

# Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion

von

C. E. B. BREMEKAMP.

## Einleitung.

In einer vorläufigen Mitteilung, welche im Jahre 1915 in den „Proceedings of the Koninklijke Academie van Wetenschappen te Amsterdam“<sup>1</sup> veröffentlicht worden ist, beschrieb ich die Resultate einiger Versuche über das gegenseitige Verhalten von Licht- und Schwerkraftreaktionen, welche zu gleicher Zeit oder kurz nacheinander einsetzen. Ich wies darin nach, daß die Krümmung, welche bei den Koleoptilen von *Avena* nach einem Aufenthalt von einigen Minuten in der Horizontallage hervortritt, durch eine schwache Beleuchtung, z. B. durch eine einseitige Beleuchtung mit 60 MKS, nicht merkbar beeinflußt wird, während sie sich bei einer stärkeren Beleuchtung in mehr oder weniger erheblichem Grade geändert zeigt: nicht gerade selten treten sodann selbst Krümmungen in entgegengesetzter Richtung auf.

Kurz vor dem Erscheinen dieser Mitteilung war eine Arbeit von Franz E. Krones<sup>2</sup> veröffentlicht worden, worin die vorliegende Frage ebenfalls einer experimentellen Behandlung unterworfen wurde. Ich konnte sie damals nicht mehr berücksichtigen, da sie mir erst während der Drucklegung meiner

<sup>1</sup> Bremekamp, C. E. B., Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1915.

<sup>2</sup> Krones, Franz E., Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 123, Abt. I. 1914.

eigenen Schrift zu Gesicht kam. An dieser Stelle soll aber etwas näher darauf eingegangen werden.

In den Versuchen Krones' wurden *Avena*-Keimlinge vor dem Aufenthalt in der Horizontallage während  $\frac{1}{2}$ , 1 oder 2 Stunden seitlich mit Licht von einer Intensität von 125, 250 und 500 MK bestrahlt. Damit das Resultat nicht durch das Auftreten einer phototropischen Krümmung an Klarheit verlieren würde, ließ Krones die Keimlinge während der Beleuchtung auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse rotieren. Nach der Beleuchtung wurden die Pflänzchen horizontal gelegt und in dieser Lage blieben sie dann 3 oder 6 Minuten. Den Einfluß der Vorbeleuchtung suchte er zu erkennen in der Herabsetzung von der Prozentzahl der Individuen, welche sich schließlich eben merkbar krümmten.

Die ausführlichsten Versuche waren diejenigen, wobei die Keimlinge 3 Minuten in der Horizontallage blieben. In den Versuchen ohne Vorbeleuchtung krümmten sich in diesem Falle 79,9 % der Keimlinge, während in den Versuchen mit Vorbeleuchtung ein viel kleineres Krümmungsprozent gefunden wurde. Von diesen Krümmungsprozenten gibt die folgende Tabelle eine Übersicht:

Vorbeleuchtet mit	125 MK	250 MK	500 MK
während $\frac{1}{2}$ h	60,6	52,1	43,5
während 1 h	51,7	43,1	35,1
während 2 h	50,0	38,5	30,5

Bevor wir uns auf die Schlüsse, welche Krones aus diesen Zahlen gezogen hat, näher einlassen, wollen wir sie erst einmal auf ihre Genauigkeit prüfen. Ich habe dazu aus den Tabellen Krones' ihren Mittelfehler berechnet. Es hat sich dabei herausgestellt, daß dieser in den Versuchen ohne Vorbeleuchtung etwa 3,3 % beträgt, während er in den weniger zahlreichen Versuchen mit Vorbeleuchtung fast überall bedeutend größer ist. Die obenstehende Tabelle bekommt nun,

wenn wir hinter jedem Wert den Mittelfehler eintragen, folgendes Aussehen:

Vorbeleuchtet mit	125 MK	250 MK	500 MK
während $\frac{1}{2}$ h	$60,6 \pm 10,1$	$52,1 \pm 5,0$	$43,5 \pm 4,6$
während 1 h	$51,7 \pm 3,5$	$43,1 \pm 3,2$	$35,1 \pm 10,9$
während 2 h	$50,0 \pm 5,9$	$38,5 \pm 6,5$	$30,5 \pm 6,5$

Das Hauptergebnis der Arbeit Krones', daß die Prozentzahl der gekrümmten Keimlinge durch die Vorbeleuchtung herabgesetzt wird, können wir somit als genügend sichergestellt betrachten. Es ist weiter ziemlich wahrscheinlich, daß eine Vorbeleuchtung mit 500 MK in dieser Richtung wirksamer ist als eine Vorbeleuchtung mit 125 MK. Die übrigen Schlüsse, welche Krones aus diesen Zahlen gezogen hat, z. B. diejenigen, welche sich auf den Unterschied zwischen einer einstündigen und einer zweistündigen Beleuchtung beziehen, können aber, da die Differenzen, worauf sie sich stützen, wohl alle innerhalb der Fehlergrenzen liegen, nicht als hinlänglich begründet gelten.

Krones hat sich auch die Frage vorgelegt, ob die Herabsetzung des Krümmungsprozents vielleicht durch eine Herabsetzung des Wachstums herbeigeführt wird. Die Messungen des Gesamtwachstums, welche er zur Lösung dieser Frage angestellt hat, ließen aber keine Wachstumshemmung erkennen. Hierzu ist aber zu bemerken, daß diese Werte sehr erhebliche Schwankungen zeigen, und da eine sehr geringe Herabsetzung des Wachstums hier zweifellos schon genügen würde, kann es nicht wundernehmen, daß diese hier nicht deutlich hervortritt. Messungen des Gesamtwachstums können diese Frage übrigens auch nicht endgültig entscheiden: hierzu ist es unbedingt notwendig, daß man das Wachstum in der Krümmungszone selbst mißt. Wachstumshemmungen in dieser Zone können ja bei Messungen des Gesamtwachstums durch Wachstumsänderungen in anderen Zonen ganz oder teilweise verdeckt werden.

Ungefähr zu gleicher Zeit als meine eingangs erwähnte vor-

läufige Mitteilung erschien auch von der Hand Sperlichs<sup>1</sup> eine Arbeit, welche hier besprochen werden muß. Sperlich hat nämlich untersucht, ob eine Krümmung, welche bei einem parallelotropen Organ durch eine Massenwirkung von bestimmter Dauer und Intensität hervorgerufen wird, durch bestimmte, einseitig zugeführte Lichtmengen unterdrückt werden kann. Hierbei kam selbstverständlich auch die Frage zur Sprache, ob das Licht die geotropische Reaktion beeinflußt oder nicht.

Die Arbeit Sperlichs ist ein Seitenstück zu derjenigen Guttenbergs<sup>2</sup>. Guttenberg hat sich ja die Frage vorgelegt, ob die Krümmungstätigkeit sich auf die Dauer verhindern ließe, wenn eine Massenwirkung und eine Beleuchtung von bestimmter Intensität einander fortwährend entgegenwirkten. Auch auf diese Arbeit wollen wir hier noch etwas näher eingehen.

Es ist Guttenberg bekanntlich gelungen, für Pflänzchen, welche in der Horizontallage von unten her bestrahlt wurden, die Intensität der Beleuchtung so zu wählen, daß sie schließlich in der horizontalen Ebene gerade weiter wuchsen. Er nahm dabei aber wahr, daß anfänglich immer eine kleine Krümmung hervortrat. Nehmen wir an, daß die beiden Reaktionen einander nicht merkbar beeinflussten (bei den sehr geringen Lichtintensitäten, welche in den Versuchen Guttenbergs verwendet wurden, sind wir dazu, wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, wohl berechtigt), so stimmt das Verhalten vollkommen mit der Erwartung überein. Die Schnelligkeit, womit die phototropische Krümmung heranwächst, wird, wie ich in meiner „Theorie des Phototropismus“<sup>3</sup> auseinandergesetzt habe, anfänglich, da die Lichtempfindlichkeit dann noch sehr groß ist, größer sein müssen als später, wenn diese infolge der Beleuchtung schon in mehr oder weniger erheblichem

<sup>1</sup> Sperlich, Adolf, Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 56. 1915.

<sup>2</sup> Guttenberg, H. Ritter von, Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 45. 1908.

<sup>3</sup> Bremekamp, C. E. B., Rec. d. trav. bot. Néerlandais. Vol. 15. 1918.

Grade herabgesetzt ist. Da die Abnahme der Empfindlichkeit aber nach einiger Zeit aufhört, wird die Krümmungsschnelligkeit schließlich einen konstanten Wert bekommen. Soweit die Erfahrung reicht, trifft dies auch tatsächlich zu. Die geotropische Krümmungsschnelligkeit erreicht nun aber ebenfalls, wie aus den Untersuchungen von Tröndle<sup>1</sup> und Lundegårdh<sup>2</sup> hervorgeht, nach einiger Zeit einen konstanten Wert. Ist diese Schnelligkeit nun derjenigen der phototropischen Krümmung gleich, so werden die Pflänzchen in der einmal eingeschlagenen Richtung, hier somit in der horizontalen Ebene, gerade weiter wachsen müssen. Daß die Pflänzchen im Anfang des Versuchs eine Ablenkung aus der ursprünglichen Richtung erfahren, rührt daher, daß die geotropische Krümmung immer etwas früher als die phototropische hervortritt. Da diese aber bald die Überhand gewinnt, gleicht die Krümmung sich nach kurzer Zeit aus. Später sinkt dann die phototropische Krümmungsschnelligkeit wieder herab, um schließlich wieder etwas heranzuwachsen und dann auf einer bestimmten Höhe stehen zu bleiben. Vorübergehend kann somit nach der geotropischen Krümmung noch eine phototropische Krümmung in entgegengesetzter Richtung hervortreten.

Ich habe oben angenommen (und, wie ich dort schon bemerkte, auf Grund meiner eigenen Erfahrungen bin ich dazu auch vollkommen berechtigt), daß die beiden Reaktionen einander in den Versuchen Guttenbergs nicht merkbar beeinflussten. Aus diesen Versuchen selbst folgt das aber keineswegs. Guttenberg hat versäumt, die Schnelligkeiten, womit die beiden Reaktionen getrennt verlaufen, jede für sich zu bestimmen. Er konnte somit auch nicht dafür einstehen, daß die Reaktionen, die in seinen Versuchen einander die Wage hielten, auch gleich stark gewesen sein würden, wenn sie getrennt aufgetreten wären.

<sup>1</sup> Tröndle, A., Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. 52. 1913.

<sup>2</sup> Lundegårdh, Henrik, Botaniska Notiser. 1918.

Sperlich hat dieses Versäumnis in seinen Versuchen zu vermeiden gesucht, indem er sowohl die geotropische wie die phototropische Krümmungsschnelligkeit jede für sich bestimmt hat. Er ist dabei aber leider nicht mit der erforderlichen Genauigkeit vorgegangen: die Angaben über die Größe der phototropischen Krümmungen können unmöglich alle richtig sein. Nach einer Beleuchtung mit 400 MK während 7,8 Sekunden ist z. B., wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, eine ziemlich gute Reaktion zu erwarten, während Sperlich hier eine schlechte verzeichnet hat. Nach einer Beleuchtung mit 400 MK während 15,7 Sekunden, wo Sperlich das Auftreten einer guten Reaktion notiert hat, wird diese hingegen nur höchst unbedeutend sein können. Dieser Umstand erschwert die Beurteilung der von ihm ermittelten Resultate in hohem Grade und letztere haben deshalb für die Frage nach dem Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus auch nicht die Bedeutung, welche ihnen sonst zukommen würde.

Bevor wir nun näher auf diese Arbeit eingehen, wollen wir uns aber die Frage vorlegen, ob eine vollständige Kompensation, wie Sperlich sie sich vorstellt, wohl auf gutem Grunde zu erwarten ist. Diese würde sich selbstverständlich nur dann erreichen lassen, wenn die Reaktionen einander in jedem Momente die Wage hielten. Beschränken wir uns zunächst auf den Fall, daß sie sich nicht merkbar beeinflussen: dieser läßt sich ja am leichtesten beurteilen und ist in den Versuchen Sperlichs jedenfalls auch mehrfach vorhanden gewesen. Die Schnelligkeit, womit die geotropische Krümmung, wenn sie einmal sichtbar geworden ist, heranwächst, bleibt nach den bereits erwähnten Befunden von Tröndle und Lundegårdh bis zum Eintritt der Gegenreaktion dieselbe (nach Maillefer<sup>1</sup> sollte sie sich indessen während dieser Zeit fortwährend vergrößern; da diese Zunahme aber nicht sehr bedeutend ist, dürfen wir sie wohl vernach-

<sup>1</sup> Maillefer, Arthur, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Vol. 48. 1912.

lässigen). Die Schnelligkeit, womit die phototropische Krümmung sich vergrößert, zeigt dagegen fast immer erhebliche Schwankungen. Daß die Schnelligkeit hier ungefähr konstant bleibt, kommt nur höchst selten vor, nämlich nur dann, wenn die Lichtmenge sehr klein oder die Intensität der Beleuchtung äußerst schwach ist. Solch schwaches Licht oder so geringe Lichtmengen spielen aber in den Versuchen Sperlichs keine Rolle. Bei größeren Lichtmengen und nicht zu geringer Lichtintensität ist die Krümmungsschnelligkeit anfänglich immer größer als später: sie kann dann bekanntlich mehr oder weniger schnell bis auf 0 herabsinken oder selbst negativ werden. Bei sehr lange währenden Beleuchtungen (diese fanden aber in den Versuchen Sperlichs keine Anwendung) steigt sie nach einiger Zeit wieder heran, um schließlich auf einem bestimmten Wert, welcher um so höher liegt, je schwächer die Intensität der Beleuchtung, stehen zu bleiben (man vergleiche über diese Verhältnisse meine „Theorie des Phototropismus“). Jedenfalls zeigt die phototropische Krümmungsschnelligkeit somit Schwankungen, welche bei der geotropischen, soviel wir wissen, nicht vorhanden sind. Eine vollständige Kompensation ist also nicht zu erwarten. Wenn diese in den Versuchen Sperlichs anscheinend doch erreicht wurde, so liegt das daran, daß die Schwankungen hier innerhalb der Fehlergrenzen blieben: der Fehler muß aber meistens ziemlich bedeutend gewesen sein, da zur Berechnung des Mittels jedesmal nur sechs Pflänzchen vorhanden waren.

In einigen Versuchen hat Sperlich Lichtmengen verwendet, welche, wie aus meinen eigenen Versuchen hervorgeht, die geotropische Reaktion mehr oder weniger bedeutend geändert haben müssen. Dieser Einfluß tritt aber erst ziemlich spät hervor. In meinen Versuchen hat sich eine Beobachtung nach drei oder vier Stunden zur Auffindung dieses Einflusses am meisten geeignet erwiesen. Nach zwei Stunden trat er viel weniger deutlich hervor. Sperlich hat nun aber leider nirgends länger als zwei Stunden beobachtet. Hätte er seine Versuche

länger fortgesetzt, so würde er in einigen Fällen, worin er jetzt eine vollständige Kompensation gefunden hat, mehr oder weniger deutliche, gelegentlich selbst sehr starke Krümmungen beobachtet haben. Das gilt z. B. von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bzw. 400 MK während 25,657 Sekunden durch eine Rotation auf dem Zentrifugalapparat (die Größe der Zentrifugalkraft ist in all diesen Versuchen 8,2 bzw. 16,5 g) während 4 Minuten, von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bzw. 400 MK während 15,789 Sekunden durch eine Rotation von 3 Minuten und durch eine Rotation von 1 Minute und von der Kompensation einer Beleuchtung mit 307 bzw. 400 MK während 7,894 Sekunden durch eine Rotation von 2 Minuten.

Wir wollen uns im folgenden aber mit der ungefähren Kompensation, wie sie von Sperlich angegeben wurde, begnügen und uns zu einer Betrachtung des Zustands während der ersten zwei Stunden beschränken.

Das Hauptergebnis der Arbeit Sperlichs liegt in dem Satz, daß ein Massenimpuls von bestimmter Dauer und Intensität sich durch verschiedene parallel und gegensinnig zugeführte Lichtmengen kompensieren läßt. Dieser Satz erfordert insofern eine Korrektur, daß es, wie ich in meiner „Theorie des Phototropismus“ gezeigt habe, bei der Verwendung von großen Lichtmengen keineswegs gleichgültig ist, auf welcher Weise sie zugeführt werden: dieselbe Lichtmenge ruft ja ganz verschiedene Reaktionen hervor, je nachdem sie in kürzerer oder längerer Zeit zugeführt wird. Die Lichtmengen, welche in den Versuchen Sperlichs, wo die Intensität der Beleuchtung überall 307 oder 400 MK betrug, Kompensation hervorriefen, brauchen somit bei einer anderen Intensität keineswegs diesen Effekt hervorzurufen. Daß man aber bei Licht von bestimmter Intensität verschiedene Beleuchtungszeiten auffinden kann, wobei die auftretende Reaktion den Einfluß eines Massenimpulses von bestimmter Dauer und Intensität ungefähr kompensiert, darf nach demjenigen, was wir jetzt über die phototropische



Reaktion wissen, nicht wundernehmen. Bei Licht von einer bestimmten Intensität findet man ja meistens ohne Mühe drei Beleuchtungszeiten, welche eine Krümmung von bestimmter Größe hervorrufen: das Licht darf aber weder zu schwach noch zu stark, die Krümmung weder zu klein noch zu groß sein. Die nebenstehende Fig. 1 illustriert dieses Verhalten zur Genüge. Die drei Kurven geben eine graphische Darstellung von der Größe der Krümmung bei verschieden langer Beleuchtung: die erste Kurve gilt für Licht von schwacher Intensität, die zweite für Licht von mittlerer Intensität und die dritte für Licht von starker Intensität. Die Beleuchtungszeiten sind auf die horizontale Achse abgesetzt, während die Ordinaten die Krümmungsgröße angeben. Wenn wir nun in einer bestimmten Entfernung von der horizontalen Achse eine Gerade ziehen, so gehören die Ordinaten der Schnittpunkte von dieser Geraden mit der Kurve somit zu Beleuchtungszeiten, welche eine gleich starke Krümmung hervorrufen. Solcher Schnittpunkte gibt es nun entweder drei, zwei, einen oder keinen.

Man darf aber nicht erwarten, daß der zweite und der dritte Kompensationspunkt ohne weiteres berechnet werden können, wenn man den ersten Kompensationspunkt einmal gefunden hat. Bei Beleuchtungen mit einer größeren Lichtmenge wird die normale geotropische Krümmung nach einiger Zeit durch eine antigeotropische Krümmung gefolgt: hierdurch kann die geotropische Krümmung hier selbstverständlich nicht dieselbe Größe erreichen wie bei unbeleuchteten oder schwach beleuchteten Pflänzchen. Diese Eigentümlichkeit der stärkeren Beleuchtungen war Sperlich nicht aus eigens dafür angestellten Versuchen bekannt. Er meint aber, daß er sie in einigen Versuchen erkannt hat: die resultierende Krümmung soll manchmal größer gewesen sein als man in Hinblick auf die Größe der phototropischen und der geotropischen Krümmung erwartet haben würde. Seine Bestimmungen der phototropischen Krümmungsstärke sind aber, wie ich schon oben erwähnte, nicht einwandfrei. Substituiert man dafür meine Daten, so tritt ein

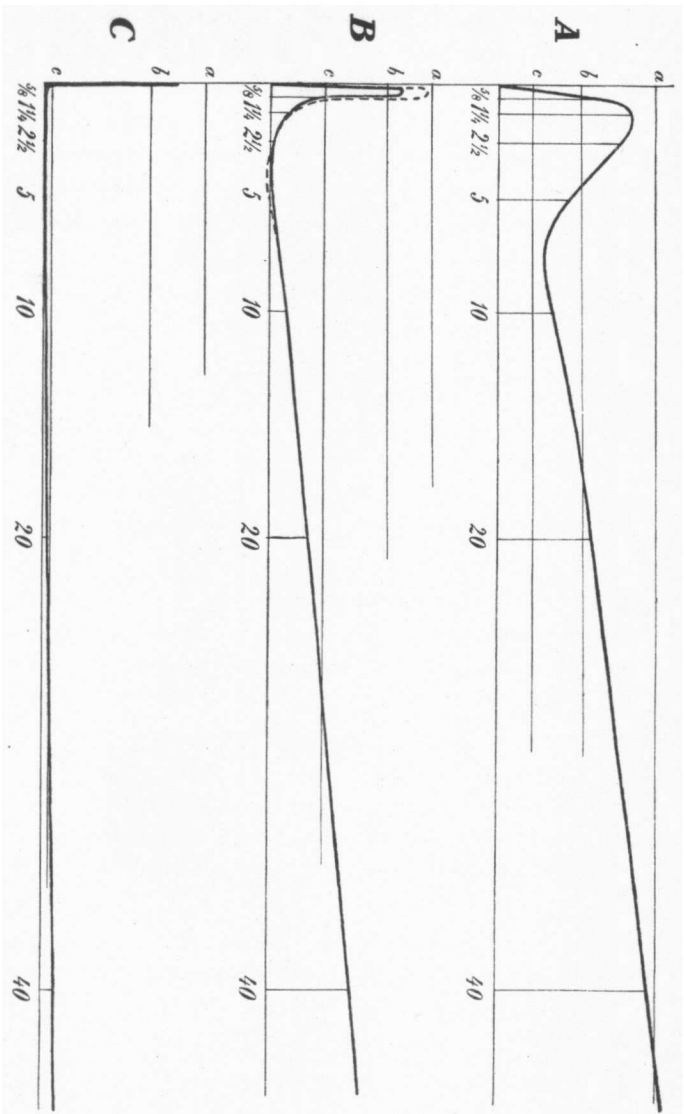


Fig. 1. Phototropische Krümmungen, bei Licht von verschiedener Intensität. A 2.5 MK; B 50 MK und C 1000 MK. Auf der Abszisse ist die Belichtungszeit in Minuten angegeben. Die Ordinaten stellen die Krümmungsstärke dar. Der aufsteigende und der niedersteigende Ast, woraus der vordere Teil der Kurve besteht, sind einander in C so nahe gerückt, daß sie in der Figur nicht mehr einzeln hervortreten. Die gestrichelte Linie in B stellt die Änderung der Krümmung in der vierten halben Stunde dar. Die Zahl der Schnittpunkte der Horizontalen a, b und c mit der Kurve beträgt in A resp. 1, 3, 1; in B 0, 2, 3; in C 0, 2 und 3.

solcher Unterschied zwischen den beobachteten und den berechneten Werten in seinen Versuchen nicht deutlich hervor.<sup>1</sup> Sichergestellt ist in der Arbeit Sperlichs somit nur der oben schon genannte Hauptsatz, daß ein Massenimpuls von bestimmter Dauer und Intensität durch verschiedene parallel und gegensinnig wirkende Lichtimpulse kompensiert werden kann. Die Kompensation ist aber nie eine vollständige.

Versuche, welche den meinigen sehr nahe kommen, sind schon in 1913 von Clark<sup>2</sup> beschrieben worden. Er ließ die Keimlinge, nachdem sie während einiger Zeit in der Horizontal-lage verweilt hatten, vor einer Lichtquelle rotieren und nahm

<sup>1</sup> Aus gelegentlichen Beobachtungen hat Sperlich den Schluß gezogen, daß der Kompensationspunkt ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen ist: die Reaktion, welche durch eine Lichtmenge von 14500 MKS (Beleuchtungszeit 47,36 Sekunden, Intensität 307 MK) hervorgerufen wird, soll z. B. durch eine Lichtmenge von 3,07 MKS schon merklich geändert werden! Er fand nämlich, daß von 6 Keimlingen, welche auf dem Zentrifugalapparat in derselben Entfernung von der Achse rotierten, 3—4 Exemplare nach einer Beleuchtung von bestimmter Dauer und Intensität gerade weiter wuchsen, während die 3—2 anderen Keimlinge sich deutlich krümmten. Diesen Unterschied in der Reaktion erklärt Sperlich sich nun aus einer ungleich langen Beleuchtung. Die Scheibe, worauf die Keimlinge stehen, wird ja nur ausnahmsweise genau eine ganze Zahl von Umdrehungen machen: im allgemeinen werden einige Keimlinge somit von einem Lichtblitz mehr getroffen werden als die übrigen. Der Wert dieses Lichtblitzes läßt sich auf 3,07 MKS beziffern. Sperlich ist uns nun aber den Nachweis schuldig geblieben, daß die Keimlinge, welche sich krümmten, tatsächlich diejenigen wären, welche einen Lichtblitz mehr oder weniger empfingen. Auch war die Zahl dieser Beobachtungen viel zu gering, um solch ein auffälliges Ergebnis, das theoretisch durchaus unverständlich ist, genügend sicherzustellen. Wenn es fest stände, das man hier nicht mit individuellen Schwankungen zu tun haben könnte (was m. E. aber durchaus nicht ausgeschlossen ist), so hätte man zunächst prüfen sollen, ob die Umdrehungsgeschwindigkeit der Achse des Zentrifugalapparates wohl überall gleich groß gewesen wäre. Bei einem ungleichmäßigen Gange des Zentrifugalapparates könnten Differenzen in den Beleuchtungszeiten aufgetreten sein, welche die oben erwähnte Differenz von 3,07 MKS weit überstiegen. Jedenfalls wären hier aber spezielle Versuche erforderlich gewesen.

<sup>2</sup> Clark, Orton Loring, Zeitschr. f. Botanik. Bd. V. 1913.

dann wahr, daß sie nach der normalen, negativ geotropischen Krümmung noch eine antigeotropische Krümmung zeigten. Da er seine Keimlinge nach der Beleuchtung nicht auf den Klinostaten stellte, war es nicht ganz leicht diese Krümmung der überhängenden Spitze von der gewöhnlichen geotropischen Rückkrümmung, welche ja auch bei den unbeleuchteten Kontrollpflänzchen auftrat, zu unterscheiden. Er bemerkt aber, daß sie stets größer war als diese.

Clark hat nun ebenfalls bei einseitig beleuchteten Pflänzchen, welche nachträglich allseitig beleuchtet wurden, eine antitropische Krümmung hervortreten sehen. Für das Auftreten dieser antiphototropischen Krümmung würde sich nun vielleicht, meint er, eine Erklärung finden lassen, welche zugleich für das Auftreten der antigeotropischen Krümmung gelten würde.

Die antiphototropische Krümmung, deren Auftreten Clark sich damals noch nicht erklären konnte, hat jetzt ihre Rätselhaftigkeit verloren. Im vorliegenden Fall läßt sie sich selbst ziemlich leicht erklären (vgl. Fig. 2). Ich schrieb darüber in meiner „Theorie des Phototropismus“ S. 182: „Die merkwürdige Erscheinung, welche von Pringsheim bemerkt und von Clark und Aribü bestätigt wurde, nämlich, daß eine einseitige Beleuchtung, welche von einer allseitigen Beleuchtung gefolgt wird, fast immer eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung hervorruft, läßt sich jetzt ebenfalls leicht verstehen. Die positive Differenz der Teilchenzahl in den antagonistischen Hälften, welche am Ende der einseitigen Beleuchtung vorhanden ist, ändert sich während der allseitigen Beleuchtung bald in eine negative Differenz: Die Teilchenzahl sinkt ja in der hinteren Hälfte jetzt unter den Wert herab, worauf sie schließlich stehen bleiben wird; in der vorderen Hälfte wächst die Teilchenzahl indessen langsam zum selben Wert heran. Zeitweise muß die Teilchenzahl in der vorderen Hälfte somit das Übergewicht bekommen. Diese negative Differenz verschwindet erst allmählich wieder. Ob dieser Ausgleich schon während der

Beleuchtung oder erst nachher stattfindet, ist gleichgültig. In beiden Fällen resultiert eine von der Lichtquelle abgewandte Krümmung, welche sich sehr gut der antiphototropischen

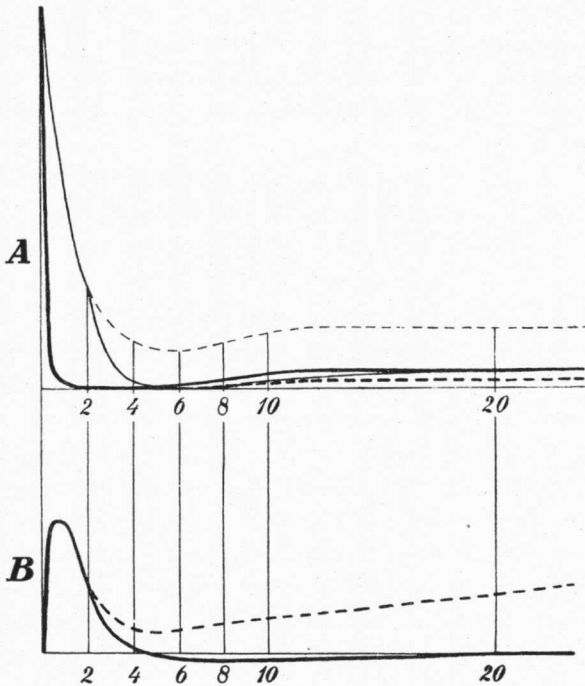


Fig. 2. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Erst während 2 Minuten einseitig, dann allseitig beleuchtet. In A stellen die Ordinaten die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen bzw. die Wachstumschnelligkeit in den antagonistischen Seiten dar, in B die Größe der Krümmung. Auf der Abszisse ist die Beleuchtungszeit in Minuten angegeben. Die dicke Linie in A bezieht sich auf die ursprüngliche Vorderseite, die dünne auf die Hinterseite. Die gestrichelten Linien beziehen sich auf eine fortgesetzte einseitige Beleuchtung mit 10 MK.

Krümmung zur Seite stellen läßt. Auch hier ist es nämlich der Vorsprung in der Neubildung der lichtempfindlichen Teilchen in der vorderen Hälfte, welche die Krümmung herbeiführt.“

Sollte diese Erklärung auch für die antigeotropische Krümmung gelten, so müßte der Zustand hier beim Anfang der allseitigen Beleuchtung dem Zustande, welcher bei den einseitig beleuchteten Pflänzchen im entsprechenden Momente herrscht, direkt vergleichbar sein. Auch bei den geotropisch gereizten Keimlingen müßte die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen in den antagonistischen Hälften somit ungleich groß sein. Wenn die lichtempfindlichen Teilchen nun aber direkt an der geotropischen Reaktion beteiligt wären, so wäre zwischen deren Zahl und der Größe der Krümmung eine bestimmte Beziehung zu erwarten. Wenn die lichtempfindlichen Teilchen z. B. durch eine vorhergehende allseitige Beleuchtung beseitigt worden wären, so müßte die nachher induzierte geotropische Reaktion vom Anfang an von der Krümmung einer unbeleuchteten Pflanze deutlich verschieden sein. Das trifft aber nicht zu. Der Einfluß einer derartigen Beleuchtung äußert sich, wie wir jetzt wissen, erst ziemlich spät. Es ist deshalb nicht wahrscheinlich, daß die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen, welche in dem Momente, worin die Pflänzchen horizontal gelegt werden, vorhanden ist, für das Auftreten der antigeotropischen Krümmung von besonderer Wichtigkeit ist. Viel wahrscheinlicher kommt es mir vor, daß die Neubildung dieser Teilchen, ein Prozeß, der ja erst nach einer gewissen Zeit einsetzt, hierbei eine Rolle spielt. In diesem Fall könnte aber von einer direkten Vergleichbarkeit dieser antigeotropischen Krümmung und der oben beschriebenen antiphototropischen Krümmung nicht die Rede sein. Wir wollen hierauf an dieser Stelle indessen nicht näher eingehen; weiterhin in dieser Arbeit komme ich aber auf diese Frage zurück.

Während aus den Versuchen Krones somit nichts anderes hervorgeht, als daß eine vorhergehende Beleuchtung die geotropische Krümmungsstärke herabsetzt, läßt sich aus den Versuchen Clarks und aus den Versuchen, welche ich in meiner vorläufigen Mitteilung beschrieben habe, der Schluß ziehen, daß diese Herabsetzung der Krümmungsstärke wenigstens teil-

weise von dem Auftreten einer antigeotropischen Krümmung, welche der normalen Krümmung auf dem Fuße folgt, hervorgerufen wird. Zur Unterscheidung von antigeotropischen Krümmungen, welche unter anderen Umständen auftreten dürften, möchte ich diese die *photogene antigeotropische* Krümmung nennen. Die bisher veröffentlichten Daten sind aber noch sehr unvollständig und eine befriedigende Erklärung wurde noch nicht gegeben. Deshalb beabsichtige ich an dieser Stelle ausführlicher über meine Versuche, deren Zahl sich nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung noch bedeutend vermehrt hat, zu berichten. Zu gleicher Zeit soll auch eine Erklärung der beobachteten Tatsachen versucht werden. Zunächst werden wir den Einfluß einer allseitigen Beleuchtung näher untersuchen; diese kann ja an sich keine Krümmung hervorrufen. Sodann soll auch der Einfluß einer einseitigen Beleuchtung geprüft werden.

Die Versuche, welche in dieser Arbeit beschrieben sind, wurden im botanischen Laboratorium der Universität Utrecht angestellt. Herrn Professor Went spreche ich hier für die Gastfreiheit in seinem Laboratorium sowie für das Interesse, welches er dem Fortgang dieser Arbeit gezeigt hat, meinen herzlichsten Dank aus.

### Methoden.

Wie die Mehrzahl der Autoren, deren Arbeiten ich im vorhergehenden Paragraphen besprochen habe, bediente ich mich bei meinen Versuchen ausschließlich der Koleoptilen von *Avena*. Die Wahl dieses Objekts liegt jetzt noch mehr als früher auf der Hand. Von keiner anderen Pflanze sind ja heute die Wachstumsänderungen unter dem Einfluß des Lichtes, besonders diejenigen, welche unter dem Einfluß einer einseitigen Beleuchtung in der Form einer phototropischen Krümmung zur Äußerung kommen, bei weitem so gut bekannt wie von diesen

Koleoptilen und von keiner anderen Pflanze kennen wir außerdem die geotropische Reaktion besser.

Das Material, womit die Versuche vorgenommen wurden, stammte von Samen, welche zu einer reinen Linie gehörten. Die Aufzucht der Keimlinge geschah nach einer Methode, welche sich im Utrechter Laboratorium schon seit Jahren vorzüglich bewährt hat. Da sie von Rutgers<sup>1</sup> ausführlich beschrieben worden ist, brauche ich darauf an dieser Stelle nicht näher einzugehen. Ich erwähne hier nur, daß die gekeimten Samen in einer einzigen Reihe von 15 bis 20 Stück in länglichen Zinkgefäßen von 20 zu 3 zu 3 cm gepflanzt wurden: sie wurden dabei so orientiert, daß die Keimchen alle einer der langen Seiten zugewendet waren. Die Aufzucht geschah im Finstern in einer Dunkelkammer, die in einem der Gewächshäuser im Garten hergerichtet ist. Die Anwesenheit schädlicher Gase oder Dämpfe war hier nicht zu befürchten. Dieser Raum diente auch für die Versuche. Hierbei wurde die Temperatur mit Hilfe eines Thermoregulators (man vergleiche die Beschreibung hiervon bei Arisz<sup>2</sup> auf 21° C. gehalten. Keimlinge, welche nicht ganz gerade gewachsen waren, wurden vor dem Anfang der Versuche entfernt. Für die Beobachtung wurde ausschließlich sehr schwaches rotes Licht verwendet.

Da ich im allgemeinen eine geotropische Krümmung von mittlerer Stärke zu erhalten wünschte, ließ ich die Keimlinge meistens während 20 Minuten in der Horizontallage. In einigen Versuchen blieben sie indessen auch 5, 15, 30 oder 45 Minuten in dieser Lage. Die Zinkgefäße standen während dieser Zeit auf einer der schmalen Seiten. Auf welche der beiden schmalen Seiten man sie stellen will, ist dabei ganz gleichgültig: die Symmetrieebene der Keimlinge, welche ja durch das Keimchen und das Endosperm geht, läuft bei unserer Pflanzungsweise den schmalen Seiten des Gefäßes parallel; die Ablenkung der

<sup>1</sup> Rutgers, A. A. L., Rec. d. Trav. Bot. Néerl. Vol. IX. 1912.

<sup>2</sup> Arisz, W. H., Rec. d. Trav. Bot. Néerl. Vol. XII. 1915.



Spitze aus dieser Ebene muß somit in beiden Fällen gleich groß sein. Wenn die Pflänzchen die festgestellte Zeit in der Horizontallage zugebracht hatten, kamen sie auf den Klinostaten; in rein orientierenden Versuchen wurden sie hin und wieder auch einfach vertikal gestellt.

Bei Benutzung des Zentrifugalapparates wäre es möglich gewesen, die Induktionszeit stark zu verkürzen (man kann die Zentrifugalkraft ja beliebig groß wählen), was gewiß in mehrfacher Beziehung vorteilhaft gewesen sein würde. Ich habe davon aber Abstand genommen, weil der Registrierung der auftretenden Krümmungen nach der Methode, welche ich hier überall bei meinen Versuchen angewandt habe, in diesem Fall fast unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen. Bei der Verwendung höherer Zentrifugalkräfte (und auf diese kommt es ja vornehmlich an, denn kleine Zentrifugalkräfte gewähren in dieser Beziehung keinen Vorteil über der Schwerkraft) müßte man übrigens auch besondere Vorkehrungen treffen um das Ausbiegen und Abbrechen der Keimlinge zu verhindern und diese würden eine gleichzeitige, eine unmittelbar vorhergehende oder eine unmittelbar nachfolgende Beleuchtung praktisch nahezu unmöglich machen.

Für die Beleuchtung verwendete ich meist Metallfadenlampen von 10 Volt. Der elektrische Strom wurde von einer Akkumulatorenbatterie geliefert und mittels eines regulierbaren Widerstandes fortwährend konstant gehalten. Nebenbei kamen gelegentlich auch andere Glühlampen zur Verwendung, welche auf dem Strom der städtischen Zentrale brannten. Die stärkste Lichtquelle, war eine Philips  $\frac{1}{2}$ -Wattlampe von etwa 300 HK. Zur Absorption der nicht unbedeutenden Wärmestrahlung wurde bei Benutzung dieser Leuchtquelle immer ein Kühlapparat eingeschaltet. Die Lichtstärke der Lampen kontrollierte ich von Zeit zu Zeit mittels des Weberschen Photometers. Für kurze Beleuchtungszeiten (ich habe aber niemals kürzer als eine Sekunde beleuchtet) kam eine automatische Verschußmechanik zur Verwendung.

Die Zinkgefäße mit den Keimlingen wurden für die Beleuchtung so aufgestellt, daß ihre lange Achse einen kleinen Winkel mit der Strahlungsrichtung bildete. Hierdurch wurde eine Beschattung der hinteren Keimlinge durch die vorderen vermieden. Da die Lichtstärke der Glühlämpchen bekanntlich in derselben Entfernung von dem Leuchtkörper keineswegs überall gleich groß ist (man vergleiche über diese Verhältnisse die Erörterungen Sierps<sup>1</sup>), stellte ich die Gefäße überdem so dicht als nur irgend möglich neben einander: es kam somit nur ein kleiner Sektor des Leuchtkreises zur Verwendung. Da die Gefäße mit ihrer langen Achse in der Strahlungsrichtung standen, empfingen die Keimlinge nicht alle gleich viel Licht: die vorderen wurden natürlich stärker bestrahlt als die hinteren. Diese Differenz ist aber, wenn man die Entfernung zwischen der Lampe und den Keimlingen nur nicht zu gering wählt, nicht sehr bedeutend und da sie überdem bei allen Gefäßen, welche zu gleicher Zeit zur Verwendung kommen, gleich groß ist, kann sie die Resultate eines Versuches auch gar nicht trüben. Die Angaben über die verwendeten Lichtintensitäten beziehen sich immer auf die Mitte eines Gefäßes. Für die allseitige Beleuchtung kamen die Gefäße meistens auf einen Pfefferschen Klinostaten mit vertikaler Achse, der in einer bestimmten Entfernung von der Leuchtquelle aufgestellt wurde. Bei langwährenden Beleuchtungen müssen die Keimlinge sich hier phototropisch vom Rotationszentrum hinwegkrümmen und diese Krümmungen werden um so stärker sein, je weiter die Keimlinge vom Zentrum entfernt sind. Sie waren in meinen Versuchen indessen ziemlich unbedeutend und da sie überdem zu beiden Seiten des Zentrums entgegengesetzt gerichtet sind, wird die Größe der mittleren Abweichung von ihnen nicht geändert. In manchen Versuchen wurden die Pflänzchen übrigens auch von oben her beleuchtet. Wenn die Entfernung zwischen der Lichtquelle und den Keimlingen dann nur so groß ist, daß

<sup>1</sup> Sierp, H., Biol. Centralbl. Bd. 38. 1918.

der Winkel, welchen die Keimlinge mit der Strahlungsrichtung bilden, vernachlässigt werden kann, treten fast gar keine phototropischen Krümmungen auf. Diese Spitzenbeleuchtung wurde gelegentlich auch verwendet bei Pflänzchen, welche horizontal lagen. Die Lampe befand sich dann in derselben horizontalen Ebene als die Keimlinge.

Besondere Sorgfalt wurde der Registrierung der Versuchsergebnisse gewidmet. Überall wo quantitative Angaben erwünscht waren, wurde die Größe der Krümmung auf photographischem Wege festgelegt. Ich bediente mich dazu einer Methode, welche von Lindner<sup>1</sup> empfohlen worden ist. Bei dieser Methode wird nicht das reelle Bild des Objekts, sondern dessen Silhouette aufgenommen. Ich stellte dazu meine Keimlinge in einer Entfernung von etwas mehr als 2 Meter von der Lichtquelle auf und erhielt so auf einem unmittelbar hinter dem Gefäß aufgespannten Schirm ein vollkommen scharfes Schattenbild, das als eine Vertikalprojektion der Objekte in ihrer natürlichen Größe gelten kann. Als Schirm fungierte dabei ein Streifen Bromidepapier, der das Bild zugleich photographisch festlegte und nachdem er entwickelt und fixiert worden war, ein vorzügliches Versuchsprotokoll bildete. Die Keimlinge wurden selbstverständlich so aufgestellt, daß die Ebene ihrer Krümmung senkrecht auf der Strahlungsrichtung stand. Das Schattenbild stellt unter diesen Umständen die Krümmung ohne jedwede Verzerrung dar.

Es ist bei diesem Verfahren leider nicht möglich die Größe der Krümmung bei denselben Keimlingen zu verschiedenen Zeiten zu registrieren. Durch die Beleuchtung wird ja eine Änderung des Wachstums hervorgerufen, welche die Krümmungsfähigkeit notwendig modifizieren muß. Die Keimlinge werden dadurch somit für die weitere Beobachtung ungeeignet. Will man die aufeinanderfolgenden Stadien photographisch festlegen, so muß man für die Aufnahmen verschiedene Ge-

---

<sup>1</sup> Lindner, P., Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. 32, 1914.

fäße verwenden. Nur wenn man statt Bromidepapier photographische Platten, welche für rotes Licht sensibilisiert wären, benutzen könnte, würde man für die aufeinanderfolgenden Aufnahmen dasselbe Gefäß verwenden können. In diesem Fall könnte man die Schattenbilder ja mit Hilfe einer roten Lampe erhalten. Ich habe indessen davon Abstand genommen, weil die Verwendung dieser Platten einigermaßen ausgedehnte Untersuchungen zu kostspielig machen würde.

Da die photographischen Aufnahmen, wie wir schon oben bemerkten, Vertikalprojektionen der Keimlinge in natürlicher Größe darstellen, kann man daran ohne weiteres alle erwünschten Messungen ausführen. Im allgemeinen betrachtete ich die Bilder unter transparentem Millimeterpapier. Das Papier wurde dabei so auf das Bild gelegt, daß der basale Teil des Keimlings unter eine Vertikale und die Spitze unter eine Horizontale zu liegen kam. Sodann bestimmte ich für eine ganze Reihe von Schnittpunkten mit den verschiedenen Horizontalen die Entfernung von der Vertikale der Basis. Von den anderen Keimlingen wurden die Entfernungen dieser Punkte ebenfalls auf dieselbe Weise bestimmt. Ich verfügte dann über die erforderlichen Daten zur Berechnung der mittleren Entfernungen, und mit Hilfe davon konstruierte ich die mittlere Krümmung. Von der Entfernung der Spitze von der Vertikalen bestimmte ich außerdem in den meisten Fällen den Mittelfehler. Die Konstruktion ist nicht ganz einwandfrei: die Punkte, deren mittlere Entfernung von der Vertikalen bestimmt wird, liegen ja wohl auf derselben Horizontale, aber keineswegs in derselben Entfernung von der Spitze; sie sind untereinander somit nicht vollkommen vergleichbar. Der hierdurch verursachte Fehler ist aber im allgemeinen ohne Bedeutung.

### **Der Einfluß einer allseitigen Beleuchtung.**

Im ersten Paragraphen dieser Abhandlung haben wir gesehen, daß eine allseitige Beleuchtung die geotropische Reaktion unter

gewissen Umständen in mehr oder weniger erheblichem Grade modifizieren kann. Dieser Einfluß soll hier nun etwas eingehender studiert werden. Dazu wollen wir zunächst den Verlauf der geotropischen Reaktion bei den allseitig beleuchteten Keimlingen mit dem Verlauf dieser Reaktion bei unbeleuchteten Pflänzchen vergleichen. Sodann werden wir uns der Frage zuwenden, auf welche Weise der Unterschied in der Reaktion von der Dauer und der Intensität der Beleuchtung abhängt.

Über die Unterschiede, welche der Verlauf der geotropischen Reaktion bei beleuchteten und unbeleuchteten Keimlingen zeigt,

geben die zwei nachfolgenden Versuchsreihen Aufschluß. In beiden Reihen kamen sechs Zinkgefäße mit Keimlingen zur Verwendung. Jedes Gefäß enthielt, nachdem die ungeeigneten Keim-

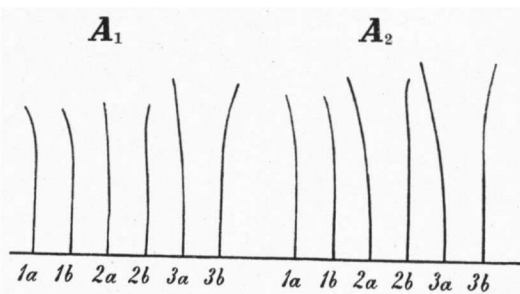


Fig. 3. Verlauf der photogenen antigeotropischen Krümmung in Vergleich mit der normalen geotropischen Krümmung. *a* unbeleuchtet, *b* beleuchtet. In der Versuchsreihe A<sub>1</sub> sind 1, 2 und 3 nach resp.  $\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$  und  $2\frac{1}{2}$  Stunde, in A<sub>2</sub> nach resp.  $\frac{3}{4}$ , 2 und 4 Stunden aufgenommen.

linge entfernt worden waren, 10 bis 13 ganz gerade Koleoptilen. Drei von den sechs Gefäßen wurden nun während 10 Minuten von obenher mit einer Intensität von 8 MK bestrahlt und nach Ablauf der Beleuchtung zugleich mit den drei unbeleuchteten Gefäßen auf eine von ihren schmalen Seiten gestellt. In dieser Lage blieben sie alle sechs 20 Minuten. Nach Ablauf davon kamen sie auf den Klinostaten. Die photographische Aufnahme, welche auf der im vorigen Paragraphen beschriebenen Weise vorgenommen wurde, geschah nun in der ersten Versuchsreihe nach einer Rotation von 30, 90 und 150 Minuten, in der zweiten nach einer Rotation von 45, 120 und 240 Minuten.

Jedesmal wurden zwei Gefäße photographiert: das eine enthielt die Keimlinge, welche vorher beleuchtet worden waren, das andere die unbeleuchteten Kontrollkeimlinge. Die Resultate findet man in den Tafeln VII u. VIII in etwas verkleinertem Maßstabe wiedergegeben, in mehr gedrungener Form außerdem in der nebenstehenden Figur 3, welche auf der im vorigen Paragraphen beschriebenen Weise aus den Daten der Tafeln VII und VIII konstruiert worden ist. Die folgende Tabelle gibt Aufschluß über die mittlere Größe der Spitzenabweichung:

		Mittlere Spitzenabweichung in mm		
		unbeleuchtet	beleuchtet	Differenz
nach	30 Minuten	$1,9 \pm 0,10$	$1,7 \pm 0,12$	$0,2 \pm 0,16$
nach	45 Minuten	$1,8 \pm 0,12$	$1,9 \pm 0,18$	$-0,1 \pm 0,21$
nach	90 Minuten	$1,4 \pm 0,18$	$0,2 \pm 0,23$	$1,2 \pm 0,29$
nach	120 Minuten	$3,7 \pm 0,38$	$0,5 \pm 0,22$	$3,2 \pm 0,44$
nach	150 Minuten	$2,0 \pm 0,25$	$-1,6 \pm 0,41$	$3,6 \pm 0,58$
nach	240 Minuten	$3,8 \pm 0,35$	$-1,2 \pm 0,21$	$5,0 \pm 0,42$

Während der ersten 45 Minuten ist noch kein Unterschied in der Krümmungsgröße der beleuchteten und der unbeleuchteten Keimlinge zu bemerken: die Differenzen, welche man in der Tabelle verzeichnet findet, liegen ganz innerhalb der Fehlergrenzen. Nach anderthalb Stunden ist der Unterschied aber schon unverkennbar. Die Krümmung hat sich jetzt in beiden Fällen ein gutes Stück nach der Basis hin verschoben. Während die Spitze sich nun aber bei den unbeleuchteten Keimlingen wieder ungefähr gerade gestreckt hat, zeigt sie bei den beleuchteten Pflänzchen eine mehr oder weniger deutliche antitrope Krümmung. Nach 2 Stunden tritt dieser Unterschied noch stärker hervor. Die beleuchteten Keimlinge zeigen sich aber jetzt außerdem im basalen Teile weniger stark gekrümmt als die unbeleuchteten Kontrollpflänzchen. Nach  $2\frac{1}{2}$  Stunden ist der basale Teil bei den beleuchteten Keimlingen sogar wieder nahezu gerade geworden, so daß die antitrope Krümmung jetzt ungetrübt hervortritt. Nach 4 Stunden hat die antitrope

Krümmung sich bereits ein gutes Stück von der Spitze entfernt; letztere ist jetzt schon wieder ziemlich gerade.

Diese Versuche zeigen somit, daß die geotropische Reaktion anfänglich bei den beleuchteten und den unbeleuchteten Keimlingen ganz auf derselben Weise verläuft: der Unterschied tritt hier erst hervor, wenn die Krümmung in der Spitze schon im Rückgang begriffen ist. Weitere Versuche haben dieses Resultat vollkommen bestätigt. Die Pflänzchen wurden dabei das einmal von obenher beleuchtet, das andere Mal seitlich; im letzteren Fall rotierten sie in einer ziemlich bedeutenden Entfernung von der Lichtquelle mit konstanter Schnelligkeit um ihre Achse. Die Resultate waren in beiden Fällen qualitativ dieselben. Die Beleuchtungsdauer variierte in diesen Versuchen zwischen 15 Sekunden und  $2\frac{1}{2}$  Stunden, die Lichtstärke zwischen 2,5 und 1000 MK und die Lichtmenge von 60 bis 360000 MKS. Unterhalb 120 MKS war die antitrope Krümmung aber niemals deutlich zu erkennen.

Aus den oben beschriebenen Versuchsreihen geht außerdem hervor, daß die antitrope Krümmung sich in derselben Weise verhält wie die normale Krümmung. Sie tritt ebenso wie diese zuerst an der Spitze hervor und pflanzt sich von dorthier zur Basis hin fort. Dabei wird sie ganz wie die normale geotropische Krümmung fortwährend schwächer. Dieser Übereinstimmung ist indessen kein großer Wert beizulegen. Auch andere Krümmungsreaktionen wie z. B. die normale und die antitrope phototropische Krümmung, verlaufen in dieser Weise.

Die Stärke der antitropen Krümmung hängt, wie aus den Versuchsreihen, welche wir jetzt besprechen werden, deutlich hervorgeht, in sehr starkem Grade von der Intensität und von der Dauer der Beleuchtung ab. Wir wenden unsere Aufmerksamkeit zunächst denjenigen Versuchen zu, wo die Keimlinge sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt wurden. In den ersten drei Versuchsreihen wurden die Pflänzchen von oben her mit einer Intensität von 8 MK bestrahlt.

Versuchsreihe B 1. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von  $3\frac{1}{2}$  Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$3,1 \pm 0,53$
15 Sekunden	120	$0,7 \pm 0,44$
1 Minute	480	$-0,3 \pm 0,44$
4 Minuten	1920	$-0,8 \pm 0,45$
16 Minuten	7680	$-1,0 \pm 0,20$

Versuchsreihe B 2. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$3,4 \pm 0,29$
75 Sekunden	600	$0,8 \pm 0,55$
150 Sekunden	1200	$1,2 \pm 0,78$
5 Minuten	2400	$-1,2 \pm 0,55$
10 Minuten	4800	$-2,2 \pm 0,31$

Versuchsreihe B 3. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$6,0 \pm 0,52$
10 Minuten	4800	$-0,7 \pm 0,23$
1 Stunde	26800	$1,8 \pm 0,61$
2 Stunden	53600	$2,7 \pm 0,47$
3 Stunden	80400	$3,8 \pm 0,61$
4 Stunden	107200	$4,1 \pm 0,49$

Deutlicher als aus obigen Zahlen geht das Resultat dieser drei Versuchsreihen aus unserer Figur 4 hervor. Bevor wir uns darauf aber näher einlassen, müssen wir uns erst einmal mit einer Erscheinung beschäftigen, welche im ersten Momente



vielleicht überraschen dürfte. Wenn wir nämlich die Spitzenabweichungen der unbeleuchteten Kontrollkeimlinge in den verschiedenen Versuchsreihen miteinander vergleichen, so fällt uns sofort auf, daß diese nicht unerhebliche Differenzen zeigen. In der dritten Versuchsreihe ist die Spitzenabweichung z. B. fast zweimal so groß als in der ersten, während die Pflänzchen in beiden Fällen doch gleich lange horizontal lagen. Die Differenz würde vielleicht etwas kleiner ausgefallen sein, wenn man die Krümmung in der ersten Versuchsreihe ebenso wie in der dritten nach 4 Stunden aufgenommen hätte. Auch in diesem Fall würde sie aber, wie aus anderweitigen Erfahrungen

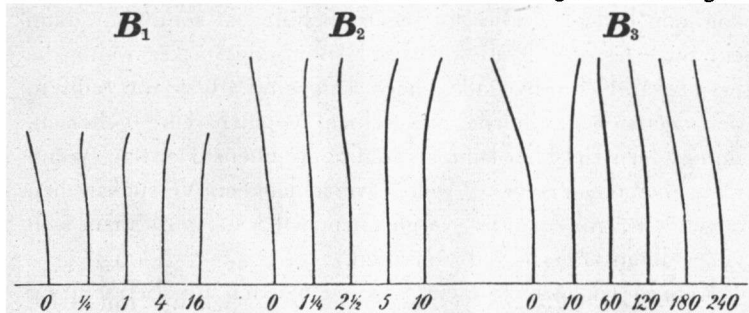


Fig. 4. Die Abhängigkeit der antigeotropischen Krümmung von der Dauer der Beleuchtung bei einer Intensität von 8 MK (Beleuchtung von oben her). Die Beleuchtungszeit ist in Minuten angegeben.

hervorgeht (vgl. weiter unten), ziemlich bedeutend gewesen sein. Die Ursache dieser Variabilität liegt nämlich hauptsächlich in der verschiedenen Länge der benutzten Keimlinge. Die Spitzenabweichung ist anfänglich bei den langen und den kurzen Keimlingen ungefähr gleich groß. Erst wenn die Krümmung sich bis zur Basis hin fortgepflanzt hat, tritt eine deutliche Verschiedenheit hervor. Bei den langen Keimlingen wächst die Spitzenabweichung noch geraume Zeit heran, während sie bei den kurzen jetzt bald ihren höchsten Wert erreicht. Dieser Unterschied liegt somit wohl hauptsächlich in der Länge der krümmungsfähigen Strecke. Diese ist bei den längeren Keimlingen ja immer bedeutend größer als bei den

kürzeren: die Krümmung kann sich bei ihnen somit viel weiter nach unten hin verschieben. Nehmen wir an, daß die Krümmungsstärke sich dabei nicht ändere, so muß die Spitzenabweichung bei ihnen selbstverständlich einen höheren Wert erreichen. Die Krümmungsstärke selbst scheint aber bei den kurzen Keimlingen nicht merkbar kleiner zu sein als bei den langen. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man den langen Keimling der Figur 4 auf transparentes Papier überzeichnet und diese Zeichnung so auf den kurzen Keimling dieser Figur legt, daß die basalen Teile der Krümmungen zusammenfallen; der kurze Keimling wird dann nahezu vollkommen bedeckt. Die Spitzenabweichung ist somit nur dann ein zuverlässiges Maß für die Krümmungsstärke, wenn die benutzten Keimlinge alle gleich lang sind. Das war nun in den Versuchen, welche zur selben Versuchsreihe gehörten, immer der Fall. Hier kann sie somit gute Dienste leisten. Wenn man aber die Versuche, welche verschiedenen Versuchsreihen angehören, miteinander vergleichen will, so muß man sich nach einem andern Maß umsehen.

Kehren wir nach diesem Exkurse wieder zur Betrachtung unserer Figur 4 zurück. Bei den beleuchteten Keimlingen können wir hier fast überall das Vorhandensein einer antitropen Krümmung konstatieren; nur bei Beleuchtungszeiten von 3 und 4 Stunden läßt diese sich nicht ohne weiteres erkennen. Die Größe der antitropen Krümmung steigt bei wachsender Beleuchtungszeit anfänglich rasch heran. Die Zunahme wird aber immer geringer und die antitrope Krümmung erreicht denn auch bald ein Maximum. Darauf geht sie wieder allmählich zurück. Wie lange die Beleuchtung bei dieser Lichtstärke aber fortgesetzt werden muß, damit die antitrope Krümmung ihren maximalen Wert erreicht, geht weder aus den obigen Tabellen noch aus der Figur mit genügender Sicherheit hervor. Wir werden aber, wie aus der folgenden Betrachtung hervorgeht, wohl nicht weit fehlgehen, wenn wir sie auf etwa 10 Minuten einschätzen.

Die Abweichung der Spitze hat sich in der Versuchsreihe B 1 nach einer Beleuchtung von 15 Sekunden um  $2,4 \text{ mm} \pm 0,69 \text{ mm}$  verringert, nach einer Beleuchtung von einer Minute dagegen um  $3,4 \text{ mm} \pm 0,69 \text{ mm}$ ; in der ersten Viertelminute ist der Einfluß der Beleuchtung somit deutlich stärker als während der darauf folgenden 45 Sekunden. Nach einer Beleuchtung von 4 Minuten hat die Abweichung der Spitze sich um  $3,9 \text{ mm} \pm 0,70 \text{ mm}$  verringert; hiervon kommt somit  $0,5 \text{ mm} \pm 0,64 \text{ mm}$  auf Rechnung der letzten drei Minuten, eine Änderung, welche, wie man sieht, innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Aus der Versuchsreihe B 2 geht aber hervor, daß eine Beleuchtung von 5 Minuten mehr Einfluß hat als eine Beleuchtung von  $1\frac{1}{4}$  Minute: die Differenz beträgt hier nämlich  $2,0 \text{ mm} \pm 0,78 \text{ mm}$ . Nach einer Beleuchtung von 10 Minuten ist die Abweichung der Spitze in dieser Versuchsreihe vielleicht noch etwas kleiner als nach 5 Minuten. Die Differenz beträgt hier  $1,0 \text{ mm} \pm 0,63 \text{ mm}$  sie kann somit nicht als vollkommen sichergestellt gelten. Nach einer Beleuchtung von 16 Minuten ist sie, wie aus der Versuchsreihe B 1 hervorgeht, wieder ungefähr ebensogroß als nach der Beleuchtung von 4 Minuten: der Differenz  $0,2 \text{ mm} \pm 0,50 \text{ mm}$  ist natürlich kein Wert beizulegen. Nach einer einstündigen Beleuchtung zeigt die Abweichung der Spitze sich dann deutlich größer und je länger die Beleuchtung jetzt fortgesetzt wird, um so mehr nähert sie sich wieder der Spitzenabweichung der unbeleuchteten Keimlinge. Doch ist sie bei einer Beleuchtung von 3 oder 4 Stunden noch deutlich schwächer; eine antitrope Krümmung ist hier aber, wie ich schon oben bemerkte, an der Spitze nicht mehr zu erkennen. Noch längere Beleuchtungszeiten sind nicht zulässig, da die Keimlinge dann schon während der Beleuchtung deutlich ergrünen, wodurch das Absorptionsvermögen sich notwendig ändern muß. Auch der Umschwung im Stoffwechsel, welchen die zugleich anfangende Assimilation der Kohlensäure herbeiführen muß, wird hier vielleicht seinen Einfluß bemerkbar machen.

Daß eine längerwährende Beleuchtung die antitrope Krüm-

mung weniger deutlich hervortreten läßt, geht obendrein auch aus den folgenden drei Versuchsreihen hervor.

Versuchsreihe B 4. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$5,5 \pm 0,28$
10 Minuten	4800	$1,7 \pm 0,17$
2 Stunden	53600	$2,2 \pm 0,19$

Versuchsreihe B 5. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von  $3\frac{1}{2}$  Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$3,5 \pm 0,29$
10 Minuten	4800	$0,4 \pm 0,31$
2 Stunden	53600	$2,6 \pm 0,19$

Versuchsreihe B 6. Beleuchtung von oben her mit 8 MK. Nach der Beleuchtung 30 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von  $3\frac{1}{2}$  Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Spitzenabweichung
—	—	$2,8 \pm 0,22$
10 Minuten	4800	$0,2 \pm 0,25$
2 Stunden	53600	$1,3 \pm 0,19$

Auch hier geht das Resultat wieder deutlicher aus der Figur hervor (Fig. 5). Nach einer Beleuchtung von 10 Minuten sieht man dort überall an der Spitze eine deutliche antitrope Krümmung; nach einer zweistündigen Beleuchtung läßt sich das Vorhandensein einer derartigen Krümmung aber kaum mit Sicherheit nachweisen. Im Vergleich mit den unbeleuchteten

Kontrollkeimlingen zeigen sie sich indessen wohl bedeutend schwächer gekrümmt. Was wir oben über die Krümmungsfähigkeit kurzer und langer Keimlinge bemerkten, finden wir auch hier wieder bestätigt: die langen Keimlinge zeigen eine weit größere Spitzenabweichung als die kurzen.

Da die Keimlinge in den oben beschriebenen Versuchsreihen immer von oben her beleuchtet wurden und die erhaltenen Resultate streng genommen nur für diese Beleuchtungsart Gültigkeit haben, werde ich zum Vergleich auch die Ergebnisse einiger Versuche mitteilen, worin die Pflänzchen seitlich beleuchtet wurden. Die Keimlinge standen hierbei während der Beleuchtung auf dem Tisch eines Klinostaten mit vertikaler Achse.

Versuchsreihe B 7. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit  $12\frac{1}{2}$  MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
2½ Minuten	1875	stark antitrop
5 Minuten	3750	stark antitrop
10 Minuten	7500	stark antitrop
20 Minuten	15000	stark antitrop

Die Resultate dieser Versuchsreihe stimmen sehr gut mit denjenigen der Versuchsreihen B 1 und B 2 überein. Das ist zunächst wohl merkwürdig, denn an denjenigen Stellen, wo

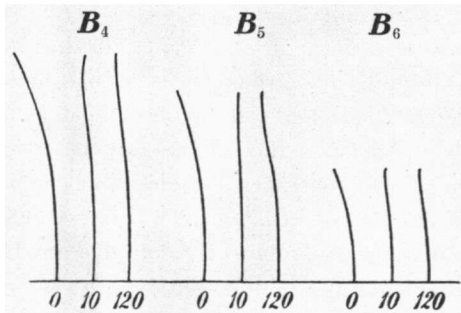


Fig. 5. Die Abhängigkeit der geotropischen Reaktion von der Dauer der Beleuchtung bei einer Intensität von 8 MK (Beleuchtung von oben her). Beleuchtungszeit 10 und 120 Minuten.

bei der seitlichen Beleuchtung der größte Teil der Lichtmenge absorbiert wird, herrscht bei einer Bestrahlung von oben her nahezu vollständige Finsternis, während umgekehrt bei einer Beleuchtung von oben her die stärkste Konzentration des Lichtes dort gefunden wird, wo dieses bei der seitlichen Beleuchtung am wenigsten durchdringt. Die hier vorgefundene Übereinstimmung im Verhalten der seitlich und von oben her beleuchteten Pflänzchen soll uns deshalb als eine Anzeige dafür gelten, daß die Empfindlichkeit der äußersten Spitze sich nicht wesentlich von derjenigen der anschließenden Zonen unterscheidet.

In den Versuchsreihen, welche wir jetzt etwas näher betrachten wollen, wurden die Keimlinge mit Licht von weit stärkerer Intensität bestrahlt.

Versuchsreihe B 8. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
1 Sekunde	250	sehr schwach antitrop
2 Sekunden	500	schwach antitrop
4 Sekunden	1000	ziemlich stark antitrop
8 Sekunden	2000	stark antitrop
16 Sekunden	4000	stark antitrop

Versuchsreihe B 9. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
30 Sekunden	7500	stark antitrop
1 Minute	15000	stark antitrop
2 Minuten	30000	antitrop
4 Minuten	60000	schwach antitrop

Versuchsreihe B 10. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 250 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
2½ Minuten	37500	antitrop
5 Minuten	75000	schwach antitrop
10 Minuten	150000	zweifelhaft antitrop
20 Minuten	300000	nicht antitrop

Versuchsreihe B 11. Während der Rotation seitlich beleuchtet mit 1000 MK. Nach der Beleuchtung 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden.

Beleuchtungszeit	Produkt MKS	Krümmung
—	—	normal
22½ Sekunden	22500	ziemlich stark antitrop
45 Sekunden	45000	antitrop
1½ Minuten	90000	schwach antitrop
3 Minuten	180000	zweifelhaft antitrop
6 Minuten	360000	nicht antitrop

Wenn wir die Ergebnisse der letzten vier Versuchsreihen mit denjenigen der Versuchsreihen B 1, B 2, B 3 und B 7 vergleichen, so fällt uns sofort eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung auf: der Einfluß der Beleuchtung zeigt sich bei den hohen Intensitäten, wenigstens solange die Lichtmenge ein gewisses Maß (etwa 7500 MKS) nicht überschreitet, nicht deutlich anders als bei den niedrigen Intensitäten. Unterhalb dieser Grenze können wir den Einfluß der Beleuchtung somit als eine Funktion der Lichtmenge betrachten. Inwieweit dieser Satz aber auch Gültigkeit hat für größere Lichtmengen läßt sich vorderhand noch nicht entscheiden. Wir werden aber bald

sehen, daß man bei den länger währenden Beleuchtungen den Zeitfaktor nicht vernachlässigen darf.

Daß eine antigeotropische Krümmung auch auftritt, wenn die Pflänzchen nicht vorher, sondern während ihres Aufenthalts in der Horizontallage beleuchtet werden, geht aus der folgenden Versuchsreihe hervor.

Versuchsreihe C 1. Die Pflänzchen wurden während eines Aufenthalts von 30 Minuten in der Horizontallage durch eine Lampe, welche sich in der Verlängerung ihrer longitudinalen Achse befand, bestrahlt. Die Aufnahme geschah nach einer Rotation von  $3\frac{1}{4}$  Stunden.

Intensität	Produkt MKS	Spitzenabweichung
20 MK	36000	—1,0
10 MK	18000	—1,0
5 MK	9000	—0,2
$2\frac{1}{2}$ MK	4500	0,4

Das Ergebnis dieser Versuche kann uns kaum befremden. Die Pflänzchen geraten ja schon sehr bald nach dem Anfang der Beleuchtung in derselben Lage als Pflänzchen, welche vorher in der Vertikallage von oben her beleuchtet wurden. Sie werden somit auch eine ähnliche Reaktionsart zeigen müssen.

In einigen Versuchen wurde der Einfluß einer nachträglichen Beleuchtung studiert. Die Keimlinge wurden dazu sofort nach ihrem Aufenthalt in der Horizontallage bestrahlt. Die Beleuchtung geschah dabei entweder von oben her oder seitlich: im letzteren Falle standen die Gefäße auf einem Klinostaten mit vertikaler Achse. Die Keimlinge waren während der Beleuchtung noch vollkommen gerade, so daß die auftretenden Gegenkrümmungen nicht auf eine ungleichseitige Einwirkung des Lichtes zurückgeführt werden können. Eine eventuell schon vorhandene Deformation der äußersten Spitze, welche sich der direkten Wahrnehmung noch entzieht, könnte vielleicht eine sehr geringe Abweichung herbeiführen: diese würde aber jedenfalls wohl innerhalb der Fehlergrenzen bleiben.



Versuchsreihe D 1. Vor oder nach einem Aufenthalt in der Horizontallage, welcher 20 Minuten dauerte, während 10 Minuten von oben her mit 8 MK bestrahlt (Produkt 4800 MKS). Kontrollkeimlinge unbeleuchtet. Nach der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Unbeleuchtet	$1,3 \pm 0,15$
Vorbeleuchtet	$-2,2 \pm 0,34$
Nachbeleuchtet	$-1,6 \pm 0,38$

Versuchsreihe D 2. Vor oder nach einem Aufenthalt in der Horizontallage, welcher 15 Minuten dauerte, während  $\frac{1}{2}$  Minute auf dem Klinostaten seitlich mit 250 MK bestrahlt (Produkt 7500 MKS). Kontrollkeimlinge unbeleuchtet. Nach der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Unbeleuchtet	normal
Vorbeleuchtet	stark antitrop
Nachbeleuchtet	antitrop

Wir sehen hier somit, daß auch eine nachträgliche Beleuchtung eine antigeotropische Krümmung hervorrufen kann. Diese bleibt aber vielleicht in Stärke hinter den Krümmungen, welche bei vorbeleuchteten Keimlingen wahrgenommen werden, zurück.

Da eine Beleuchtung unmittelbar vor oder nach dem Aufenthalt in der Horizontallage somit ebensogut eine antigeotropische Krümmung hervorruft wie eine Beleuchtung in der Horizontallage, so fragt es sich, ob diese Krümmung vielleicht auch hervortreten werde, wenn zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage eine gewisse Zeit verlaufe. Die folgenden Versuchsreihen sollen darüber Aufschluß geben. Diejenigen, welche mit dem Buchstaben F bezeichnet sind, beziehen sich auf Beleuchtungen, welche dem Aufenthalt in der Horizontallage vorangehen, während in der Versuchsreihe G1 die Beleuchtung erst einige Zeit nach dem Aufenthalt

in der Horizontallage stattfindet. Im letzteren Fall ist die geotropische Krümmung in dem Momente, worin die Beleuchtung anfängt, schon mehr oder weniger weit vorgeschritten. Eine Beleuchtung von oben her würde hier deshalb eine rein phototropische Krümmung, welche sich in keinerlei Hinsicht von der antigeotropischen Krümmung unterscheidet, hervorrufen, und ist somit nicht zulässig. Bei einer seitlichen Beleuchtung auf dem Klinostaten ist das Auftreten einer solchen Krümmung weniger zu befürchten. Ganz einwandfrei ist auch diese Methode nicht, da die konvexe Seite der Krümmung ja infolge seiner größeren Oberfläche etwas mehr Licht empfangen muß; die äußerste Spitze, welche die empfindlichste Stelle der Koleoptile ist, wird an dieser Seite aber etwas weniger stark beleuchtet.

Versuchsreihe F 1. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung 0 bis 30 Minuten vertikal. Darauf während 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort horizontal	$-2,2 \pm 0,34$
Nach 10 Minuten horizontal	$-1,1 \pm 0,22$
Nach 20 Minuten horizontal	$-0,5 \pm 0,26$
Nach 30 Minuten horizontal	$0,1 \pm 0,12$
Unbeleuchtet	$1,3 \pm 0,15$

Versuchsreihe F 2. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung 0 bis 60 Minuten vertikal. Darauf während 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort horizontal	$-1,5 \pm 0,37$
Nach 10 Minuten horizontal	$-0,9 \pm 0,36$
Nach 20 Minuten horizontal	$-0,2 \pm 0,25$
Nach 30 Minuten horizontal	$0,1 \pm 0,22$
Nach 60 Minuten horizontal	$0,5 \pm 0,23$
Unbeleuchtet	$1,5 \pm 0,33$

Versuchsreihe G 1. Während 15 Minuten in der Horizontal-lage. Sodann 0 bis 45 Minuten vertikal. Darauf während  $\frac{1}{2}$  Minute auf dem Klinostaten mit 250 MK beleuchtet. Nach der Beleuchtung wird die Achse des Klinostaten horizontal gelegt. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

Sofort beleuchtet	antitrop
Nach 15 Minuten beleuchtet	nicht antitrop
Nach 30 Minuten beleuchtet	nicht antitrop
Nach 45 Minuten beleuchtet	nicht antitrop

Bei den nachträglich beleuchteten Keimlingen darf zwischen dem Aufenthalt in der Horizontallage und der Beleuchtung so-

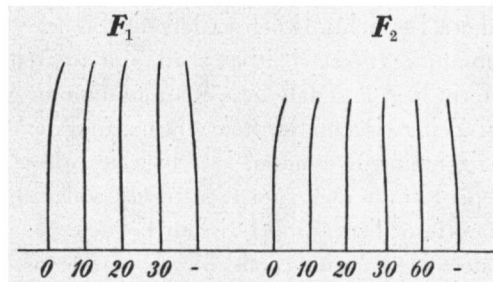


Fig. 6. Während 10 Minuten von oben her mit 8 MK beleuchtet. Nach 0, 10, 20, 30 oder 60 Minuten horizontal. 20 Minuten in der Horizontallage —, unbeleuchtete Kontrollpflänzchen.

mit nur sehr wenig Zeit verlaufen: wird die Beleuchtung eine Viertelstunde aufgeschoben, so läßt die antigeotropische Krümmung sich schon nicht mehr einwandfrei nachweisen. Wenn die Beleuchtung dem Aufenthalt in der Horizontallage vorangeht, so darf wohl etwas mehr Zeit zwischen beiden verlaufen: je länger die Pflänzchen aber nach der Beleuchtung vertikal stehen, um so schwerer fällt es, das Vorhandensein der anti-geotropischen Krümmung zu erkennen.

Das Resultat der Versuchsreihen  $F_1$  und  $F_2$  findet man außerdem in der Fig. 6 wiedergegeben. Bei einer näheren

Betrachtung dieser Figur, besonders bei einer Vergleichung mit der Fig. 4, welche ebenfalls die Resultate einer Vorbeleuchtung mit 8 MK darstellt, fällt es auf, daß die Keimlinge ziemlich bedeutende Verschiedenheiten in der Form der Krümmung hervortreten lassen. Wurden sie sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt, so zeigen sie immer zwei entgegengesetzte Krümmungen, deren Maxima ziemlich weit auseinander liegen. Diese S-förmige Biegung kann nun zwar auch auftreten, wenn die Keimlinge erst während einiger Zeit vertikal standen: sie ist in diesem Fall aber stets weniger deutlich. Die beiden Krümmungen liegen hier nämlich dichter beieinander und treten überdem weniger stark hervor: die obere Krümmung ist im allgemeinen selbst bedeutend schwächer.

Eine nähere Betrachtung lehrt, daß die Stelle, wo die antitrope Krümmung zuerst sichtbar wird, um so weiter von der Spitze entfernt liegt und daß diese Krümmung um so schwächer ist, je mehr Zeit zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage verlaufen ist. Je weiter die Zone, worin die antitrope Krümmung zuerst auftreten soll, nun aber von der Spitze entfernt liegt, um so dichter liegt sie dem Maximum der normalen Krümmung und um so stärker ist somit die Krümmung in entgegengesetztem Sinne, welche sie überwinden muß, bevor sie öffentlich zutage treten kann. Da sie selbst außerdem zugleich schwächer wird, ist sie schon in ziemlich geringer Entfernung von der Spitze dazu nicht mehr imstande: ihre Anwesenheit läßt sich dann allein in einer mehr oder weniger ansehnlichen Abschwächung und Deformierung der normalen Krümmung erkennen.

Die Resultate dieser Versuchsreihen sind besonders von Bedeutung für die Beurteilung der Krümmungen, welche nach einer Vorbeleuchtung von längerer Dauer hervortreten. Eine Beleuchtung solcher Art kann man sich ja zusammengesetzt denken aus aufeinander folgenden Beleuchtungen von kürzerer Dauer, wovon die ersteren somit mehr oder weniger lange vor dem Aufenthalt in der Horizontallage stattfinden. Diese sind

also den Beleuchtungen, deren Einfluß wir oben kennen lernten, direkt vergleichbar. Es läßt sich also vermuten, daß die antitrope Krümmung in diesem Fall schwächer als sonst sein wird und daß sie sich zugleich über eine größere Strecke ausdehnen werde. Von einem solchen Verhalten finden sich in meinen Versuchen wohl Andeutungen; zu einer einwandfreien Beweisführung reicht das vorhandene Material aber nicht aus.

### Zusammenfassung.

1. Wenn die Keimlinge von *Avena* vor ihrem Aufenthalt in der Horizontallage während einiger Zeit beleuchtet werden, so wird die normale geotropische Krümmung durch eine antitrope Krümmung gefolgt. Dasselbe Verhalten findet man, wenn die Beleuchtung während des Aufenthaltes in der Horizontallage oder unmittelbar nachher stattfindet. Zur Unterscheidung von anderen antigeotropischen Krümmungen deuten wir diese als die photogene antigeotropische Krümmung an.

2. Sind die Keimlinge unmittelbar vor dem Aufenthalt in der Horizontallage beleuchtet worden, so wird die antitrope Krümmung zuerst an der Spitze sichtbar und pflanzt sich dann von dorthier zur Basis hin fort. Sie zeigt in diesem Fall somit denselben Verlauf wie die normale geotropische, die normale phototropische und die antiphototropische Krümmung.

3. Werden die Pflänzchen nicht sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt, so zeigt die antitrope Krümmung sich nicht an der Spitze, sondern an einer Stelle, welche um so weiter von der Spitze entfernt liegt, je mehr Zeit zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage verlaufen ist; die Krümmungsstärke ist zugleich um so geringer. Auch in diesem Fall verschiebt die Krümmung sich mit der Zeit zur Basis hin.

4. Die Größe der photogenen antigeotropischen Krümmung hängt in starkem Grade von der Dauer und der Intensität der Beleuchtung ab. Soweit unsere Erfahrung geht, kann sie als eine Funktion der Lichtmenge betrachtet werden. Die graphi-

sche Darstellung dieser Beziehung bildet eine Optimumkurve. Es wurde aber im Zusammenhang mit den unter 3 verzeichneten Resultaten darauf hingewiesen, daß bei einer lange währenden Beleuchtung mit schwachem Licht die Stärke der antitropen Krümmung hinter der Erwartung zurückbleiben muß.

### **Nähere Betrachtungen über die antigeotropische Krümmung beleuchteter Keimlinge.**

Die Untersuchungen über den Phototropismus und die Photowachstumsreaktion haben uns gezeigt, daß in der Pflanze ein lichtempfindliches System vorhanden sein muß, dessen jeweiliger Zustand für die Schnelligkeit des Wachstums von ausschlaggebender Bedeutung ist. In meiner „Theorie des Phototropismus“ wurde dieses System einer näheren Betrachtung unterworfen. Es wurde darauf hingewiesen, daß das lichtempfindliche Organ nicht als Ganzes reagiert, sondern daß darin eine mehr oder weniger bedeutende Zahl selbständig reagierender Teile, welche von mir mit dem Namen Phototroponen belegt wurden, vorhanden sein muß. In diesen Phototroponen sind dann die lichtempfindlichen Teilchen enthalten, welche durch die Beleuchtung vernichtet oder verdrängt werden und welche sich darauf, wie wir annehmen müssen, im Stoffwechsel aufs neue bilden. Unter der weiteren Annahme, daß die Wachstumsschnelligkeit durch die Zahl dieser Teilchen bedingt wird (sei es auch, daß die betreffende Schnelligkeit sich immer erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit zeigt), konnten wir dann alle bis jetzt beobachteten Erscheinungen zur Genüge erklären. Da es sich nun bei den Änderungen, welche die Beleuchtung in der geotropischen Reaktion hervorruft, ebenfalls um Änderungen der Wachstumsschnelligkeit handelt, ist es nicht unwahrscheinlich, daß diese Teilchen auch hier eine Rolle spielen. Es wird somit unsere nächste Aufgabe sein, nachzusehen, ob die Änderung der geotropischen Reaktion sich tat-

sächlich aus den Änderungen, welche die Beleuchtung in der Wachstumsschnelligkeit hervorruft, erklären läßt. Die hierzu erforderlichen Daten entnehme ich meiner „Theorie des Phototropismus“.

Auf welche Weise die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen sich während der Beleuchtung ändern wird, läßt sich mit Hilfe der beiden Kurven, welche man in der Fig. 4 der genannten Abhandlung nebeneinander dargestellt findet, ziemlich genau bestimmen. Für Beleuchtungen mit 5,5, 12,1, 25 und 100 MK kann man es auch ohne weiteres der Fig. 1 entnehmen. Mit Hilfe der Fig. 4 läßt sich ebenfalls leicht nachgehen, auf welche Weise die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen nach Ablauf der Beleuchtung wieder heranwächst. Genauere Bestimmungen sind indessen für unseren Zweck überflüssig. Es genügt uns, zu wissen, daß die Zahl der lichtempfindlichen Teilchen während der Beleuchtung mehr oder weniger schnell abnimmt und daß sie nach Ablauf der Beleuchtung wieder langsam zu ihrem ursprünglichen Wert zurückkehrt.

Betrachten wir nun zunächst den Fall, daß die Pflänzchen sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt werden. Während der Periode, worin die Krümmung anwächst, ist die Wachstumsschnelligkeit dann in mehr oder weniger erheblichem Grade herabgesetzt. Da sie aber nicht auf diesem niedrigen Wert stehen bleibt, muß sie in der Periode, worin sonst der Ausgleich der Krümmung stattfindet, wieder größer sein. Welchen Einfluß wird diese Änderung der Wachstumsschnelligkeit nun auf den Ablauf dieser Prozesse ausüben? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir die geotropische Reaktion erst etwas näher analysieren.

Da der hemmende Einfluß, welchen die longitudinale Komponente der Schwerkraft auf das Wachstum ausübt, infolge des Aufenthalts in der Horizontallage für einige Zeit teilweise aufgehoben ist, wird die Wachstumsschnelligkeit in der Periode, worin die Krümmung zustande kommt, eine geringe Beschleunigung erfahren. Da diese indessen nur wenig zu bedeuten hat,

werden wir sie hier der Einfachheit halber vernachlässigen und das Gesamtwachstum während dieser Periode somit als ungeändert betrachten. Dann muß der Wachstumsbeschleunigung, welche während des Anwachsens der Krümmung an der Unterseite auftritt, aber auch notwendig eine gleich starke Wachstumshemmung an der Oberseite gegenüberstehen. Wird das Pflänzchen nach seinem Aufenthalt in der Horizontallage wieder einfach vertikal gestellt, so kehrt die Wachstumsschnelligkeit nach einiger Zeit wieder an beiden Seiten zu ihrem ursprünglichen Wert zurück. Kommt das Pflänzchen auf den Klinostat, so wird die Wachstumsschnelligkeit zwar an beiden Seiten periodischen Schwankungen unterworfen sein, im Mittel wird sie aber ebenfalls der ursprünglichen Schnelligkeit gleich sein. Durch das Fortschreiten des Wachstums wird der Krümmungsbogen sich dann naturgemäß abflachen müssen. Dadurch kann eine schwache Krümmung für das unbewaffnete Auge wohl unsichtbar werden; das ziemlich schnelle Verschwinden einer stärkeren Krümmung läßt sich aber auf diesem Wege nicht verstehen. Hier muß somit noch ein anderer Faktor im Spiel sein und diesen hat man gewöhnlich in dem sogenannten Autotropismus gefunden. Meines Erachtens kann man diesen Begriff, woran bis jetzt keine klare Vorstellungen verbunden wurden, indessen sehr gut entbehren.

Es kommt mir vor, daß wir den Ausgleich der Krümmung in den höheren Zonen nicht nur hier, sondern auch bei anderen Krümmungsreaktionen, welche auf einer ähnlichen Weise verlaufen, in Zusammenhang mit der Reizleitung betrachten müssen. Ich gründe das darauf, daß der Ausgleich der Krümmung in einer höheren Zone in all diesen Fällen mit einem Anwachsen der Krümmung in der anschließenden tieferen Zone zusammengeht. Auf diese Weise verschiebt die Krümmung sich stets mehr basalwärts, bis sie schließlich in der Zone, welche an den ausgewachsenen Basalteil grenzt, durch das Erlöschen des Wachstums fixiert wird. Ich stelle mir nun vor, daß zwischen einer gekrümmten Zone und den noch wachsenden, weniger



stark oder gar nicht gekrümmten Zonen, welche basalwärts dabei anschließen, ein Austausch von Stoffen, von denen ein hemmender oder beschleunigender Einfluß auf das Wachstum ausgeht, stattfindet. Der Transport dieser Stoffe muß dann, wie aus den bekannten Befunden von Boysen Jensen und Arpad Paál hervorgeht, auf dem Wege der Diffusion und hauptsächlich in longitudinaler Richtung vor sich gehen. Es würde mich zu weit führen, diese Auffassung hier in Besonderheiten auszuarbeiten<sup>1</sup>; trifft sie aber das Richtige, so hat man hier einen Prozeß vor sich, der auf einen vollkommenen Ausgleich jedweder Krümmung, welche noch nicht durch das Erlöschen des Wachstums fixiert ist, hinzielt. Eine antitrope Krümmung kann auf diese Weise somit nicht zustande kommen. Die Erklärung dieser Erscheinung müssen wir anderswo suchen.

Wir müssen jetzt somit wieder zu den Änderungen, welche der Aufenthalt in der Horizontallage und die Rückkehr in den Vertikalstand oder eventuell die Rotation um die horizontale Klinostatenachse in der Wachstumsschnelligkeit hervorrufen, zurückkehren. Beachten wir nun, daß die Tendenz zur Bildung einer Krümmung bei einer etiolierten Pflanze schließlich schwindet, indem die Wachstumsschnelligkeit im Vertikalstand oder auf dem Klinostaten wieder an beiden Seiten zum ursprüng-

<sup>1</sup> Ich möchte hier noch einmal darauf hinweisen, daß es meines Erachtens somit keine spezifisch phototropische und keine spezifisch geotropische Reizleitung gibt. Der einzige Grund, welcher bis jetzt für die Existenz einer spezifisch phototropischen Reizleitung angeführt wurde, das Verhalten der Keimlinge der Paniceen, wo eine Beleuchtung der Spitze eine Krümmung des Basalteils hervorruft, kann keineswegs als zwingend betrachtet werden. Es wäre sehr gut möglich, daß hier doch in der Spitze eine Krümmung aufträte, daß diese aber dem unbewaffneten Auge unsichtbar bliebe, indem sie sich so schnell basalwärts verschöbe, daß von einer einigermaßen beträchtlichen Summation in der Spitze nicht die Rede sein könnte. Einer Summation im Basalteil stände aber nichts im Wege und hier könnte sich somit sehr gut eine Krümmung bilden, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar wäre. Diese Auffassung findet eine Stütze in der Tatsache, daß diese Krümmung nur bei langwährenden Beleuchtungen auftritt, also unter Umständen, welche einer Summation im Basalteil besonders günstig sind.

lichen Wert zurückkehrt, so liegt der Schluß uns nahe, daß sie bei den beleuchteten Keimlingen nicht sofort an beiden Seiten denselben Wert erreicht, sondern daß sie an der ursprünglichen Oberseite zunächst zu einem Wert ansteigt, welcher höher ist als derjenige, bis zu welchem sie in der Unterseite herabsinkt. Es kommt mir vor, daß dieses Verhalten sich am einfachsten verstehen läßt, wenn wir annehmen, daß an der Schnelligkeit der Zunahme gewisse Grenzen gesetzt sind. Man sollte erwarten, daß die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite sich aus der Zunahme, welche das Wachstum auch sonst nach dem Aufhören der Beleuchtung erfährt, und der Zunahme, welche bei einer unbeleuchteten Pflanze infolge des Aufenthalts in der Horizontallage an dieser Seite auftritt, durch eine einfache Addition berechnen lassen würde. Wenn obige Annahme nun aber richtig ist, könnte die Zunahme sehr gut kleiner ausfallen: die Wachstumsschnelligkeit würde dann somit an dieser Seite hinter der Erwartung zurückbleiben. An der Oberseite würde die Abnahme der Wachstumsschnelligkeit sich dagegen durch Subtraktion aus der Abnahme, welche das Wachstum einer unbeleuchteten Pflanze infolge ihres Aufenthalts in der Horizontallage an dieser Seite erfährt, und der Zunahme, welche es bei einer beleuchteten aber nicht horizontal gelegten Pflanze zeigt, ohne weiteres berechnen lassen. Wenn das Pflänzchen nun vertikal gestellt wird, so würde die Wachstumsschnelligkeit an der Oberseite selbstverständlich zum selben Wert, welchen sie bei der beleuchteten, aber nicht horizontal gelegten Pflanze hat, heranwachsen, an der Unterseite würde sie aber rasch unterhalb dieses Wertes, wovon sie hier ja weniger weit entfernt wäre, als man erwartet haben würde, herabsinken müssen. Hiermit wären dann die Bedingungen für die Bildung einer antitropen Krümmung verwirklicht. Erst nach und nach würde die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite dann wieder heransteigen und damit würden die Bedingungen für ein weiteres Anwachsen der antitropen Krümmung verschwinden. Sie würde sich dann in der betreffenden Zone auf der gewöhnten

Weise ausgleichen müssen, sich zugleich aber basalwärts verschieben.

Die Figuren 7 und 8 dienen zur Verdeutlichung der hier vorgetragenen Auffassung. Fig. 7 soll die geotropische Reaktion einer etiolierten Pflanze darstellen. Auf die Abszisse ist die Zeit abgetragen, auf die Ordinate die Wachstumsschnelligkeit; die ausgezogene Linie stellt die Wachstumsschnelligkeit der Unterseite, die punktierte Linie diejenige der Oberseite dar.

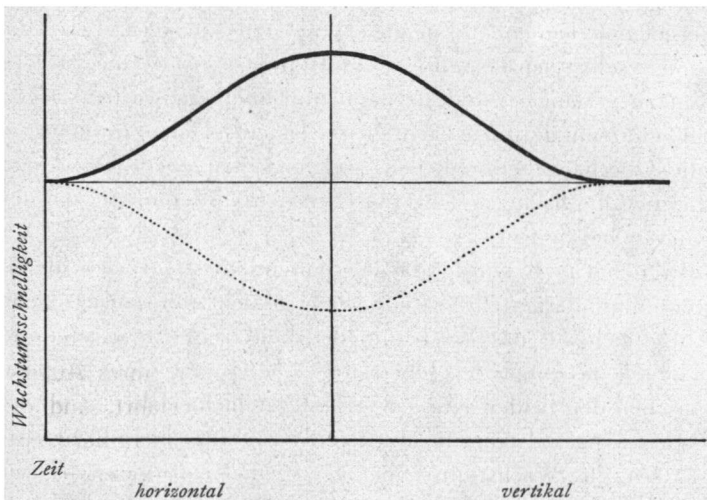


Fig. 7. Geotropische Reaktion einer etiolierten Pflanze. Erklärung im Text.

Die Oberfläche, welche zwischen diesen beiden Kurven eingeschlossen ist, muß somit ein Maß für die Stärke der Krümmung sein. Die Werte der Ordinaten sind ziemlich willkürlich gewählt: einwandfreie Daten über den Verlauf der geotropischen Reaktion stehen uns leider noch immer nicht zur Verfügung. In der Figur wurde aber dasjenige, was wir hiervon wissen, zum Ausdruck gebracht. Wir sehen dort, daß die Schnelligkeit, womit die Krümmung anwächst, zunächst langsam, dann schneller und endlich, wenn der Einfluß des Ausgleichsbestrebens sich bemerkbar zu machen anfängt, wieder

langsamer zunimmt<sup>1</sup>. Auch wenn die Pflanze wieder vertikal gestellt ist, muß die Krümmung zunächst noch ein wenig anwachsen; die Zunahme wird aber immer kleiner und schwindet zuletzt gänzlich. Mit dem Einfluß des Ausgleichsbestrebens wurde hier keine Rechnung gehalten, da es nach dem oben Gesagten in der Richtung der Krümmung ja keine Änderung hervorrufen kann und seine Berücksichtigung der Übersichtlichkeit in diesem Teil der Figur nur schaden würde. Wollte man ihm aber Rechnung tragen, so hätte man die Neigung der beiden Linien nur in gleichem Grade zu vergrößern, die Linien selbst jenseits ihres Schnittpunktes noch eine Strecke weit zu verlängern und sie dann mit einem schwachen Bogen zur Horizontale zurückkehren zu lassen. Dabei müßten sie eine Oberfläche einschließen, welche genau ebensogroß wäre wie die Oberfläche, welche zwischen den vorderen Stücken der Kurven liegen würde.

In der Fig. 8 wurde das Verhalten eines vorbeleuchteten Keimlings dargestellt. Auch hier bezieht die ausgezogene Kurve sich auf das Wachstum der Unterseite, die punktierte sich auf dasjenige der Oberseite. Die dünne Linie, welche zwischen den beiden Kurven verläuft, stellt hier aber nicht wie in der vorigen Figur die mittlere Wachstumsschnelligkeit dar, sondern die Wachstumsschnelligkeit einer zur gleichen Zeit beleuchteten Kontrollpflanze, welche nicht horizontal gelegt wurde. Man sieht in der Figur, wie die Wachstumsschnelligkeit, welche anfangs natürlich geringer ist als in der Fig. 7, allmählich größer wird. An der Unterseite nimmt sie aber nicht so stark zu, wie man erwarten würde (man erkennt das daran, daß die Entfernung von der dünneren Linie hier kleiner

<sup>1</sup> Bei einem länger währenden Aufenthalt in der Horizontallage muß die Krümmungsschnelligkeit hierdurch schließlich konstant werden. Das das wirklich zutrifft, geht aus den Befunden von Tröndle und Lundegårdh hervor und läßt sich überdem (man vergleiche dazu die Betrachtungen im ersten Paragraphen) aus den bekannten Kompensationsversuchen Guttensbergs leicht ableiten.

ist als in der vorigen Figur) und deshalb muß sie hier auch, wenn die Pflanze vertikal gestellt wird, unterhalb der dünneren Linie herabsinken. An der Oberseite aber, wo sie sich fortwährend in der richtigen Entfernung von der dünneren Linie gefunden hat, steigt sie nach der Rückkehr in den Vertikalstand allmählich zu dieser Linie heran. Sie wird somit größer als an der Unterseite und da die vorhandene Krümmung inzwischen ausgeglichen wird, kann die antitrope Krümmung schließlich hervortreten. Auch hier wurde der Einfluß des

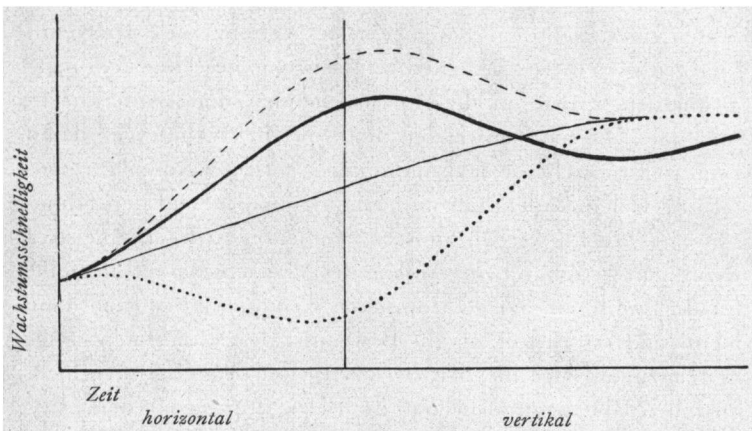


Fig. 8. Geotropische Reaktion einer vorbeleuchteten Pflanze. Die gestrichelte Linie gibt an wie die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite zugenommen haben würde, wenn der Zunahme keine Grenze gestellt wäre.

Ausgleichsbestrebens der Übersichtlichkeit wegen in der Figur vernachlässigt. Wollte man ihn eintragen, so müßte man in derselben Weise wie oben eine zweite Oberfläche konstruieren, welche nun aber etwas größer ausfallen müßte als die erste und deshalb noch von einer dritten Oberfläche gefolgt werden müßte, welche ebensogroß wäre wie die Differenz der beiden andern Oberflächen.

Bei der hier gegebenen Erklärung ist es somit nicht die Herabsetzung des Wachstums, welche das Auftreten der anti-geotropischen Krümmung möglich macht, sondern es ist die

Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nach dem Aufhören der Beleuchtung, welche als der ausschlaggebende Faktor betrachtet werden muß. Ist das richtig, so wird diese Krümmung nicht auftreten können, wenn die Herabsetzung der Wachstumsschnelligkeit nicht von einer Zunahme gefolgt wird. Um diesen Zustand zu erhalten, muß man die Beleuchtung auch während des Aufenthalts in der Horizontallage und noch geraume Zeit nachher mit derselben Intensität fortsetzen. Die Ausführung solcher Versuche bringt einige Schwierigkeiten mit. Da wir uns für die Beleuchtung in der Horizontallage am besten einer Lichtquelle, welche in der Verlängerung der Keimlinge aufgestellt ist, bedienen, müssen wir diese Beleuchtungsart natürlich auch in der vorhergehenden und in der nachfolgenden Periode anwenden und da die Keimlinge, damit keine geotropischen Rückkrümmungen auftreten können, jedenfalls nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gebracht werden müssen, eignet es sich am meisten, wenn man sie schon beim Anfang des Versuchs darauf hinstellt: für die Induktion der geotropischen Krümmung hat man dann nichts anderes zu tun, als die Bewegung des Klinostaten einige Zeit anzuhalten. Eine Schwierigkeit, welche sich leider nicht umgehen läßt, liegt darin, daß die Beleuchtung nach dem Auftreten der geotropischen Krümmung nicht mehr als allseitig gleich stark gelten kann: die konvexe Seite empfängt ja mehr Licht als die konkave Seite. Hierdurch könnte vielleicht eine phototropische Krümmung entstehen, welche sich in nichts von einer antigeotropischen Krümmung unterscheiden würde: in meinen Versuchen, worin Lichtintensitäten von 12,5 MK und 100 MK zur Verwendung kamen, war aber 2½ Stunde nach dem Aufenthalt in der Horizontallage noch keine Spur einer solchen Krümmung zu erkennen. (Bei Keimlingen, welche fortwährend dem diffusen Tageslicht ausgesetzt sind, bleibt das Auftreten der antitropen Krümmung ebenfalls aus). Der Ausfall dieser Versuche kann somit als eine Stütze für unsere Auffassung betrachtet werden.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die photogene, antigeotropische Krümmung sich nicht aus der Herabsetzung des Wachstums infolge der Beleuchtung, sondern aus der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit, welche nach dem Aufhören der Beleuchtung eintritt, erklären läßt. Wir müssen dabei aber annehmen, daß der Schnelligkeit dieser Zunahme gewisse Grenzen gesetzt sind.

### Der Einfluß einer einseitigen Beleuchtung.

Es ist jetzt, nachdem wir unsere Untersuchungen über den Einfluß, welche eine allseitige Beleuchtung auf die geotropische Reaktion ausübt, zum Abschluß gebracht haben, an der Zeit einmal nachzusehen, ob die Erscheinungen, welche bei einer einseitig beleuchteten Pflanze nach ihrem Aufenthalt in der Horizontallage auftreten, sich mit Hilfe der erhaltenen Resultate erklären lassen.

Da wir bei unseren Untersuchungen über den Einfluß der allseitigen Beleuchtung nun gefunden haben, daß eine kleine Lichtmenge die geotropische Reaktion nicht merkbar beeinflusst, werden wir bei der Verwendung einer schwachen einseitigen Beleuchtung erwarten müssen, daß die Änderung des Wachstums, welche dadurch hervorgerufen wird, sich ohne weiteres mit der Wachstumsänderung, welche infolge des Aufenthaltes in der Horizontallage auftritt, kombinieren wird. Wären die Krümmungen, welche diese Wachstumsänderungen jede für sich hervorgerufen haben würden, in derselben Ebene aufgetreten, so muß die Krümmung, welche jetzt infolge ihrer Kombination auftritt, selbstverständlich ebenfalls in dieser Ebene liegen; ihre Größe wird außerdem, wenigstens wenn die Krümmungen jede für sich nicht zu stark gewesen wären, je nachdem sie in derselben oder in entgegengesetzter Richtung aufgetreten sein würden, ihrer Summe oder ihrer Differenz gleich sein müssen. Das trifft nun, wie ich in meiner vorläufigen Mitteilung bereits zeigen konnte, tatsächlich zu.

Dieses Ergebnis ist scheinbar im Widerspruch mit einem Resultate, das früher von Frau Rutten-Pekelharing<sup>1</sup> erhalten wurde. Diese fand nämlich, daß eine Beleuchtung mit zwei drittel der Lichtmenge, welche eine eben sichtbare phototropische Krümmung hervorruft, und ein Aufenthalt in der Horizontallage während zwei drittel der Zeit, welche nötig ist um eine gleich starke geotropische Krümmung zu erhalten, zusammen nicht imstande sind, um eine sichtbare Krümmung hervorzurufen. Aus diesem Befunde, welcher an sich vollkommen richtig ist, schloß sie nun, daß hier keine Summation stattfindet und da eine Zustandsänderung, welche eine dem unbewaffneten Auge eben sichtbare Reaktion hervorruft, damals mit Unrecht als Reizschwelle angedeutet wurde, formulierte sie diesen Schluß folgendermaßen: unterschwellige Licht- und Schwerkraftreize summieren sich nicht. In dieser Form wurde es in den folgenden Jahren in der einschlägigen Literatur dann oft zitiert. Es fragt sich nun aber, ob der Schluß, daß hier keine Summation stattfindet, tatsächlich berechtigt ist. Ich werde jetzt zeigen, daß es nicht der Fall ist.

In den Versuchen Frau Rutten-Pekelharing's fanden die Beleuchtung und der Aufenthalt in der Horizontallage entweder zu gleicher Zeit oder unmittelbar nacheinander statt. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Pflänzchen einfach vertikal gestellt. Unter diesen Umständen hat die phototropische Krümmung in dem Momente, worin die geotropische Krümmung ihren maximalen Wert erreicht, nur eine sehr geringe Größe, während diese bereits nahezu verschwunden ist, wenn die phototropische Krümmung ihren maximalen Wert erreicht. Diesen Änderungen in der Krümmungsstärke wurde nun aber in den Versuchen Frau Rutten-Pekelharing's keine Rechnung getragen. Tut man das wohl,

<sup>1</sup> Rutten-Pekelharing, C. J., Rec. d. trav. bot. Néerlandais. Vol. 7, 1910.



so wird man sofort erkennen müssen, das von einer vollständigen Summation in dem Sinne, daß die resultierende Krümmung der Summe der beiden Krümmungen in ihrer maximalen Größe gleich sein würde, hier gar nicht die Rede sein kann.

Man könnte nun mit geeigneten Hilfsmitteln vielleicht nachweisen, daß eine Beleuchtung mit so geringer Lichtmenge und ein Aufenthalt in der Horizontallage von so kurzer Dauer, wie sie in den Experimenten Frau Rutten-Pekelharings zur Verwendung kamen, tatsächlich zusammen eine Krümmung ergeben, deren Größe von Moment zu Moment der Erwartung entsprechen würde. Seitdem es sich aber gezeigt hat, daß diese schwachen Beleuchtungen und kurzen Aufenthalte in der Horizontallage Krümmungen hervorrufen, welche zwar für das bloße Auge nicht wahrnehmbar sind, sich im Übrigen aber nicht wesentlich von stärkeren Krümmungen unterscheiden, ist es nicht mehr nötig, diese mühselige Arbeit zu unternehmen. Wenn es uns nur gelingt die Summation für Krümmungen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar sind, zu erweisen, so ist die Frage zugleich für die kleineren Krümmungen entschieden. Das ist somit unsere nächste Aufgabe.

Will man, daß die beiden Krümmungen ungefähr zu gleicher Zeit ihre maximale Größe erreichen, so muß man die Pflänzchen, wie aus einigen Versuchen, welche ich speziell zur Lösung dieser Frage unternommen habe, hervorging, etwa 50 Minuten nach der Beleuchtung in die Horizontallage bringen. Das geschah in den Versuchsreihen, deren Ergebnisse ich jetzt mitteilen werde. Es kamen hier stets zu gleicher Zeit sechs Gefäße mit Keimlingen zur Verwendung. Vier dieser Gefäße wurden beleuchtet: drei mit einer und derselben Lichtmenge und eines mit der doppelten Lichtmenge. Letzteres und eines von den drei anderen wurden ausschließlich beleuchtet; die zwei anderen kamen nach 50 Minuten in die Horizontallage, das eine mit der beleuchteten Seite nach oben, das zweite mit der beleuchteten Seite nach unten. Die zwei unbeleuchteten Gefäße wurden ebenfalls horizontal gelegt, das eine während

derselben Zeit als die beleuchteten Gefäße, das andere doppelt so lang; die beleuchteten Gefäße blieben zwanzig Minuten in der Horizontallage. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Pflänzchen einfach vertikal gestellt. Die Aufnahme geschah zwei Stunden nach der Beleuchtung oder 50 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage. Das Protokoll der Versuchsreihe H2 findet man auf der Tafel IX in etwas verkleinertem Maßstabe reproduziert.

In den nachstehenden Tabellen ist als Maß für die Größe der Krümmung überall die mittlere Abweichung der äußersten Spitze aus dem Vertikalstande angegeben. Da die betreffenden Krümmungen hier stets ziemlich schwach sind, ist gegen die Verwendung dieses Maßes wohl kein ernstliches Bedenken zu erheben. Hinter der mittleren Abweichung findet man stets deren Mittelfehler verzeichnet. Die Beleuchtung mit der doppelten Lichtmenge wurde überall mit 2l, die Beleuchtung mit der einfachen Lichtmenge mit l, der Aufenthalt in der Horizontallage während 20 Minuten mit h, während 40 Minuten mit 2h angegeben; l + h bedeutet, daß die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinaufschaute, l — h, daß sie nach unten gekehrt war.

Versuchsreihe H 1. Einseitige Beleuchtung während 4 bzw. 8 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 bzw. 80 MKS.

2l	l	l—h	l+h	h	2h
2,9±0,16	2,6±0,16	1,7±0,13	3,8±0,18	1,3±0,25	2,3±0,22

Versuchsreihe H 2. Einseitige Beleuchtung während 5 bzw. 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 50 bzw. 100 MKS.

2l	l	l—h	l+h	h	2h
3,6±0,22	3,6±0,22	2,1±0,13	5,0±0,29	1,3±0,15	3,1±0,22

Versuchsreihe H 3. Einseitige Beleuchtung während 6 bzw. 12 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 60 bzw. 120 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
$3,2 \pm 0,20$	$3,3 \pm 0,17$	$1,8 \pm 0,23$	$4,9 \pm 0,25$	$1,7 \pm 0,12$	$3,4 \pm 0,33$

Versuchsreihe H 4. Einseitige Beleuchtung während 7 bzw. 14 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 70 bzw. 140 MKS.

2 l	l	l—h	l+h	h	2 h
$3,5 \pm 0,15$	$2,8 \pm 0,14$	$1,4 \pm 0,18$	$4,4 \pm 0,21$	$1,5 \pm 0,17$	$2,5 \pm 0,22$

In der folgenden Tabelle findet man die berechneten und die tatsächlich beobachteten Werte der Krümmungen und ihre Differenzen zusammengestellt.

No.	l	h	berechnet	l—h gefunden	Differenz
H 1	$2,6 \pm 0,16$	$1,3 \pm 0,25$	$1,3 \pm 0,30$	$1,7 \pm 0,13$	$0,4 \pm 0,33$
H 2	$3,6 \pm 0,22$	$1,3 \pm 0,15$	$2,3 \pm 0,27$	$2,1 \pm 0,13$	$-0,2 \pm 0,30$
H 3	$3,3 \pm 0,17$	$1,7 \pm 0,12$	$1,6 \pm 0,21$	$1,8 \pm 0,23$	$0,2 \pm 0,31$
H 4	$2,8 \pm 0,14$	$1,5 \pm 0,17$	$1,3 \pm 0,22$	$1,4 \pm 0,18$	$0,1 \pm 0,28$

No.	l	h	berechnet	l+h gefunden	Differenz
H 1	$2,6 \pm 0,16$	$1,3 \pm 0,25$	$3,9 \pm 0,30$	$3,8 \pm 0,18$	$-0,1 \pm 0,35$
H 2	$3,6 \pm 0,22$	$1,3 \pm 0,15$	$4,9 \pm 0,27$	$5,0 \pm 0,29$	$0,1 \pm 0,41$
H 3	$3,3 \pm 0,17$	$1,7 \pm 0,12$	$5,0 \pm 0,21$	$4,9 \pm 0,25$	$-0,1 \pm 0,33$
H 4	$2,8 \pm 0,14$	$1,5 \pm 0,17$	$4,3 \pm 0,22$	$4,4 \pm 0,21$	$0,1 \pm 0,31$

Die Differenzen sind, wie man sieht, ziemlich klein und bleiben überall innerhalb der Fehlergrenzen. Unsere Voraussetzung, daß es in diesen Versuchen eine nahezu vollständige Summation geben würde, hat sich somit bestätigt.

Die Resultate der Beleuchtungen mit der doppelten Lichtmenge und des Aufenthaltes in der Horizontallage während der

doppelten Zeit sind zum Vergleich hinzugefügt. Da die phototropischen Krümmungen bei den hier verwendeten Lichtmengen ihrem maximalen Wert schon ziemlich nahe sind, treten die Differenzen nicht augenfällig hervor. Bei den geotropischen Krümmungen ist das aber anders: hier hat die Krümmung, welche nach einem Aufenthalt in der Horizontallage von der doppelten Länge auftritt, auch ungefähr doppelte Stärke. Man kann sich diese Krümmung somit entstanden denken aus zwei gleich starken geotropischen Krümmungen, welche sich auf derselben Weise wie eine geotropische und eine phototropische Krümmung summiert haben. Eine Zustandsänderung, welche sich mit der Herabsetzung der Lichtempfindlichkeit bei der Beleuchtung vergleichen ließe, ist somit in diesen Versuchen während des Aufenthalts in der Horizontallage nicht eingetreten. Dieses Resultat wird uns kaum wundern können: wir wissen ja, daß auch eine Rotation um die horizontale Achse des Klinostaten keine derartige Zustandsänderung herbeiführt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Jost und Rosa Stoppel (Zeitschr. für Bot., Bd. IV, 1912) haben aus ihren Versuchen den Schluß gezogen, daß bei der Verwendung von mehr oder weniger hohen Zentrifugalkräften derartige Zustandsänderungen wohl auftreten. Das ist aber meines Erachtens nicht einwandfrei bewiesen. Solange man sich damit zufrieden gab, das Auftreten der antiphototropischen Krümmung einem mystischen Stimmungswechsel zuzuschreiben, ließ sich freilich gegen die Annahme eines derartigen Stimmungswechsels zur Erklärung der antigeotropischen Krümmung nichts einwenden. Als sich aber bei einer näheren Analyse der phototropischen Erscheinungen herausstellte, daß die Beleuchtung zwar eine Abnahme der Lichtempfindlichkeit hervorruft, daß sich dabei aber gar keine Tatsachen darbieten, welche die Annahme eines Stimmungswechsels rechtfertigen könnten, verlor dieser Begriff auf dem Gebiete des Phototropismus seine Bedeutung. Es war nun natürlich auch nicht länger erlaubt einen derartigen Stimmungswechsel zur Erklärung der antigeotropischen Krümmung heranzuziehen. Obwohl die Übereinstimmung zwischen der phototropischen und der geotropischen Reaktion mir immer ziemlich oberflächlich vorgekommen war, habe ich doch zunächst geprüft, ob sich für diese antigeotropische Krümmung vielleicht eine Erklärung finden ließe, welche sich derjenigen der antiphototropischen Krümmung mehr oder weniger anschlosse. Erst als mir das auf jede Weise mißlungen war, entschloß ich mich die Erklärung auf andern Gebieten zu suchen. Ich verglich sie sodann (man ver-

Wenn die Pflänzchen nach dem Aufenthalt in der Horizontal-lage auf den Klinostaten gestellt werden, sind die Resultate vollkommen dieselben. Die Krümmungen werden hier aber bedeutend größer. In der nachfolgenden Versuchsreihe wurden die Keimlinge wieder 50 Minuten nach der Beleuchtung horizontal gelegt und 20 Minuten in dieser Lage gelassen. Die Aufnahme geschah nach einem Aufenthalt von 4 Stunden auf dem Klinostaten.

Versuchsreihe J 1. Einseitige Beleuchtung während 4 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Dann 50 Minuten vertikal. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Aufnahme nach einem Aufenthalt von 4 Stunden auf dem Klinostaten.

l	h	berechnet	$l-h$ gefunden	Differenz
$11,1 \pm 0,60$	$3,7 \pm 1,05$	$7,4 \pm 1,21$	$6,7 \pm 0,47$	$-0,7 \pm 1,29$
l	h	berechnet	$l+h$ gefunden	Differenz
$11,1 \pm 0,60$	$3,7 \pm 1,05$	$14,8 \pm 1,21$	$12,3 \pm 0,33$	$-1,5 \pm 1,25$

Auch hier ist die Differenz zwischen den beobachteten und den berechneten Werten somit unbedeutend.

In den jetzt folgenden Versuchsreihen wurden die Keimlinge sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt und nach

gleiche hierzu meine vorläufige Mitteilung) mit meiner photogenen anti-geotropischen Krümmung und äußerte die Vermutung, daß auch hier vielleicht ein Faktor zugegen sein könnte, welcher an sich ebensowenig wie die allseitige Beleuchtung imstande wäre eine Krümmung hervorzurufen, welcher aber, wenn das Gleichgewicht zwischen den antagonistischen Seiten einmal gestört worden ist, eine mehr oder weniger eingreifende Änderung der Reaktion herbeiführen könnte. In den Versuchen von Jost und Rosa Stoppel sind die Außenbedingungen nun gewiß nicht alle vollkommen konstant gehalten: die hier gegebene Erklärung kann somit nicht ohne weiteres zurückgewiesen werden.

dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt.

Versuchsreihe K 1: Einseitige Beleuchtung während 5 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 8 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	berechnet	$l-h$ gefunden	Differenz
$10,2 \pm 0,61$	$2,8 \pm 0,25$	$7,4 \pm 0,66$	$7,7 \pm 0,41$	$0,3 \pm 0,78$
l	h	berechnet	$l+h$ gefunden	Differenz
$10,2 \pm 0,61$	$2,8 \pm 0,25$	$13,0 \pm 0,66$	$10,4 \pm 0,41$	$-2,6 \pm 0,78$

Versuchsreihe K 2. Einseitige Beleuchtung während 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 8 MK. Lichtmenge somit 80 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	berechnet	$l-h$ gefunden	Differenz
$9,1 \pm 0,71$	$3,8 \pm 0,55$	$5,3 \pm 0,90$	$7,5 \pm 0,31$	$2,2 \pm 0,95$
l	h	berechnet	$l+h$ gefunden	Differenz
$9,1 \pm 0,71$	$3,8 \pm 0,55$	$12,9 \pm 0,90$	$11,0 \pm 0,67$	$-1,9 \pm 1,12$

Die Differenzen zwischen den beobachteten und den berechneten Werten sind hier ziemlich bedeutend. Es ist nicht unmöglich, daß die Beleuchtung hier bereits ihren Einfluß auf die geotropische Reaktion gelten läßt. Jedenfalls ist dieser Einfluß aber noch gering.

In der folgenden Versuchsreihe wurden die Keimlinge

ebenfalls sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt. Sie kamen aber nach dem Aufenthalt in der Horizontallage nicht auf den Klinostaten, sondern wurden einfach vertikal gestellt. Diese Versuchsreihe kann somit als ein Seitenstück zu den oben erwähnten Versuchsreihen von Frau Rutten-Pekelharing betrachtet werden. Damit die auftretenden Krümmungen aber eine meßbare Stärke erreichen sollten, wurde eine größere Lichtmenge und ein längerer Aufenthalt in der Horizontallage gewählt.

Versuchsreihe L 1. Einseitige Beleuchtung während 4 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 40 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann vertikal. Aufnahme 135 Minuten nach dem Anfang des Versuchs.

l	h	berechnet	$l-h$ gefunden	Differenz
$1,6 \pm 0,15$	$0,4 \pm 0,22$	$1,4 \pm 0,27$	$1,3 \pm 0,16$	$-0,1 \pm 0,31$

l	h	berechnet	$l+h$ gefunden	Differenz
$1,6 \pm 0,15$	$0,4 \pm 0,22$	$2,0 \pm 0,27$	$1,9 \pm 0,18$	$-0,1 \pm 0,34$

Die geotropische Krümmung ist, wie man sieht, am Ende des Versuchs nahezu ganz verschwunden. Ein Einfluß der Beleuchtung auf die geotropische Reaktion ist nicht zu erkennen.

Wo größere Lichtmengen zur Verwendung kamen, trat der Einfluß der Beleuchtung auf die geotropische Reaktion stets deutlich hervor. In den folgenden Versuchsreihen wurden die Pflänzchen sofort nach der Beleuchtung horizontal gelegt und nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt. Die Aufnahme geschah stets 260 Minuten nach der Beleuchtung.

Versuchsreihe M 1. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge so-

mit 500 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l-h		
		berechnet	gefunden	Differenz
$12,0 \pm 0,73$	$4,7 \pm 0,52$	$7,3 \pm 0,90$	$11,6 \pm 0,38$	$4,3 \pm 0,97$

l	h	l+h		
		berechnet	gefunden	Differenz
$12,0 \pm 0,73$	$4,7 \pm 0,52$	$16,7 \pm 0,90$	$13,3 \pm 0,43$	$-3,4 \pm 0,99$

Versuchsreihe M 2. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 500 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l-h		
		berechnet	gefunden	Differenz
$8,8 \pm 0,63$	$6,2 \pm 0,26$	$2,6 \pm 0,69$	$6,1 \pm 0,55$	$3,5 \pm 0,88$

l	h	l+h		
		berechnet	gefunden	Differenz
$8,8 \pm 0,63$	$6,2 \pm 0,26$	$15,0 \pm 0,69$	$8,8 \pm 0,45$	$-6,2 \pm 1,02$

In diesen beiden Versuchsreihen wurde für jeden Wert der Mittelfehler bestimmt. In den jetzt folgenden Versuchsreihen habe ich das aber nicht mehr getan: die Mittelfehler werden hier ja überall ungefähr dieselbe Größe haben. Der Mittelfehler der Differenzen läßt sich auf etwa 1 mm schätzen.

Versuchsreihe M 3. Einseitige Beleuchtung während 50 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge somit 1000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.



l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
13,8	4,6	9,2	12,0	2,8	18,4	11,8	—6,6

Versuchsreihe M 4. Einseitige Beleuchtung während 3 Minuten. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 1800 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
13,3	3,5	9,8	10,8	1,0	16,8	12,5	—4,3

Versuchsreihe M 5. Einseitige Beleuchtung während 62½ Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 2500 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
12,7	3,0	9,7	10,8	1,1	15,7	9,3	—6,4

Versuchsreihe M 6. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 3000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
4,1	2,4	1,7	3,9	2,2	6,5	0,0	—6,5

Versuchsreihe M 7. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge so-

mit 4000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,4	2,4	—2,0	1,3	3,3	2,8	—1,1	—3,9

Versuchsreihe M 8. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 20 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,2	2,8	—2,6	0,1	2,7	3,0	1,8	—1,2

Versuchsreihe M 9. Vollkommen wie M 8.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,3	2,4	—3,7	0,8	4,5	1,1	—2,1	—3,2

Versuchsreihe M 10. Einseitige Beleuchtung während 40 Minuten. Intensität der Beleuchtung 2,5 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
14,7	6,1	8,6	13,8	5,2	20,8	14,3	—6,5

Versuchsreihe M 11. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 26 MK. Lichtmenge so-

mit 7800 MKS. Darauf 45 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 3 Stunden 35 Minuten.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,9	9,0	—10,9	—1,6	9,3	7,1	1,2	—5,9

Versuchsreihe M 12. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 8000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
—1,6	2,0	—3,6	0,0	3,6	0,4	—2,5	—2,9

Versuchsreihe M 13. Einseitige Beleuchtung während 30 Minuten. Intensität der Beleuchtung 5 MK. Lichtmenge somit 9000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
18,0	3,5	14,5	18,7	4,2	21,5	15,8	—6,3

Versuchsreihe M 14. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 12000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,0	2,2	—2,2	0,6	2,8	2,2	0,4	—1,8

Versuchsreihe M 15. Einseitige Beleuchtung während 5 Minuten. Intensität der Beleuchtung 80 MK. Lichtmenge somit 24000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
0,3	2,1	—1,8	—0,9	0,9	2,4	0,5	—1,9

Versuchsreihe M 16. Einseitige Beleuchtung während 12 Minuten. Intensität der Beleuchtung 80 MK. Lichtmenge somit 57600 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
4,2	2,2	2,0	3,9	1,9	6,4	2,5	—3,9

Versuchsreihe M 17. Einseitige Beleuchtung während 30 Minuten. Intensität der Beleuchtung 160 MK. Lichtmenge somit 288000 MKS. Darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l—h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
8,0	4,1	3,9	5,9	2,0	12,1	8,5	—3,6

Wo die Differenz zwischen den beobachteten und den berechneten Werten größer ist als der Wert der normalen geotropischen Krümmung, muß selbstverständlich eine anti-geotropische Krümmung aufgetreten sein. Wo die Differenz aber kleiner ist, würde man sich das Resultat ebensogut unter der Annahme, daß die geotropische Krümmung infolge der vor-

angehenden Beleuchtung schwächer ausfallen, erklären können. Ein Blick auf die Figur 9, worin man die Resultate von einigen dieser 17 Versuchsreihen auf der im zweiten Paragraphen beschriebenen Weise nebeneinander dargestellt findet, zeigt aber, daß auch hier manchmal sehr deutliche antitrope Krümmungen auftreten. Jede Versuchsreihe ist in dieser Figur durch vier gebogene

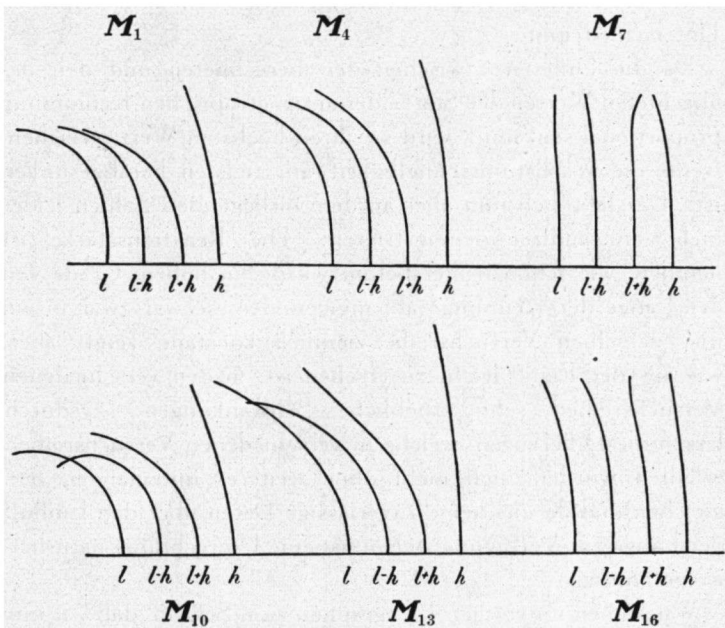


Fig. 9. Die Krümmungen in den Versuchsreihen  $M_1$ , 4, 7, 10, 13 und 16. Die Spitze ist in  $l-h$  überall stärker, in  $l+h$  weniger stark gekrümmt als in  $l$ . Hierin müssen wir somit das Auftreten einer antitropen Krümmung erkennen.

Linien vertreten: die erste stellt die mittlere Krümmung der Keimlinge dar, welche nur beleuchtet wurden, die zweite diejenige der Keimlinge, welche nach der Beleuchtung mit der beleuchteten Seite nach unten horizontal gelegt wurden, die dritte diejenige der Keimlinge, welche nach der Beleuchtung mit der beleuchteten Seite nach oben horizontal gelegt wurden, die vierte diejenige der Keimlinge, welche nur horizontal ge-

legt wurden. Die antitrope Krümmung tritt besonders in der dritten Linie oft sehr deutlich hervor. Übrigens soll daran erinnert werden, daß es nach den Ansichten, welche ich im vorigen Paragraphen über das Zustandekommen der photogenen antigeotropischen Krümmung entwickelt habe, zwischen der Abschwächung der normalen Krümmung und dem Auftreten der antitropen Krümmung eigentlich keinen prinzipiellen Unterschied gibt.

Da die Differenz zwischen den berechneten und den beobachteten Werten der Stärke der antigeotropischen Krümmung proportional sein muß, wird sie ihren höchsten Wert erreichen, wenn die Wachstumsschnelligkeit am tiefsten herabgesunken ist. Das läßt sich nun aber an den vorliegenden Zahlen leider nicht einwandfrei demonstrieren. Die Reaktionsstärke ist nämlich, wie schon früher betont wurde, in hohem Grade von der Länge der Keimlinge abhängig und diese war zwar in ein und derselben Versuchsreihe ziemlich konstant, zeigte aber, wie aus der Fig. 9 leicht zu ersehen ist, in den verschiedenen Versuchsreihen sehr erhebliche Schwankungen. Dadurch lassen die Differenzen, welche in verschiedenen Versuchsreihen erhalten wurden, sich nicht ohne weiteres miteinander vergleichen und da uns keine zuverlässige Daten über den Einfluß der Länge zur Verfügung stehen, ist eine Umrechnung natürlich ausgeschlossen.

Wir kamen im vorigen Paragraphen zum Schluß, daß wir uns das Zustandekommen der photogenen antigeotropischen Krümmung nur dann erklären können, wenn wir annehmen dürfen, daß der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nach dem Aufhören der Beleuchtung gewisse Grenzen gestellt sind. Da die Zunahme der Wachstumsschnelligkeit nun allein an der Unterseite einen hohen Wert erreichen kann, hängt das Auftreten der antigeotropischen Krümmung somit ausschließlich ab von der Größe der Wachstumsschnelligkeit, welche nach dem Aufhören der Beleuchtung an dieser Seite vorhanden ist. Die antigeotropische Krümmung muß somit um so stärker hervor-

treten, je tiefer die Wachstumsschnelligkeit an der Unterseite herabgesunken ist. Diesen Satz können wir nun an unserem Material sehr gut auf seine Richtigkeit prüfen. Da bei den einseitig beleuchteten Pflanzen nach dem Aufhören der Beleuchtung meistens ein Unterschied zwischen der Wachstumsschnelligkeit der Vorderseite und derjenigen der Hinterseite vorhanden ist, muß die Stärke der antigeotropischen Krümmung ja auch verschieden sein, je nachdem die Vorderseite oder die Hinterseite später in der Horizontallage hinaufschaut. Wir brauchen somit nur die Differenzen, welche in derselben Versuchsreihe erhalten wurden, miteinander zu vergleichen.

Wenn die Beleuchtung eine normale phototropische Krümmung hervorruft, ist die Wachstumsschnelligkeit an der beleuchteten Seite natürlich am meisten herabgesetzt. In diesem Fall muß die antigeotropische Krümmung somit am stärksten hervortreten, wenn die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinabschaut. Wenn keine phototropische Krümmung auftritt, ist die Wachstumsschnelligkeit an beiden Seiten gleich stark herabgesetzt: die Pflänzchen befinden sich dann in demselben Zustande wie nach einer allseitigen Beleuchtung. Unter diesen Umständen ist es somit gleichgültig, welche Seite in der Horizontallage hinabschaut. Ruft die Beleuchtung aber eine anti-phototropische Krümmung hervor, so ist die Wachstumsschnelligkeit in der Hinterseite am meisten herabgesetzt und in diesem Fall muß die antigeotropische Krümmung somit am stärksten ausfallen, wenn die beleuchtete Seite in der Horizontallage hinaufschaut. Die folgende Zusammenstellung zeigt nun, daß die Resultate der 17 Versuchsreihen die Richtigkeit dieser Voraussetzung fast ausnahmslos bestätigen. In jeder Versuchsreihe wurde die größere Differenz der Übersichtlichkeit wegen durch Kursivdruck hervorgehoben.

## A. Normale phototropische Krümmung.

No.	Beleuchtungs- dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M1	50 Sekunden	10	500	4,3	3,4
M2	50 Sekunden	10	500	3,5	6,2
M3	50 Sekunden	20	1000	2,8	6,6
M4	3 Minuten	10	1800	1,0	4,3
M5	62½ Sekunden	40	2500	1,1	6,4
M6	5 Minuten	10	3000	2,2	6,5
M7	200 Sekunden	20	4000	3,3	3,9
M10	40 Minuten	2½	6000	5,2	6,5
M13	30 Minuten	5	9000	4,2	6,3
M16	12 Minuten	80	57600	1,9	3,9
M17	30 Minuten	160	288000	2,0	3,6

## B. Antiphototropische Krümmung.

No.	Beleuchtungs- dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M8	5 Minuten	20	6000	2,7	1,2
M9	5 Minuten	20	6000	4,5	3,2
M11	5 Minuten	26	7800	9,3	5,9
M12	200 Sekunden	40	8000	3,6	2,9

## C. Indifferenz.

No.	Beleuchtungs- dauer	Intensität MK	Lichtmenge MKS	Differenz (l—h)	Differenz (l+h)
M14	5 Minuten	40	12000	2,8	1,8
M15	5 Minuten	80	24000	0,9	1,9

Aus dieser Tabelle geht somit hervor, daß die antigeotropische Krümmung bei einer einseitig beleuchteten Pflanze am deutlichsten hervortritt, wenn die Seite, worin die Wachstumsschnelligkeit am meisten herabgesetzt ist, in der Hori-



zontallage hinabschaut. Der Ausnahme von dieser Regel in der Versuchsreihe M 1 ist kein großer Wert beizumessen: der Unterschied liegt hier ja ganz innerhalb der Fehlergrenzen. Dasselbe gilt auch von den Unterschieden in den Versuchsreihen M 14 und M 15. Man darf wohl annehmen, daß ein Unterschied hier tatsächlich nicht vorhanden ist. Die Regel selbst soll aber nach dem oben Gesagten als eine Bestätigung unserer Theorie betrachtet werden.

Wenn die Pflänzchen erst einige Zeit nach der Beleuchtung horizontal gelegt werden, wird die antigeotropische Krümmung weniger stark hervortreten müssen. In der folgenden Versuchsreihe dauerte es 70 Minuten, bevor die Pflänzchen horizontal gelegt wurden. Die Beleuchtung wurde hier so gewählt, daß die phototropische Krümmung selbst nur von geringer Größe war: bei stärkeren Krümmungen ist eine vollständige Summation ja überhaupt nicht zu erwarten. Nach dem Aufenthalt in der Horizontallage wurden die Keimlinge einfach vertikal gestellt. Die Aufnahme geschah 45 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.

Versuchsreihe N 1. Einseitige Beleuchtung während 150 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 6000 MKS. 70 Minuten nach der Beleuchtung horizontal und dann 20 Minuten in dieser Lage. Sodann vertikal. Aufnahme 45 Minuten nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.

l	h	l-h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
-0,6	1,5	-2,1	-2,3	-0,2	0,9	1,1	0,2

Da der Mittelfehler der Differenz hier etwa 0,3 mm betragen wird (man vergleiche hierzu die Resultate der Versuchsreihen H 1—4), kann man hier wohl von einer nahezu vollständigen Summation reden. Es wäre aber nicht unmöglich, daß die Differenz zwischen den berechneten und den beobachteten Werten erst später hervortreten würde. Ich habe die Pflanz-

chen deshalb in einer anderen Versuchsreihe nach dem Aufenthalt in der Horizontallage auf den Klinostaten gestellt und die Krümmungsgröße nach einer Rotation von 4 Stunden bestimmt.

Versuchsreihe O 1. Einseitige Beleuchtung während 200 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 40 MK. Lichtmenge somit 8000 MKS. 50 Minuten nach der Beleuchtung horizontal und dann 20 Minuten in dieser Lage. Sodann auf den Klinostaten. Aufnahme nach einer Rotation von 4 Stunden.

l	h	l-h			l+h		
		ber.	gef.	Diff.	ber.	gef.	Diff.
-3,8	3,5	-7,3	-7,0	-0,3	-0,3	-1,0	-0,7

Da der Mittelfehler der Differenz in diesem Fall etwa 1 mm betragen wird (man vergleiche hierzu die Resultate der Versuchsreihen M 1 und M 2), kann man auch hier die Summation wohl als nahezu vollständig betrachten.

### Zusammenfassung.

1. Wir haben in diesem Paragraphen gesehen, daß eine einseitige Beleuchtung, wenn sie nur genügend stark ist, ebensogut wie eine allseitige Beleuchtung bei einer Pflanze, welche sich einige Zeit in der Horizontallage aufhält, eine antigeotropische Krümmung hervorrufen kann. Zwischen der Beleuchtung und dem Aufenthalt in der Horizontallage darf auch hier nicht allzuviel Zeit verlaufen. Werden die Pflänzchen erst nach geraumer Zeit horizontal gelegt, so tritt eine normale geotropische Krümmung auf, welche sich mit der phototropischen summiert.

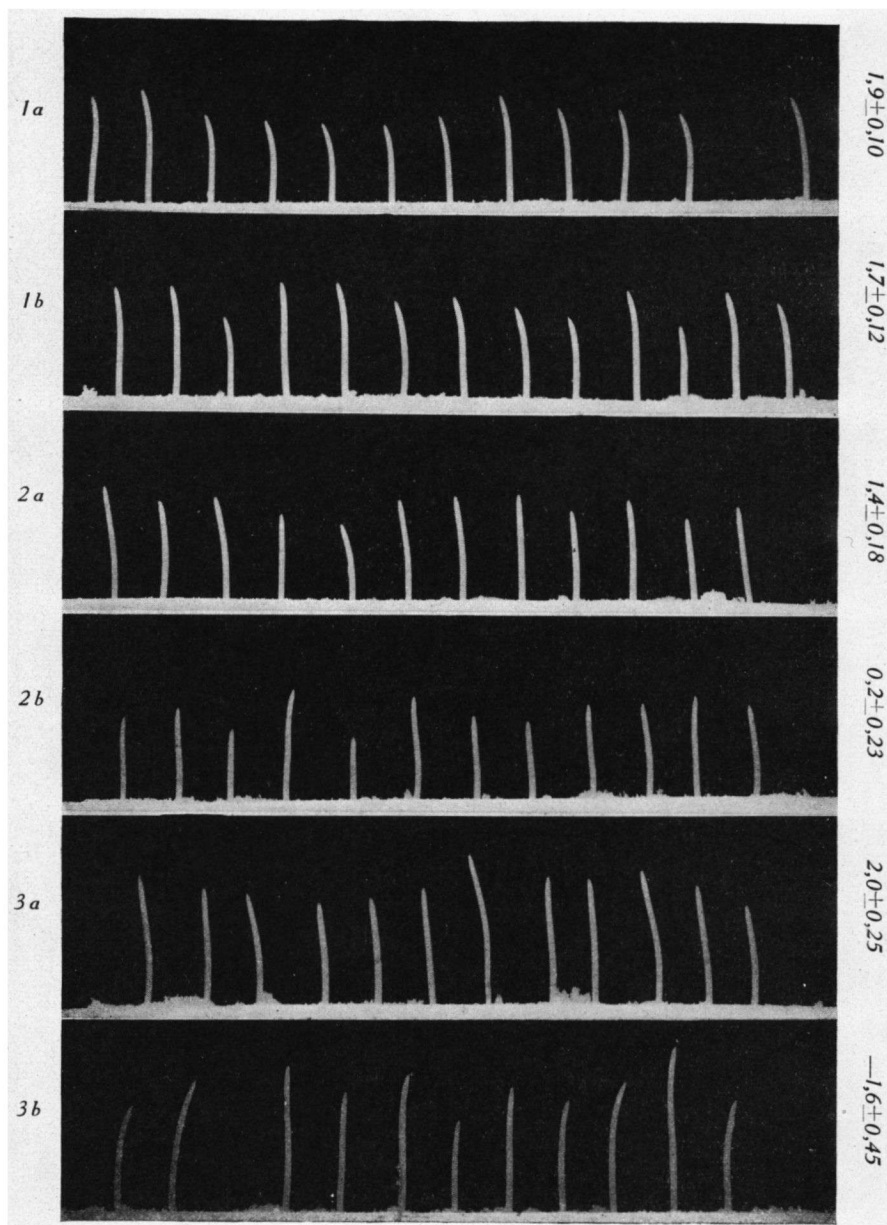
2. Die antigeotropische Krümmung tritt am deutlichsten hervor, wenn die Seite, worin die Wachstumsschnelligkeit infolge der Beleuchtung am meisten herabgesetzt ist, hinabschaut. Wir sahen hierin eine Bestätigung unserer Auffassung daß die photogene antigeotropische Krümmung dadurch zustandekommt, daß der Zunahme der Wachstumsschnelligkeit gewisse Grenzen gesetzt sind.

### Tafelerklärung.

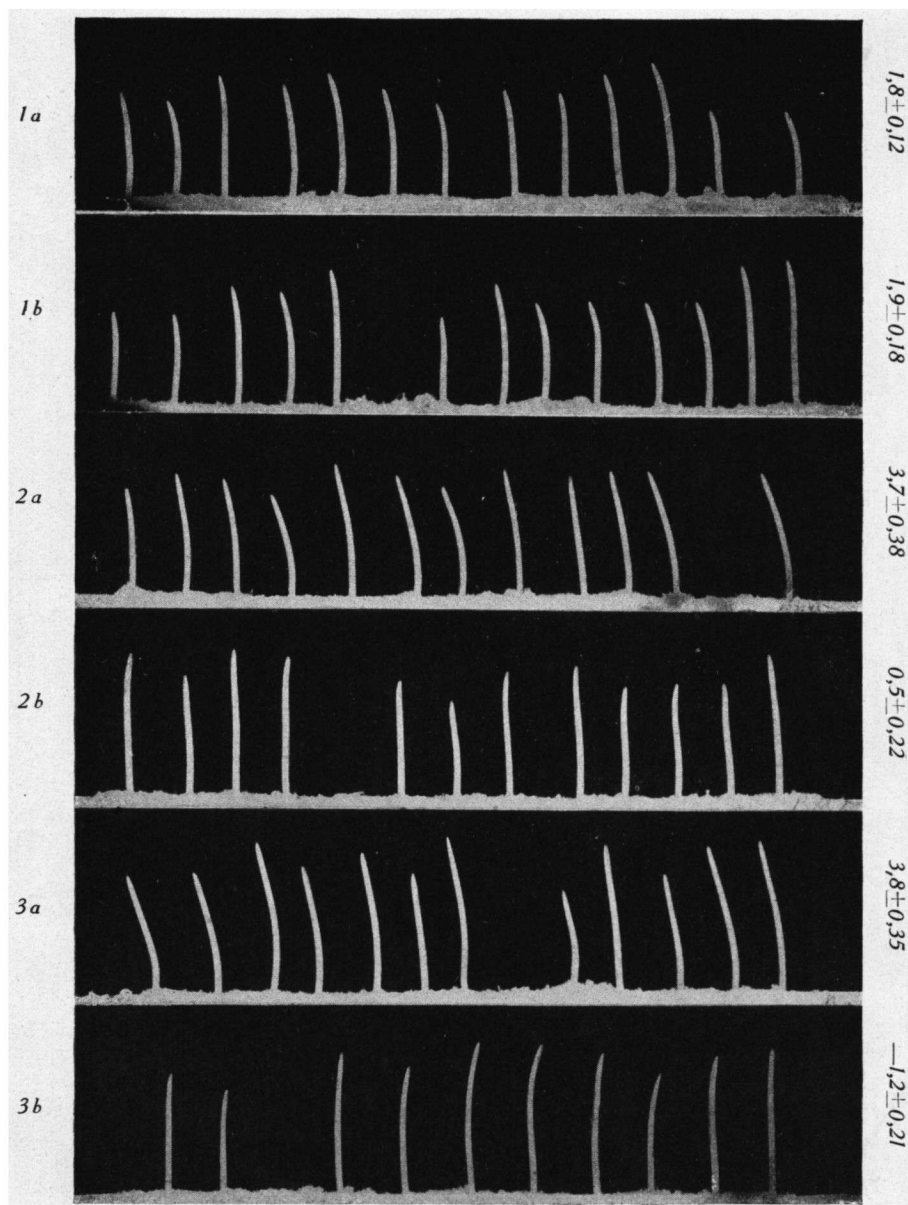
Auf den Tafeln sind drei der Versuchsprotokolle in  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Größe dargestellt.

Die Tafeln VII und VIII stellen den Verlauf der photogenen antigeotropischen Krümmung in Vergleich mit der normalen geotropischen Krümmung dar.

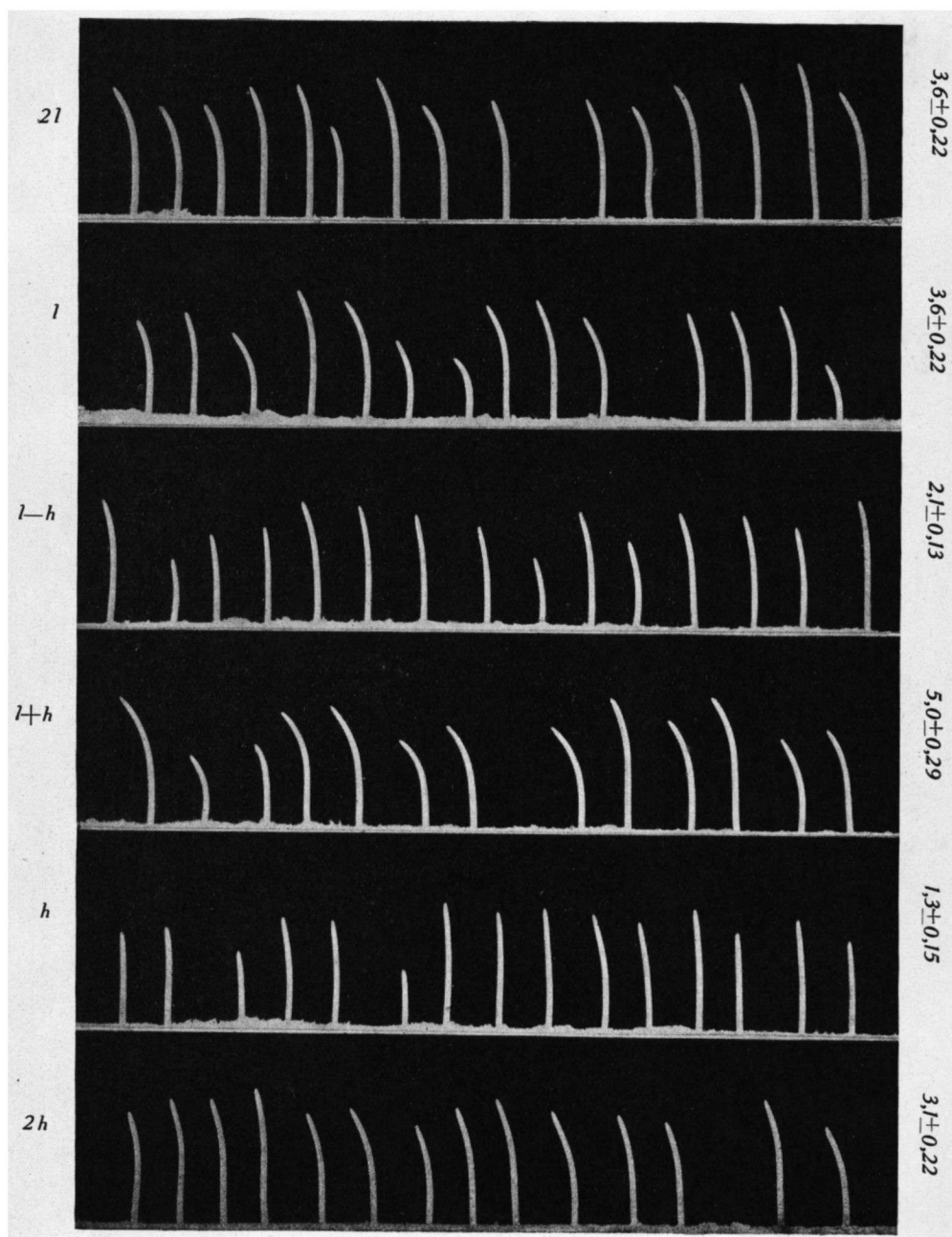
Die Tafel IX demonstriert die Summation einer phototropischen und einer geotropischen Krümmung. In den Versuchen welche mit 1 und 2 l angedeutet sind, wurden die Keimlinge ausschließlich beleuchtet: in 1 mit 50 MKS, in 2 l mit 100 MKS. In h und 2h lagen die Pflänzchen 20, resp. 40 Minuten horizontal. In 1—h wurden die Pflänzchen nach der Beleuchtung mit der direkt beleuchteten Seite nach oben horizontal gelegt, in 1+h schauten sie mit der beleuchteten Seite in der Horizontallage hinab.



Versuchsreihe A 1. Beleuchtung während 10 Minuten von oben her mit einer Intensität von 8 MK. Sofort darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Dann auf den Klinostaten 1 1/2 Stunde, 2 1 1/2 Stunde und 3 2 1/2 Stunde nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.



Versuchsreihe A 2. Beleuchtung während 10 Minuten von oben her mit einer Intensität von 8 MK. Sofort darauf 20 Minuten in der Horizontallage. Dann auf den Klinostaten. 1  $\frac{3}{4}$  Stunden, 2 2 Stunden und 3 4 Stunden nach dem Aufenthalt in der Horizontallage.



Versuchsreihe H2. Einseitige Beleuchtung während 5 bzw. 10 Sekunden. Intensität der Beleuchtung 10 MK. Lichtmenge somit 50 bzw. 100 MKS. Nach 50 Minuten horizontal. In dieser Lage 20 bzw. 40 Minuten. Dann vertikal. Aufnahme 2 Stunden nach der Beleuchtung.