.

..... " " Dunkelflanke.

- a. Die einseitig zugeführte Lichtmenge beträgt $10 \times 2,5$ M.K.S. Nur die Spitze reagiert auf diese kleine Lichtmenge.
- b. Die einseitig zugeführte Lichtmenge beträgt 10×800 M.K.S. Hierbij ruft auch die subapikale Belichtung eine Lichtwachstumsreaktion hervor, wenn auch nur an der Lichtflanke.
- c. Die einseitig zugeführte Lichtmenge ist so gewählt, dass die in der Spitze nach der Dunkelflanke hindurchgelassene Lichtmenge 10×800 M.K.S. beträgt.
- d. Die einseitig zugeführte Lichtmenge beträgt 1000×800 M.K.S.

das nach der Hinterseite hindurchgelassene Licht so schwach ist, dass es keine Lichtwachstumsreaktion hervorruft. Die in dieser Weise erzielte phototropische Krümmung ist also ausschliesslich das Resultat der Lichtwachstumsreaktion der Lichtflanke.

Aus dem Gebiet der negativen Krümmung habe ich von den 5 möglichen Fällen nur zwei gewählt; die anderen drei lassen sich an der Hand der Wachstumsänderungskurve und der Lichtwachstumsreaktionen leicht konstruieren.

Figur 23b zeigt die Reaktion bei einer einseitigen Belichtung mit 10×800 M. K. S. Oben sind die langen Reaktionen, welche ausschliesslich in der Spitze auftreten eingetragen; unten die kurzen Reaktionen, welche in allen belichteten Teilen verursacht werden (hauptsächlich im subapikalen Teil).

Wie bekannt reagiert die Spitze bei dieser Lichtmenge an der Vorderseite mit einem unveränderten Wachstum; an der Hinterseite wird eine Verzögerung auftreten. Die negative Reaktion, welche hieraus resultiert, wird sich nach dem subapikalen Teil fortpflanzen. Im subapikalen Teil zeigt die Vorderseite eine kurze Reaktion, welche uns schon aus § 26 bekannt ist. Die Dunkelflanke bekommt ungefähr 266 M. K. S., welche Lichtmenge zu schwach ist um eine Lichtwachstumsreaktion hervorzurufen. Das Ergebnis der subapikalen Belichtung ist eine Oszillationsbewegung.

In der ersten Zeit nach der Belichtung dominiert die Reaktion des subapikalen Teiles wegen ihres tiefer liegenden Angriffspunktes und der damit zusammenhängenden grösseren Hebelwirkung. Die Reaktion der ganzen Pflanze wird also folgenden Verlauf aufweisen: Zuerst eine positive Bewegung, dann eine negative. Die darauf folgende positive Bewegung des subapikalen Teiles wird von der allmälig zunehmenden negativen Reaktion der Spitze grösstenteils oder ganz unterdrückt werden, sodass die Totalkrümmung weiter hauptsächlich im negativen Sinne verläuft.

Figur 23c gehört zu einer Lichtmenge, welche einseitig zugeführt 10×800 M.K.S. nach der Dunkelflanke der Spitze hindurch lässt. Die Reaktionen der Spitze und des subapikalen Teiles bedürfen keiner weiteren Erläuterung. Nur will ich darauf hinweisen, dass die kurze Reaktion, welche in der Spitze auftritt, vernachlässigt ist, da diese sowohl durch ihre geringe Grösse, wie durch ihre hohe, ungünstige Lage, in ihrer Wirkung weit hinter denjenigen der tieferen Zonen zurück steht. Durch das Fortlassen derselben gewinnen die Figuren ausserdem an Übersichtlichkeit.

Zuletzt wollen wir den Fall einer zweiten positiven Krümmung betrachten und zwar bei einer einseitigen Belichtung mit 1000×800 M.K.S. (Figur 23d). Die Spitze zeigt an beiden Flanken eine Beschleunigung, welche jedoch an der Dunkelflanke am grössten ist. Dies ergibt eine positive Krümmung, welche nach dem subapikalen Teil fortgeleitet wird. Der subapikale Teil zeigt die bekannten kurzen Reaktionen, aus denen sich eine Oszillationsbewegung ergibt. Da auch hier während der ersten Zeit nach der Belichtung die Reaktionen des subapikalen Teils von entscheidender Bedeutung sind, wird der Keimling zuerst eine positive Bewegung ausführen, dann erfolgt eine negative Phase und es hängt von der Grösse der in der Spitze induzierten Krümmungsbewegung ab, ob diese letztere mehr oder weniger zum Ausdruck kommen wird, oder ob sie von der aus der Spitze zugeleiteten positiven Reaktion ganz verdeckt wird. Bei Burckhardt (22) finden sich bei 22500 M.K.S., in verschiedenen Zeit-Intensitätskombinationen zugeführt, verschiedene Übergänge zwischen einem deutlichen Hervortreten dieser negativen Krümmungsbewegung und einer völligen Verdeckung derselben durch die positive Spitzreaktion.

Die hier besprochenen Fälle stellen nur einige der vielen Krümmungsmöglichkeiten dar, welche bei totaler

Belichtung erfolgen können. Aus der grossen Verschiedenheit von Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei Spitzenbelichtung erhalten kann, kombiniert mit den durch subapikale Belichtung hervorgerufenen Lichtwachstumsreaktionen, ersieht man unmittelbar, dass die Krümmungen bei totaler Belichtung auf zahlreiche Weisen zustande kommen können.

Bei totaler Belichtung werden die Krümmungen bestimmt durch die in der Spitze und in dem subapikalen Teile hervorgerufenen Lichtwachstumsreaktionen. Die Spitzenbelichtung kann je nach der Lichtmenge eine erste positive, eine negative oder eine zweite positive Krümmung hervorrufen. Die Basisbelichtung ruft bei kleinen Lichtmengen gar keine Reaktion hervor, bei grösseren Lichtmengen verursacht sie Oszillationsbewegungen. Die bei totaler Belichtung auftretenden Krümmungen gehen aus der Kombination der in der Spitze und in dem subapikalen Teil induzierten Krümmungen hervor.

Wenden wir uns jetzt nochmals den Versuchen des 1en Teiles dieser Arbeit zu, in dem die phototropischen Krümmungen aus den Lichtwachstumsreaktionen der antagonistischen Flanken abgeleitet wurden. Es handelte sich dort um totale Belichtungen. Für den Lichtabfall wurde das Verhältnis 30:1 angenommen, welches streng genommen nur für den subapikalen Teil, nicht aber für die äusserste Spitze gilt. Es fragt sich nun, wie gross der hieraus hervorgehende Fehler ist.

Untersuchen wir zuerst die erste Versuchsreihe. Bei einer einseitigen Belichtung mit 10×80 M.K.S. (Figur 4a) reagiert nur die Spitze. Der Lichtabfall in der Spitze ist viel geringer als 30:1, sodass die für die Dunkelflanke

angenommene Lichtmenge von 10×2.5 M.K.S. entschieden zu klein ist. Wie gross die Lichtmenge, welche nach der Hinterseite hindurch gelassen wird, tatsächlich ist, wissen wir nicht, sodass es nicht möglich ist, die Lichtwachstumsreaktion der Dunkelflanke genau zu bestimmen. Wir wissen aber wohl, dass es eine lange Reaktion ist und dass sie weniger tief liegt als die Lichtwachstumsreaktion bei 10×80 M.K.S., sodass die Krümmung jedenfalls eine positive sein muss.

Für die Kurven in Figur 4 b, c und d, wo es sich um grössere Lichtmengen handelt, erinnere ich daran, dass die Lichtwachstumsreaktionen, welche infolge der Belichtung des subapikalen Teiles auftreten, entscheidend sind für die Krümmungsbewegung in der ersten Zeit nach der Belichtung. Darum ist es erlaubt, bei dieser Lichtmenge einen Lichtabfall von 30 : 1 für die ganze Koleoptile anzunehmen, weil die in der Spitze induzierten Lichtwachstumsreaktionen in der ersten Zeit nach der Belichtung nur von untergeordneter Bedeutung für die phototropische Krümmung sind. Denn ein Zuwachsunterschied der antagonistischen Hälften hat in der Spitze eine viel geringere Auswirkung als in den tiefer gelegenen Zonen.

Was hier für die erste Versuchsreihe gesagt wurde, gilt auch für die zweite.

4. Literaturbesprechung.

§. 37. Die Krümmungen bei Spitzenbelichtung.

Über Krümmungen bei Spitzenbelichtung findet sich ein reiches Tatsachenmaterial bei Arisz (1). Arisz belichtete eine Spitzenzone von 2 mm oder weniger und erhielt auf diese Weise Krümmungen aus den drei verschiedenen Krümmungsgebieten. Bei kleineren Lichtmengen bekam Arisz erste positive Krümmungen. Die Grenze zwischen dem ersten positiven und dem negativen Krümmungsge-

biet fand Arisz bei 4000 M. K. S. und ein anderes Mal unter ganz anderen Versuchsbedingungen bei 2000 M. K. S. Aus den Lichtwachstumsreaktionen der Figur 16 und aus der Wachstumsänderungskurve lässt sich diese Grenze nicht genau feststellen. Man kann nur sagen, dass bei 800 M. K. S. noch erste positive Krümmungen erfolgen, während bei 8000 M. K. S. negative Krümmungen auftreten, sodass die Grenze zwischen beiden Krümmungsgebieten sich irgendwo zwischen 800 und 8000 M. K. S. befinden muss. Ein genauer Vergleich mit den Ergebnissen von Arisz ist hier also nicht möglich. Für die obere Grenze des negativen Krümmungsgebietes fand Arisz keine bestimmte Lichtmenge, sondern es zeigte sich, dass diese für verschiedene Intensitäten verschieden gross ist. Aus der Wachstumsänderungskurve lässt sich ableiten, dass die obere Grenze des negativen Gebietes sich in der Nähe von 80000 M. K. S. befinden muss. In der Tabelle 8 von Arisz, welche am besten mit den hier erhaltenen Ergebnissen zu vergleichen ist, liegt diese Grenze bei 108000 M. K. S. Wenn man bedenkt, dass die Ergebnisse von Arisz und von mir unter sehr verschiedenen Versuchsbedingungen erhalten wurden, so ist die Übereinstimmung befriedigend.

Was die Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung über den Krümmungsverlauf aussagen, dass nl. nicht nur die positiven sondern auch die negativen Krümmungen von der Spitze nach der Basis fortgeleitet werden, findet auch in den Ergebnissen von Arisz eine Bestätigung. So gibt Figur 9 von Arisz den Krümmungsverlauf bei Spitzenbelichtung mit 40×340 M. K. S.; die Fortpflanzung der negativen Krümmung ist hier schön zu sehen. Das nämliche zeigt die Figur 10 für eine Lichtmenge von 30×340 M. K. S., welche ausserdem noch interessant ist, weil hier eine positive Krümmung der negativen vorangeht. Dies war aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erwarten, denn

von 8000 M. K. S. an beginnt die kurze Reaktion, welche Ursache der vorübergehenden positiven Krümmung ist, aufzutreten.

Lundegårdh hat eine Versuchsreihe mit Spitzenbelichtung beschrieben, in der er die Krümmungen bei 16, 40, 320 und 3840 M. K. S. untersuchte. In allen Fällen erhielt er positive Krümmungen was im Einklang mit den Befunden von Arisz steht.

Brauner (16) bestimmte die phototropische Krümmung nach Belichtung mit 50000 M. K. S. Nach unsrern Lichtwachstumsreaktionen wäre bei dieser Lichtmenge eine negative Krümmung zu erwarten. Brauner erhielt aber eine zweite positive Krümmung. Nach seinen eigenen Angaben gelang es Brauner nur ausnahmsweise deutliche, negative Krümmungen zu erzielen: „Ausser in einer ge- „,ringen Zahl gelungener Versuche blieb die negative „,Bewegung teils ganz aus, teils war sie nur ein kurzes „,Zwischenstadium. Es wäre möglich, dass dieses uner- „,wartete Verhalten mit einer physiologischen Eigenart „,meiner Haferrasse zusammenhängt“. Diese Erklärung hat sehr viel Wahrscheinlichkeit. Ich habe schon darauf hingewiesen, dass man, mehr als bis auf heute der Fall gewesen ist, darauf bedacht sein muss, dass Widersprüche, welche sich in den Ergebnissen verschiedener Forscher vorfinden, durch die Benutzung von physiologisch verschiedenen Rassen bedingt sein können.

Von Pisek (40) sind einige Versuche mit Spitzenbelichtung ausgeführt worden, wobei er mit 12×20 M. K. S. erste positive und mit 1800×20 M. K. S. zweite positive Krümmungen erhielt. Das letzte Ergebnis ist auch hier in Widerspruch mit dem, was aus den Lichtwachstumsreaktionen zu erwarten war. Die Erklärung muss ebenfalls in derselben Richtung gesucht werden wie im vorher besprochenen Falle. Denn auch die Haferrasse, welche Pisek benutzte, zeigte keine deutliche negative Krümmung.

S. 477 heisst es: „Ich habe bei stark abgestufter Belichtungsdauer den Bereich der negativen Reaktion abgetastet „ohne einen Punkt ausfindig machen zu können, an welchem „sie eindeutig oder doch überwiegend kräftig aufgetreten „wäre.“ Sowohl Brauner wie Pisek bezogen ihre verschiedenen Haferrassen aus Weihenstephan, sodass sich hieraus vielleicht die Tatsache erklären lässt, dass beide Haferrassen in ihrem phototropischen Verhalten eine gewisse Ähnlichkeit aufwiesen.

Aus letzter Zeit liegen Untersuchungen von Sierp und Seybold (45) vor, welche die phototropische Empfindlichkeit der Spitze und des subapikalen Teiles quantitativ studiert haben. Sie konnten nachweisen, dass die aller-äusserste Spitzenzone von $1/4$ mm die grösste Empfindlichkeit besitzt und dass diese nach den unteren Zonen hin stark abnimmt. Unterhalb 2 mm Entfernung von der Spitze beträgt die Empfindlichkeit nach Berechnung nur noch den 36000 Teil der obersten Zone.

Diese an phototropischen Krümmungen gewonnenen Ergebnisse sind also dieselben wie wir sie aus den Lichtwachstumsreaktionen erhalten haben.

§ 38. Die Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung.

Die ersten Versuche, die Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung zu bestimmen, verdanken wir Sierp (44). Als Sierp die Reaktionen, welche er bei Basis- und bei Spitzenbelichtung erhielt, mit einander verglich, fiel es ihm auf, dass die Reaktion bei Basisbelichtung vielfach kurzwellig, bei Spitzenbelichtung dagegen oft langwellig ist. Die erste Reaktionsform nannte Sierp primär, die zweite sekundär. Die Lichtwachstumsreaktion bei Belichtung des totalen Keimlings ist die Resultante beider Reaktionsformen. Sierp hat nun versucht die sekundäre (lange) Reaktion für verschiedene

Lichtmengen zu konstruieren, indem er in den bei totaler Belichtung erhaltenen Reaktionen die primäre (kurze) Reaktion eliminierte. Die in dieser Weise erhaltenen Reaktionen sind natürlich mehr oder weniger willkürlich und schematisch, da die Grösse der zu eliminierenden primären Reaktion Sierp nicht bekannt war. So sind auch die Latenzzeiten willkürlich gewählt, besonders oberhalb 3000 M.K.S., wo dieselben bis $1\frac{1}{2}$ Stunden betragen sollen. Doch abgesehen von derartigen Nebensächlichkeiten hat Sierp die Hauptsache um die es sich handelt in deutlicher Form erhalten. Es zeigte sich nl. dass die sekundäre Reaktion unterhalb 3000 M.K.S. eine Verzögerung, oberhalb 3000 M.K.S. dagegen eine Beschleunigung darstellt. Für die Lichtmenge 3000 M.K.S. denkt Sierp sich die sekundäre Reaktion gleich 0. Dasselbe Resultat erhielt ich bei Spaltenbelichtung mit 8000 M.K.S. Auch Sierp brachte die verschiedenartige Reaktion in Zusammenhang mit den positiven und negativen Krümmungen. Wenn wir jetzt fragen, was die Ursache ist, dass die Invariantlichtmengen von Sierp und von mir so verschieden sind, dann muss man folgende Tatsachen berücksichtigen:

1. Da die Grösse der sekundären (langen) Reaktion bei Sierp für einen erheblichen Teil auf Schätzung beruht, wäre hierin vielleicht die Ursache der verschiedenen Ergebnisse zu suchen.
2. Man muss der Möglichkeit Rechnung tragen, dass der Unterschied zurückzuführen ist, auf die Benutzung von verschiedenen Haferrassen (Pettkuser aus Hohenheim, Siegeshafer aus Svalöv). Ich habe in Laufe dieser Arbeit schon mehrmals die Vermutung ausgesprochen, dass viele Unterschiede wahrscheinlich der Benutzung verschiedener Haferrassen zugeschrieben werden müssen.

Auch Brauner (16) hat die Lichtwachstumsreaktionen bei partieller Belichtung bestimmt, so z.B. bei 50.000 M.K.S. Es ergaben sich bei Spalten- und bei Basisbelichtung keine auffallenden Unterschiede; in beiden Fällen ist eine kurze

Reaktion zu erkennen, wenn auch das Minimum bei Basisbelichtung ungewöhnlich spät fällt. Von einer nachherigen Beschleunigung in der Form einer langen Reaktion, wie ich sie bei Spitzenbelichtung mit einer ähnlichen Lichtmenge (80000 M.K.S.) erhielt, findet sich hier keine Spur.

Dies steht in gutem Einklang mit dem Fehlen negativer Krümmungen bei derselben Haferrasse. Denn um negative Krümmungen erzeugen zu können, muss die Wachstumsänderungskurve nach dem ersten fallenden Teil einen steigenden Teil aufweisen. Wenn man also keine negativen Krümmungen erzielen kann, bedeutet dies, dass dieser steigende Teil fehlt. Dass Brauner bei 50000 M.K.S. Spitzenbeleuchtung keine Beschleunigung fand, lässt sich also gut verstehen. In letzter Zeit hat Went jr. (53b) für eine Lichtmenge von 5×100 M.K.S. die Lichtwachstumsreaktion bei Spitzen- und bei Basisbelichtung bestimmt. Es ergab sich, dass die Spitze bei dieser Lichtmenge eine lange Reaktion aufweist.

§ 39. Die Reizleitung.

Das Problem der Reizleitung bildet eines der meist anziehenden Abschnitte der ganzen Reizphysiologie. Eine Folge davon ist, dass wenige Gebiete so intensiv durchgearbeitet sind wie gerade das der Reizleitung. Im Folgenden werde ich mich darauf beschränken, nur die grossen Richtlinien hervorzuheben, welche allmählig zu den heutigen Anschauungen geführt haben.

Darwin (26a.) war der Erste, welcher auf das Vermögen der Pflanzen einen phototropischen Reiz fort zu leiten aufmerksam machte. Er fand, dass Avenakoleoptilen bei einseitiger Beleuchtung sich phototropisch krümmen, dass aber diese Krümmung ausbleibt, wenn die Spitze verdunkelt wird. Daraus schloss Darwin: „Wir müssen daher „folgern, dass, wenn Sämlinge einem seitlichen Lichte frei „ausgesetzt sind, ein gewisser Einfluss von dem oberen

„Teil nach dem unteren hingeleitet wird, welcher die Ursache „ist, dass sich der letztere biegt.“

Diese grundlegenden Versuche Darwins wurden von Rothert mit verbesserter Methodik nachgeprüft und Rothert konnte einwandfrei nachweisen, dass Koleoptilen, von denen nur die Spitze belichtet war, auch unterhalb der Spitze eine Krümmung ausführen; der Reiz wird also von der Spitze nach den tieferen Zonen fortgeleitet.

Ein bedeutender Fortschritt in unsern Kenntnissen des Reizleitungsprozesses bedeuten die Versuche Boysen-Jensens (13) in denen zum ersten Mal gezeigt wurde, dass der Reiz im stande ist, sich über eine kurze Strecke durch Gelatine fortzupflanzen. Wurde die Spitze abgeschnitten und mit Gelatine wieder aufgeklebt so krümmte der Keimling bei einseitiger Spitzenbelichtung normal phototropisch. Es ist also für die Reizleitung nicht nötig, dass der Weg derselben aus zusammenhängendem lebendem Gewebe besteht.

Weiter glaubte Boysen-Jensen annehmen zu müssen, dass die Reizleitung an der nicht belichteten Koleoptilflanke statt findet. Zu dieser Auffassung gelangte Boysen-Jensen durch die Ergebnisse, welche er mit Einschnittsversuchen erhielt. Macht man an der Lichtflanke der Basis einen Querschnitt so krümmt der Keimling bei Spitzenbelichtung positiv phototropisch. Dagegen unterbleibt eine Krümmung, wenn der Querschnitt an der Dunkelflanke angebracht ist. Hieraus schliesst Boysen-Jensen „dass die Leitung des phototropischen Reizes auf der Hinterseite der Koleoptile statt findet.“ (13. Seite 120). Die angeführten Versuche zwingen indessen nicht zu diesem Schluss. Denn diese lassen sich auch so erklären, dass irgendwelche für das Wachstum notwendige Stoffe an der Lichtflanke zerstört, oder in ihrer Wanderung gehemmt werden (Páál).

Auch die späteren Untersuchungen Boysen-Jensens (14.), wobei in den Querschnitten Glimmerplättchen angebracht wurden und wobei die Krümmung auch dann nur unter-

bleibt, wenn die Plättchen an der Dunkelflanke angebracht werden, sind kein einwandfreier Beweis für die Auffassung von Boysen-Jensen.

Der Auffassung Boysen-Jensens steht diejenige Paáls gegenüber, welcher meint, dass die positive Krümmung zu stande kommt durch eine Wachstumsverzögerung auf der Lichtflanke. Wir wollen jetzt untersuchen in wieweit es beiden Autoren gelungen ist, ihre Theorien durch Tatsachenmaterial zu stützen. Zum Schluss werden wir auch die Ergebnisse, welche ich bei Spitzenbelichtung erhalten habe, zum Vergleich heranziehen. Hieraus wird sich die Entscheidung ergeben, dass beide Theorien gültig sind und zwar jede für ein bestimmtes Krümmungsgebiet. Wir wollen darum bei der jetztfolgenden Erörterung besonders achtgeben auf die benutzten Lichtintensitäten, weil diese die Krümmungsgebiete bestimmen (Erste und zweite positive Krümmung!).

Boysen-Jensen und Nielsen (15.) haben in jüngster Zeit Untersuchungen veröffentlicht, welche in gutem Einklang mit der Theorie von Boysen-Jensen stehen.

Bei ihrer ersten Versuchsanordnung wurde in einem Medianschnitt der Koleoptilspitze eine viereckige Platinplatte angebracht und die Spitze mit Dauerlicht von 25 M. K. belichtet und zwar auf zwei verschiedene Weisen. Bei der einen Gruppe war die Platinplatte senkrecht zur Lichtrichtung montiert, bei der anderen parallel zu derselben. Die erste Gruppe ergab keine Krümmungen, woraus folgt, dass die belichtete Vorderhälfte das gleiche Wachstum behält wie die verdunkelte Hinterhälfte. Die zweite Gruppe zeigte positive Krümmungen, woraus man schliessen muss, dass die Hinterhälfte durch das hindurchgelassene Licht eine Wachstumsbeschleunigung erfährt.

In einer zweiten Versuchsanordnung wurden auf dekapierte Koleoptilstümpfen zwei Spitzen angebracht und zwar so, dass die Dunkelflanke der einen Spitze anschloss an

die Lichtseite des Stumpfes, während an der Dunkelseite die Vorderflanke der anderen Spitze sich auf der Dunkelflanke des Stumpfes befand. Zwischen beiden Spitzen war wieder eine Platinplatte befestigt und zwar senkrecht zur Lichtrichtung, sodass nur eine der beiden Spitzen belichtet, die andere dagegen verdunkelt war. Bei einseitiger Dauerbelichtung der äussersten Spitze mit 25 M. K. ergaben sich nun negative Krümmungen. Dies weist darauf hin, dass die Vorderhälfte des Stumpfes eine Wachstumsbeschleunigung erfahren hat und diese kann nur von der Dunkelflanke der belichteten Spitze herrühren. *Boysen-Jensen* und *Nielsen* fassen die Ergebnisse ihrer Versuche folgendermassen zusammen: „So geht wohl aus den angeführten „Versuchen mit Sicherheit hervor, dass die positiv phototropische Krümmung nicht wie Paál will, durch eine „Destruktion der wachstumsbeschleunigenden Stoffe auf der „Vorderseite der beleuchteten Koleoptilenspitze verursacht „wird, sondern vielmehr durch eine Vermehrung dieser „Stoffe auf der Hinterseite der beleuchteten Spitze“.

Untersuchen wir zu welchem Gebiet die erhaltenen Krümmungen gehören, so finden wir, dass es sich um zweite positive Krümmungen handelt. Die obengenannten Versuche beweisen also nur die Gültigkeit der Theorie von *Boysen-Jensen* für die zweite positive Krümmung.

Paál konnte in seinen Versuchen das Ergebnis *Boysen-Jensens*, nl. die Reizleitung über eine Gelatineschicht hinweg, bestätigen. Ausserdem entdeckte er noch eine eigenartige Korrelation zwischen Spitze und Basis der Koleoptile. Die folgenden zwei Versuchsergebnisse führten Paál hauptsächlich zu dieser Auffassung. Wurden in einer Koleoptile unterhalb der Spitze zwei schiefe Schnitte gemacht, sodass die Spitze keilförmig ausgeschnitten wurde, so erfolgte, nachdem in einem dieser Einschnitte ein Glimmerplättchen angebracht und die Spitze wieder aufgesetzt war, eine Krümmung nach der Seite des Glimmerplättchens.

In einem anderen Versuch wurde die Spitze eines Coix-Keimlings abgeschnitten und einseitig wieder aufgesetzt. Es erfolgte jetzt eine negative Krümmung. Durch diese und andere Versuche kam Paál zu der Anschauung, dass zwischen Spitze und subapikalem Teile eine korrelative Verknüpfung besteht, „deren Ausschaltung eine Wachstumsverminderung zur Folge hat.“ Über die Wachstumsvorgänge in der Koleoptile entwickelte er folgende Vorstellungen: „Damit das Wachstum allseitig gleichmässig verläuft, also keine Krümmung eintritt, ist eine allseitig gleichmässige, wenn auch nicht normale Verbindung von „Spitze und Wachstumszone miteinander notwendig. In „der Spitze hat ein Regulationszentrum für das Wachstum „seinen Sitz. Es wird dort ein Stoff (oder Stoffgemisch) „gebildet und innerlich ausgeschieden, der nach allen Seiten „gleichmässig verteilt, im lebenden Gewebe basalwärts „wandert. Kommt er in die Wachstumszone, so erregt er „dort das Wachstum und zwar in ringsherum gleicher „Masse. Daher ist das ungestörte Wachstum an allen „Seiten gleich schnell verlaufend und das Organ wächst „gerade. Wird das Wandern dieses Korrelationsträgers „gehemmt oder gänzlich verhindert, so nimmt das Wachstum ab oder bleibt stehen. Wird das Wandern des „Korrelationsträgers nur an der einen Seite gestört, so „ist die Folge davon eine Wachstumsverminderung an „der betreffenden Seite, somit eine Krümmung des Organs „nach der affizierten (z.B. eingeschnittenen) Seite hin. Offensichtlich wandert der Korrelationsträger hauptsächlich in „der Längsrichtung des Organs.“

Die Krümmungen, welche bei einseitiger Einlage eines Glimmerplättchens erfolgen, beruhen also auf der einseitigen Unterbrechung der Stoffwanderung. In ähnlicher Weise denkt Paál sich auch das Zustandekommen der phototropischen Krümmung. Er weist darauf hin, dass die ähnlichen Eigentümlichkeiten bei der phototropischen Reizleitung

und der korrelativen Wachstumsregulation es wahrscheinlich machen, dass beide Erscheinungen auf demselben Wege zustande kommen. Da die Krümmung bei einseitiger Einlage eines Glimmerplättchens auf der einseitigen Unterbrechung der Spitzenstoffe beruht, hält er es für wahrscheinlich, dass etwas Ähnliches auch bei einseitiger Belichtung erfolgt. Die Übertragung der bei den Einschnittsversuchen erhaltenen Ergebnisse auf die phototropischen Krümmungen hat gewiss etwas sehr Bestechendes, zumal die Ähnlichkeiten auffallend und zahlreich sind. Aus diesen Überlegungen hat sich Paál's Theorie der phototropischen Reizleitung entwickelt, welche, wie bekannt, aussagt dass die im Dunkeln allseitig aus der Spitze hinunter diffundierenden Wuchsstoffe bei einseitiger Belichtung an der Lichtflanke in ihrer Entstehung gestört oder photochemisch zersetzt oder in ihrer Wanderung gehemmt werden, sodass eine positive Krümmung erfolgt. Paál hat keine Beweise für seine Theorie gegeben. Hätte er versucht sie zu beweisen, so würde er erfahren haben, dass diese Theorie nicht für die Belichtungsverhältnisse gilt, welche er in seinen Versuchen benutzt! (Intensität der Lampe 50—100 M.K. Entfernung derselben 2—2,5 Meter). Denn bei ähnlichen Intensitäten kommt, wie die Versuche von Boysen-Jensen und Nielsen lehren, das ungleiche Wachstum der antagonistischen Flanken dadurch zu stande, dass die Dunkelflanke in Bezug auf das Dunkelwachstum eine Beschleunigung erfährt. Diese Möglichkeit ist von Paál nicht berücksichtigt worden und es ist eine merkwürdige Sache, dass eine Theorie, welche sich bei Prüfung unter den ursprünglichen Versuchsbedingungen als unzutreffend erweisen würde, sich später für quantitativ andere Bedingungen von so grosser Bedeutung zeigt, wie es die Theorie von Paál tatsächlich getan hat.

Wenn wir jetzt noch einmal zurückblicken auf die Lichtwachstumsreaktionen, welche wir bei Spitzenbelichtung

erhalten haben, und auf die Weise in welcher bei den einseitigen Spitzenbelichtungen die Krümmungen zu stande kommen, so erinnern wir uns, dass die ersten positiven Krümmungen stets bewirkt werden durch ungleiche Wachstumsverzögerungen in den antagonistischen Flanken, wobei die Lichtflanke die grösste Verzögerung aufweist. Für das erste positive Krümmungsgebiet hat also die Theorie von Paál volle Gültigkeit.

Für die zweiten positiven Krümmungen ergab sich, dass sie von ungleichen Wachstumsbeschleunigungen an den beiden Flanken verursacht wurden. Für das zweite positive Krümmungsgebiet gilt also die Theorie von Boysen-Jensen.

Aus den Lichtwachstumsreaktionen, welche bei Spitzenbelichtung erhalten wurden, ergibt sich, dass die Theorien von Boysen-Jensen und von Paál nicht miteinander im Widerspruch stehen, sondern einander vollkommen ergänzen, und zwar in dem Sinne, dass jede dieser Theorien für ein bestimmt umgrenztes Gebiet gilt. Die Theorie von Paál gilt für das erste positive Krümmungsgebiet, die Theorie von Boysen-Jensen für das zweite.

Beide Theorien sind gewissermassen unvollständig, weil angenommen wird, dass nur eine der beiden Flanken eine Wachstumsänderung erfährt (bei Boysen-Jensen die Dunkel-, bei Paál die Lichtflanke). Aus den Lichtwachstumsreaktionen ergibt sich, dass, mit wenigen Ausnahmen, eine phototropische Krümmung immer durch eine Wachstumsänderung der beiden antagonistischen Flanken zu stande kommt.

Wenden wir uns jetzt den negativen Krümmungen zu, so erinnere ich daran, dass dieselben auf fünf verschiedene Weisen zu stande kommen können. Paál äussert sich über die Entstehungsweise von negativen Krümmungen folgender-

massen: „Um weiter auch die negativ phototropischen „Krümmungen zu erklären, könnte man annehmen, dass die „Entstehung oder Wanderung des Korrelationsträgers in den „betroffenden Fällen an der Lichtseite nicht gestört, vielmehr „gefördert, oder aber an der minder beleuchteten Seite „gestört wird.“

Diese Erklärungsweise von Paál findet in den Lichtwachstumsreaktionen eine Bestätigung. Aus den Lichtwachstumsreaktionen haben wir abgeleitet, dass diese Fälle tatsächlich vorkommen: Beschleunigung an der Lichtflanke, unverändertes Wachstum an der Dunkelflanke oder Verzögerung an der Dunkelflanke und unverändertes Wachstum an der Lichtflanke.

Ausserdem ergaben die Lichtwachstumsreaktionen noch verschiedene andere Möglichkeiten, in welchen sich negative Krümmungen erzielen lassen. (Ungleiche Verzögerung an beiden Flanken; ungleiche Beschleunigung an denselben; Beschleunigung an der Licht-, Verzögerung an der Dunkelflanke.)

Wir haben an der Hand der Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung nachgewiesen, welche Wachstumsänderungen die antagonistischen Hälften bei einseitiger Belichtung mit bestimmten Lichtmengen erfahren, unter der Annahme, dass eine Wachstumsänderung, welche bei allseitiger Belichtung allseitig verursacht wird, bei einseitiger Belichtung nur an der belichteten Flanke auftritt, m.a.W.: Die Längsstreifen einer Koleoptile reagieren unabhängig von einander.

Ferner haben wir bei der Interpretation der Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung angenommen, dass eine Wachstumsänderung im subapikalen Teil auf eine veränderte Auximonenabsonderung in der Spitze beruht. Und zwar haben wir einfacheitshalber eine Verzögerung zurückgeführt auf eine verminderte, eine Beschleunigung dagegen auf

eine erhöhte Absonderung von Auximonen, wobei jedoch auf die Möglichkeit hingewiesen wurde, dass die Sache komplizierter liegen kann. (Stoffgemische!) Ob indessen die einfache oder die komplizierte Vorstellung die richtige ist, ist für das Endresultat, die Krümmung, von untergeordneter Bedeutung. Denn es fragt sich nur in welcher Weise die eventuell von der Spitze abgesonderten Auximonen das Wachstum der tieferen Zonen beeinflussen. Und auf diese Frage geben die Lichtwachstumsreaktionen eine unzweideutige Antwort: Kleine Lichtmengen bis 8000 M.K.S. verzögern das Wachstum, grössere beschleunigen dasselbe. Es bleibt jedoch immer noch die unbewiesene Annahme bestehen ob die Spitze wirklich Auximonen in solcher verschiedenen Weise abscheidet.

Die beiden Annahmen haben in letzter Zeit durch die Versuche von Ramaer und Went jr eine Bestätigung erhalten.

Ramaer (40a) hat in Nachfolgung von Boysen-Jensen in der Spitze der Koleoptile einen medianen Einschnitt gemacht und hierin ein Platinplättchen angebracht. Belichtet man die Spitze senkrecht zur Platinfläche, so wird nur die Vorderhälfte Licht erhalten. Die Hinterhälfte bleibt vollkommen dunkel und da die Hinterseite ihr unverändertes Dunkelwachstum beibehält, beruht die ganze Krümmung nur auf der Lichtwachstumsreaktion der Vorderseite. Die grossen Vorteile, die diese Versuchsanordnung auf die gewöhnlichen Versuche mit einseitiger Belichtung voraus hat, sind unverkennbar: Im letzten Falle kennt man die Lichtmenge und somit auch die Lichtwachstumsreaktion, welche auf die Hinterseite einwirkt, nicht. Im ersten Fall ist die Reaktion der Hinterseite bekannt (gleich null). Man ist nun im stande die Theorie von Blaauw zu prüfen, indem man in der genannten Versuchsanordnung die Keimlinge einseitig belichtet mit Lichtmengen von denen die Lichtwachstumsreaktion bekannt ist. Ramaer hat diese

Versuche ausgeführt und erhielt die folgenden Resultate:

1. Eine Lichtmenge von 10×80 M.K.S., welche, allseitig zugeführt, eine Verzögerung verursacht, ruft, einseitig zugeführt, eine positive Krümmung hervor.
2. 100×800 M.K.S., welche allseitig eine Beschleunigung ergeben, verursachen bei einseitiger Zuführung eine negative Krümmung.

Diese Ergebnisse stehen also völlig im Einklang mit der Theorie von Blaauw!

Die zweite Annahme, dass die Spitze Auximonen absondert, welche in bestimmter, von der Lichtmenge abhängigen, Weise das Wachstum des subapikalen Teils beeinflussen, findet in den Versuchen Went jr. (53 c) eine Bestätigung. Es ist nämlich möglich die Auximonen in Gelatine diffundieren zu lassen, wenn man die Koleoptilspitzen auf eine Gelatineschicht bringt. Die Wirkung der in die Gelatine hineindiffundierten Auximonen kann man untersuchen, indem man ein solches Gelatinestück einseitig auf dekapierte Koleoptilstümpfe setzt. Bringt man auf einen Koleoptilstumpf zwei gleich grosse Gelatinestücke, von denen das eine die Auximonen von belichteten, das andere diejenigen von unbelichteten Spitzen enthält, so kann man aus der Art der Krümmung ableiten, welchen Einfluss die Belichtung auf die Auximonenabsonderung hat. In dieser Weise konnte Went jr. nachweisen, dass die Wirkung der abgesonderten Auximonen in ganz bestimmter Weise von der zugeführten Lichtmenge abhängt, wie wir das aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleitet haben. So ergab eine Belichtung mit 1000 M.K.S., dass die von den Spitzen abgesonderten Auximonen ein geringeres Wachstum verursachten, als die aus verdunkelten Spitzen erhaltenen Auximonen. Umgekehrt ergab die Auximonenabsonderung bei 100.000 M.K.S. ein erhöhtes Wachstum gegenüber den Dunkelspitzen. Diese Ergebnisse sind ganz im Einklang mit dem, was sich aus den Lichtwachstumsreaktionen erwarten liess. Die Unter-

suchungen von Ramaér, Went jr. und mir haben also auf drei verschiedenen Wegen zu demselben Ergebnis geführt, das man in den folgenden zwei Sätzen formulieren kann:

1. Die Absonderung von Auximonen aus der Spitze wird bei Spitzbelichtung in bestimmter Weise beeinflusst und zwar so, dass bei Lichtmengen unterhalb 8000 M.K.S. die abgeschiedenen Auximonen ein geringeres, oberhalb 8000 M.K.S. dagegen ein stärkeres Wachstum verursachen als die Auximonen von Dunkelspitzen.
2. Die Längshälften der Koleoptile reagieren in ihrem Wachstum unabhängig von einander; ihr Wachstum wird bestimmt von der Auximonenmenge, welche die zugehörigen Spitzenhälften in sie absondern.

§ 40. Zusammenfassung.

Es wurde versucht, die Lichtwachstumsreaktionen, welche man bei totaler Belichtung erhält, näher zu analysieren mittels partieller Belichtung.

Zu diesem Zwecke wurden vier verschiedene Zonen mit denselben Lichtmengen belichtet und die so erhaltenen Lichtwachstumsreaktionen mit einander verglichen. Die untersuchten Zonen waren:

1. Zone VII (Entfernung von der Spitze 7—9 mm.)
2. Zone II (" " " 2—4 ")
3. Zone 0 (" " " 0—2 ")
4. Die äusserste Spitzenzone (Entfernung von der Spitze 0— $\frac{1}{2}$ mm.).

Die angewandten Lichtmengen waren: 800, 8000, 80000 und 800000 M.K.S.

I. Belichtung von subapikalen Zonen.

Bei Belichtung einer subapikalen Zone (II und VII) erhält man ausschliesslich kurze Reaktionen.

Zwischen der zugeführten Lichtmenge und der Grösse der Reaktion bestehen die folgenden Beziehungen:

1. Der Schwellenwert liegt zwischen 800 (Zone VII) und 8000 M.K.S. (Zone II).
2. Nach der Belichtung findet man in allen Reaktionen eine Latenzzeit, welche ungefähr 10 Minuten beträgt.
3. Die Wirkung steigender Lichtmengen äussert sich in den Reaktionen:
 - a. in einem späteren Auftreten des ersten Minimums und Maximums.
 - b. in einer Vertiefung des ersten Minimums.
 - c. in einer Erhöhung des ersten Maximums.

Auch die Länge der belichteten Zone ist von Einfluss auf die Reaktionsgrösse; je nachdem die Länge des belichteten Teiles grösser wird, liegt das erste Minimum tiefer und das erste Maximum höher. Dementsprechend sinkt der Schwellenwert mit zunehmender Länge des belichteten Koleoptilteils.

Aus den erhaltenen Lichtwachstumsreaktionen lässt sich ableiten, dass bei einseitiger Belichtung einer subapikalen Zone nach einander eine positive, eine negative und wiederum eine positive Krümmungsbewegung erfolgen muss. Diese Bewegungen sind von verschiedenen Forschern tatsächlich wiederholt beobachtet und in der Literatur als Oszillationen beschrieben worden.

II. Belichtung von Spitzenzonen.

Die Spitzenzonen verhalten sich in Betreff der kurzen Reaktion genau wie die subapikalen Zonen: der Schwellenwert für die kurze Reaktion liegt bei etwa 8000 M.K.S. und die Ausschläge des ersten Minimums und Maximums werden grösser mit steigenden Lichtmengen. Ausserdem treten aber bei Spitzbelichtung noch lange Reaktionen auf. Der Schwellenwert für die lange Reaktion ist sehr niedrig (unterhalb 25 M.K.S.).

Belichtet man die Spitze mit Lichtmengen unterhalb 8000

M.K.S. (der Schwellenwert für die kurze Reaktion) so erhält man nur lange Reaktionen; belichtet man dagegen mit grösseren Lichtmengen, so bekommt man komplexe Reaktionen, welche aus zwei Komponenten, einer langen und einer kurzen Reaktion, zusammengesetzt sind.

Zwischen zugeführter Lichtmenge und langer Reaktion ergeben sich folgende Beziehungen:

Bei kleinen Lichtmengen besteht die Lichtwachstumsreaktion in einer Verzögerung, welche mit steigender Lichtmenge grösser wird. Bei einer bestimmten Lichtmenge erreicht diese Verzögerung den höchsten Wert (Maximumverzögerungslichtmenge). Bei weiter steigenden Lichtmengen nimmt die Verzögerung wieder ab, bis sie bei der Invariantlichtmenge den 0-Wert erreicht (ungefähr 8000 M.K.S.). Oberhalb dieser Lichtmenge besteht die lange Reaktion in einer Beschleunigung, welche mit steigender Lichtmenge zunimmt, bei der Maximumbeschleunigungslichtmenge den höchsten Wert erreicht um bei noch grösseren Lichtmengen wieder abzunehmen.

Diese Beziehung zwischen Lichtmenge und langer Reaktion findet ihren Ausdruck in der Wachstumsänderungskurve. (Fig. 17—19).

An der Hand dieser Beziehung ergeben sich für die phototropischen Krümmungen bei einseitiger Spitzenbelichtung drei Krümmungsgebiete. Über die Weise, in welcher die verschiedenen Krümmungen zu stande kommen, liess sich Folgendes ableiten:

1. Die erste positive Krümmung kommt zu stande, indem Licht- und Dunkelflanke eine Verzögerung aufweisen.
2. Die zweite positive Krümmung tritt auf, wenn beide Flanken eine Wachstumsbeschleunigung ergeben.
3. Die negative Krümmung kann auf sehr verschiedenen Weisen zu stande kommen: Licht- und Dunkelflanke können eine Verzögerung, eine Beschleunigung oder eine invariante Lichtwachstumsreaktion aufweisen, natür-

lich in solcher Kombination, dass die Vorderseite in allen Fällen einen stärkeren Zuwachs erfährt.

Durch diese Ergebnisse wird zugleich das Problem der beiden sich widersprechenden Theorien von Boysen-Jensen und Paál entschieden und zwar in dem Sinne, dass beiden Theorien Gültigkeit innerhalb einem bestimmt umgrenzten Gebiete zuerkannt werden muss. Die Theorie van Paál gilt für das Gebiet der ersten, die Theorie von Boysen-Jensen für das Gebiet der zweiten positiven Krümmung.

Schliesslich wurden durch Kombination der bei Spitzen- und subapikaler Belichtung gewonnenen Reaktionen die Gesamtreaktionen bestimmt, welche bei totaler Belichtung in den antagonistischen Flanken erfolgen.

Hieraus ergab sich, dass bei kleinen Lichtmengen nur die Spitze perzipiert und dass die phototropische Krümmung somit auch nur hier auftritt, um sich von hieraus allmählig nach den tieferen Zonen fortzupflanzen.

Bei den grösseren Lichtmengen dagegen reagieren auch die subapikalen Zonen direkt auf die Belichtung und die daraus hervorgehenden Lichtwachstumsreaktionen sind infolge ihres tieferen Angriffspunktes für die ersten Stadien der Krümmung von überwiegender Bedeutung (Oszillationen). Da sie aber von kurzer Dauer sind, treten bald die durch Spitzenbelichtung hervorgerufenen Lichtwachstumsreaktionen in den Vordergrund, welche eine länger anhaltende Krümmungsbewegung verursachen.

TEIL III.

WEITERE ANALYSE DER LICHTWACHSTUMSREAKTION.

*A. Die Wachstumsreaktionen auf Dauerbelichtung und nachheriger Verdunklung.***§ 41. Einführung.**

Wir sind im Laufe dieser Arbeit zu der Ansicht gelangt, dass die phototropischen Krümmungen bei der Avenakoleoptile auf ungleiche Lichtwachstumsreaktionen zurück zu führen sind. Ferner haben wir erfahren, dass auch diese Lichtwachstumsreaktionen zusammengesetzter Natur sind, zumal wenn sie durch Totalbelichtung erzielt werden. Die zwei Elementarreaktionen, aus denen sich alle komplexen Reaktionen zusammensetzen, sind die kurze und die lange Reaktion. Es fragt sich nun, ob wir nicht noch einen Schritt weiter gehen und auch diese Reaktionen in noch einfacheren Komponenten zerlegen können.

Wenn wir uns zuerst der kurzen Reaktion zuwenden und zu diesem Zweck die Kurven der subapikalen Zonen (Fig. 7 und 10) betrachten, so fällt, wenn wir uns die zeitliche Lage des ersten Maximums genau ansehen, folgende Eigentümlichkeit auf: Das erste Maximum tritt in den meisten Kurven eine bestimmte Zeit nach der Verdunklung auf. In der Fig. 7, worin drei von den vier Kurven eine kurze Reaktion aufweisen, wird das erste Maximum bei den Lichtmengen 8000, 80000 und 800000 M. K. S. resp. 33, 39,5 und 32,5 Minuten nach der Verdunklung erreicht. Diese Zeiten werden nicht von der verschiedenen Belichtungsdauer hervorgerufen, denn die Belichtungsdauer variiert in den betreffenden Kurven um 15 Minuten, während der Zeitverlauf zwischen Verdunklung und erstem Maximum nur um 7 Minuten schwankt. Dies weist darauf hin, dass die erste Beschleunigung, wenigstens insofern sie sich oberhalb der Dunkelwachstumslinie erhebt, die Folge

der Verdunklung ist. Eine von einem Lichtstoss¹⁾ in dem subapikalen Teil hervorgerufene Wachstumsreaktion besteht somit aus zwei Teilreaktionen, einer Licht- und einer Dunkelwachstumsreaktion.

§ 42. Dauerbelichtung und Verdunklung des subapikalen Teiles.

Wenn die Auffassung, die Beschleunigung sei die Folge der Verdunklung, richtig ist, so musz bei Dauerbelichtung eine solche Beschleunigung ausbleiben. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Fig. 24 gibt die Wachstumsreaktion für den Fall, dasz der subapikale Teil während längerer Zeit mit 300 M.K. belichtet wird. Hierbei erhebt sich der Wachstumsanstieg, welcher nach der Verzögerung folgt, nicht über den Dunkelwachstumswert, sodasz die Reaktion bei Dauerbelichtung ausschlieszlich aus einer Wachstumsverzögerung besteht. Dasselbe ergibt sich aus den Reaktionen, welche bei Dauerbelichtung der totalen Koleoptile erfolgen. Hierfür verweise ich nach den Reaktionen, welche Koningsberger (34) bei Dauerbelichtung mit 25, 100 und 400 M.K. erhielt. Bei all diesen Intensitäten verläuft die ganze Reaktion unterhalb der Kurve des Dunkelwachstums.

Schlieszlich gäbe es noch einen anderen Weg um in einwandfreier Weise zu zeigen, dasz die Beschleunigung die Folge der Verdunklung ist. Wenn es wahr ist, dass nach einem Lichtstoss, in bestimmter Zeit nach der Verdunklung, eine Beschleunigung auftritt, so musz man auch nach einer mehrstündigen Dauerbelichtung durch Verdunklung eine Wachstumsbeschleunigung hervorrufen können. Dies wäre dann die sogenannte *Dunkelwachstumsreaktion*. Die Frage nach der Existenz einer Dunkelwachstumsreaktion bei der

1) Hiermit bezeichne ich eine kurzdauernde Belichtung im Gegensatz zu einer Dauerbelichtung.

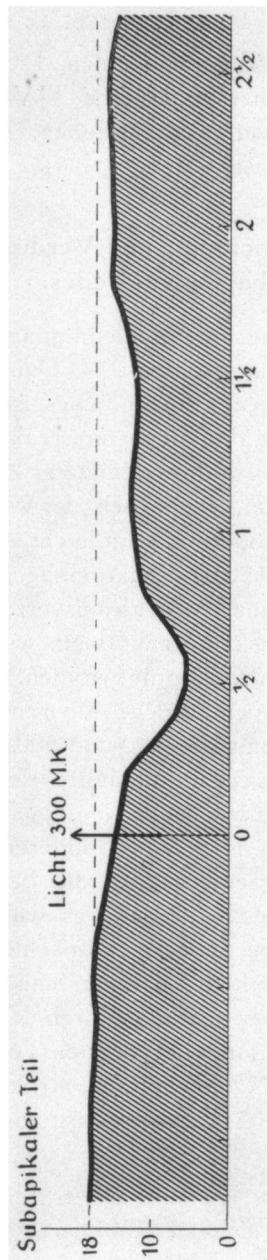


Fig. 24.

Die Lichtwachstumreaktion bei Dauerbelichtung des subapikalnen Teiles (2 mm der Spitze verdunkelt). Intensität 300 M.K.
Einzelreaktion. Versuchsnummer 596 II. Koleoptillänge 35 mm.

Avenakoleoptile ist eine vielumstrittene. Während Sierp (44) und Tollenhaar (48) nach Verdunklung eine ausgesprochene Dunkelwachstumsreaktion nachweisen konnten, welche im Gegensatz zur Lichtwachstumsreaktion aus einer Beschleunigung besteht, kam Koningsberger (33) zu dem Ergebnis, dassz eine solche Reaktion nicht existiert. Wo die Meinungen so auseinandergehen, habe ich selber versucht eine Entscheidung zu treffen und zwar habe ich von Anfang an Unterschied gemacht zwischen Verdunklung nach subapikaler Belichtung und Verdunklung nach Spitzenbelichtung.

Die Reaktionen, welche Sierp und Tollenhaar nach Verdunklung erhielten, zeigten eine Beschleunigung mit einem Maximum resp. nach 40 und 23,5 Minuten. Die zeitliche Lage des Maximums weist darauf hin, dassz, falls die Dunkelwachstumsreaktion tatsächlich besteht, sie zu den kurzen Reaktionen gehören mussz, und zwar deshalb, weil die erste Wachstumsänderung nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde ihren Maximalwert erreicht. Darum habe ich angefangen erst den subapikalen Teil auf eine Dunkelwachstumsreaktion zu untersuchen.

Die Versuche bestanden hierin, dassz die Spitze der Koleoptile 2 mm. weit verdunkelt und der subapikale Teil einer Dauerbelichtung mit 300 M.K. ausgesetzt wurde. Nach mehreren Stunden, wenn das Wachstum sehr konstant geworden, wurde die Verdunklung vorgenommen. Ein konstantes Wachstum vor der Belichtung ist bei diesen Versuchen Hauptbedingung. In meinen Versuchen schwankte das Wachstum nur um wenige Prozente. Hierdurch hoffte ich die Aufspürung einer Reaktion, auch wenn diese sehr schwach sein sollte, möglich zu machen.

Um einen Eindruck von den Wachstumsschwankungen in den einzelnen Reaktionen zu geben, habe ich diesmal nicht nur die Kurve des Mittelwertes, sondern auch diejenigen der

Einzelreaktionen wiedergegeben und zwar nachdem der Anteil der grossen Periode eliminiert war. (Vgl. § 6.) Aus der Figur 25b ersieht man, dass das Wachstum während der Dauerbelichtung in allen Versuchen sehr konstant geworden ist. Nach der Verdunklung bleibt das Wachstum noch während einiger Zeit dasselbe (ungefähr 7 Minuten), dann aber

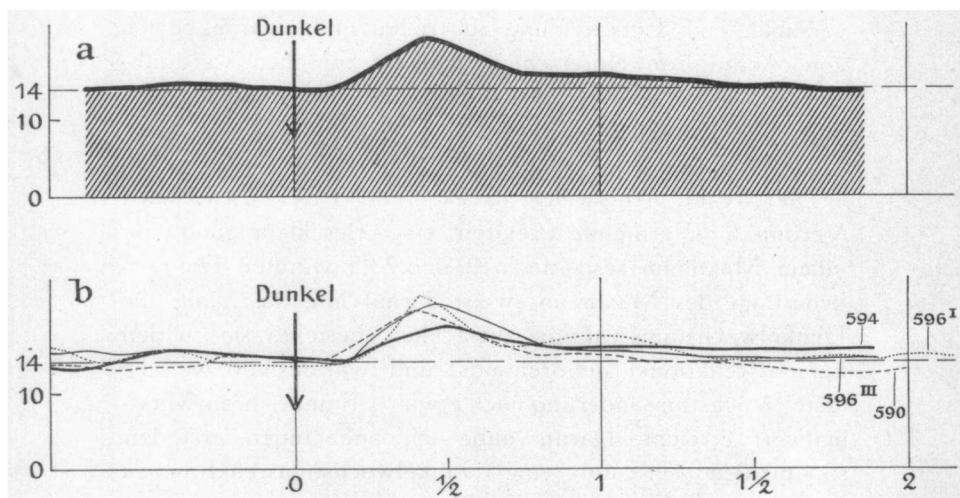


Fig. 25.

Dunkelwachstumsreaktion des subapikalens Teiles. Nachdem der subapikale Teil während mehrerer Stunden mit einer Intensität von 300 M.K. belichtet war, wurde plötzlich verdunkelt. Der nach unten gerichtete Pfeil gibt den Augenblick der Verdunklung an.

a. Mittelwert der in b dargestellten Einzelreaktionen.

zeigen alle Kurven eine Wachstumsbeschleunigung welche durchschnittlich nach 27 Minuten einen Maximumwert erreicht. Nach dem Maximum sinkt der Wachstumswert wieder, bleibt in manchen Kurven aber noch einige Zeit über dem Dunkelwert. Erst 85 Minuten nach der Belichtung hat der Mittelwert der Kurven wieder den ursprünglichen Dunkelwert erreicht.

**Verdunklung des subapikalen Teiles nach mehrstündiger
Dauerbelichtung mit 300 M.K.**

T a b e l l e 86.

Versuchsnummer	Koleoptillänge										
590	30 m.m.	112	110	108	110	114	110	103	100		
594	38 m.m.							70	68		
596 ^I	32 m.m.				126	130	132	132	132		
596 ^{II}	38 m.m.				96	96	96	98	98		
Versuchsnummer	Fortsetzung										
590	103	100	96	95	96	96	100	98			
594	168	70	66	68	66	64	60	56			
596 ^I	126	114	110	116	120	112	106	108			
596 ^{III}	100	94	96	100	104	104	98	94			
Versuchsnummer	Dunkel	Fortsetzung									
590	93	96	106	120	130	122	110	98			
594	54	54	54	66	74	76	70	64			
596 ^I	106	106	110	130	160	146	126	118			
596 ^{III}	90	86	88	104	120	124	116	102			
	↓										
Versuchsnummer	Fortsetzung	1 Stunde									
590	90	90	90	94	92	90	85	83	80		
594	60	56	54	54	53	53	50	47	46		
596 ^I	120	126	125	122	115	108	106	108	108		
596 ^{III}	90	84	82	78	76	72	60	66	66		
Versuchsnummer	Fortsetzung	2 Stunden									
590	76	74	74	76	74	70	66	68	74		
594	46	44	44								
596 ^I	106	106	104	106	106	104	111	94	92		
596 ^{III}	64	64	62								

Tabelle 87.

Versuchs- nummer	Erstes maximum	
	Nach:	Maximale Beschleunigung
590	24 Minuten	6,5 μ /Min.
594	30 "	4,5 "
596 ^I	24 "	9 "
596 ^{III}	30 "	7 "
Mittelwert:	27 Minuten	$\pm 7 \mu$ /Min.

Die zeitliche Lage des Maximums weist darauf hin, dass wir mit einer kurzen Reaktion zu tun haben.

Hiermit ist also das Bestehen einer Dunkelwachstumsreaktion bei Avena, in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Sierp und Tollenaar, sichergestellt.

Dasz Koningsberger keine Dunkelwachstumsreaktion erhielt, liegt daran, dasz das Wachstum seiner Versuchspflanzen zu unregelmäzig war; die Wachstumsschwankungen vor der Verdunklung waren in den einzelnen Versuchen vielfach gröszer, als die zu erwartende Dunkelwachstumsreaktion.

Die Dunkelwachstumsreaktion ist nur eine vorübergehende Erscheinung. Pflanzen, welche während längerer Zeit einer einseitigen Belichtung ausgesetzt sind, werden nach Verdunklung zwar eine von der Dunkelwachstumsreaktion hervorgerufene Krümmungsbewegung aufweisen, allein diese wird nur von kurzer Dauer sein; nach Ablauf dieser Bewegung wird die Pflanze die, von der vorangegangenen Belichtung induzierte, Krümmung fortsetzen. So sind auch die Krümmungen zu verstehen, welche Koningsberger erhielt, als er Keimlinge nach mehrstündiger, einseitiger Belichtung verdunkelte. Die während der Belichtung ange-

fangene Krümmung schritt auch nach der Verdunklung weiter; eine von der Dunkelwachstumsreaktion event. hervorgerufene Rückbewegung könnte nur durch mikroskopische Beobachtung in kurzen Zeitintervallen aufgespürt werden.

Schlieszlich will ich noch darauf hinweisen, dasz bei allseitiger Dauerbelichtung des subapikalen Teiles das Wachstum zuletzt einen sehr konstanten Wert erreicht, wie aus den angeführten Versuchen mit Deutlichkeit hervorgeht.

§ 43. Dauerbelichtung und Verdunklung der Spitze.

1. Bei 80 M. K.

Nachdem wir in dem subapikalen Teile eine Dunkelwachstumsreaktion festgestellt haben, fragt es sich, ob auch die Spitze auf Verdunklung mit einer Wachstumsänderung reagiert.

Da die Spitze bei Belichtung, ausser einer langen Reaktion, auch eine kurze Reaktion aufweisen kann, ist es zu erwarten, dasz unter bestimmten Verhältnissen eine Spitzenverdunklung eine kurze Dunkelwachstumsreaktion ergeben wird. Da die Dunkelwachstumsreaktionen aber im allgemeinen weniger grosze Ausschläge ergeben, wie die Lichtwachstumsreaktionen, werden die ersteren schwieriger nachzuweisen sein, besonders wenn es sich, wie hier, um Zonenbelichtungen handelt.

Mich interessierte aber viel mehr die Frage, ob bei Spitzenverdunklung eine lange Dunkelwachstumsreaktion erfolgt, welche der Lichtwachstumsreaktion event. entgegengesetzt verläuft.

Um diese Frage beantworten zu können, habe ich Versuche bei zwei verschiedenen Intensitäten angestellt und zwar bei 80 und 800 M. K. Es wurde nur 2 mm der Spitze, also die Zone O, belichtet.

Als ich diese Versuche anfing, zeigte es sich, dasz die

Keimlinge, während der allseitigen Belichtung, vielfach Krümmungen ausführten, die, wenn auch nur schwach, auf dem Protokoll bedeutende Wachstumsschwankungen ergaben. Da die Krümmungen grösztenteils in der Mediane stattfanden, muszte hier an Dorsiventralitätskrümmungen gedacht werden. Als diese Krümmungen stets wieder auftraten, habe ich versucht sie aufzuheben indem ich den Keimling ungleich stark belichtete. Hierzu stellte ich den Keimling in bestimmter Weise etwas exzentrisch in Bezug auf die drei Spiegel auf, sodass die Breitseite etwas weniger Licht bekam als die beiden anderen. In dieser Weise liess sich in vielen Fällen ein regelmässiges Wachstum, auch während der Dauerbelichtung, erzielen.

**Die Lichtwachstumsreaktionen bei Dauerbelichtung
der Spitze mit 80 M. K.**

T a b e l l e 88.

Versuchsnummer	Koleoptil-länge								
601 ^{IV}	32 m.m.		124	124	158	1 56	164	168	160
602 ^{II}	27 m.m.				124	1 16	116	118	116

Versuchsnummer	Fortsetzung							Licht ↑
601 ^{IV}	156	154	152	154	146	140	1 52	154
602 ^{II}	110	116	120	120	114	110	1 18	110

Versuchsnummer	Fortsetzung										1 Stunde
601 ^{IV}	152	148	144	136	140	158	168	162	1 54		
602 ^{II}	112	120	110	104	110	120	130	130	1 26		

Tabelle 93. Fortsetzung.

Versuchsnummer	Fortsetzung									
601 ^{IV}	152	142	132	124	116	106	102	108	116	
602 ^{II}	112	103	104	104	104	104	110	113	116	
Versuchsnummer	2 Stunden Fortsetzung									
601 ^{IV}	116	108	100	106	106	108	112	122	118	
602 ^{II}	116	113	120	128	124	126	134	134	136	

Tabelle 89.

Versuchsnummer :	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach :	Maximale Verzögerung :	Nach :	Maximale Beschleunigung :
	30 Min.	2 μ /Min.	48 Min.	3 μ /Min.
601 ^{IV}	30 Min.	2 μ /Min.	48 Min.	3 μ /Min.
602 ^{II}	30 "	2 "	51 "	3 "
Mittelwert:	30 Min.	2 μ /Min.	49,5 Min.	3 μ /Min.

Es zeigt sich, dass eine Dauerbelichtung mit 80 M. K. eine bedeutende Hemmung des Wachstums hervorruft. (Fig. 26a) Die Reaktion fängt mit einer Verzögerung an, welche nach 30 Minuten ein Minimum hervorruft, dann folgt eine Beschleunigung mit einem Maximum nach 49,5 Minuten. Der weitere Verlauf der Kurve zeigt eine lang anhaltende Verzögerung, zugleich hören aber die Wachstumsschwankungen ziemlich bald auf. Das durch die Belichtung zerstörte Wachstumsgleichgewicht scheint sich während der Dauerbelichtung auf einen neuen Wert eingestellt zu haben.

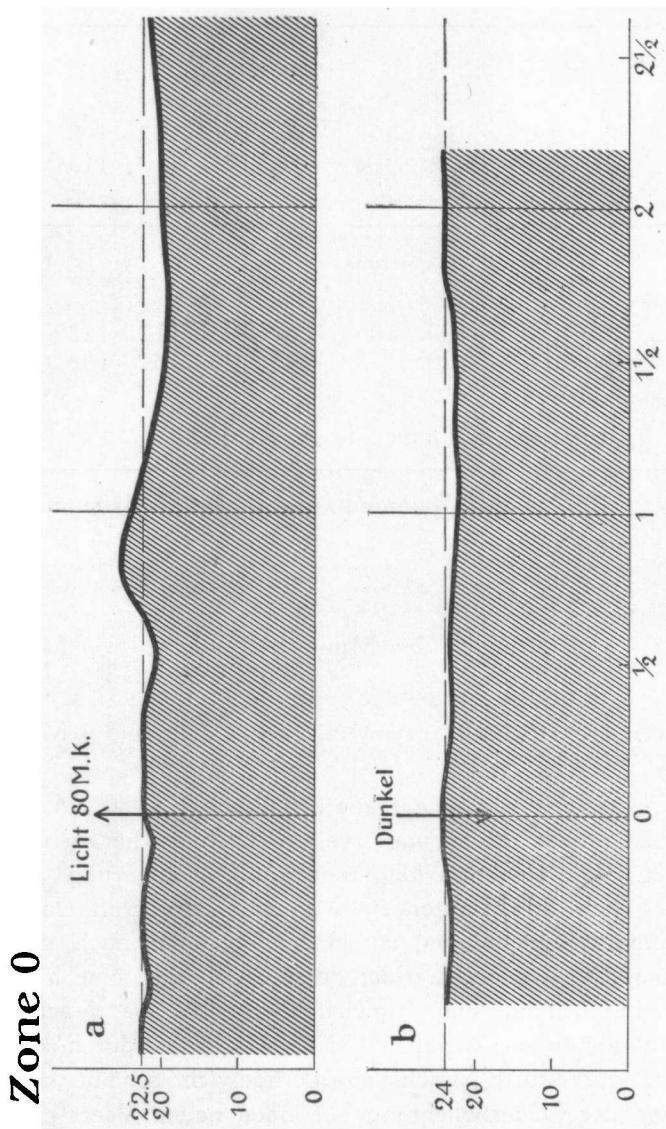


Fig. 26.
 a. Die Lichtwachstumsreaktion bei Dauerbelichtung der Zone O mit 80 M.K.
 b. Nach einer mehrstündigen Dauerbelichtung der Zone O mit 80 M.K. wurde plötzlich verdunkelt.

Wir wollen jetzt untersuchen was geschieht, wenn die Pflanze, nachdem sie sich einer Dauerbelichtung mit 80 M. K. angepaszt hat, plötzlich verdunkelt wird.

**Die Wachstumsreaktionen bei Verdunklung der
Spitze nach einer Dauerbelichtung derselben
mit 80 M.K.**

T a b e l l e 90.

Versuchs-nummer	Koleoptil-länge								
601 ^I	22 mm.				168	164	170	156	
602 ^I	23 mm.	1 06	105	116	124	120	112	115	
602	31 mm.	1 20	128	124	126	134	134	136	

Versuchs-nummer	Fortsetzung			Dunkel					
601 ^I	150	160	158	1 54	162	144	142	140	
602 ^I	124	132	138	1 44	138	138	138	138	138
602	136	140	138	1 35	136	138	138	138	138

Versuchs-nummer	Fortsetzung						1 Stunde		
601 ^I	143	146	138	140	136	1 30	134	140	
602 ^I	138	140	138	132	132	1 38	143	142	
602	140	140	136	136	138	1 36	128	133	

Versuchs-nummer	Fortsetzung								2 Stunden	
601 ^I	144	150	156	158	164	170	172	1 76		
602 ^I	138	136	128	126	120	126	124	1 24		
602	126	118	118	118	120	124	124	1 22		

Tabelle 90. Fortsetzung.

Versuchsnummer	Fortsetzung								
	184	186	184	192	190				
601 ^I	184	186	184	192	190				
602 ^I	124	116	116	118	116	110	116	114	120
602	122	122	128	124	118	116	114	114	

Versuchsnummer	3 Stunden		Fortsetzung			
601 ^I						
602 ^I	120	114	110			
602	116	114	112	112		

Es zeigt sich, dasz keine merkliche Reaktion erfolgt (Fig. 26b). Die Spitze antwortet also auf eine plötzliche Verdunklung nicht mit einer Dunkelwachstumsreaktion. Doch muss man mit dieser Schluszfolgerung äusserst vorsichtig sein, denn es besteht die Möglichkeit, dasz wir zufällig eine Lichtintensität benutzt haben, welche bei Verdunklung keine Reaktion hervorruft. Gerade bei Spitzbelichtung musz man vorsichtig sein ein Ergebnis, welches man unter bestimmten Belichtungsverhältnissen gewonnen hat, zu verallgemeinern. Ebensowenig wie man aus dem Ergebnis einer Spitzbelichtung mit der Invariantlichtmenge (10×800 M. K. S.) schlieszen darf, dasz Belichtung im allgemeinen keine Wachstumsänderung hervorruft, ebensowenig dürfen wir aus unsren letzten Versuchen den Schluss ziehen, dasz eine Spitzverdunklung im allgemeinen keine Wachstumsreaktion verursacht.

2. Bei 800 M. K.

Wir wollen dieselben Versuche, welche wir mit 80 M.K. ausgeführt haben, mit einer Intensität von 800 M. K. wiederholen.

Die Lichtwachstumsreaktionen bei Dauerbelichtung der
Spitze mit 800 M. K.

Tabelle 91.

Versuchsnummer	Koleoptil-länge								
600 ^{II}	38 m.m.	134	134	1 36	130	130	132	130	
612 ^I	25 m.m.		150	1 43	138	148	150	148	
612 ^{III}	35 m.m.	126	126	1 26	110	106	114	120	
Versuchsnummer	Fortsetzung					Licht ↑			
600 ^{II}	125	125	130	128	122	1 26	126	126	
612 ^I	155	157	157	160	159	1 58	163	160	
612 ^{III}	123	118	108	110	110	1 03	110	110	
Versuchsnummer	Fortsetzung								1 Stunde
600 ^{II}	120	110	108	124	160	172	162	1 46	
612 ^I	150	146	146	180	223	240	236	216	
612 ^{III}	107	90	86	80	113	157	163	1 42	
Versuchsnummer	Fortsetzung								
600 ^{II}	136	137	134	126	126	124	120	112	
612 ^I	192	185	183	170	150	146	140	138	
612 ^{III}	138	116	108	112	106	87	80	84	
Versuchsnummer	2 Stunden				Fortsetzung				
600 ^{II}	118	1 20	118	116	120	126	122	122	
612 ^I	136	1 28	128	128	126	115	120	136	
612 ^{III}	78	80	88	84	83	86	83	90	

Zone 0

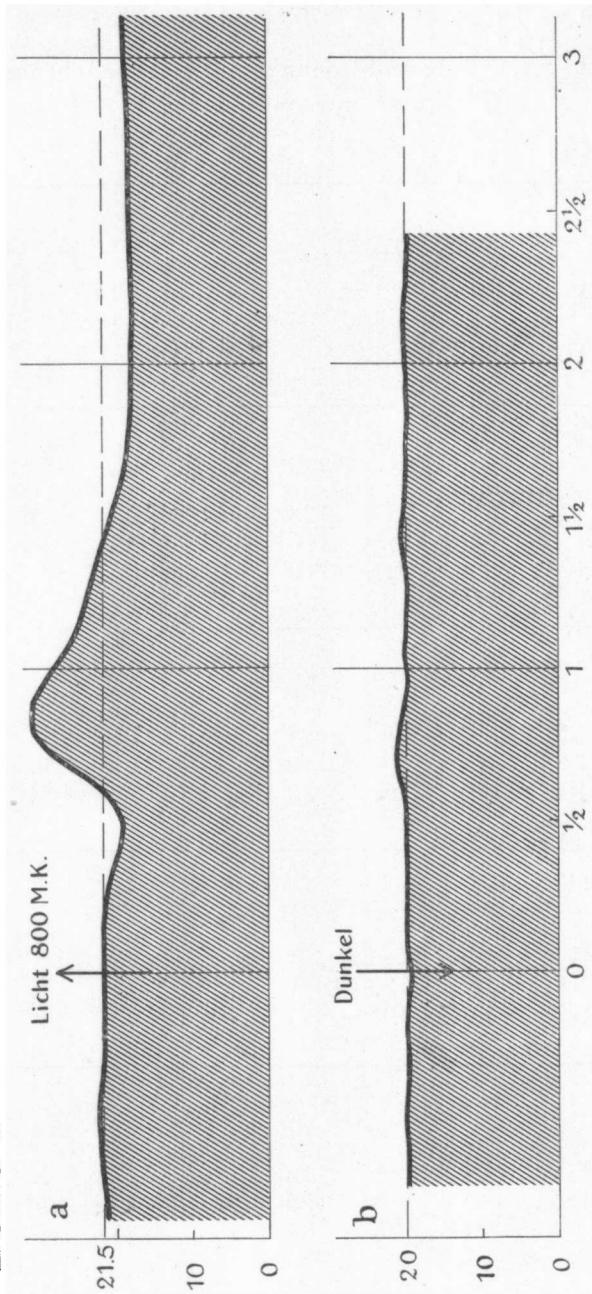


Fig. 27.

- a. Die Lichtwachstumsreaktion bei Dauerbelichtung der Zone 0 mit 800 M.K.
- b. Nach einer mehrstündigen Dauerbelichtung der Zone 0 mit 800 M.K. wurde plötzlich verdunkelt.

Tabelle 93. Fortsetzung.

Versuchs- nummer	Fortsetzung						
600 ^{II}	126	126	126	124			
612 ^I	124	124	140	143	120	128	136
612 ^{II}	97	100	102	110	118	112	104

Tabelle 92.

Versuchs- nummer:	Erstes Minimum.		Erstes Maximum.	
	Nach:	Maximale Verzögerung:	Nach:	Maximale Beschleunigung:
600 ^{II}	30 Min.	3 μ /Min.	48 Min.	8 μ /Min.
612 ^I	27 "	2 "	48 "	12 "
612 ^{II}	36 "	5 "	54 "	8 "
Mittelwert:	31 Min.	$\pm 3 \mu$ /Min.	50 Min.	$\pm 9 \mu$ /Min.

Eine Dauerbelichtung der Spitze mit 800 M. K. ergibt, ähnlich wie mit 80 M. K., eine Reaktion, welche in eine länger anhaltende Verzögerung ausläuft. Minimum und Maximum treten bei beiden Intensitäten nach derselben Zeit auf, bei beiden Intensitäten ist auch die maximale Beschleunigung gröszer als die Verzögerung. Der Unterschied liegt in der Grösse der Ausschläge, diese sind bei der höheren Intensität beträchtlich gröszer. Es fällt auch bei dieser Intensität auf, dasz das Wachstum ziemlich bald wieder gleichmässig wird. Schon zwei Stunden nach Belichtungsanfang hören die Wachstumsschwankungen auf und hat das Wachstum sich auf einen neuen Wert eingestellt, der tiefer unter dem Dunkelwert liegt, als es bei 80 M. K. der Fall war.

In den Versuchen, welche Koningsberger (33) bei Dauerbelichtung ausführte, erfolgten noch stundenlang nach Belichtungsanfang Wachstumsschwankungen. Ich glaube nicht, dasz diese zur Lichtwachstumsreaktion gehören, sondern dasz sie lediglich die Folge von Mikronutationen sind. Hierfür sprechen die Tatsachen, dasz ich bei Keimlingen, welche in ihren Nutationen gehindert waren, sowohl bei subapikaler als bei Spitzenbelichtung, immer nach einiger Zeit ein konstantes Wachstum erhielt. Wurde der Keimling in seinen Bewegungen freigelassen, so erfolgten die bekannten Wachstumsschwankungen, sowohl vor wie nach der Belichtung.

Hört nach mehrstündiger Belichtung mit 800 M. K. plötzlich die Lichtzufuhr auf, so ist wiederum von einer Reaktion nichts zu spüren. Die kleine Wachstumsbeschleunigung nach etwa 40 Minuten (Fig. 27 b), kommt nicht in Betracht.

Wir kommen also zu dem Ergebnis, dasz Pflanzen, welche einer Spitzenbelichtung mit 80 oder 800 M. K. angepasst sind, bei Verdunklung keine merkliche Wachstumsreaktion aufweisen.

**Die Wachstumsreaktionen bei Verdunklung der
Spitze nach einer Dauerbelichtung derselben
mit 800 M.K.**

T a b e l l e 93.

Versuchs- nummer	Koleoptil- länge								
600 ¹	30 mm.	80	80	82	84	90	90	86	
604	25 mm.		152	144	140	147	160	156	
612	31 mm.			120	128	146	137	128	

Tabelle 93. Fortsetzung.

Versuchs-nummer	Fortsetzung					Dunkel		
600 ¹	86	86	92	90	84	82	92	98
604	150	148	152	148	146	142	152	140
612	140	136	126	132	143	134	128	130
						↓		
Versuchs-nummer	Fortsetzung					1 Stunde		
600 ¹	104	100	100	104	106	106	104	104
604	132	132	132	138	146	136	130	130
612	138	134	133	148	146	139	135	137
Versuchs-nummer	Fortsetzung							
600 ¹	108	118	122	120	114	112	116	124
604	138	132	128	132	132	134	134	132
612	128	122	130	132	126	126	126	110
Versuchs-nummer	2 Stunden			Fortsetzung				
600 ¹	134	134	136	130	130	132	130	125
604	132	130	126	126	128	128	126	
612	106	114	120	123	118	108	110	110
Versuchs-nummer	Fortsetzung				3 Stunden			
600 ¹	125	130	128	122	122	126		
604								
612	103							

Subapikaler Teil

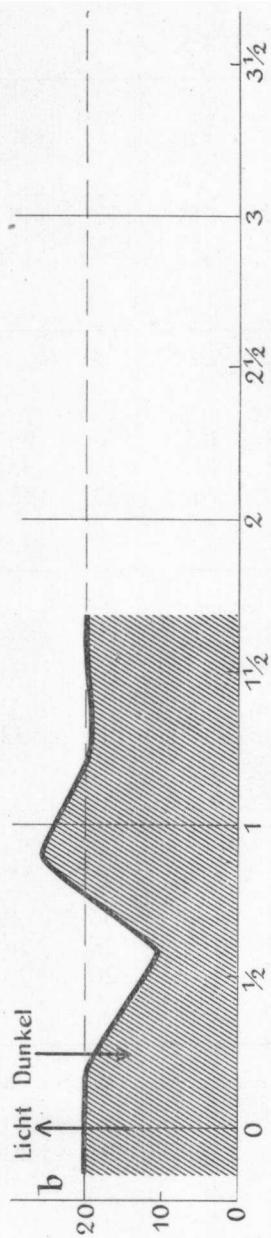
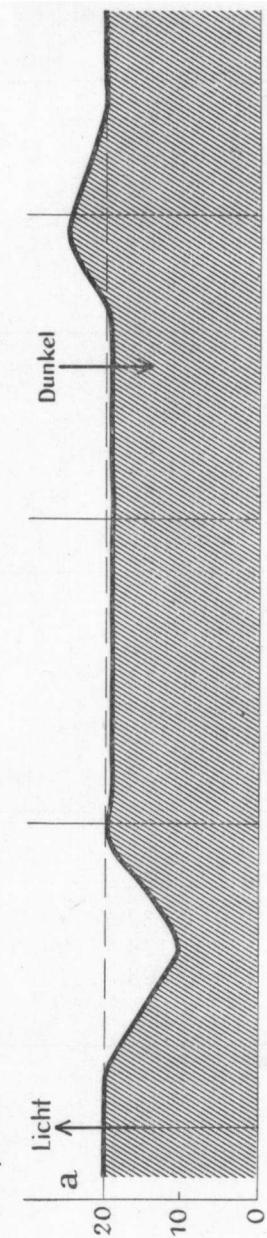


Fig. 28.

Schema der Wachstumsreaktionen, welche bei Belichtung und Verdunklung des subapikalen Teiles erfolgen.
 a. Die Verdunklung erfolgt einige Stunden nach dem Belichtungsanfang, sodass Licht und Dunkelwachstumsreaktion scharf getrennt auftreten.
 b. Die Verdunklung erfolgt 15 Minuten nach dem Belichtungsanfang, sodass Licht- und Dunkelwachstumsreaktion ineinander fließen.

§ 44. Analyse der von einem Lichtstoss hervorgerufenen Lichtwachstumsreaktion.

Die Tatsache, dasz eine plötzliche Verdunklung des subapikalen Teils eine Wachstumsbeschleunigung hervorruft bestätigt unsere Annahme, dasz die kurze Reaktion, welche vor einer kurzdauernden subapikalen Belichtung hervorgerufen wird, aus zwei Komponenten zusammengesetzt ist, nl. aus einer Lichtwachstumsreaktion (Verzögerung) und aus einer Dunkelwachstumsreaktion (Beschleunigung). In Figur 28 habe ich dieses durch einige Schemata zu verdeutlichen versucht. Fig. 28a zeigt den Fall, dasz die Zeitpunkte der Belichtung und der Verdunklung weit auseinander gerückt sind; die Belichtung ergibt dann eine Verzögerung, die Verdunklung eine Beschleunigung. Folgt die Verdunklung bald auf die Belichtung (Fig. 28 b), so wird die von der Verdunklung hervorgerufene Beschleunigung auf die Endphase der Verzögerung superponiert und es entsteht die bekannte Reaktionsform, wie wir sie bei den Zonen VII und II nach einem Lichtstoss erhalten haben.

Der Wiederanstieg des Wachstums nach dem ersten Minimum besteht also einerseits aus der Antireaktion (Blaauw), welche unter allen Umständen (auch bei Dauerbelichtung), erfolgt und andererseits aus der Dunkelwachstumsreaktion. Während die Antireaktion das Wachstum nicht über den früheren Dunkelwert erhebt, bringt die Dunkelwachstumsreaktion dasselbe um einen beträchtlichen Teil darüber hinaus.

Bei Sierp (44.) finde ich, nachdem ich obenstehende Versuche und Erörterungen schon abgeschlossen hatte, interessante Versuche und Betrachtungen über das Zusammenarbeiten von Licht- und Dunkelwachstumsreaktionen. Auch Sierp vermutete, dass die von einer kurzen Belichtung hervorgerufene Wachstumsreaktion nur für einen Teil die

Folge der Belichtung wäre; für den übrigen Teil sollte die Verdunklung verantwortlich sein. Es ist Sierp gelungen, diese Annahme durch eine Reihe schöner Versuche zu bestätigen. Hierbei rückte Sierp die Zeitpunkte der Belichtung und der Verdunklung verschieden weit auseinander und konnte so nachweisen, dass jeder von diesen eine bestimmte Reaktion hervorruft, welche ineinander flieszen wenn die Belichtung sehr kurz gewählt wird (Lichtstosz).

In einer Hinsicht bedeuten meine Versuche eine Ergänzung der schon von Sierp erhaltenen Ergebnisse, da die Reaktionen der Spitze und des subapikalen Teiles scharf getrennt wurden. Da die Spitze keine merkliche Dunkelwachstumsreaktion aufweist, liegen die Verhältnisse bei Spitzenbelichtung viel einfacher.

Die Ergebnisse dieser Versuche lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

Der subapikale Teil reagiert auf eine Verdunklung mit einer Dunkelwachstumsreaktion. Somit ist die von einem Lichtstosz im subapikalen Teil hervorgerufene Wachstumsreaktion aus zwei Komponenten zusammengesetzt, einer Verzögerung und einer Beschleunigung, welche resp. die Folge der Belichtung und der Verdunklung sind.

Die Spitze zeigt keine merkliche Reaktion nach Verdunklung.

§ 45. Analoge Erscheinungen bei andern Objekten.

Wir wollen jetzt untersuchen, ob die Erscheinungen, welche wir bei Avena gefunden haben, auch bei andern Objekten vorkommen. Zu diesem Zwecke betrachten wir die Lichtwachstumsreaktionen dieser Objekte, wobei wir dann besonders achtgeben wollen auf:

- a. das Vorkommen von kurzen und langen Reaktionen.
- b. das Auftreten einer Dunkelwachstumsreaktion.

Helianthus. Die Lichtwachstumsreaktionen dieses dikotylen Keimlings finden sich in Blaauws „Licht und Wachstum“ II. Betrachtet man hierin die Kurven der Fig. 3, so fällt schon sofort auf, dasz wir auch hierbei eine kurze und eine lange Reaktion unterscheiden können. Vgl. auch Went jr. (53b.). Kleinere Lichtmengen bis 256 M.K.S. rufen eine Reaktion hervor, welche ein Minimum nach 40—50 Minuten aufweist. Bei 2048 M.K.S. tritt vor diesem Minimum ein zweites kleineres Minimum nach etwa 20 Minuten auf, welches bei gröszeren Lichtmengen je länger je tiefer wird.

Nun wissen wir, dasz bei der Avenakoleoptile die lange Reaktion mit der Auximonenproduktion der Spitze zusammenhängt. Auch bei *Helianthus*hypokotylen ist eine Auximonenabscheidung nachgewiesen und zwar in der Vegetationsspitze (Beyer 5.). Aber in den Versuchen Blaauws waren die Kotylen samt der Vegetationsspitze verdunkelt, sodass die von Blaauw erhaltene lange Reaktion nicht der Spitzenwirkung zugeschrieben werden darf.

Nun ist aber von Cholodny (24.) für *Lupinus*keimlinge wahrscheinlich gemacht worden, dasz der Zentralzylinder des Hypokotyls wachstumfördernde Stoffe ausscheidet. Etwas ähnliches wäre auch bei den Hypokotylen von *Helianthus* denkbar. Dann wäre die lange Reaktion die Folge der, von der Belichtung veränderten, Auximonenproduktion im Zentralzylinder.

Dasz auch bei *Helianthus* die von einem Lichtstoss verursachte Reaktion aus einer Licht- und einer Dunkelkomponente zusammengesetzt ist, geht aus den Reaktionen mit Deutlichkeit hervor. Hierzu vergleichen wir wieder die Reaktionen auf Dauerbelichtung mit denjenigen auf kurzdauernde Belichtung.

Dauerbelichtungen mit 512 und 4096 M.K. ergeben eine Wachstumsverzögerung welche während der ersten zwei

Stunden anhält, ohne dasz in dieser Zeit ein Maximum hervortritt. Lässt man dieselben Intensitäten nur während 32 Sekunden einwirken, so erfolgt nach etwa 30 Minuten ein Maximum. Es ist also wahrscheinlich, dasz dieses Maximum, wenigstens teilweise, von der Verdunklung hervorgerufen wird. Für diese Auffassung spricht auch das Vorkommen einer Dunkelwachstumsreaktion bei *Helianthus*, wie sie von *Tollenaar* (48) für verschiedene Lichtintensitäten nachgewiesen wurde (Verdunklung nach Dauerbelichtung mit 1, 64 und 512 M.K.) Und auch hier handelt es sich um eine kurze Reaktion. Die Beschleunigung erreicht nach etwa 18 Minuten ein Maximum.

Wenn die hier entwickelten Anschauungen richtig sind, kommen wir zu dem Ergebnis, dasz die Verhältnisse bei *Helianthus* komplizierter liegen wie bei *Avena*. Denn bei der Koleoptile von *Avena* ist die Auximonenproduktion und somit auch die lange Reaktion in der äussersten Spitze lokalisiert, sodasz bei subapikaler Belichtung nur kurze Reaktionen erfolgen.

Sinapiswurzeln. Auch bei einem ganz andersartigen Objekt, der Wurzel von *Sinapis alba*, liegen ähnliche Verhältnisse vor. *Blaauw* (10) fand bei Dauerbelichtung mit 64 M.K. eine lange Reaktion mit einem Minimum nach etwa 50 Minuten. Eine Dauerbelichtung mit 500 M.K. ergab, ausser dieser langen Reaktion, noch eine kurze Reaktion, mit einem Minimum nach etwa 33 Minuten. Und auch bei diesem Objekt konnte *Tollenaar* eine Dunkelwachstumsreaktion nachweisen, welche der kurzen Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt verläuft.

Durch die Untersuchungen von *Cholodny* (24) wissen wir, dasz auch die Wurzelspitze wachstumregulierende Stoffe ausscheidet, welche aber im Gegensatz zu denjenigen der Sprossspitze wachstumhemmend wirken. So lässt sich vielleicht auch bei der *Sinapiswurzel* die lange Reaktion als die

Folge einer geförderten oder herabgesetzten Produktion von Wachstumsregulatoren erklären.

Phycomyces. Als letztes Beispiel möchte ich ein ganz anderes Objekt zum Vergleich heranziehen, den einzelligen Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Die Lichtwachstumsreaktionen, welche Blaauw (8) hierbei erhalten hat, zeigen bei $1/4$ M.K.S. ein Maximum nach etwa 11 Minuten, welches bei steigenden Lichtmengen allmählig früher auftritt. Bei 210 und 16000 M.K.S. erscheint dieses schon nach ± 7 Minuten. Bei einer noch gröszeren Lichtmenge, 240000 M.K.S., ergeben sich zwei Maxima, resp. nach 6 und nach 14 Minuten. Es ist möglich, dasz wir auch hier mit einer kurzen und einer langen Reaktion zu tun haben. Die zeitliche Lage der Maxima gibt uns hierüber aber keinen bestimmten Aufschluss. Es würde überdies nicht leicht sein, sich eine Vorstellung zu machen von der Weise, in welcher eine kurze und eine lange Reaktion im Falle von *Phycomyces* zu stande kommen.

Eine Dunkelwachstumsreaktion wurde bei *Phycomyces* von Tollenaar und Blaauw (47) in einwandfreier Weise nachgewiesen. Diese ist auch hier der Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt und äusert sich in einer Verzögerung, welche nach etwa 10 Minuten ein Minimum hervorruft. Hier finden wir also eine Ähnlichkeit mit der Avenakoleoptile: Licht- und Dunkelwachstumsreaktion erreichen nach derselben Zeit die maximale Wachstumsänderung. Diese Übereinstimmung weist darauf hin, dass das erste Minimum der Lichtwachstumsreaktion bei *Phycomyces* zu einer kurzen Reaktion gehört.

In ihren Untersuchungen über Licht- und Dunkelanpassung erhielten Blaauw und Tollenaar (47) bei *Phycomyces* Ergebnisse, welche darauf hinweisen, dasz auch bei diesem Objekt Dunkel- und Lichtwachstumsreaktion ineinanderfließen können. Wenn nl. eine Pflanze, welche einer Dauerbelichtung angepasst ist, plötzlich verdunkelt

wird, so erfolgt eine Verzögerung (Dunkelwachstumsreaktion); wird nach längerer Verdunklung wieder mit derselben Intensität belichtet, so tritt eine Beschleunigung auf (Lichtwachstumsreaktion). Lässt man nun die Verdunklung und die Belichtung dichter aufeinander rücken, so wird auch die zeitliche Entfernung der beiden Reaktionen fortwährend kleiner, bis schliesslich bei einer Verdunklung, welche bald darauf von einer Belichtung gefolgt wird, Verzögerung und Beschleunigung ganz ineinanderfließen. Dieses Experiment ist also das umgekehrte von dem, welches an Avena ausgeführt wurde; bei Avena wurde die Reaktion auf eine kurze Belichtung, bei Phycomyces dieselbe auf eine kurze Verdunklung in zwei Teilreaktionen zerlegt.

Merkwürdig ist es, dass auch bei Radiumbestrahlungen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen. Bei Dauerbestrahlung erhielten Blaauw und van Heyningen (11) eine Reaktion, welche mit einer Verzögerung anfängt und nach ungefähr 6 Minuten ein Minimum erreicht; dann folgte eine schwächere Beschleunigung mit einem Maximum nach etwa 16 Minuten. Bei kurzdauernder Bestrahlung (mit einer anderen Intensität) erfolgte eine Reaktion, welche aus einer Radiumreaktion und einer Entstrahlungsreaktion zusammengesetzt scheint. Hierfür spricht die Tatsache, dass nach Beendigung einer Dauerbestrahlung eine Entstrahlungsreaktion eintritt, welche der Radiumreaktion entgegengesetzt ist.

Die Ähnlichkeiten in den Wachstumsreaktionen solcher ganz verschiedener Objekte weist darauf hin, dass die Reaktionen nach bestimmten, gemeinsamen Gesetzen zu stande kommen.

Als Ähnlichkeiten ergaben sich das Vorkommen einer kurzen Licht- und Dunkelwachstumsreaktion (resp. Radium- und Entstrahlungsreaktion) bei Avenakoleoptilen, He-

lianthurhypokotylen, Sinapiswurzeln und Phycomycesporangienträgern, welche Reaktionen ineinander flieszen können, wenn Belichtung und Verdunklung kurz auf einander folgen.

Eine lange Reaktion zeigen, ausser den Avenakoleoptilen, auch die Helianthushypokotyle und die Sinapiswurzeln, während eine solche bei Phycomyces unsicher ist.

B. THEORETISCHE BETRACHTUNGEN.

§ 46. Das „Reizmengengesetz“.

Unabhängig von einander fanden Fröschel und Blaauw, dass es zur Erzielung einer eben merklichen Krümmung einer bestimmten Lichtmenge bedarf. Wie die Lichtmenge aus den beiden Faktoren, Lichtintensität und Belichtungsdauer, zusammengesetzt ist, bleibt gleichgültig, solange das Produkt $i \times t$ nur konstant ist. Fröschel (30 a, b) sprach von einem Hyperbelgesetz, während Blaauw (7) diese Erscheinung als Produktregel bezeichnete. Später hat man diese Gesetzmässigkeit vielfach mit dem Namen „Reizmengengesetz“ angedeutet und obwohl dieser Name als der wenigst geeignete von den drei zu betrachten ist, will ich mich der Mehrzahl anschlieszen und ferner von Reizmengengesetz reden.

Arisz (1) kam in seinen Untersuchungen zu dem Ergebnis, dass auch zur Erzielung von negativen Krümmungen das Produkt von Lichtintensität und Belichtungszeit einen bestimmten Wert haben muss: „Für die negative Krümmung kann also die Regel festgestellt werden, dass wenn die negative Krümmung auftritt, sie immer bei derselben Energie- menge aufzutreten anfängt. Ebenso wie für die positive Krümmung ist auch hier die Produktregel gültig.“ (Arisz S. 84).

Für Reizung mit Zentrifugalkraft wurde die Gültigkeit des

„Reizmengengesetzes“ von Frau Rutten-Pekelharing (42a.) und Maillefer (37a.) nachgewiesen.

Das „Reizmengengesetz“ ist in den letzten Jahren vielfach angezweifelt worden, wenigstens was seine allgemeine Gültigkeit anbetrifft.

Da ich glaube, dass, infolge der Kompliziertheit der phototropischen Krümmung, die Gefahr besteht, dass auf diesem Gebiet zum Teil überflüssige Arbeit geleistet wird, will ich auf einige Punkte hinweisen, welche bei der weiteren Bearbeitung dieser Frage Berücksichtigung verdienen.

Von Brauner (19) und Burckhardt (22) liegen aus letzter Zeit eingehende Untersuchungen vor, in denen die Gültigkeit des „Reizmengengesetzes“ geprüft wird. Da Burckhardt diese Prüfung an der phototropischen Krümmung von *Avena* vornahm, will ich hauptsächlich diese Arbeit besprechen. Burckhardt benutzte zwei verschiedene Lichtmengen, 3000 und 22.500 M.K.S., welche in verschiedenen Zeit-Intensitätskombinationen angewandt wurden. Diese Lichtmengen sind im Verhältnis zu den Lichtmengen, bei denen das „Reizmengengesetz“ entdeckt wurde, sehr gross. Und ich glaube, dass in der Benutzung der verschiedenen Lichtmengen die Ursache gesucht werden muss für das abweichende Ergebnis, welches Burckhardt erhielt. Burckhardt kam, wie bekannt, zu dem Ergebnis, dass das „Reizmengengesetz“ für diese Lichtmengen keine Gültigkeit besitzt.

Das „Reizmengengesetz“ wurde von Fröschel und Blaauw begründet durch Versuche über Präsentationszeiten bei verschiedenen Lichtintensitäten. Fröschel (30 a, b) arbeitete mit Keimlingen von *Lepidium sativum*, Blaauw (7) mit *Avenakoleoptilen*. Nun ist das Wichtige, dass es sich bei beiden Objekten um eben sichtbare Krümmungen handelt, welche also von relativ kleinen Lichtmengen ausgelöst werden. Diese Lichtmenge beträgt für *Avena*

nach Blaauws Angabe etwa 20 M.K.S. Von dieser Lichtmenge wissen wir jetzt, dass sie nur eine lange Reaktion an Licht- und Dunkelflanke auslöst. Und hier liegt der kardinale Punkt: Während Blaauw das „Reizmengengesetz“ begründete für eine Lichtmenge, welche eine lange Reaktion hervorruft, wurde dasselbe von Burckhardt geprüft bei Lichtmengen, welche eine komplexe Lichtwachstumsreaktion (lange + kurze Reaktion) hervorrufen.

Nach Blaauws Anschauung besteht die Lichtperzeption in einem photochemischen Prozess. Wir wissen jetzt, dass das Resultat dieses Prozesses eine Herabsetzung der Auxinonenproduktion ist (wenigstens bei 20 M.K.S.).

Wenn Burckhardt nun in seinen Untersuchungen Lichtmengen benutzt welche, ausser einer langen Reaktion, auch noch eine kurze Reaktion hervorrufen, so ist es deutlich, dass, falls das „Reizmengengesetz“ wohl für die lange, aber nicht für die kurze Reaktion gelten würde, dasselbe auch nicht für die Resultante beider Reaktionen gelten wird.

Bei der Prüfung des „Reizmengengesetzes“ wird man also Unterschied machen müssen zwischen Krümmungen, welche von langen und solchen welche von kurzen Reaktionen hervorgerufen werden. Für jede dieser Krümmungsarten muss die Gültigkeit des „Reizmengengesetzes“ für sich untersucht werden.

§ 47. Lichtwachstumsreaktion ohne phototropische Krümmung.

In der phototropischen Literatur finden sich mehrmals Einwände gegen Blaauws Theorie, welche auf Versuche beruhen, in denen bei einseitiger Belichtung zwar eine Lichtwachstumsreaktion, aber keine phototropische Krümmung auftritt.

Diesen Fall finden wir u. a. in den Versuchen von Ulehla

und Moravek (50a) Beide¹⁾) Forscher verfolgten im Mikroskop das Wachstum einer Hyphe von *Basidiobolus ranarum*, welche sich zwischen Objektträger und Deckglass befand. Wenn die Hyphe durch eine seitwärts angebrachte Spalte horizontal (also parallel dem Objektträger) belichtet wurde, so zeigte sich wohl eine Wachstumsreaktion, aber es erfolgte keine phototropische Krümmung. Aus diesem Ergebnis folgern beide Autoren: „Aus dieser Tatsache schlieszen wir, dasz die Theorie von Blaauw auf eine konstatierte Tatsache basiert ist, aber nicht für alle Fälle wahr sein kann.“

Pinkhof (39a) hat diese Versuche eingehend kritisiert, weshalb ich mich darauf beschränke zu betonen, dasz ähnliche Ergebnisse, wie sie von Ulehla und Moravek erhalten wurden, nichts gegen die Theorie von Blaauw aussagen. Zur Verdeutlichung erinnere ich an ähnliche Erscheinungen welche im § 33 für Avena abgeleitet wurden. Hier wurde nachgewiesen, dasz Avenakeimlinge bei einseitiger Belichtung in zwei Fällen keine phototropische Krümmung aufweisen und zwar wenn die antagonistischen Flanken eine gleich grosse Verzögerung oder eine gleich grosse Beschleunigung erfahren (erstes und zweites Indifferenzstadium).

Wenn also ein Objekt bei einseitiger Belichtung wohl eine Wachstumsreaktion aber keine phototropische Krümmung aufweist, so ist dieses Ergebnis nicht im Widerspruch mit der Theorie von Blaauw.

Ahnliche Versuche hat Beyer (6) an dekapitierten Avenakoleoptilen ausgeführt. Auch diese zeigten bei einseitiger Belichtung eine Wachstumsverzögerung, aber es erfolgte keine phototropische Krümmung. Auch hier liegen dieselben Verhältnisse vor wie in dem Versuch mit *Basidiobolus*, wes-

1) Die Einzelheiten der Versuchsanordnung habe ich einer Veröffentlichung von Pinkhof (39a) entnommen, da die in tschechischer Sprache geschriebene Originalarbeit mir nicht zugänglich war.

halb ich hier mit einer Hinweisung auf das Obengesagte vollstehen kann.

§ 48. Die Latentzeit.

Eine Erscheinung, welcher wir bisher bei allen Lichtwachstumsreaktionen begegnet sind, ist das Vorhandensein einer Latentzeit. Welche Lichtmenge oder Belichtungsart man auch wählt, immer bleibt das Wachstum nach dem Belichtungsanfang während einiger Zeit (± 10 Minuten) dasselbe wie vor der Belichtung. Blaauw (10. S. 200) legt dieser Latentzeit, deren Vorhandensein er für alle von ihm untersuchten Objekte nachweisen konnte, groszen Wert bei. Man muss sich vorstellen, dasz zwischen Perzeption und Reaktion ein oder mehrere Prozesse eingeschaltet sind, welche sich während der Latentzeit abspielen und welche nach Ablauf derselben zu einer äuszeren Wachstumsänderung führen.

Die Latentzeit ist für verschiedene Objekte sehr verschieden lang, so z.B. für Phycomyces etwa 3 Minuten, für Avena ungefähr 10 Minuten und für Sinapiswurzeln etwa 20 Minuten.

Die von manchen Autoren beobachtete Erscheinung, dasz innerhalb der ersten zehn Minuten nach Belichtungsanfang eine Wachstumsbeschleunigung auftritt, muss wahrscheinlich auf Wärmestrahlung zurückgeführt werden, welche eine Thermowachstumsreaktion hervorruft. Diese Thermowachstumsreaktion erreicht ein Maximum nach 6—10 Minuten [Siehe Silberschmidt (46) und Erman (27).]

§ 49. Zusammenfassung.

Eine Dauerbelichtung des subapikalen Teiles mit 300 M.K. ergibt eine Lichtwachstumsreaktion, welche ausschlieszlich in einer Verzögerung besteht; bei einer nachherigen Verdunklung erfolgt eine Dunkelwachstumsreaktion, welche ausschlieszlich aus einer Beschleunigung besteht, deren Maximum nach 27 Minuten erscheint (Kurze Reaktion!).

Bei einem Lichtstossz, wobei also Belichtung und Ver-

dunklung des subapikalen Teiles kurz nach einander folgen, flieszen Licht- und Dunkelwachstumsreaktion in einander, sodasz nach der Latentzeit erst eine Verzögerung und dann eine Beschleunigung erfolgt.

Die Spitze ergibt, wenn sie einer Dauerbelichtung mit 80 oder 800 M. K. angepasst ist, bei Verdunklung keine wahrnehmbare Wachstumsreaktion.

Sowohl bei subapikaler als bei Spitzenbelichtung stellt das Wachstum sich nach einiger Zeit auf einen konstanten Wert ein.

Es wurde darauf hingewiesen, dasz man bei der Prüfung des „Reizmengengesetzes“ am besten kleine Lichtmengen benutzt. Bei gröszeren Lichtmengen treten Komplikationen auf.

Versuche, in denen eine einseitige Belichtung wohl eine Lichtwachstumsreaktion aber keine phototropische Krümmung ergibt, sind nicht im Widerspruch mit der Blaauwschen Theorie.

TEIL IV.

DIE PRIMÄRE WIRKUNG DES LICHTES.

§ 50. Der primäre Prozess der langen Reaktion.

Bisher haben wir das Resultat einer Belichtung stets an der Wachstumsänderung untersucht. Die Prozesse, welche zwischen der Lichtabsorption und der Wachstumsänderung eingeschaltet sind, haben wir nicht oder nur beiläufig erörtert. Wenn wir jetzt den Versuch machen auch in die primären Vorgänge, welche nach einer Belichtung auftreten, einzudringen, so müssen wir wieder scharf unterscheiden zwischen einer langen und einer kurzen Reaktion.

Die lange Reaktion können wir uns am besten in folgender Weise vorstellen: Das Licht wirkt ein auf den Auximonenprozess und zwar so, dasz eine kleine Lichtmenge die Auximonenproduktion herabsetzt. Diese Wirkung

des Lichtes kehrt sich bei gröszeren Lichtmengen um, sodasz bei diesen eine gesteigerte Auximonenproduktion stattfindet.

§ 51. Der primäre Prozess der kurzen Reaktion.

Schwieriger ist es, sich eine Vorstellung zu machen von den Prozessen, welche primär bei der Entstehung einer kurzen Reaktion beteiligt sind. Es ist noch nicht möglich alle Einzelheiten bei den verschiedenen Objekten in einheitlicher Weise zu erklären. Dies mag zum Teile daran liegen, dasz diese Reaktion bei den verschiedenen Objekten in verschiedener Weise zustande kommt. Bei einer Besprechung der verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten mit ihrem Für und Wider wollen wir Phycomyces getrennt von den mehrzelligen Organen behandeln. Denn bei Phycomyces kann man sich die Lichtwachstumsreaktion schwerlich anders vorstellen als die Folge einer geänderten Dehnbarkeit der Zellwand. Nur wenn man annimmt, dasz Belichtung die Dehnbarkeit der Zellwand beeinfluszt, kann man die auf einseitige Belichtung folgende Krümmung einigermaßen verstehen. In wieweit andere Prozesse bei Phycomyces an der kurzen Reaktion beteiligt sind und inwiefern diese Ähnlichkeiten mit den Prozessen bei mehrzelligen Organen aufweisen, lässt sich jetzt noch nicht sagen.

Wir wenden uns nun der kurzen Reaktion bei mehrzelligen Organen zu.

a. Kann die kurze Reaktion als eine Turgorreaktion aufgefasst werden?

Für diese Auffassung spricht sehr die grosze Übereinstimmung zwischen dem Krümmungsverlauf der Avenakoleoptilen bei gröszeren Lichtmengen und der Bewegung von Blattgelenken. Hierauf hat besonders Brauner (17, 20) aufmerksam gemacht. Brauner fand bei einseitig belichteten Phaseolus-Blattgelenken eine ähnliche Oszillations-

bewegung wie sie auch die Avenakoleoptilen aufweisen. Und zudem konnte Brauner (18) wahrscheinlich machen, dass ein solches Blattgelenk bei zweiseitiger Belichtung eine Lichtturgorreaktion aufweist.

Diese Turgorreaktion besitzt eine auffallende Ähnlichkeit mit der kurzen Reaktion von Avena; eine Verzögerung, welche nach etwa 15 Minuten ein Wachstumsminimum hervorruft und eine Beschleunigung mit einem Maximum nach 30 Minuten. Die kleine Wachstumsbeschleunigung sofort nach dem Belichtungsanfang ist vielleicht der geringen Erwärmung, infolge der Belichtung, zuzuschreiben.

Die Turgorbewegungen an Blattgelenken werden wie bekannt vielfach auf Permeabilitätsänderungen zurückgeführt. Nach Lepeschkin (35) und Tröndle (49, 50) sollen tatsächlich Permeabilitätsänderungen nach Belichtung und nach Verdunklung auftreten und Lepeschkin meint auf Grund seiner an Blattgelenken erhaltenen Ergebnisse die Turgoränderungen derselben erklären zu können. Sowohl Tröndle wie Lepeschkin erhielten nach Belichtung eine Erhöhung, nach Verdunklung eine Abnahme der Permeabilität. Diese Ergebnisse werden aber vielfach in Zweifel gezogen; besonders hat Fitting (29) ihre Methode auf physikalische Gründe kritisiert.

Um die kurze Reaktion auf Permeabilitätsänderungen zurückzuführen, müssen wir bedenken, dass die Reaktion auf einem Lichtstoss aus zwei Komponenten besteht, eine Lichtreaktion (Verzögerung) und eine Dunkelreaktion (Beschleunigung). Für die Lichtreaktion wäre eine Permeabilitätszunahme für die Dunkelreaktion eine Permeabilitätsabnahme verantwortlich zu machen.

Nun hat Brauner (17) den Einfluss einer Belichtung auf die Permeabilität an der Avenakoleoptile studiert und zwar durch Messung der Leitfähigkeit. Dazu brachte er zwei Platinalektroden resp. in 2 und 3 mm Entfernung von der Spitze in die Koleoptile an und fand nun dass

eine Belichtung die Leitfähigkeit und somit auch die Permeabilität erhöht. Doch ist die zeitliche Übereinstimmung zwischen Wachstums- und Permeabilitätsreaktion noch unvollkommen. Während bei 50.000 M. K. S. die Wachstumsreaktion schon nach 35 Minuten ein Minimum aufweist, erreicht die Permeabilitätserhöhung erst nach 90 Minuten den Maximumwert (beide nach Brauner's Angaben). Das Umgekehrte wäre eher zu erwarten.

Es ist möglich, dass diese Unstimmigkeit beruht auf einer Komplikation welche die Folge der totalen Belichtung ist. Denn bei totaler Belichtung spielen zwei Prozesse eine Rolle: 1. die Produktion von Auximonen 2. der Prozess der kurzen Reaktion, den wir untersuchen wollen. Es ist nun denkbar, dass die kurze Reaktion tatsächlich auf eine Permeabilitätsänderung zurückgeführt werden kann, welche in ihrem Verlauf dem Spiegelbild der kurzen Reaktion ähnlich ist, also eine Zunahme der Permeabilität, gefolgt von einer Abnahme, aber dass dieser Prozess von der Auximonenproduktion deformiert wird. Dies wäre z. B. der Fall, wenn die Auximonen Elektrolytnatur hätten und wenn die benutzte Lichtmenge die Produktion derselben steigern würde. In diesem Fall müsste eine Permeabilitätsänderung erfolgen wie Brauner sie bei 50.000 M. K. S. erhalten hat.

Eine einwandfreie Versuchsanordnung, in der jede event. Einmischung des Auximonenprozesses ausgeschlossen ist, kann man erreichen, wenn man mit dekapitierten Pflanzen arbeitet und die Versuche innerhalb 150 Minuten beendet. Vgl. Dolk (26 d). Oder wenn man von intakten Keimlingen nur den subapikalen Teil belichtet.

Ich habe selbst auch Permeabilitätsmessungen ausgeführt, hauptsächlich aber an *Helianthus hypokotylen* und werde bei der Besprechung dieser Versuche auf die obenbeschriebene Anschauung zurück kommen.

Jetzt will ich nur noch darauf hinweisen, dass diese

Anschauung allein Gültigkeit haben kann für die ersten Phasen der kurzen Reaktion; bei einem Lichtstoss für das erste Minimum und Maximum, bei Dauerbelichtung für das erste Minimum. Eine event. länger anhaltende Verzögerung, wie sie z. B. bei Dauerbelichtung eines subapikalen Teiles auftritt, kann nicht in dieser Weise erklärt werden.

b. Beruht die kurze Reaktion auf einer durch das Licht geänderten Wanderungsgeschwindigkeit der Auximonen?

In einem Dunkelkeimling wandern die Auximonen aus der Spitze wahrscheinlich mit konstanter Geschwindigkeit in den subapikalen Teil. Belichtet man eine subapikale Zone, z. B. die Zone kurz unterhalb der Spitze, so können wir uns vorstellen, dasz infolge der Belichtung die Wanderung der Auximonen gehemmt wird und dasz umgekehrt eine Verdunklung die Wanderungsgeschwindigkeit beschleunigt. Ein Lichtstoss müsste dann eine Wachstumsverzögerung ergeben, welche von einer Beschleunigung gefolgt wird. Die Änderung der Wanderungsgeschwindigkeit können wir uns in zweierlei Weise vorstellen; erstens kann die Permeabilität für die Auximonen geändert werden, zweitens kann das Licht die Protoplasmaströmung, deren Bedeutung für den Stofftransport von de Vries (51a) betont wurde, beeinflussen. Und drittens wäre es möglich, dasz das Licht beide Reaktionen hervorruft. Die Existenz einer Plasmaströmung hat Brauner (16) an Avenakoleoptilen in ungereiztem Zustand nachgewiesen.

Durch die Annahme einer geänderten Transportgeschwindigkeit lassen sich auch die Ergebnisse erklären, welche man erhält, wenn man auf dekapitierte Koleoptilen, welche einseitig belichtet sind, die dunkel gehaltene Spitze wieder aufsetzt. Brauner (16). Die Produktion von Auximonen muss in der ungereizten Spitze nach allen Seiten dieselbe geblieben sein; die Krümmung, welche nach Belichtung

des Stumpfes erfolgt, ist allein zu erklären durch die Annahme einer herabgesetzten Auximonenwanderung auf der Lichtseite. Auch die von Went jr. (53c) ausgeführten Versuche, wobei anstatt Dunkelspitzen Auximonenhaltige Agarwürfel einseitig aufgesetzt wurden, sind in dieser Weise zu erklären.

Die Anschauung, dasz die kurze Reaktion beruht auf einer Geschwindigkeitsänderung der Auximonenwanderung, besitzt den groszen Vorteil, dasz, sowohl die lange wie die kurze Reaktion, unter einen selben Gesichtspunkt gebracht werden. In beiden Fällen beruht die Wachstumsreaktion auf einer Änderung in der Auximonenzufuhr; im Falle der langen Reaktion wird die Auximonenproduktion geändert, im Falle der kurzen Reaktion betrifft diese Änderung die Auximonenwanderung. Hiermit stimmt auch die Tatsache überein, dasz die Latenzzeit beider Reaktionsarten die gleiche ist. Diese Erklärung unterscheidet sich von der vorigen durch die Tatsache dasz die Permeabilität in beiden Fällen in entgegengesetzter Richtung geändert wird.

§ 52. Einflusz des Lichtes auf die Permeabilität.

Bei dem Versuch einen Einblick zu gewinnen in die Prozesse, welche die kurze Reaktion herbeiführen, spielt die Plasmapermeabilität eine bestimmte Rolle. Über den Einflusz des Lichtes auf die Permeabilität liegen nur sehr wenige einwandfreie Untersuchungen vor. Da man bei den theoretischen Betrachtungen der phototropischen Krümmungen stets wieder auf die Frage der Permeabilitätsänderung stöszt, habe ich versucht diese Frage durch eine möglichst einwandfreie Versuchsanordnung zu studieren.

Bei der Wahl einer exakten Versuchsanordnung erscheint die von V. H. Blackmann und Paine (12) benutzte Methode am meisten geeignet. Hierbei bringt man das

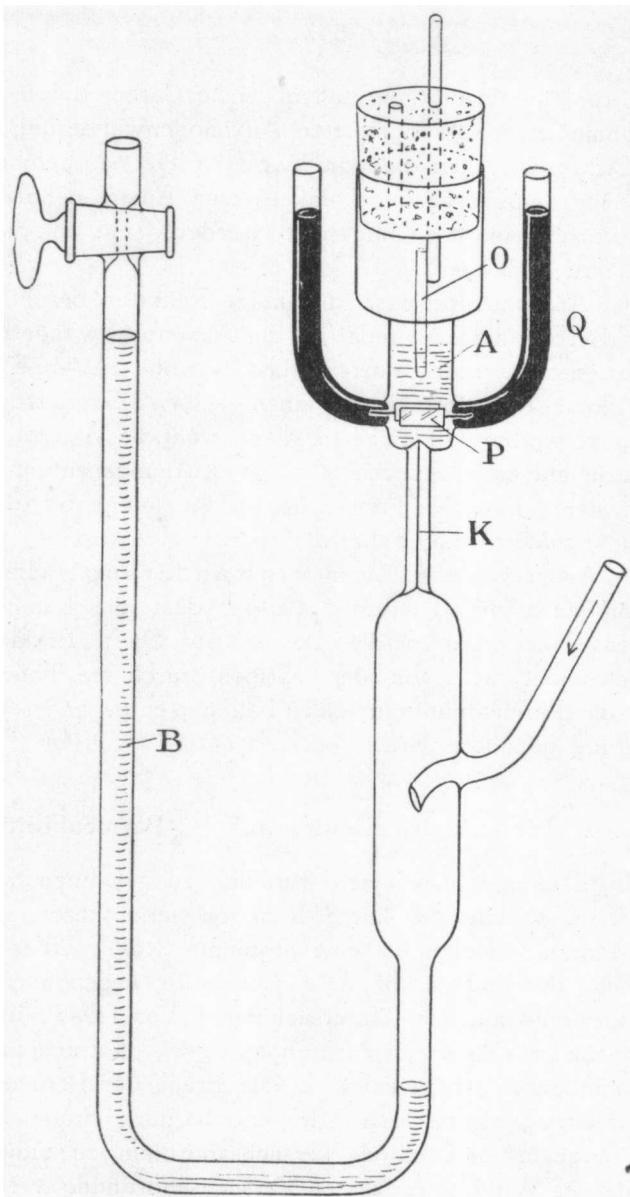


Fig. 29.
Apparat nach V. H. Blackman zur Messung der Elektrolytexosmose aus einem Objekt O. Erklärung der Buchstaben im Text.

Objekt mit seiner Schnittfläche in ein Gefäsz mit distilliertem Wasser und indem man die Leitfähigkeit des Wassers miszt, kann man die Exosmose von Electrolyten bestimmen.

Diese Methode hat auf der plasmolytischen Methode vor, dasz man den Wundreiz ausschalten kann, indem man die Exosmose erst nach 8 bis 10 Stunden bestimmt. In dieser Zeit hat der Wundreiz, welcher von der Schnittfläche hervorgerufen wurde, ausgewirkt. Ein zweiter Vorteil liegt hierin, dasz man keine plasmolytische Lösungen auf das Gewebe einwirken lässt. Und schlieszlich besitzt diese Methode den Vorzug, dasz der elektrische Strom nur durch die wässerige Lösung, nicht aber durch das Gewebe selbst geleitet wird, wie es z. B. bei der von Osterhout (38a) eingeführten Methode der Fall ist, welche Methode auch Brauner (17) benutzte.

Das Objekt O wurde mit seiner Schnittfläche in das Gefäsz A gebracht, welches mit zweifach distilliertem Wasser gefüllt war. Dieses Gefäsz, welches sich nach oben hin erweitert, war mit einem Gummistopfen verschlossen, welcher zwei Öffnungen besasz, durch deren eine ein Glasstab angebracht wurde, der zur Befestigung des Untersuchungsobjekts diente. Zur Messung der Leitfähigkeit dienten zwei Platinelektroden P, deren Oberfläche 6×11 mm. betrug. Jede Elektrode war mittels eines Platindrahtes, welcher in die Glaswand eingeschmolzen war, mit einer Quecksilbersäule Q verbunden. Das Röhren der wässerigen Lösung geschah mittels Gasbläschen, welche durch die sehr enge Kapillare K gepresst wurden. Dieses Gas (Stickstoff, Sauerstoff oder Luft) wurde, nachdem es mit Wasserdampf gesättigt war, durch eine seitliche Röhre in den Apparat eingeführt. An der Höhe der Wassersäule in dem Arm B konnte der Gasdruck abgelesen werden.

Die Gasbläschen bereiteten zu Anfang manche Schwierigkeiten. Erstens traten sie in sehr unregelmäszigen Zeit-

intervallen auf und die Mischung der heraus diffundierenden Elektrolyten mit der wässerigen Lösung war demzufolge eine ungenügende. Diesem Übel war dadurch abzuhelfen, dasz die Kapillare sehr eng gewählt und der Gasdruck konstant gehalten wurde. Das letztere geschah mittels einer Gasbombe, welche mit einem feinen Regulierhahn versehen war.

Eine andere Schwierigkeit bestand darin, dasz Gasbläschen oft an dem Oberende der Kapillare hängen blieben, anstatt los zu lassen. Die hierdurch verursachte Kapazitätsänderung rief, weil es sich um sehr feine Messungen handelte, beträchtliche Fehler hervor. Dieses Übel bleibt aus wenn man die Kapillare an ihrem oberen Ende konisch zuspitzt.

Nachdem diese Änderungen angebracht waren, gelang es leicht, in beliebig konstanten Zeitintervallen, eine Reihe schnell aufeinander folgende Gasbläschen zu erzeugen, welche eine volkommene Mischung der Elektrolytlösung herbeiführten.

Da es zu erwarten war, dasz die vom Licht herbeigeführte Änderung in der Exosmose sehr klein sein würde, musste für die Messung der elektrischen Leitfähigkeit eine Methode benutzt werden, welche in mancher Hinsicht genauer war als die bisher angewandten Methoden.

Für meine Versuche benutzte ich eine von Janssen¹⁾ ausgearbeitete Methode, welche auf dem Prinzip der Wheatstone'schen Brücke beruht, aber in mancher Hinsicht verfeinert war: Es wurde ein rein sinusförmiger Wechselstrom benutzt, die Widerstandsbank war eine kapazitätsfreie und durch die Benutzung zweier Röhrenverstärker war es möglich ein vollkommen lautloses Minimum zu erzielen. Diese Methode erlaubt es bei einem Widerstand von 10.000 Ohm eine Änderung von 1 Ohm scharf wahrzunehmen und somit muszte es möglich

¹⁾ Eine Beschreibung dieser Methode von Janssen wird erscheinen in dem Recueil des traveaux chimiques des Pays Bas.

sein eine Permeabilitätsänderung, falls diese tatsächlich bestehen sollte, mit genügender Genauigkeit nach zu weisen. Herrn Drs. L. W. Janssen, welcher mir die Benutzung seines Apparates während mehrerer Monaten erlaubte, möchte ich, auch für die Bereitwilligkeit, mit der er mir bei der Lösung technischer Schwierigkeiten half, meinen herzlichen Dank aussprechen.

Der Blackmansche Apparat war in einem Thermostat aufgestellt (Fig. 30), welcher mittels eines Toluolregulators auf konstante Temperatur gehalten wurde. Ferner befanden sich in diesem Thermostat ein Rührer R, ein gewöhnliches und ein Beckmannsches Thermometer, resp. t und B. Das Gas, welches zur Rührung der Elektrolytlösung benötigt war, wurde durch den Spiralkühler K geleitet um auf die gewünschte Temperatur zu kommen. Die Belichtung geschah senkrecht von oben mittels der Lampe L und die Lichtstrahlen wurden durch zwei Spiegel, welche unter einem Winkel von 45° aufgestellt waren, horizontal auf das Objekt reflektiert. Die Wärmestrahlung wurden in einer 3,5 cm. hohen, durchströmten Wasserschicht W absorbiert.

Vor dem Anfang der eigentlichen Versuche wurde kontrolliert ob eine Dauerbelichtung eine Temperatursteigerung hervorruft. Als es sich erwies, dasz dies nicht der Fall war, wurde untersucht ob Belichtung auch eine Änderung der Leitfähigkeit in der Elektrolytlösung hervorruft wenn das Objekt selber entfernt ist. Auch bei diesem Kontrollversuch hatte Belichtung keinen Einflusz.

Die meisten Versuche wurden an *Helianthushypokotylen* ausgeführt. Von einem Dunkelkeimling wurde das Hypokotyl oberhalb der Erde und unterhalb der Kotylen durchschnitten und von nachmittags 4 bis abends 8 Uhr mit der unteren Schnittfläche in einem Gefäsz mit distilliertem Wasser im Dunkeln stehen gelassen. Während dieser Zeit wurde der Blackmansche Apparat, und hiervon speziell die Platin-elektroden, sorgfältig gereinigt und mit zweifach distilliertem

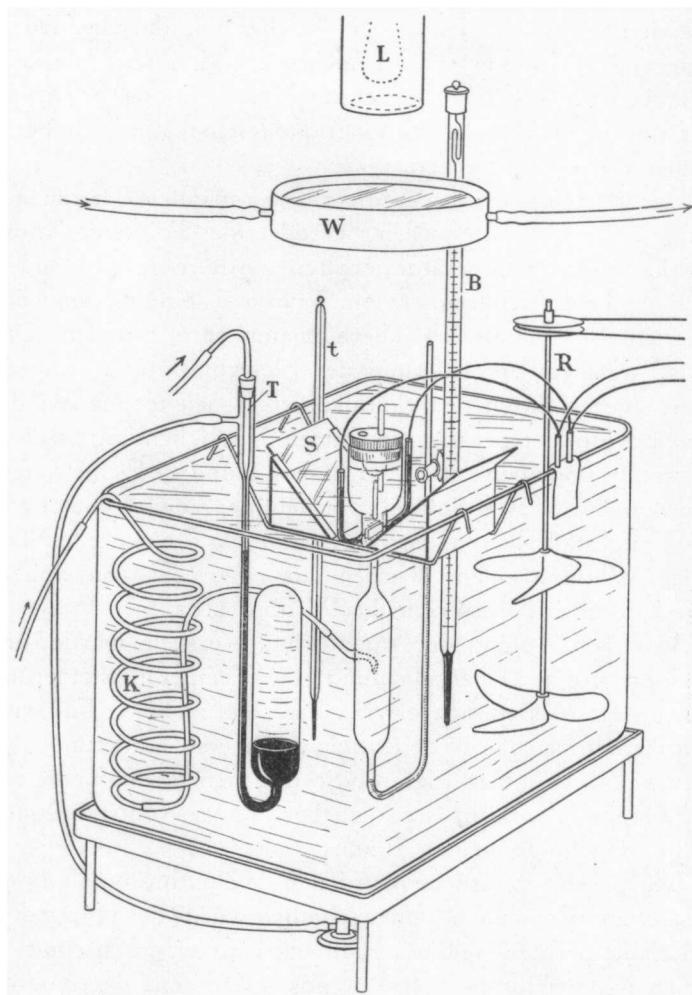


Fig. 30.

Versuchsanordnung zum Studium des Lichteinflusses auf die Exosmose.
Erklärung der Buchstaben im Text.

Wasser umgespült und gefüllt. Nachdem am Abend das Objekt in den Apparat übertragen war, sank der Widerstand bald auf ungefähr 20.000 Ohm, die Widerstandsabnahme wurde in den folgenden Stunden allmählig kleiner und regelmäsig, sodasz oft nach 3—5 Stunden die Widerstandsabnahme pro 6 Minuten eine regelmäsig absteigende Kurve aufwies. Eine Belichtung wurde nie vorgenommen bevor die Kurve sich während mindestens einer Stunde als regelmäsig erwiesen hatte.

Alle Manipulationen wurden selbstverständlich bei rotem Licht ausgeführt. Da der Apparat von Janssen in dem physikalisch-chemischen Van 't Hoff-Laboratorium aufgestellt war, habe ich diesen Teil der Versuche in diesem Institut ausgeführt und weil das Zimmer nur nachts genügend verdunkelt werden konnte, war ich für meine Versuche auf diese Zeit angewiesen. Die Luft wurde durch fortwährende Ventilation erneuert. Die Keimlinge reagierten stark phototropisch; Versuche über einen eventuellen Einfluss der Laboratoriumsluft habe ich nicht ausgeführt.

Herrn Prof. Dr. H. R. Kruyt, in dessen Laboratorium dieser Teil der Versuche angestellt wurde und welcher mir manchen wertvollen Ratschlag erteilte, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen.

Ich habe mich darauf beschränkt eine bestimmte Lichtmenge zu untersuchen, nl. 200×400 M. K. S. In vielen Versuchen gelangte die Kurve nicht zu einem regelmäsigigen Verlauf, weshalb hier nicht belichtet wurde. Alle Versuche aber, in denen die Kurve vor der Belichtung regelmäsig geworden war, ergaben nach Belichtung ein gleiches Resultat nl. eine Permeabilitätsabnahme. Als Beispiel gebe ich die Kurve wieder, deren Verlauf vor und nach der Belichtung am längsten verfolgt wurde.

Versuch XI. 2 Dezember 1926.

Um 4.45 p.m. wurde ein *Helianthus*hypokotyl, dessen

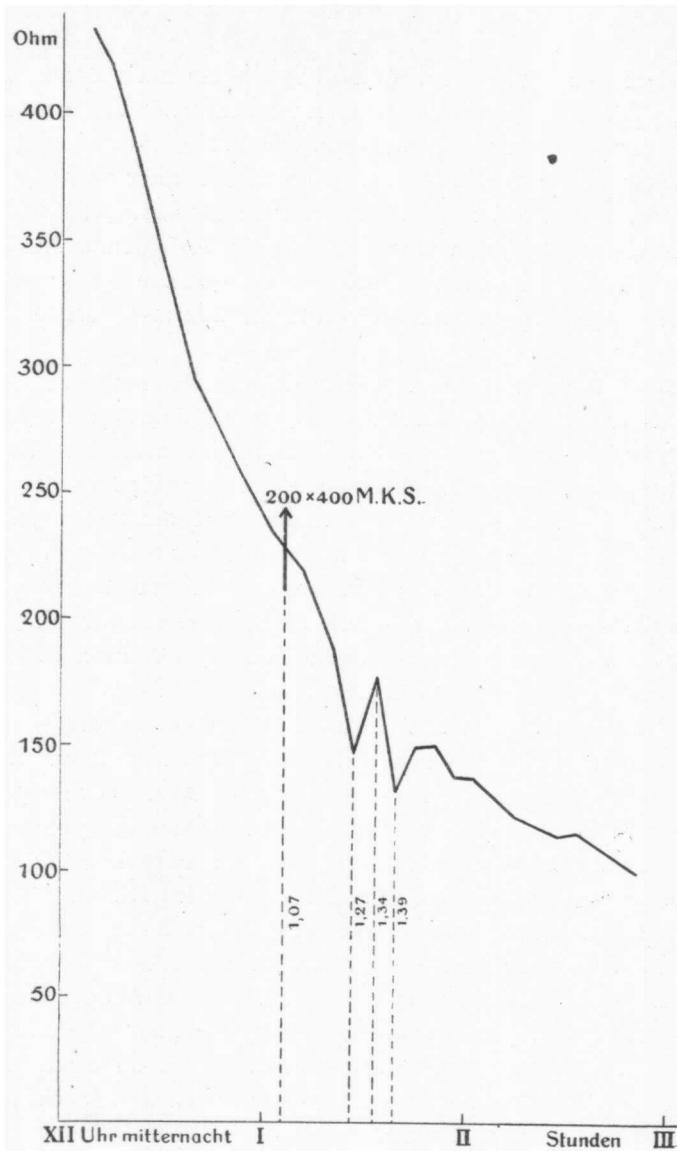


Fig. 31.

Einflusz einer zweiseitigen Belichtung mit 200×400 M.K.S.
auf die Exosmose eines *Helianthus*hypokotyles.
Ordinate: Abnahme des Widerstandes in Ohm pro 6 Minuten.
Abszisse: Zeit in Stunden.

unterer und oberer Teil abgeschnitten war mit seiner unteren Schnittfläche in destilliertes Wasser gebracht; der obere Teil wurde mit Stanniol umwickelt um bei der späteren Belichtung verdunkelt zu bleiben.

7.30 p.m. wurde das Objekt in das Gefäsz des Blackmanschen Apparats befestigt. Temperatur des Thermostats $20,18^{\circ}$ C. Zur Mischung der Lösung wurde jede 6 Sekunden eine Reihe Sauerstoffbläschen hindurchgeführt. Nach etwa 4 Stunden wurde die Widerstandsabnahme eine regelmäszige. Es wurde die *Abnahme des Widerstandes* in Ohm pro 6 Minuten gemessen und in die Kurve eingetragen.

Die Figur 31 zeigt den Verlauf der Widerstandsabnahme. Nach 12 Uhr weist die Kurve einen sehr gleichmäszigen Verlauf auf. Nach der Belichtung um 1,07 a.m. wird die Widerstandsabnahme geringer und erreicht nach 20 Minuten einen Minimumwert. Nach 27 Minuten ergibt sich ein Maximum und nach 32 Minuten ein zweites Minimum. Dann steigt die Kurve wieder etwas und allmälig hören die Schwankungen auf. Der weitere Verlauf der Kurve wurde bis ungefähr 3.00 a.m. verfolgt.

Die Exosmose wird also bei Belichtung mit 200×400 M. K. S. herabgesetzt, welches auf eine Permeabilitätsabnahme hinweist. Die Permeabilität erreicht nach einigen Schwankungen einen konstanten Wert.

Als ich ähnliche Versuche an Avenakoleoptilen wiederholen wollte, ergaben sich hierbei eigentümliche Schwierigkeiten. Es zeigte sich nl. dasz dieses Objekt viel weniger Elektrolyte ausscheidet als das *Helianthushypokotyl*. Aber zudem wurde die Widerstandsabnahme pro 6 Minuten je länger je kleiner, erreichte den 0-Wert und dann kehrte der Prozess sich sogar um, sodasz wir annehmen müssen, dasz die Koleoptile zuletzt Elektrolyte aus der Lösung aufnimmt. Dies lässt sich gut begreifen, wenn man bedenkt, dasz die in dieser Weise behandelten Koleoptilen ruhig weiter wachsen; Koleoptilen, welche ich die Nacht über im

Apparat liesz, fand ich am andern Tag oft in doppelter Länge zurück! Diese Eigentümlichkeit machte aber eine Permeabilitätsbestimmung, wie ich sie an *Helianthus* ausgeführt hatte, unmöglich.

Das bei *Helianthus* erhaltene Ergebnis, dasz eine Belichtung mit 200×400 M. K. S. eine Permeabilitätsabnahme hervorruft, steht im Widerspruch mit der allgemein herrschenden Auffassung nach welcher das Licht eine Permeabilitätserhöhung hervorruft. Man musz aber bedenken, dasz dieses an *Helianthus* gewonnene Resultat nicht ohne weiteres mit den bei anderen Objekten erhaltenen Ergebnissen zu vergleichen ist. Und zudem ist es sehr gut möglich, dasz bei anderen Lichtmengen das Resultat ein anderes ist. Hier müssen also weitere Untersuchungen einsetzen.

Auch bin ich mir sehr wohl bewuszt, dasz wir hier wahrscheinlich mit einer komplexen Erscheinung zu tun haben. Wenn die Konzentration der Elektrolytlösung sich ändert, braucht dies nicht ausschlieszlich auf eine Änderung der Exosmose zu beruhen, sondern auch die Endosmose kann hierbei beteiligt sein. Auch musz man mit der Möglichkeit rechnen, dasz die verschiedenen Gewebeteile bei *Helianthus* auf eine Belichtung verschiedenartig reagieren.

Die kurze Reaktion bei *Helianthus* lässt sich nun am besten erklären durch die Annahme, dasz infolge der Permeabilitätsabnahme weniger Auximonen hinabwandern. Hiermit steht im Einklang dasz die Kardinalpunkte der Permeabilitätsreaktion zur selben Zeit oder früher auftreten als die der Lichtwachstumsreaktion.

Dasz das Licht überhaupt eine Permeabilitätsänderung hervorrufen musz war nach allem, was wir von der physikalisch-chemischen Wirkung des Lichtes wissen, zu erwarten. Besonders die Ergebnisse, welche bei Belichtung von kolloidalen Lösungen erhalten wurden, machten es

wahrscheinlich, dasz auch die Plasmakolloïde nicht indifferent für Belichtung sind. So fand Clark (25), dasz Eiweiszalbumin, welches sich im isoelektrischen Punkt (4.8) befindet, durch Bestrahlung mit ultraviolettem Licht koaguliert wird. Wurde dasselbe bestrahlt bei P_H 4.5—4.6 oder bei P_H 5.0—5.5 so wurde die Lösung zwar opalisierend, aber die Koagulation erfolgte erst, nachdem die Lösung auf den isoelektrischen Punkt gebracht war.

Für die Literatur über Permeabilität und Strahlenwirkung verweise ich auf die ausgebreiteten Literaturzusammenfassungen von E Bersa (4) und Fr. Weber (52). Das nicht nur pflanzliche, sondern auch künstliche Membranen ihre Permeabilität nach Belichtung ändern, wurde von Baas Becking und Gregersen (3) für Membranen von Lecithin-kolloidum nachgewiesen. Hier finden wir also ähnliche Verhältnisse bei einer physikalischen Membran, welche der pflanzlichen sehr nahe kommt.

§ 53. Zusammenfassung.

Es wurde der Einfluss einer bestimmten Lichtmenge (200×400 M.K.S.) auf die Permeabilität von *Helianthus-hypokotylen* untersucht. Zu diesem Zweck wurde die Exosmose von Elektrolyten mit einer sehr empfindlichen Methode gemessen.

Es ergab sich, dasz diese Lichtmenge eine Permeabilitätsabnahme bewirkt. Die Permeabilitätskurve wird nach der Belichtung wellenförmig, es treten deutlich ein erstes Minimum und Maximum hervor, auch ein zweites Minimum ist zu unterscheiden, dann wird der Kurvenverlauf wieder regelmäsig. Maximum und Minimum treten etwas früher ein als in der kurzen Lichtwachstumsreaktion.

Die kurze Reaktion ist wahrscheinlich zurückzuführen auf eine durch die Permeabilitätsänderung bewirkte Beeinflussung der Auximonenzufuhr.

§ 54. Allgemeine Zusammenfassung.

Da am Ende der einzelnen Teile jedesmal eine kurze Zusammenfassung der darin erhaltenen Ergebnisse gegeben wurde, kann ich jetzt mit einem kurzen Hinweis auf die Hauptresultate dieser Arbeit vollstehen.

Die Prüfung der Theorie von Blaauw ergab eine Übereinstimmung zwischen den aus den Lichtwachstumsreaktionen abgeleiteten und den wirklich beobachteten Krümmungen. Obwohl der Vergleich nur ein qualitativer war, spricht die Übereinstimmung, welche, sogar bis in Einzelheiten, sehr auffallend war, sehr zu Gunsten der Blaauwschen Theorie.

Die Untersuchung der Lichtwachstumsreaktionen ergab, dassz diese oft komplexer Natur sind und sich demzufolge in zwei bis drei Teilreaktionen zerlegen lassen.

Die lange Lichtwachstumsreaktion, welche aus einer Verzögerung oder Beschleunigung bestehen kann, erreicht ihr erstes Minimum resp. Maximum nach 1 bis 2 Stunden. Diese lange Reaktion erfolgt nur bei Spitzenbelichtung und hängt zusammen mit der typischen Funktion der Spitze, die Abscheidung von wachstumfördernden Stoffen, für welche die Bezeichnung Auximonen vorgeschlagen wird. Eine Belichtung der Spitze beeinfluszt die Auximonenabscheidung und zwar so, dasz diese unterhalb 8000 M. K. S. gehemmt, oberhalb 8000 M. K. S. gefördert wird. Aus diesen langen Reaktionen lassen sich für den Fall einer einseitigen Belichtung drei Krümmungsgebiete (erstes positives, negatives und zweites positives) und zwei indifferente Gebiete ableiten.

Die lange Reaktion erfolgt schon bei sehr kleinen Lichtmengen (unterhalb 25 M. K. S.).

Die kurze Lichtwachstumsreaktion fängt stets mit einer Verzögerung an, welche nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde ein Wachstumsminimum zur Folge hat. Im Gegensatz zu der langen

Reaktion erfolgt die kurze Lichtwachstumsreaktion sowohl bei Spaltenbelichtung als bei Belichtung von subapikalen Zonen. Für einseitige Belichtung lassen sich aus den verschiedenen starken kurzen Lichtwachstumsreaktionen der Licht- und Dunkelseite die bekannten Oszillationsbewegungen ableiten.

Zur Erzielung einer kurzen Reaktion bedarf es einer ziemlich groszen Lichtmenge (für eine Zone von 2 mm. 800—8000 M. K. S.).

Eine Dunkelwachstumsreaktion erfolgt, wenn nach einer Dauerbelichtung des subapikalen Teiles plötzlich verdunkelt wird. Diese Dunkelwachstumsreaktion ist in ihrem Verlauf der kurzen Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt, denn sie besteht in einer Beschleunigung welche nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde einen Maximumwert erreicht. Die Dunkelwachstumsreaktion ist aber schwächer ausgeprägt als die kurze Lichtwachstumsreaktion.

Wird der subapikale Teil kurzdauernd belichtet (Lichtstosz) so rufen die Belichtung und die Verdunklung jede für sich eine Reaktion hervor, sodass zuerst eine Verzögerung (Lichtwachstumsreaktion) und dann eine Beschleunigung (Dunkelwachstumsreaktion) erfolgt. (Fig. 28).

Die Spitze zeigt, wenn sie nach mehrstündiger Dauerbelichtung plötzlich verdunkelt wird, keine merkliche Dunkelwachstumsreaktion.

Bei totaler Belichtung des Keimlings während kürzerer Zeit können somit drei Komponenten an dem Zustandekommen der Wachstumsreaktion beteiligt sein: Die lange Lichtwachstumsreaktion, die kurze Lichtwachstumsreaktion und die Dunkelwachstumsreaktion. Aus der Kombination dieser drei Elementarreaktionen, welche jede in bestimmter Weise von der Lichtmenge abhängig ist, lässt sich die grosse Verschiedenheit der phototropischen Krümmungen erklären, welche bei totaler Belichtung erfolgen.

Da bei der Erklärung der phototropischen Krümmungen

vielfach versucht wird, diese auf Permeabilitätsänderungen zurückzuführen, wurde der Einfluss einer bestimmten Lichtmenge (200×400 M. K. S.) auf die Permeabilität des *Helianthus*hypokotyls untersucht. Die Methode beruhte auf der Bestimmung der Exosmose durch Messung der elektrischen Leitfähigkeit nach Blackman und war neben anderen Vorzügen durch eine sehr grosse Empfindlichkeit gekennzeichnet. Es zeigte sich, dasz die benutzte Lichtmenge die Permeabilität in bestimmter Weise ändert. Zuerst zeigte sich eine Permeabilitätsabnahme, welche von einer Zunahme gefolgt wurde und nachdem ein zweites schwächeres Minimum aufgetreten war, hielten die Schwankungen allmählig auf und wurde der Verlauf der Permeabilitätskurve wieder regelmässiger (Fig. 31). Die Ähnlichkeit dieser Kurve mit der Lichtwachstumsreaktion von *Helianthus* bei grösseren Lichtmengen ist hierbei sehr auffallend.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Reichsuniversität zu Utrecht ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went, möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen für die stete Förderung dieser Arbeit. Die anregende Kritik und wertvollen Ratschläge, welche er mir erteilte, sowie sein reges Interesse haben die Untersuchungen sehr begünstigt.

Literatur.

1. Arisz, W. H., Untersuchungen über Phototropismus. Rec. des Trav. bot. néerl. 12. 1915.
2. Bakhuyzen, H. L. van de Sande, Analyse der fototropische stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.
3. Becking, L. Baas, and Gregersen, M. J., The effect of light on the permeability of lecithin. Proc. Soc. Exp. Biology and Medicine 22. 1924.
4. Bersa, E., Strahlenwirkung auf Protoplasma und Biokolloïde. (Literaturzusammenstellung) Protoplasma 1. 1926.
5. Beyer, A., Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zentralblatt 45. 1925.
6. Beyer, A., Über die Lichtwachstumsreaktion apophototropischer Avenakoleoptilen. Planta 2. 1926.
7. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. des Trav. bot. Néerl. 5. 1909.
8. ———, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6. 1914.
9. ———, Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Bot. 7. 1915.
10. ———, Licht und Wachstum III. Mededeelingen van de Landbouw-hoogeschool. Wageningen. 15. 1918.
11. ——— and Heyningen, W. van, The radium-growth-response of one cell. Proc. Kon. Ak. Amsterdam. 28. 1925.
12. Blackman, V. H., and Paine, S. G., Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Annals of Botany 32. 1918.

- 12a **Bottomley, W. B.**, A bacterial test for plantfood accessories (Auximones) Proc. Roy. Soc. London. **89**. B. 1915.
13. **Boysen Jensen, P.**, Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avenakeimpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28**. 1910.
14. ———, Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **31**. 1913.
15. ——— und **Nielsen, N.**, Studien über die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der Avenakoleoptile. *Planta*. **1**. 1925.
16. **Brauner, L.**, Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Zeitschr. f. Bot.* **14**. 1922.
17. ———, Permeabilität und Phototropismus. *Zeitschr. f. Bot.* **16**. 1924.
18. ———, Phototropismus und Lichtturgorreaktion. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **42**. 1924.
19. **Brauner, L.**, Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. *Jahrb. wiss. Bot.* **64**. 1925.
20. ———, Die Blaauw'sche Theorie des Phototropismus. *Ergebnisse d. Biologie* **2**. 1927.
21. **Bremekamp, C. E. B.**, Theorie des Phototropismus. *Rec. d. Trav. bot. néerl.* **15**. 1918.
22. **Burckhardt, H.**, Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Lichtkrümmung der Avenakoleoptile. *Zeitschr. f. Bot.* **18**. 1926.
23. **Candolle, A. P. de.**, *Physiologie végétale*. Paris. 1832.
24. **Cholodny, N.**, Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss. Bot.* **65**. 1926.
25. **Clark, J. H.**, Studies on radiated proteins. I. Coagulation of Egg albumine by ultraviolett light and heat. *Am. Journ. of Physiol.* **73**. 1925.
26. **Clark, O. L.**, Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. *Zeitschr. f. Botanik* **5**. 1913.

- 26a. Darwin, Ch. and F., *The power of movement in plants*. 1880.
- 26b. Dillewijn, C. van, *The connection between light-growthresponse and phototropical curvature of seedlings of Avena sativa*. Proc. Kon. Ak. Amsterdam. 28. 1925.
- 26c. ———, *On the light growthreactions in different zones of the coleoptile of Avena*. Proc. Kon. Ak. Amsterdam. 30. 1926.
- 26d. Dolk, H. E., *Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation*. Proc. Kon. Ak. Amsterdam. 29. 1926.
27. Ermann, C., *Thermowachstumsreaktionen bei den Koleoptilen von Avena sativa*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 44. 1926.
28. Fitting, H., *Die Leitung tropistischer Reize in parallelen Pflanzenteilen*. Jahrb. wiss. Bot. 44. 1926.
- 28a. Fitting, H., *Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement*. Jahrb. wiss. Bot. 45. 1908.
29. ———, *Untersuchungen über isotonische Koeffizienten u.s.w.* Jahrb. wiss. Bot. 57. 1917.
- 30a. Fröschel, P., *Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit I*. Sitzungsber. K. Ak. Wiss. Wien. 117. 1908.
- 30b. ———, *Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit II*. Sitzungsber. K. Ak. Wiss. Wien. 118. 1909.
31. Guttenberg H. von, *Über das Verhalten von Hypokotylen bei schräger Beleuchtung*. Beitr. zur Allg. Botanik. 2. 1923.
- 31a. Hofmeister, W., *Handbuch der physiologischen Botanik*. Bd. I. 1867.
32. Jost, L., in Benecke—Jost, *Pflanzenphysiologie*. Bd. II. 1923.

33. Koningsberger, V. J., Tropismus und Wachstum.
Rec. d. Trav. bot. néerl. **19**. 1922.
34. ———, Lichtintensität und Lichtempfindlichkeit.
Rec. d. Trav. bot. néerl. **20**. 1923.
35. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen u.s.w. Beih. Bot. Centralblatt. **24** I. 1909.
36. Lundegårdh, H., Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus. Arkiv för Botanik. **18**. 1922.
37. ———, Reizphysiologische Probleme. Planta **2**. 1926.
- 37a. Maillefer, A., Etude sur le géotropisme. Bull. d. l. Soc. vaud. 5^{me} Serie **45**. 1909. **46**. 1910.
38. Nielsen, N., Studies on the transmission of stimuli in the coleoptile of *Avena*. Dansk Bot. Arkiv. **4**. 1924.
- 38a. Osterhout, W. J. V., The permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Science. N. S. **35**.
39. Paál, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. wiss. Bot. **58**. 1918.
- 39a. Pinkhof, M., Methodic Precautions in further analyse of Light-growth-response. Proceedings Kon. Ak. Amsterdam. **27**. 1924.
40. Pisek, A., Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jahrb. wiss. Bot. **65**. 1926.
- 40a. Ramaer, H., Phototropical curvatures of seedlings of *Avena* which appear when reaction of the distal side is excluded. Proc. Kon. Ak. Amsterdam. **29**. 1926.
41. Renner, O., Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. Zeitschr. f. Bot. **14**. 1922.
42. Rothert, W., Über Heliotropismus. Cohn's Beiträge **7**. 1896.

- 42a. **Rutten-Pekelharing, C. J.**, Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. des Trav. bot. néerl. **5**. 1909.
43. **Sachs, J.**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1887.
44. **Sierp, H.**, Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Bot. **13**. 1921.
45. **Sierp, H., und Seybold, A.**, Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jahrb. wiss. Bot. **65**. 1926.
46. **Silberschmidt, K.**, Untersuchungen über die Thermowachstumsreaktion. Ber. d. D. Bot. Ges. **43**. 1925.
- 46a. **Söding H.**, Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jahrb. wiss. Bot. **64**. 1925.
47. **Tollenaar, D., and Blaauw, A. H.**, Light- and dark-adaptation of a plant cell. Proc. Kon. Ak. Amsterdam **24**. 1921.
48. **Tollenaar, D.**, Dark-Growth-Responses. Proc. Kon. Ak. Amsterdam **26**. 1923.
49. **Tröndle, A.**, Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. wiss. Bot **48**. 1910.
50. ——— Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Vierteljahrsschrift naturforsch. Ges. Zürich **63**. 1918. .
- 50a. **Ulehla, V., und Moravek, V.**, On a photo-growthreaction without phototropical curvation. Preslia **2**. 1922.
51. **Vogt, E.**, Über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. **7**. 1915.

- 51a. Vries de, H., Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. *Botan. Zeitung* **43**. 1885.
- 51b. Vries de, M. S., Einflusz der Temperatur auf den Phototropismus. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **11**. 1914.
52. Weber, Fr., Permeabilität der Pflanzenzelle und künstlicher Membranen. (Literaturzusammenstellung) *Protoplasma* **1**. 1926
53. Weber, U., Untersuchungen über Wachstum und Krümmung unverletzter und halbierter Koleoptilen nach geotropischer Reizung. *Jahrb. wiss. Bot.* **66**. 1926.
- 53a. Went F. A. F. C., Communication on Miss A. Bakker's „Investigations regarding the existence of Separate Zones of Perception and Reaction in the Seedlings of Paniceae.” *Proc. Kon. Ak. Amsterdam* **27**. 1924.
- 53b. Went, F. W., Concerning the difference in sensibility of the tip and base of *Avena* to light. *Proc. Kon. Ak. Amsterdam* **29**. 1925.
- 53c. ——— On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Kon. Ak. Amsterdam* **30**. 1926.
54. Wilschke, A., Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. *Sitzungsber. K. Ak. Wiss. Wien* **122** I. 1913.
55. Wolk, P. C. van der, Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. *Proc. Kon. Ak. Amsterdam* **14**. 1911.
56. Zollikofer, Cl., Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. *Proc. Kon. Ak. Amsterdam* **23**. 1920.

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
Einführung	307
Material und Methode.	313
§ 1. Das Material	313
§ 2. Versuchsbedingungen.	314
§ 3. Belichtung	315
§ 4. Methode der Wachstumsmessung	316
§ 5. Methode zur Erzielung eines regelmäszigen Wachstums.	319
§ 6. Berücksichtigung der groszen Periode in den Wachstumskurven.	321
TEIL I. Die Lichtwachstumsreaktionen bei totaler Belichtung	323
Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreak- tionen abgeleiteten Krümmungen mit den beob- achteten Krümmungen	323
A. § 7. Die Lichtverteilung innerhalb der Koleop- tile bei einseitiger Belichtung	323
B. Erste Versuchsreihe	326
§ 8. Versuche mit 2400 und 80 M. K.	326
Die Lichtwachstumsreaktionen bei:	328
900 × 2400 M. K. S.	
900 × 80 M. K. S.	
90 × 2400 M. K. S.	
90 × 80 M. K. S.	
10 × 2400 M. K. S.	
10 × 80 M. K. S.	
10 × 2,5 M. K. S.	
9. Besprechung der Ergebnisse	346

§ 10. Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreaktionen ermittelten Krümmungen mit den wirklichen Krümmungen	350
§ 11. Zusammenhang zwischen den drei Krümmungsgebieten und der Art der Lichtwachstumsreaktion	352
C. Zweite Versuchsreihe.	354
§ 12. Versuche mit 450 und 15 M. K.	354
Die Lichtwachstumsreaktionen bei:	355
90 × 450 M. K. S.	
90 × 15 M. K. S.	
10 × 450 M. K. S.	
10 × 15 M. K. S.	
2 × 450 M. K. S.	
2 × 15 M. K. S.	
§ 13. Besprechung der Ergebnisse	374
§ 14. Vergleichung der aus den Lichtwachstumsreaktionen ermittelten Krümmungen mit den wirklichen Krümmungen	376
D. Literaturbesprechung	377
§ 15. Über die Versuchsanordnung	377
§ 16. Über den Lichtabfall im Keimling	379
§ 17. Über den Zusammenhang zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischer Krümmung.	379
§ 18. Zusammenfassung.	398
TEIL II. Die Lichtwachstumsreaktionen bei partieller Belichtung	400
Analyse der Lichtwachstumsreaktion mittels Zonenbelichtung	400
§ 19. Einführung	400
A. Die subapikalen Zonen	402
1. Zone VII.	402
§ 20. Methode	402

	Seite.
§ 21. Die Lichtwachstumsreaktionen bei: . . .	405
10 × 80 M. K. S.	
10 × 800 M. K. S.	
100 × 80 M. K. S.	
100 × 800 M. K. S.	
1000 × 800 M. K. S.	
§ 22. Diskussion der Ergebnisse	417
2. Zone II.	422
§ 23. Methode	422
§ 24. Die Lichtwachstumsreaktionen bei: . . .	424
10 × 80 M. K. S.	
100 × 80 M. K. S.	
100 × 800 M. K. S.	
1000 × 800 M. K. S.	
§ 25. Diskussion der Ergebnisse	433
3. Belichtung des totalen subapikalen Teiles . . .	436
§ 26. Die Lichtwachstumsreaktionen bei: . . .	436
10 × 800 M. K. S.	
1000 × 800 M. K. S.	
§ 27. Diskussion der Ergebnisse	441
4. Literaturbesprechung	443
§ 28. Die Krümmungen bei subapikaler Belich- tung	443
§ 29. Die Lichtwachstumsreaktionen bei sub- apikaler Belichtung	454
B. Die Spitzenzonen.	456
§ 30. Einführung	456
1. Zone O.	457
§ 31. Methode	457
§ 32. Die Lichtwachstumsreaktionen bei: . . .	458
10 × 80 M. K. S.	
100 × 80 M. K. S.	
100 × 800 M. K. S.	
1000 × 800 M. K. S.	

	Seite.
§ 33. Diskussion der Ergebnisse. Die Wachstumsänderungskurve.	475
2. Die äusserste Spitzenzone von $\frac{1}{2}$ mm.	482
§ 34. Methode	482
§ 35. Die Lichtwachstumsreaktionen bei:	483
10 \times 80 M. K. S.	
10 \times 800 M. K. S.	
100 \times 800 M. K. S.	
1000 \times 800 M. K. S.	
§ 36. Diskussion der Ergebnisse	496
3. Die phototropischen Krümmungen bei totaler Belichtung, abgeleitet aus den Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzen- und Basisbelichtung	496
4. Literaturbesprechung	503
§ 37. Die Krümmungen bei Spitzenbelichtung .	503
§ 38. Die Lichtwachstumsreaktionen bei Spitzenbelichtung	506
§ 39. Die Reizleitung.	508
§ 40. Zusammenfassung.	518
TEIL III. Weitere Analyse der Lichtwachstumsreaktion	522
A. Die Wachstumsreaktionen auf Dauerbelichtung und nachheriger Verdunklung	522
§ 41. Einführung	522
§ 42. Dauerbelichtung und Verdunklung des subapikalen Teiles	523
§ 43. Dauerbelichtung und Verdunklung der Spitze	529
1. Bei 80 M. K.	529
2. Bei 800 M. K.	534
§ 44. Analyse der von einem Lichtstoss hervorgerufenen Lichtwachstumsreaktion.	541
§ 45. Analoge Erscheinungen bei andern Objekten.	542

	Seite.
B. Theoretische Betrachtungen	547
§ 46. Das „Reizmengengesetz“	547
§ 47. Lichtwachstumsreaktion ohne phototropische Krümmung	549
§ 48. Die Latentzeit	551
§ 49. Zusammenfassung	551
TEIL IV. Die primäre Wirkung des Lichtes.	552
§ 50. Der primäre Prozess der langen Reaktion.	552
§ 51. Der primäre Prozess der kurzen Reaktion.	553
§ 52. Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität.	557
§ 53. Zusammenfassung	567
§ 54. Allgemeine Zusammenfassung	568
L iteratur	571
