

ÜBER DEN EINFLUSS ÄUSSERER FAKTOREN  
AUF DIE PROTOPLASMASTRÖMUNG IN DER  
AVENA-KOLEOPTILE

von  
H. P. BOTTELIER.

Inhaltsübersicht.

	Seite.
Abschnitt 1. Einführung .....	475
1. Zweck der Untersuchung.....	475
2. Allgemeine Literaturübersicht .....	476
Abschnitt 2. Methodik .....	483
1. Das Material.....	483
2. Die Versuchsanordnung.....	484
3. Beschreibung der Protoplasmaströmung in der Avena-Koleoptile .....	485
4. Die Messung der Strömungsgeschwindigkeit..	487
5. Besprechung der Fehlerquellen.....	488
Abschnitt 3. Einfluss der Temperatur .....	493
1. Literatur .....	493
2. Die Temperaturkurve von 6—10 Tage alten Koleoptilen .....	496
3. Die Temperaturkurve von 4 Tage alten Koleop- tilen .....	505
4. Die Bedeutung der Temperaturversuche für die Frage nach dem Auxintransport.....	513
5. Der Einfluss plötzlicher Temperaturänderungen	515
Abschnitt 4. Einfluss des Lichtes .....	517
1. Literatur .....	517

	Seite
2. Methodisches .....	522
3. Messmethode und Fehlerquellen .....	527
4. Die Produktregel und die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der Energiemenge (für blaues Licht, $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ ) .....	531
5. Quantitativer Vergleich zwischen Lichtwachstums- und Lichtströmlungsreaktionen ( $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ ) .....	537
6. Summation (für blaues Licht, $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ )..	541
7. Dauerbeleuchtung (für weisses Licht) .....	549
8. Spektrale Empfindlichkeit .....	554
9. Theoretisches .....	557
Abschnitt 5. Die Intensität der Protoplasmaströmung .....	561
Abschnitt 6. Einfluss der Schwerkraft auf die Protoplasmaströmung .....	567
Abschnitt 7. Bestehen Beziehungen zwischen Wachstum und Protoplasmaströmung? .....	570
Zusammenfassung .....	575
Literaturverzeichnis .....	577

## ABSCHNITT I.

### EINFÜHRUNG.

#### 1. Zweck der Untersuchung.

Da ich zufälligerweise in Längsschnitten durch Avenakoleoptilen eine ziemlich deutliche Protoplasmaströmung beobachtet hatte, schien es mir interessant, diese Strömung näher zu studieren, denn hier ergab sich eine besonders günstige Gelegenheit, zu untersuchen, ob die Protoplasmaströmung für den Stofftransport von Bedeutung ist. Es handelt sich hier um einen Stoff, Wuchsstoff, der von der

Pflanze selber produziert wird und dessen Transportgeschwindigkeit und -Intensität hinreichend genau bestimmt werden können.

F. W. Went (1928) und Van der Weij (1932) haben den Wuchsstofftransport ausführlich untersucht und man konnte sich also fragen: stimmen die Eigenschaften der Protoplasmaströmung mit der Hypothese, dass der Wuchsstoff vom strömenden Protoplasma transportiert wird, überein oder nicht? Im dritten Abschnitt wird, ausgehend von diesem Gesichtspunkt, die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von der Temperatur untersucht. Es zeigte sich dabei, dass Avena in dieser Hinsicht ein vom bisher Bekannten abweichendes Verhalten aufweist, sodass eine Untersuchung auch von allgemeinerem Interesse für die Kenntnis der Protoplasmaströmung war.

Des Weiteren zeigte sich, dass auch das Licht die Protoplasmaströmung beeinflusst. Weil nur sehr wenig über einen solchen Einfluss des Lichtes auf das strömende Protoplasma bekannt war, habe ich eine ausführliche Untersuchung hierüber angestellt, die in Abschnitt IV mitgeteilt wird. Das Ergebnis führte zur Frage: besteht irgendein Zusammenhang zwischen Protoplasmaströmung und Wachstum? In Abschnitt VI wird diese Frage erörtert.

## 2. Allgemeine Literaturübersicht.

Rösel von Rosenhof (1755, zit. nach Engelmann 1879b), war der Erste, der in einer Süsswasseramoebe eine Strömung des Protoplasmas beobachtete. Aber erst Corti (1774), der meist als Entdecker der Strömung genannt wird, hat sie näher untersucht.

Die Protoplasmaströmung wurde zuerst als Erscheinung an sich betrachtet. Das versteht sich, wenn man bedenkt, dass 1774, als Corti die Protoplasmaströmung entdeckte, die Bedeutung der Zelle nicht bekannt war, und noch weniger die des Zellinhalts; man konnte also die Strömung

nicht mit anderen Erscheinungen in der Pflanze in Verbindung bringen.

Corti verglich den „Saftstrom“ mit dem Blutkreislauf der Tiere und glaubte deshalb, dass die Bewegung von Kontraktionen im Zellinnern verursacht wird. In der späteren Literatur wird auch von Kontraktilität des Plasmas gesprochen, man meint dann aber die Kontraktion hypothetischer Teilchen (von Engelmann (1879b) „Inotagmen“ genannt), die zugleich eine Erklärung für die Protoplasmaströmung, die Flimmerbewegung und die Muskelkontraktion geben sollten. Corti fand die Strömung in vielen Pflanzen. Er untersuchte schon den Einfluss der Temperatur, des Erfrierens und des Zusatzes von Chemikalien. Nachdem Fontana (1776) Corti's Beobachtungen bestätigt hatte, dauerte es bis 1807, bevor man sich wieder dem Studium der „Saftströmung“ widmete. Treviranus sah 1807 Strömung bei Nitella. Zwischen 1815 und 1830 erschienen viele Veröffentlichungen über den „Saftstrom“, in denen zahlreiche Theorien aufgestellt wurden. Die Theorien haben aber nur historisches Interesse, außerdem findet man bei Goeppert und Cohn (1849) eine ausführliche Übersicht darüber; ich brauche also nicht weiter darauf einzugehen.

Nachdem, am Ende der dreissiger Jahre, Schleiden's und Schwann's Ideen über den zellularen Bau der Organismen anerkannt worden waren, und man den Zellinhalt näher betrachtete, fasste man den „Saftstrom“ auf als eine Äusserung der Lebenstätigkeit. Von Mohl führte, um die Bedeutung des Zellinhaltes hervorzuheben, den Begriff „Protoplasma“ ein. Auch die Versuche von Sachs (1863—1864) über die Temperaturgrenzen des Lebens, sind als eine Folge dieser Anschauung zu betrachten. Er beobachtete, dass die Protoplasmaströmung aufhörte bei denselben extremen Temperaturen, die auch schädigend auf die Pflanze einwirken. Nach kurzer Erwärmung auf 40°—45° C.

tritt eine reversibile Starre des Protoplasmas auf („vorübergehende Wärmestarre“). Nach starkem Abkühlen (bis etwa 0° C.) beobachtete er eine ganz ähnliche Erscheinung („vorübergehende Kältestarre“).

Später wurde das Studium der Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung wieder aufgenommen von Nägeli (1860), Velten (1873), Ewart (1903) und Hille Ris Lambers (1926). Die betreffende Literatur soll im dritten Abschnitt besprochen werden.

Kühne (1864), Clark (1888), Lopriore (1895), Samassa (1898) und Ewart (1903) untersuchten das O<sub>2</sub>-Bedürfnis der Protoplasmaströmung. Es zeigte sich, dass die Strömung im Allgemeinen bei einem Sauerstoffdruck von wenigen mm. Hg noch andauert.

Der Einfluss des Lichtes auf das strömende Protoplasma wurde von vielen Autoren untersucht. Im Allgemeinen fand man nur eine Schädigung des Protoplasmas durch das sehr intensive Licht. Auch die auslösende Wirkung des Lichtes wurde, zumal von Nothmann-Zuckerndl (1915) und Schweickert (1928), ausführlich untersucht. In Abschnitt IV werde ich die betreffende Literatur erörtern.

In neuester Zeit wurde von Colla (1929) der Einfluss von Salzen auf die Strömung untersucht, um eine Einsicht in die kolloidchemischen Eigenschaften des strömenden Plasmas zu gewinnen. Die Untersuchungen stehen aber erst im Anfange, sie haben noch nicht zu sicheren Schlüssen geführt.

Sawostin (1930) konnte zeigen, dass ein magnetisches Kraftfeld die Protoplasmaströmung, je nach der Lage der Zelle im Felde, hemmt oder fördert, (im Gegensatz zu den negativen Befunden von Becquerel (1837) und Becquerel et Dutrochet (1838)). Er bewies damit, dass elektrische Ströme an der Protoplasmaströmung beteiligt sind.

Wie oben gesagt, wurde von Sachs die Protoplasma-

strömung in Beziehung gebracht zu anderen Lebenserscheinungen. Es wurde noch in anderer Weise nach Beziehungen zwischen Protoplasmaströmung und anderen Prozessen gesucht: Schulz (1823, zit. nach Kok 1933, S. 27) meinte, dass bei den Characeen der Transport der Nährstoffe von der Strömung gefördert werde. Auch von Anderen wurde auf diese Möglichkeit hingewiesen. Sachs (1863) dagegen meinte, dass der Stofftransport auf Diffusion beruht. De Vries (1885) berechnete, dass die Geschwindigkeit des Stofftransports viele Male grösser ist, als durch einfache Diffusion erklärt werden kann. Er glaubte deshalb die Protoplasmaströmung als das wichtigste Transportmittel ansehen zu müssen. Diese Hypothese ist viel umstritten worden. Strasburger (1901) sah bei der Zellteilung (*Spirogyra*) und nach Verwundung (*Vaucheria*) einen Transport von Stärkekörnern durch strömendes Protoplasma. Hier ist also in einem bestimmten Fall ein Stofftransport nachgewiesen, aber eine allgemeine Bedeutung für die Frage nach dem Transport gelöster Stoffe über grössere Strecken haben diese Versuche natürlich nicht. Man hat zunächst gefragt, ob die Protoplasmaströmung eine so allgemeine Erscheinung ist, wie aus der Hypothese gefolgert werden muss. De Vries konnte in vielen Fällen in Schnitten Protoplasmaströmung beobachten; wenn er keine Strömung fand, schrieb er dies der Präparationsmethode zu. Ida Keller (1890) kam zur Überzeugung, dass die Protoplasmaströmung eine pathologische Erscheinung sei. Diese Auffassung wurde von anderen nicht geteilt; wohl aber wurden viele Fälle beobachtet, in denen sich normalerweise keine Strömung vorfand. Hauptfleisch (1892) konstatierte, dass die Strömung oftmals erst infolge äusserer Einflüsse auftritt; er meint also, dass die Strömung im Stofftransport keine bedeutende Rolle spielt. Kienitz-Gerloff (1893), der De Vries beistimmte, kritisierte die Versuchsmethode von Hauptfleisch. Fitting (1925)

bestätigte aber später die Ergebnisse von Hauptfleisch. Auch Kretschmar (1904) fand bei Elodea, dass Protoplasmaströmung nur auftrat nach Verwundung.

Die sehr ausführlichen Untersuchungen von Fitting (1925, 1927, 1929, 1930, 1932, 1933) haben eine Erklärung für die oben genannten, einander oft widersprechenden Versuchsergebnisse gegeben. Fitting konnte normalerweise bei Elodea und Vallisneria keine Protoplasmaströmung beobachten. Die Strömung wird aber durch äussere Einflüsse, z.B. durch Zusetzen von Stoffen (z.B.  $\alpha$ -Aminosäuren) in sehr niedriger Konzentration, hervorgerufen. Bei einer Verwundung werden Stoffe aus den angeschnittenen Zellen frei, die sodann in den benachbarten Zellen Protoplasmaströmung auslösen.

Eine Bemerkung von Fitting möchte ich hier hervorheben (1925, S. 329). Er berichtet, dass in den Mesophyllzellen eines „ruhenden“ Blattes immer, sei es auch undeutlich, ein wenig strömendes Protoplasma zu beobachten ist, während die Chlorophyllkörper keine Bewegung aufweisen. Eine Bewegung der letzteren tritt nur auf, nachdem Blattextrakt zugesetzt worden ist. Es bestünde also immer eine, sehr undeutliche und geringfügige, Protoplasmaströmung, die aber durch äussere Einflüsse weitgehend verstärkt werden kann. In diesem Zusammenhang müssen auch die Versuche von Gaidukov (1906) genannt werden, der, in erster Linie an vielen Algen, fand, dass im Ultramikroskop immer eine Protoplasmaströmung beobachtet werden kann, während im gewöhnlichen Mikroskop das Protoplasma ruhend erscheint. Diese Strömung unterscheidet sich von der allgemein beobachteten Strömung durch eine grössere Unregelmässigkeit.

Wenn, wie aus den Untersuchungen von Fitting hervorgeht, sehr kleine Mengen bestimmter Stoffe schon imstande sind, eine Strömung auszulösen, so fragt es sich, ob auch nicht in der intakten Pflanze manchmal eine

Strömung ausgelöst wird. Bierberg (1909) meinte, dass jedesmal, wenn ein intensiver Stofftransport stattfindet, auch eine Protoplasmaströmung auftritt. Er beobachtete, dass man im Allgemeinen nur dort eine rege Strömung findet, wo die Leitbündel nicht, oder nur wenig entwickelt sind. In anderen Fällen trete die Strömung nur auf nach Verwundung, wenn ein verstärkter Stofftransport nach der Wundstelle erfolgen muss.

In Bezug auf den Einfluss des Präparierens muss bemerkt werden, dass zwar nach der Verwundung in vielen Fällen Strömung ausgelöst wird, aber wenn sich schon eine Strömung vorfindet, wird diese durch die Verwundung gehemmt, wie schon Hauptfleisch bei *Elodea* fand. Die Deutung von an Präparaten erhaltenen Ergebnissen über das Vorkommen von Protoplasmaströmung ist also immer sehr schwierig.

Das Ergebnis der oben angeführten Untersuchungen über das Vorkommen von Protoplasmaströmung ist also, dass eine deutliche Protoplasmaströmung ganz bestimmt nicht allgemein auftritt, meist aber leicht hervorgerufen werden kann. Ob aber das Protoplasma sich immer völlig in Ruhe befindet, wenn man keine Strömung sieht, muss angezweifelt werden. Man muss hierbei wohl beachten, dass eine Protoplasmaströmung nur an Einschlüssen, die im Strom mitgeführt werden, beobachtet werden kann.

Man hat auch versucht, die Gültigkeit der De Vries'schen Hypothese zu prüfen, indem man die Geschwindigkeit eines Stofftransports bestimmte, wenn das Protoplasma im untersuchten Gewebestück strömte und daneben, wenn es sich in Ruhe befand. Bierberg (1909) war der erste, der diese Versuche ausführte. Er beobachtete eine deutliche Beschleunigung des Transportes von  $\text{LiNO}_3$  in den Blättern von *Vallisneria*. Luise Birch-Hirschfeld (1920) schloss aus Transportversuchen mit  $\text{LiNO}_3$  und  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  in Siebröhren und im Parenchym, dass die Protoplasmaströ-

mung keinen Einfluss hat. Zu demselben Ergebnis kam Ali Kok (1933), die die Versuche Bierberg's mit *Vallisneria* wiederholte und auch den Transport in den Tentakeln von *Drosera* untersuchte. Weder für  $\text{LiNO}_3$  noch für Coffein konnte sie einen Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Transport beobachten. Der Transport gehorcht den Diffusionsgesetzen, ist nicht polar, und findet hauptsächlich durch die Vakuolen statt. Die Ergebnisse von Bierberg werden auf eine falsche Umrechnungsmethode zurückgeführt. Die in diesen Versuchen verwendeten Stoffe finden sich normalerweise in der Pflanze nicht vor. Es fragt sich, ob man die aus Versuchen mit diesen Stoffen erhaltenen Ergebnisse verallgemeinern darf. Mason and Maskell (1928) fanden einen diffusionsartigen Transport der Zucker in den Siebröhren von *Gossypium*; die Diffusionskontante war aber viel grösser als die von Zucker in Wasser. Van den Honert (1932) hat auf eine mögliche Deutung dieser Versuche hingewiesen. Er hat nämlich an einem einfachen Modell demonstriert, dass ein sehr schneller „diffusionsartiger“ Stofftransport stattfinden kann durch Oberflächenaktivität an der Grenzfläche zweier Stoffe. Die Vorstellung hat grosse Ähnlichkeit mit den Auffassungen von Van der Weij (1932) und Kögl (1933) über den Transport des Wuchsstoffes. Nach Van den Honert braucht eine Protoplasmaströmung nicht Ursache, sie kann eine Folge eines derartigen Stofftransports sein, worauf schon Ewart hingewiesen hat.

F. W. Went (1928) untersuchte unter anderem den Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile von *Avena*. Sein Ergebnis war, dass der Transport nicht durch eine Diffusion erklärt werden konnte. Er meinte, dass die Protoplasmaströmung eine Rolle spielt, wie auch schon Brauner (1922) angenommen hatte. Der Wuchsstofftransport geht polar vor sich und gehorcht nicht den Diffusionsgesetzen, wie in ausführlicher Weise von Van der Weij (1932)

gezeigt wurde. Van der Weij fand aber auch, dass die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports unabhängig ist von der Temperatur. Er meint deshalb, es bestehe zwischen Protoplasmastromung und Wuchsstofftransport kein Zusammenhang. Im dritten Abschnitt der vorliegenden Arbeit wird die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung näher geprüft.

## ABSCHNITT II.

### METHODIK.

#### 1. Das Material.

Als Versuchspflanzen benutzte ich etiolierte Keimlinge von *Avena sativa* L. Die für Wachstums- und tropistische Versuche übliche reine Linie<sup>1)</sup> „Siegeshafer“ aus Svalöf wurde auch hier verwendet.

Die Keimlinge wurden in der von F. W. Went (1928) beschriebenen Weise in Wasserkulturen herangezogen. Die auch von mir benutzten Verbesserungen der Zuchtmethode sowie der Einrichtung des Dunkelzimmers sind von Dijkman (1934) beschrieben worden und brauchen also hier nicht wieder erwähnt zu werden.

Die Pflanzen werden kurz gesagt folgendermassen herangezogen:

Entspelzen, 1 St. Einweichen, 40 St. keimen lassen bei 23° C., in Glashalter einsetzen, 50 weitere Stunden wachsen lassen (Wasserkultur) im Dunkelzimmer bei 23° und 92 % rel. Feuchtigkeit. 90—100 Stunden nach dem Einweichen wurden die Pflanzen für die Versuche verwendet, mit Ausnahme von den S. 496 beschriebenen Versuchen. Während der Keimung wird meist mit lang-

---

<sup>1)</sup> Ich möchte darauf hinweisen, dass die Bezeichnung „reine Linie“ nur besagt, dass das Material in Bezug auf die in Svalöf untersuchten Merkmale keine Spaltung aufweist, aber keine Garantie dafür besteht, dass es z.B. in Bezug auf die Reaktionsfähigkeit des Protoplasmas genetisch einheitlich ist. Die Wahrscheinlichkeit, dass das benutzte Material Spaltung aufweist, ist aber gering.

welligem Licht beleuchtet, um das Auswachsen des Mesokotyls zu verhindern. Ich habe das unterlassen<sup>1)</sup>, weil es für meine Versuche nicht darauf ankam, absolut gerade Pflanzen zu benutzen. Die Beobachtung der Protoplasmaströmung ist an Pflanzen, die beim Auskeimen nicht beleuchtet wurden, wesentlich leichter als an gleichalten Pflanzen, die beim Auskeimen wohl beleuchtet wurden, weil bei den Ersteren alle Zellen grösser sind als bei den Letzteren genannten. Die Mesokotylen haben nie eine beträchtliche Grösse erreicht.

## 2. Die Versuchsanordnung.

Das obere Ende der etwa 50 mm langen Koleoptile wurde in einer Länge von etwa 15 mm abgeschnitten und genau median halbiert. Nachdem das Primärblatt entfernt war, wurden beide Koleoptilhälften zwischen Objektträger und Deckglas leicht festgeklemmt. Das Praeparat wurde sodann in einem Mikrothermostaten nach Hille Ris Lambers (1926) aufgestellt, derart, dass die halbzyindrische Koleoptilhälfte horizontal mit der konvexen Seite (Epidermis) nach oben liegt.

Der Mikrothermostat ist folgendermassen konstruiert: Aus dem Hahn der Wasserleitung strömt das Wasser in ein 2—3 m. über dem Arbeitstisch angebrachtes Gefäss, dessen Niveau durch Überlaufen konstant bleibt. Hieraus fliesst das Wasser durch einen Hahn in ein verzinntes kupfernes Rohr, dass ein Gefäss mit kochendem Wasser durchquert. Hier wird das Wasser, das eine gleichbleibende, mit dem Hahn zu regulierende Geschwindigkeit hat, erhitzt auf eine konstante Temperatur, die nur von der Strömungsgeschwindigkeit abhängig ist, und also durch die Öffnung des Hahnes bestimmt wird. Aus der Röhre gelangt das Wasser in einen viereckigen Behälter auf dem Objektisch des Mikroskopes, worin sich das Praeparat befindet. Von hier aus läuft das Wasser ab.

<sup>1)</sup> Die Temperaturversuche wurden an Pflanzen vorgenommen, die beim Auskeimen beleuchtet wurden. Für die Überlassung dieser Pflanzen, sowie für die erwiesene Gastfreundschaft in ihrem Dunkelzimmer danke ich den Herren Prof. Dr. F. Kögl und Dr. A. J. Haagen Smit vielmals.

Der Behälter des Thermostaten steht auf einem Zeiss'schen Kreuztisch. Beim Verschieben des Praeparates wird also der ganze Behälter bewegt.

Als Objektiv benutzte ich das Objektiv D ( $40\times$ ) von Zeiss und E ( $60\times$ ). Das Objektiv wurde in das Wasser des Thermostaten eingetaucht und so als Wasserimmersion benutzt. Das Okular war ein Huygens'sches Okular  $10\times$  von Zeiss. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung wurde mit einem Okularmikrometer gemessen; 10 Teilstriche des Okularmikrometers entsprachen bei 400-facher Vergrösserung  $32.2\ \mu$ , bei 600-facher Vergrösserung  $20.1\ \mu$ .

Um eine konstante Beleuchtung der Bildfläche zu bekommen, wurde immer mit künstlichem Licht gearbeitet. Als Lichtquelle diente für meine ersten Versuche eine 25 W. starke Glühlampe; später, als sich herausstellte, dass weisses Licht die Strömungsgeschwindigkeit beeinflusst, benutzte ich orangefarbiges Licht von einer 40 W. starken Glühlampe, die mit einem Lichtfilter von Schott, OG<sub>2</sub> 2 mm versehen war. Dieses Licht hat, wie ich in einer vorigen Mitteilung (Bottelier (1933)) schon gezeigt habe, keinen messbaren Einfluss auf die Protoplasmaströmung. Beide Lampen standen in einer Entfernung von etwa 10 cm vor dem Mikroskopspiegel. Erwärmung des Praeparates wurde durch das strömende Wasser des Thermostaten verhindert.

### 3. Beschreibung der Protoplasmaströmung in der Avena-Koleoptile.

Wie auf Seite 481 erwähnt, ist die allgemeine Auffassung über das Vorkommen von Protoplasmaströmung heute diese, dass zwar in manchen Fällen eine Strömung sich normalerweise vorfindet (primäre Strömung), meistens aber erst infolge äusserer Einflüsse auftritt. Es galt also in erster Linie die Frage zu beantworten, ob sich in der Avena-Koleoptile eine primäre Strömung vorfand. Brauner (1922)

und F. W. Went (1928) haben in intakten Koleoptilen (im Dunkelzimmer) Protoplasmaströmung beobachten können. Auch Kretschmar (1904) berichtet über primäre Strömung bei Keimlingen von *Zea*, *Triticum* und *Hordeum*. Ich habe mich selbst auch davon überzeugt, dass in einer intakten Koleoptile Protoplasmaströmung zu beobachten ist. Heilbronn (1914) zeigte, dass eine Reizung durch die Schwerkraft Protoplasmaströmung auslösen kann, die aber nur eine Stunde andauert und z.B. Schweickert zeigte, dass auch von einem Lichtwechsel Strömung ausgelöst werden kann. Er wurden deshalb die Koleoptile in vertikaler Lage, in einem Lichte, dem sie den ganzen Tag ausgesetzt worden waren und auch sofort nach einer längeren Dunkelperiode, beobachtet. Die Lichtbrechung in der Koleoptile ist aber derart, dass man in der intakten Koleoptile nur ein sehr undeutliches Bild von einem Strom bekommt. Es wurde deshalb zuerst das Primärblatt entfernt; das Bild war besser geworden, aber es konnten noch keine zuverlässigen Messungen angestellt werden. Die Koleoptile wurde sodann median halbiert. Das so erhaltene Präparat zeigte, trocken beobachtet, oder besser unter Wasser, ein deutliches Bild, sowohl von den Epidermiszellen wie von den subepidermalen Zellschichten. Die ersten Beobachtungen geschahen im Mikroskopierzimmer bei gewöhnlichem Tageslicht. Die Protoplasmaströmung war in diesem Fall nur dann deutlich sichtbar, wenn der Zutritt des auffallenden Lichtes sorgfältig verhindert wurde.

Die Koleoptile muss so durchschnitten werden, dass die beiden Leitbündel mit halbiert werden, denn wenn man zwischen beiden Bündeln schneidet, wird die Durchsichtigkeit des Präparates vom wenig durchsichtigen Leitbündel zu stark herabgesetzt. Es handelt sich hier nicht um einen Unterschied in der Strömung, denn auch in der Nähe der Leitbündel ist eine deutliche Strömung zu sehen.

Die Protoplasmaströmung in den Epidermiszellen der *Avena*-Koleoptile ist, wenigstens unter günstigen Verhältnissen, eine Rotation, aber nicht so regelmässig wie bei den Characeen. Das Protoplasma strömt in den langgestreckten Epidermiszellen in einer geraden oder sehr schwach schraubigen Linie, von einer Querwand zur anderen. Die Strömung verläuft sowohl in der radialen wie auch in der tangentialen Ebene des Organs. Der Strom kann mehrere Stunden lang seine Geschwindigkeit und seine Richtung und Lage beibehalten, aber unter ungünstigeren Verhältnissen wechselt die Lage des Stromes öfters, bis die Strömung der Zirkulation ähnelt, oder sogar nur eine „Glitschbewegung“ wird. In Abschnitt V werden diese Erscheinungen ausführlicher besprochen.

Im Strome werden Leukoplasten mitgeführt, die aber oft eine sehr unregelmässige Bewegung zeigen; sie bleiben öfters am ruhenden Ektoplasma „kleben“, werden dann wieder mitgerissen, usw. Die feinsten Körnchen bewegen sich viel regelmässiger, aber auch ihre Bewegung ist unregelmässiger als die der mitgerissenen Chlorophyllkörper bei den Characeen.

#### 4. Die Messung der Strömungsgeschwindigkeit.

In den kurzen Parenchymzellen ist die Protoplasmaströmung meist zu unregelmässig. Ich habe mich daher bei meinen Versuchen auf die Epidermiszellen beschränkt.

Um die Strömungsgeschwindigkeit zu bestimmen, wurde mittels einer Stoppuhr die Zeit gemessen, die ein kleines Teilchen braucht, um 20 Teilstriche des Okularmikrometers zu passieren (also  $64.4 \mu$ , bzw.  $40.2 \mu$  zurückzulegen). Es wurde immer die Geschwindigkeit des schnellsten zu beobachtenden Teilchens gemessen. Theoretisch ist das nicht einwandfrei, weil man so nicht ganz objektiv die Strömung misst, aber es sind immer so viele sich sehr langsam bewegende Teilchen zu sehen, dass eine mittlere Geschwindigkeit sich dann nicht bestimmen lässt.

Aus den Tabellen 1—3 geht hervor, dass sich die Strömungsgeschwindigkeit mit der benutzten Messmethode in reproduzierbarer Weise ermitteln liess. Aber auch die so erhaltenen Zahlen weisen noch eine ziemlich grosse Streuung auf. Es wurden deshalb in den Temperaturversuchen für jede Temperatur mindestens 10, meist jedoch 25—50 Messungen durchgeführt.

Aus jeder Zeitmessung wurde die Geschwindigkeit berechnet; die mittlere Geschwindigkeit bei einer bestimmten Temperatur wurde aus diesen Zahlen berechnet. Der wahrscheinliche Fehler dieses Mittelwertes, berechnet aus

der Formel  $m = \pm \sqrt{\frac{\sum \alpha^2}{n(n-1)}}^1)$ , ist meist kleiner als 3 %

des Mittelwertes. Diese Genauigkeit genügt, um relativ kleine Unterschiede nachweisen zu können.

Hille Ris Lambers (1926) berechnete die mittlere Geschwindigkeit aus dem Mittelwert seiner Zeitmessungen. Das war nicht vollkommen richtig, denn man addiert so Brüche, indem man ihre Nenner addiert ( $v = \frac{\text{Weg}}{\text{Zeit}}$ ). Wenn die Zeitwerte untereinander nur wenig verschieden sind, wie in seinen Versuchen, kann dieser Fehler vernachlässigt werden, aber in meinen Versuchen kann so ein systematischer Fehler von 3 % des Mittelwertes entstehen. Weil ich alsbald die zu den üblichsten Zeitwerten gehörigen Geschwindigkeiten auswendig kannte, konnte dieser Fehler leicht vermieden werden.

### 5. Besprechung der Fehlerquellen.

Bevor ich mit den Versuchen anfangen konnte, musste ich untersuchen, ob es einen „Wundschock“ gäbe, wie lange die Präparate am Leben bleiben; auch die Genauigkeit der Messungen musste bestimmt werden.

1. Sofort nach dem Schneiden des Präparates ist eine Strömung in allen Zellschichten zu beobachten. Man kann,

<sup>1)</sup>  $m$  = wahrscheinlicher Fehler;  $\alpha$  = Abweichung der einzelnen Werte vom Mittelwert;  $n$  = Zahl der Messungen.

wenn die Strömungsintensität hoch ist (siehe Abschnitt V), sofort mit den Versuchen anfangen. An anderen Tagen wird die Strömung kurz nach dem Praeparieren geringer. Etwa zwei Stunden später weist dann das Praeparat oftmals wieder eine rege Strömung auf, aber es kann auch 6—10 Stunden dauern bevor die Strömungsintensität eine für zuverlässige Messungen genügende Höhe erreicht hat. Dieser Umstand ist keine Folge der Verwundung, sondern beruht vielmehr auf periodischen Schwankungen der Strömungsintensität; denn Praeparate, die in einem solchen Fall 6—10 Stunden später angefertigt wurden, zeigten meist sofort (oder nach etwa 1 Stunde) eine rege Strömung. Aus obenstehenden Beobachtungen geht hervor, dass ein Einfluss der Verwundung sich vielleicht in den ersten 2 Stunden geltend macht<sup>1)</sup>; ich wartete deshalb nach dem Praeparieren mindestens 2 Stunden, bevor ich mit den Versuchen anfing.

Für die Temperaturversuche wurden neben 4 Tage alten, auch 1—4 Tage ältere Koleoptilen benutzt. Für diese Pflanzen gilt alles oben Gesagte, nur ist die Strömung anscheinend weniger empfindlich, denn eine vorübergehende Verringerung der Strömung nach dem Praeparieren habe ich hier nie beobachtet. Die älteren Koleoptilen, die vom Primärblatt durchbrochen sind, haben grössere Zellen als die jungen Koleoptilen und demzufolge ist das strömende Protoplasma hier viel deutlicher zu beobachten.

2. Wenn ein Praeparat sich selbst überlassen wird, zeigt es 4 Tage lang, im Licht wie im Dunkeln eine rege Strömung; die Geschwindigkeit ändert sich meist nur wenig. Am fünften Tage (also 8 Tage nach der Keimung) geht es meist zugrunde. Auch die intakten Koleoptilen sind

---

<sup>1)</sup> Nach starker Verletzung, z.B. wenn man dünne Schnitte aus der Koleoptile herstellt, ist 30 bis 60 Minuten lang keine Strömung zu sehen. (Vergl. S. 481).

9—10 Tage nachdem sie gesät wurden, meist im Welken begriffen.

3. Einige Praeparate in mit feuchtem Filtrerpapier ausgekleideten Petrischalen einseitigem Lichte ausgesetzt, hatten sich einige Stunden später dem Lichte zugekrümmt.

Es darf aus diesen Tatsachen wohl gefolgert werden, dass die Lebenstätigkeit der Praeparate nicht schwerwiegend geschädigt ist.

4. Wie bereits gesagt, ist der Unterschied zwischen den einzelnen Messungen verhältnismässig gross. Einen Eindruck von der Variation gibt Tabelle 1. Die geringe Variation im zweiten Versuch ist teilweise auf grössere Übung, teilweise auf die besonders günstigen Verhältnisse unter denen der Versuch vorgenommen wurde, zurückzuführen.

TABELLE 1.  
Variation der Geschwindigkeitsmessungen.  
Ausschnitte aus 2 Versuchen.

3-11-'32. t = 29° C.		14-9-'33. t = 23° C.	
Zeit	v in $\mu$ /Sek.	Zeit	v in $\mu$ /Sek.
4.4	9.1	3.4	11.8
4.1	9.8	3.6	11.2
3.2	12.6	3.3	12.2
3.1	13.0	3.5	11.5
3.3	12.2	3.2	12.6
3.4	11.8	3.4	11.8
3.3	12.2	3.6	11.2
4.1	9.8	3.5	11.5
3.0	13.4	3.6	11.2
2.9	13.9	3.2	12.6

Der Unterschied zwischen den Mittelwerten aus je 10 Messungen ist aber recht gering, wie Tabelle 2 zeigt. Diese

Tabelle zeigt auch, dass die Geschwindigkeit sich im Laufe von  $1\frac{1}{2}$  Stunden praktisch nicht geändert hat.

5. Im Laufe eines Tages ändert sich die Geschwindigkeit meist nur sehr wenig. Tabelle 3 gibt für 4 Versuchstage die mittlere Geschwindigkeit im Laufe eines Tages. Jeder Mittelwert ist aus 50 Messungen errechnet worden (mittlerer Fehler  $\pm 1\%$ ). Man sieht also, dass in den ersten 3 Versuchen die Geschwindigkeit sich im Laufe des Tages praktisch nicht geändert hat. Im letzten Versuch ist zwischen 18<sup>h</sup> 30 und 20<sup>h</sup> eine Erhöhung der Geschwindigkeit eingetreten.

TABELLE 2.

Mittlere Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung im Laufe von  $1\frac{1}{2}$  Stunden.

$t = 14^\circ \text{ C.}$

Stunde	v in $\mu/\text{Sek.}$ Durchschnitt aus 10 Messungen	m. <sup>1)</sup>
9.52—9.58	7.8	0.28
10.—10.05	7.9	0.26
10.05—10.15	7.4	0.19
10.16—10.22	7.8	0.24
10.24—10.27	8.3	0.25
10.28—10.50	7.7	0.19
10.51—10.54	7.7	0.20
10.54—11.06	7.4	0.22
11.06—11.10	7.7	0.22
11.10—11.20	7.8	0.18
9.52—11.20	7.8	0.07

Ich werde noch 2 Beispiele von solchen Änderungen der Geschwindigkeit geben:

8.9.'33: 13.50:  $v = 12.3$ ; 14.30:  $v = 12.5$ ; 15.10:  $v = 9 \mu/\text{Sek.}$

6.4.'33: 19.—: keine messbare Strömung; 20.—:  $v = 9.7$ ; 20.30:  $v = 11.4$ ; 21.30:  $v = 11.5 \mu/\text{Sek.}$

<sup>1)</sup> m = wahrscheinlicher Fehler des Durchschnittswertes.

Diese Ergebnisse sind aber Ausnahmefälle.

Wenn grosse Änderungen der Geschwindigkeit auftraten, wartete ich, bis die Geschwindigkeit sich wieder längere Zeit als konstant erwies, bevor ich weitere Versuche anstelle.

TABELLE 3.

Mittlere Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung im Laufe eines Tages.

Jede Zahl ist der Mittelwert aus 50 Messungen.  $t = 23^\circ C$ .

Datum	14.—	14.40	15.30	16.30	17.30	18.30	20.—	21.—	21.30	22.—	22.30	23.—
13-9-'33 .....	11.6	11.6	11.9	11.7	11.7	12.0	11.8	12.2	12.1	12.1	11.8	12.1
14-9-'33 .....	11.7	11.7	11.3	11.5	11.6	11.5	11.8	11.5	11.4	11.2	11.4	11.3
15-9-'33 .....	11.3	11.4	11.4	11.5	11.3	11.3	11.5	11.6	11.6	11.3	—	—
26-9-'33 .....	10.8	10.8	10.9	10.9	10.9	10.9	11.9	11.9	—	12.0	11.9	11.9

Aus Tabelle 3 geht weiterhin hervor, dass die Geschwindigkeit in verschiedenen Koleoptilen nur wenig verschieden ist.

6. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung ist in allen Zellen einer Koleoptile die gleiche, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht: In 5, in verschiedener Entfernung der Spitze liegenden Zellen einer Koleoptilhälfte wurde aus je 10 Messungen die Strömungsgeschwindigkeit bestimmt.

1.  $v = 7.9 \pm 0.19$ ; 2.  $v = 7.9 \pm 0.22$ ; 3.  $v = 7.8 \pm 0.18$ ; 4.  $v = 8.2 \pm 0.34$ ; 5.  $v = 8.4 \pm 0.29 \mu/\text{Sek}$ . In der anderen Hälfte wurde noch in 3 Zellen die Strömungsgeschwindigkeit bestimmt: 1.  $v = 8.0 \pm 0.25$ ; 2.  $v = 7.9 \pm 0.23$ ; 3.  $v = 7.9 \pm 0.20 \mu/\text{Sek}$ .

Wenn die Strömungsintensität niedrig ist, ist die Variation grösser; kurz bevor in einer Zelle die Strömung aufhört, ist die Geschwindigkeit geringer.

## ABSCHNITT III.

## EINFLUSS DER TEMPERATUR.

## 1. Literatur.

Schon Corti (1774) machte einige Angaben über den Einfluss der Temperatur auf die Strömung bei den Characeen. Er beobachtete, dass die Strömungsgeschwindigkeit bei höheren Temperaturen grösser ist als bei niederen. Wurde das Präparat unter 0° C. abgekühlt, so hörte die Strömung auf, kehrte aber bei vorsichtigem Erwärmen wieder zurück. Fontana (1776) machte ähnliche Angaben. Dutrochet (1838) mass bei Nitella die Strömungsgeschwindigkeit bei mehreren Temperaturen. Er untersuchte auch den Einfluss plötzlicher Temperaturänderungen. Er fand sowohl bei Erniedrigung wie bei Erhöhung der Temperatur, dass die Strömung nicht unmittelbar die zu der neuen Temperatur gehörige Geschwindigkeit erreicht, sondern erst eine vorübergehende Verzögerung erfährt. Allerdings muss die Temperaturdifferenz eine gewisse Grösse überschreiten und die Erscheinung tritt zwischen 12° und 25° C. nicht auf. Hofmeister (1867) und De Vries (1870) fanden Ähnliches. Dem gegenüber fand Velten (1876) bei Chara, Nitella, Elodea und Vallisneria weder bei Erhöhung noch bei Erniedrigung der Temperatur eine vorübergehende Verzögerung. Hörmann (1898) schliesslich fand wohl bei Erniedrigung, nicht aber bei Erhöhung der Temperatur, eine vorübergehende Verzögerung. Romijn (1931) fand in Übereinstimmung mit Hörmann, dass nur bei Temperaturerniedrigung eine vorübergehende Verzögerung eintritt, die umso grösser ist, je grösser die Temperaturdifferenz ist. Ausserdem fand er, dass bei 20° C. ein kleiner Temperaturunterschied schon genügt, um eine vorübergehende Verzögerung hervorzurufen, während grössere Unterschiede erforderlich sind, sowohl wenn die zu erreichende niedere Temperatur höher,

als auch wenn sie niedriger ist als 20° C. Das abweichende Ergebnis der älteren Autoren ist wahrscheinlich eine Folge der sehr mangelhaften Versuchsmethodik.

Nägeli (1860) war der erste, der den Einfluss der Temperatur auf die Strömungsgeschwindigkeit ausführlich zahlenmässig festlegte (an Nitella). Erst wenig oberhalb 0° C. konnte er Strömung beobachten. Wenn man aus seinen Messungen die Geschwindigkeit berechnet (wie es z.B. Hille Ris Lambers (1926, S. 36) getan hat) so zeigt sich, dass die Zahlen etwa der Formel  $y = a^x$  entsprechen. Velten (1876) hat ausführliche Untersuchungen angestellt, über die Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung an Chara, Vallisneria und Elodea. Er fand aber, dass die Strömungsgeschwindigkeit der Temperatur proportional ansteigt (also nach der Formel :  $y = ax$ )<sup>1)</sup>. Ewart (1903) wiederholte diese Versuche; er beschäftigte sich auch mit der Frage, wie die Geschwindigkeit sich im Laufe der Zeit bei schädlich hohen Temperaturen ändert. Es war schon Engelmann (1879b) bekannt, dass bei oberhalb des Optimums liegenden Temperaturen die Geschwindigkeit zwar anfangs grösser ist als beim Optimum, aber alsbald absinkt, und zwar umso rascher je höher die Temperatur ist. Ewart kommt zu ähnlichen Ergebnissen.

Eine theoretische Grundlage erhielten diese Versuche aber erst als Van 't Hoff (1898) die R. G. T. Regel für chemische Reaktionen formulierte, und Blackman (1905) seine Theorie der begrenzenden Faktoren aufgestellt hatte. Man konnte danach von der einfachen Fragestellung ausgehen: Ist ein chemischer Prozess der begrenzende Faktor für die Protoplasmaströmung?

<sup>1)</sup> Nägeli und Velten haben nur die Zeit beachtet, in der ein Teilchen eine bestimmte Strecke zurücklegt und kamen also zu anderen Schlüssen als den oben genannten. Schaefer (1898) zeigte, dass diese Methode unrichtig ist.

Ausgehend von diesem Gedankengang hat Hille Ris Lambers (1926) die Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung bei den Characeen (*Chara foetida*, *Nitella mucronata* und *N. translucens*) untersucht. In allen Versuchen ist die Strömungsgeschwindigkeit, wenigstens zwischen 15° und 40°, der Temperatur proportional. Nur unterhalb von 10° biegt die Gerade sich konkav zur Temperaturachse. Diese Ergebnisse sind also in Übereinstimmung mit den von Velten erhaltenen Ergebnissen. Hille Ris Lambers schliesst aus diesem Verhalten, dass in diesem Fall die Strömungsgeschwindigkeit nicht von einem chemischen Prozess bestimmt wird. Der bestimmende Prozess ist seiner Meinung nach die Änderung der Viskosität des Plasmas. Romijn (1931) stimmt dieser Auffassung nicht bei. Er hat mittels der Plasmolyseformmethode (Weber 1924) die Viskosität des Nitella-Plasmas in Abhängigkeit von der Temperatur gemessen, und fand bei etwa 20° C. ein Viskositätsmaximum: sowohl bei Erniedrigung als bei Erhöhung der Temperatur, ausgehend von 20°, nimmt die Viskosität ab. Ähnliches wurde von Heilbronn (1922) bei Reticularia gefunden, während aber F. u. G. Weber (1916) bei Phaseolus von 0° bis 40° eine regelmässig abnehmende Viskosität fanden; die Kurve ist schwach konkav zur Temperaturachse. Ohne die Schlussfolgerung von Romijn anzuzweifeln, muss doch gegen seine Methode eingewendet werden, dass er nur die Viskosität des ruhenden hochviskösen Ektoplasmas gemessen hat, während nur das Entoplasma, dessen Viskosität viel niedriger ist, Strömung zeigt. Heilbronn fand bei Reticularia, dass die Viskosität des Ektoplasmas der Viskosität des Entoplasmas gleich sein kann und dann bis auf  $\infty$  erhöht werden kann, ohne dass das Entoplasma eine Viskositätsänderung erfährt. Frederikse (1933) fand an *Amoeba verrucosa*, dass in Chloroformwasser geeigneter Konzentration die Viskosität des Ektoplasmas beträchtlich erhöht wurde, sich im Ento-

plasma dagegen zuerst erniedrigte, später sehr wenig erhöhte. Es ist also unbedingt notwendig, die Viskosität des strömenden Plasmas selbst zu messen, um sichere Aufschlüsse über einen etwaigen Zusammenhang zwischen Strömungsgeschwindigkeit und Plasmaviskosität zu bekommen.

Aus der obenstehenden Literaturübersicht zeigt sich, dass bisher nur an *Characeen*, *Vallisneria* und *Elodea* ausführlichere Untersuchungen vorgenommen sind über die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von der Temperatur. Schon aus diesem Grunde war es erwünscht, ein anderes Objekt in dieser Hinsicht zu prüfen. Der Hauptzweck meiner Untersuchung über die Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung in der *Avena*-Koleoptile war aber, die Richtigkeit der Auffassung von Van der Weij, zwischen Wuchsstofftransport und Protoplasmaströmung bestehe kein Zusammenhang, näher zu prüfen.

## 2. Die Temperaturkurve von 6—10 Tage alten Koleoptilen.

Für die ersten Versuche benutzte ich Pflanzen, die, nachdem sie 90 Stunden alt geworden waren, in einem Dunkelschrank im Mikroskopierzimmer weitergezüchtet wurden.

Bei den ersten Versuchen stellte sich die überraschende Tatsache heraus, dass die Temperaturabhängigkeit bei alten und jungen Koleoptilen ganz verschieden war. Bei älteren Koleoptilen tritt eine normale Optimumkurve zutage, obgleich der Temperaturkoeffizient niedrig ist ( $Q_{10} = 1.8$  in Tabelle 4), bei den ganz jungen Koleoptilen macht sich dagegen zwischen  $17^\circ$  und  $35^\circ$  kaum ein Einfluss der Temperatur bemerkbar.

In Tabelle 4 (siehe Abb. 1) ist ein Versuch mit einer

etwa 160 Stunden alten Koleoptile dargestellt. Die Koleoptile ist 3 Tage älter als eine „junge“ Koleoptile. Es ist ein deutlicher Einfluss der Temperatur zu beobachten.

TABELLE 4.  
Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung.  
Koleoptile 190 St. alt. 25-11-'32. (Beobachtung in weissem  
Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Mes-sungen
19°.8	9.3	0.12	12
20°.2	9.6	0.18	13
12°.4	6.8	0.12	10
12°.3	6.8	0.14	10
12°.3	6.3	0.16	12
12°.3	6.3	0.13	13
(20°.8)	(12.1) <sup>1)</sup>	(0.34)	(10)
20°.8	10.3	0.28	10
20°.9	10.3	0.45	10
26°.7	14.6	0.43	10
26°.8	15.6	0.53	12
26°.8	15.3	0.42	13
27°.0	14.1	0.42	10
29°.3	16.5	0.54	9
29°.4	15.9	0.50	12
29°.4	16.1	0.49	13
32°.2	14.9	0.48	10
32°.1	14.4	0.60	10
32°.6	13.9	0.30	12
32°.5	13.6	0.32	13
36°.8	4.2	0.20	5
36°.6	3.1	0.10	5
(20°.0)	( 6.3)	(0.20)	( 8)
19°.4	7.3	0.16	16
19°.7	7.2	0.22	12
19°.7	7.1	0.20	13

<sup>1)</sup> Stark abweichende Werte sind eingeklammert.

Als sich zeigte, dass weisses Licht die Protoplasmaströmung beeinflusst, habe ich die Versuche in orangefarbigem Licht im Dunkelzimmer wiederholt. In Tabelle 5 (Abb. 2) ist ein solcher Versuch mit einer etwa 140 Stunden alten Koleoptile dargestellt, die im Dunkelzimmer weitergezüchtet wurde und beim Auskeimen nicht beleuchtet worden war.

TABELLE 5.

Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung.  
Koleoptile 140 St. alt. 21-2-'34. (Beobachtung in orangefarbigem Licht).

Temp.	v in $\mu/\text{Sek.}$	m	Zahl der Messungen
21°.3	11.5	0.25	12
21°.3	11.1	0.15	13
25°.5	12.9	0.24	12
25°.5	13.4	0.38	13
34°	16.4	0.82	12
34°	15.8	0.92	8
(34°)	( 8.4)	—	( 5)
21°.3	10.5	0.28	12
21°.3	11.1	0.22	13
17°.8	9.0	0.14	12
17°.9	8.9	0.18	13
12°.2	6.5	0.18	12
12°.2	6.3	0.15	13
6°—7°	4.3	0.10	12
21°.0	10.2	0.18	12
21°.0	10.5	0.21	13
30°.0	15.9	0.40	12
30°.0	15.3	0.46	13
21°.0	10.0	0.25	12
21°.0	9.9	0.26	13

Das Ergebnis dieses Versuches ist in Übereinstimmung mit dem in Tabelle 4 mitgeteilten Versuch; das weisse Licht hat also keinen Einfluss auf den Verlauf der Kurve.

Wenn wir in den oben angeführten Versuchen aus den gefundenen Zahlen die theoretisch richtige Kurve konstruieren wollen, so müssen wir zuerst versuchen, ob sie einer der zwei am meisten auftretenden Kurven, der Geraden, oder der sogenannten „logarithmischen“ Kurve entsprechen

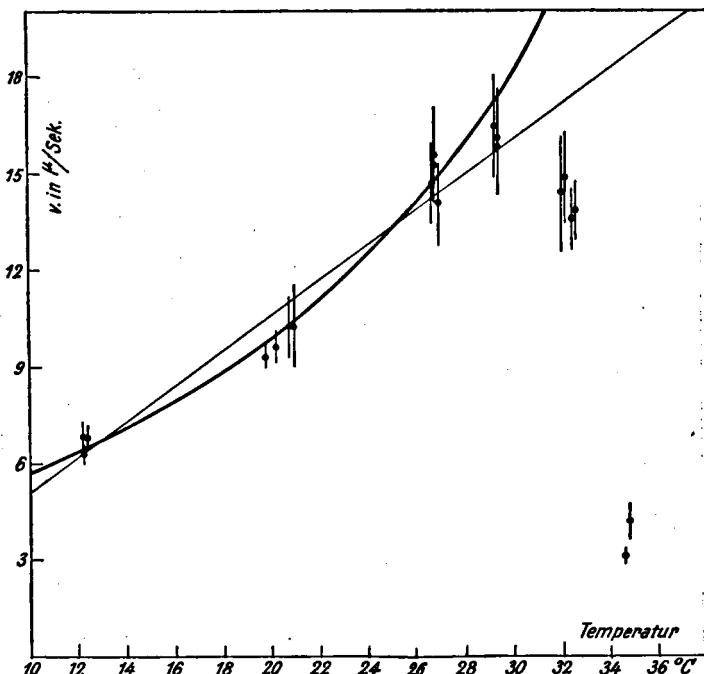


Abb. 1. Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung in Abhängigkeit von der Temperatur. Koleoptile 190 St. alt. (Tabelle 4). Die vertikalen Striche geben für jeden Punkt  $3 \times$  den mittleren Fehler an.

— = „logarithmische“ Kurve  $Q_{10} = 1.8$ ; — = Gerade.

(Diese Kurve entspricht der Formel  $y = a^x$ , und sollte also Exponentiellkurve heißen). In den Abbildungen 1 und 2 ist eine „logarithmische“ Kurve eingezeichnet worden mit einem  $Q_{10} = 1.8$  und eine Gerade (dünne Linie), die ich aus den Daten von Hille Ris Lambers für Nitella trans-

lucens (1926, S. 131, Tab. III) erhielt, dadurch, dass ich diese durch 6 dividierte (die Strömungsgeschwindigkeit ist bei Avena sowohl bei 12° C. wie auch bei 30° C. im Durchschnitt etwa 1/6 der Geschwindigkeit bei Nitella, bei denselben Temperaturen). In beiden Versuchen kommen die Zahlen der „logarithmischen“ Kurve näher als der Geraden,

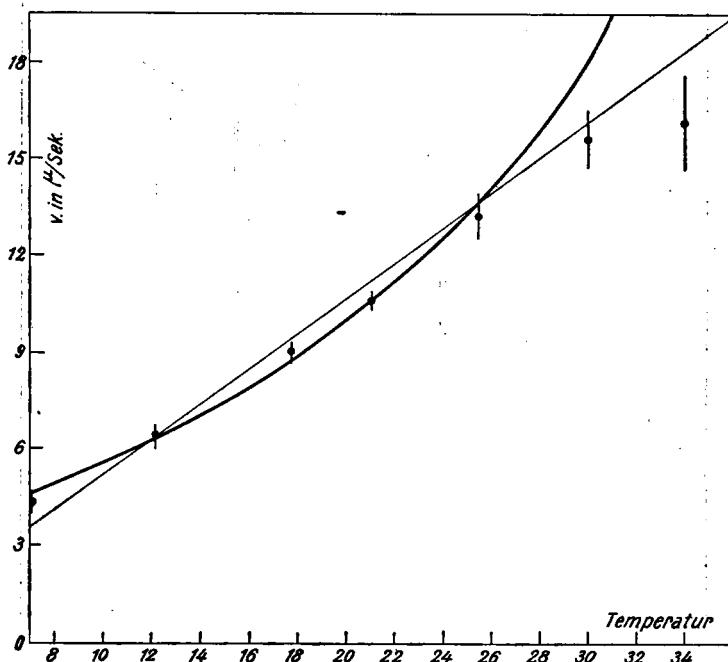


Abb. 2. Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung in Abhängigkeit von der Temperatur. Koleoptile 140 St. alt. (Tab. 5).

was zumal bei 20° deutlich ist. Er ist aber schwierig, hier sicher zu entscheiden, denn zwischen 12° und 28° ist der Unterschied zwischen beiden Kurven sehr klein, oberhalb von 28° macht sich schon der schädliche Einfluss der hohen Temperatur geltend und unterhalb 10° fand auch Hille Ris Lambers bei Chara und Nitella eine zur Temperaturachse konvexe Abweichung von der Geraden.

Die Entscheidung ist leichter an Zahlen, die ich erhielt, indem ich aus allen Versuchen (einige Versuche mit 140—200 St. alten Koleoptilen, bei denen meist nur für zwei Temperaturen die Geschwindigkeit bestimmt wurde, sind hier nicht angeführt; sie wurden aber wohl für die Berechnung des  $Q_{10}$  benutzt) jedesmal für einen Temperaturunterschied von 5° C. den  $Q_{10}$  berechnete (nach der Formel  $\log Q_{10} = \frac{10}{t_2 - t_1} (\log v_{t_2} - \log v_{t_1})$ ). Tabelle 6 gibt das Ergebnis.

TABELLE 6.  
Temperaturkoeffizient der Protoplasmaströmung  
(140—200 St. alte Koleoptilen).

Temperaturunterschied	$Q_{10}$
5°—10°	1.9—2.2
10°—15°	1.8
15°—20°	1.8
20°—25°	1.7
25°—30°	1.5
30°—35°	1.1

Es zeigt sich also, dass bis etwa 25° der  $Q_{10}$  konstant ist, oberhalb von 25° nimmt er ab, und zwar derart, dass die Kurve von 20°—30° etwa eine Gerade ist, um oberhalb von 30° fast horizontal zu verlaufen. Diese Temperatur-Geschwindigkeitskurve ist eine andere als die von Hille Ris Lambers (1926) bei den Characeen gefundene. Nach Hille Ris Lambers kann man die Gerade nicht von einer „logarithmischen“ Kurve ableiten. Er sagt S. 54<sup>1)</sup>: „Ich glaube, dass in einem Fall, wie dem vorliegenden,

<sup>1)</sup> Übersetzung von mir.

„vielmehr nach einem anderen Erklärungsprinzip gesucht „werden muss, als dass man versucht, mit Hilfe oft sehr „verwickelter Hilfshypothesen, die die Abnahme des  $Q_{10}$  „erklären sollen, eine nahezu gerade Linie auf eine aus- „gesprochene logarithmische Kurve zurückzuführen“. Er meint, die Viskosität des Protoplasmas bestimme die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung, und muss also voraussetzen, dass die Plasmakolloide derart gemischt sind, dass die Viskosität des Ganzen mit ansteigender Temperatur geradlinig abnimmt. Diese Voraussetzung ist bisher nicht bewiesen worden. Weder Heilbronn (1922) und Romijn (1931), noch F. und G. Weber (1916), die die Viskosität des Protoplasmas in Abhängigkeit von der Temperatur untersuchten, fanden eine Gerade (siehe S. 495). Die beiden erstgenannten Autoren fanden bei etwa 18° C. ein Viskositätsmaximum (bei Nitella, bezw. Reticularia), die Letztgenannten fanden bei Phaseolus zwar eine regelmässig ansteigende Linie mit abnehmendem  $Q_{10}$ , aber sie war noch deutlich konvex zur Temperaturachse.

Ich glaube aber, dass es unrichtig ist, zu fragen, ob die Plasmaviskosität oder ein anderer Faktor die Strömungsgeschwindigkeit bestimmt: Wenn eine Flüssigkeit von einer bestimmten Kraft bewegt wird, so wird die Geschwindigkeit dieser Bewegung geändert, sowohl wenn die Kraft geändert wird, als auch wenn sich die Viskosität der Flüssigkeit ändert.

Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung wird immer an mitgeführten Einschlüssen gemessen. Es muss immer ein kleiner Unterschied zwischen der Geschwindigkeit des Plasmas und der Geschwindigkeit des mitgeschleppten Teilchens bestehen. Nach dem Gesetz von Stokes ist:

$$R = 6\pi\eta rv. \text{ } ^1)$$

<sup>1)</sup>  $R$  = Reibungskraft eines kugelförmigen Körperchens mit Radius =  $r$  in einer Flüssigkeit mit Viskosität =  $\eta$ ;  $v$  = Geschwindigkeit des Körperchens.

Wenn diese Formel auch im vorliegenden Fall keine quantitative Gültigkeit hat, so kann doch aus ihr gefolgert werden, dass bei abnehmender Viskosität der Unterschied zwischen den Geschwindigkeiten des Plasmas und des mitgeschleppten Teilchens immer grösser wird. Wenn man nun annimmt, dass die Temperaturabhängigkeit der Strömungsgeschwindigkeit des Plasmas einer „logarithmischen“ Kurve entspricht, so muss die Temperaturabhängigkeit des mitgeschleppten Teilchens erheblich von dieser Kurve abweichen. Sowohl in dem Fall, wo die Viskosität bei etwa 18° C. ihr Maximum hat, wie wenn sie von 0° C. an regelmässig abnimmt, muss man annähernd eine Gerade finden, wenn man die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung an grösseren Teilchen misst (z.B. an Chlorophyllkörnern, wie bei der Untersuchung der Strömung bei den Characeen üblich ist).

Wenn die bei den Characeen erhaltene gerade Temperatur-Geschwindigkeitskurve tatsächlich in der oben angeführten Weise zustande kommt, so muss man eine bessere Annäherung an die „logarithmische“ Kurve bekommen, je kleiner die für die Messung benutzten Teilchen sind, weil der Unterschied in der Geschwindigkeit proportional zum Durchmesser des Teilchens zunimmt. Für meine Messungen habe ich immer sehr kleine Teilchen benutzt. Vielleicht ist die Tatsache, dass ich in dieser Weise bei den alten Koleoptilen bis etwa 25° C. annähernd eine „logarithmische“ Kurve fand, eine Stütze für die oben wiedergegebene Anschauung. Gegen die Annahme, es bestehe ein Unterschied in der Geschwindigkeit zwischen Plasma und mitgeschleppten Teilchen, die abhängig ist von der Viskosität des Plasmas, kann, glaube ich, wenig eingewendet werden. Es fragt sich aber, ob die Änderung des Unterschiedes in der Geschwindigkeit mit der Viskosität so beträchtlich ist, dass es das Auftreten einer geraden Temperatur-Geschwindigkeitskurve erklären kann. Das kann erst entschieden

werden, wenn man in einer Zelle die Geschwindigkeit bei mehreren Temperaturen nebeneinander an grossen und an kleinen Teilchen misst.

Bělehrádek (1932) vertritt ähnliche Anschauungen; er geht aber von der Voraussetzung aus, dass die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung sich unter Einfluss der Temperatur nicht ändert. Je höher aber die Viskosität ist, umso schneller werden die Einschlüsse vom Strom mitgeführt. Er muss also schliessen, dass die Viskosität des Plasmas bei ansteigender Temperatur erhöht wird. Diese Schlussfolgerung steht aber in Widerspruch mit den in anderer Weise ermittelten Daten über die Viskosität. Ich glaube deshalb, dass die oben gegebene Anschauung den Tatsachen besser entspricht.

Man kann auch noch in einer anderen einfachen Weise die Gerade von einer „logarithmischen“ Kurve ableiten, indem man annimmt, dass bei niederer Temperatur ein stark von der Temperatur beeinflusster Prozess (z.B. ein chemischer Prozess) die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung bestimmt, während bei ansteigender Temperatur allmählich ein weniger von der Temperatur beeinflusster Prozess (z.B. eine Diffusion) auf die Geschwindigkeit mitbestimmend wirkt. Man kann sich diesen Fall folgendermassen verwirklicht denken: angenommen, einer der reagierenden Stoffe ( $A$ ) einer langsam verlaufenden chemischen Reaktion, wird durch Diffusion zugeführt. Die Geschwindigkeit der Reaktion wird u.a. abhängig sein von  $C_A$ , also von der Diffusionsgeschwindigkeit von  $A$ . Wird nun die Geschwindigkeit der chemischen Reaktion erhöht, ohne dass die Diffusion geändert wird, so wird  $C_A$  sinken, wodurch das Konzentrationsgefälle zunimmt und also die Diffusion gesteigert wird. Es stellt sich also aufs Neue ein Gleichgewicht ein, wobei die Reaktionsgeschwindigkeit im ganzen System vergrössert ist, aber nicht entsprechend der ursprünglichen Vergrösserung der Geschwindigkeit der

chemischen Reaktion. Wenn  $C_A$  bis auf einen sehr kleinen Wert gesunken ist, wird die Reaktionsgeschwindigkeit im System praktisch ganz von der Diffusion bestimmt.

Aus der oben mitgeteilten Anschauung geht hervor, dass die Theorie von Blackman (1905) theoretisch nicht unbeschränkt gültig ist. Es fragt sich aber, ob in der Pflanze eine Konstellation wie oben beschrieben auftritt. Wenn man jedoch annimmt, dass diese Anschauung in der Tat zutrifft, so kann man sich vorstellen, dass bei niederen Temperaturen die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung von der die Energie für die Strömung erzeugenden Reaktion (und von der Viskosität) bestimmt wird, während bei ansteigender Temperatur die Diffusion einen immer grösseren Einfluss auf die Geschwindigkeit hat. Der  $Q_{10}$  muss sodann einen immer geringeren Wert bekommen; ob eine Gerade resultiert oder eine schwach konvexe oder konkave Linie, wird von der relativen Geschwindigkeit beider Prozesse abhängen.

Ich habe diese theoretische Anschauungen hier mitgeteilt, weil es mir scheint, dass bei Avena, mehr als bei den bisher untersuchten Objekten, die Möglichkeit besteht, Anhaltspunkte für eine weitere Erforschung dieser Fragen zu bekommen. Das abweichende Verhalten der jungen Koleoptilen weist darauf hin, dass mehrere Faktoren die Strömung (direkt oder indirekt) beeinflussen können, und auch, dass die Möglichkeit besteht, diese Faktoren unter günstigen Verhältnissen gesondert zu studieren. Es soll jetzt erst die Temperaturkurve der jungen Koleoptilen besprochen werden.

### 3. Die Temperaturkurve von 4 Tage alten Koleoptilen.

Die „jungen“ (d.h. 90 Stunden alten) Koleoptilen wurden sofort nachdem sie aus dem Dunkelzimmer kamen, verwendet. Die Versuche wurden, wie bereits S. 486 mitgeteilt, im Tageslicht vorgenommen.

In den Tabellen 7a-d sind einige Versuche mitgeteilt; sie sind in Abb. 3 graphisch dargestellt worden. Man sieht, dass zwischen 17° und 30° von einem Einfluss der Temperatur nicht die Rede sein kann. Bei 13° ist die Geschwindigkeit geringer (Tabelle 7c).

TABELLE 7a.

**Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
bei jungen Koleoptilen.**

18-11-'32. (Beobachtung in weissem Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Messungen
21°.7	9.5	0.19	12
22°.2	9.2	0.18	13
22°.7	9.2	0.21	12
22°.8	9.0	0.18	13
25°.1	8.8	0.39	9
25°.4	10.1	0.27	9
23°.7	9.1	0.35	8
23°.6	9.2	0.40	9

TABELLE 7b.

**Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
bei jungen Koleoptilen.**

19-11-'32. (Beobachtung in weissem Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Messungen
26°.7	10.1	0.21	16
27°.8	10.5	0.20	9
22°.2	10.5	0.19	11
22°.0	10.5	0.26	11

TABELLE 7c.  
 Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
 bei jungen Koleoptilen.  
 22-11-'32. (Beobachtung in weissem Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Messungen
21°.8	9.8	0.21	12
21°.8	10.4	0.23	13
20°.3	9.4	0.36	10
19°.9	9.5	0.16	11
14°.3	6.8	0.19	10
13°.0	7.2	0.25	7

TABELLE 7d.  
 Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
 bei jungen Koleoptilen.  
 23-11-'32. (Beobachtung in weissem Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Messungen
20°.6	9.3	0.24	12
21°.0	9.8	0.29	13
23°.2	9.9	0.26	11
23°.2	9.9	0.34	11
26°.8	9.6	0.18	11
27°.0	10.2	0.33	11
29°.6	8.0	0.31	12
29°.9	8.7	0.40	13
22°.1	8.2	0.21	12
22°.4	8.5	0.30	13

Nach Crozier & Stier (1926) kann unter Einfluss des Lichtes der Temperaturkoeffizient der Protoplasmaströmung erniedrigt werden. Ich habe deshalb diese Versuche in einem Dunkelzimmer wiederholt. Die Beobachtung

geschah in orangefarbigem Licht, das auch in den Versuchen über den Einfluss des Lichtes benutzt wurde (siehe S. 485).

TABELLE 8a.

**Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
bei jungen Koleoptilen.**

19-2-'34. (Beobachtung in orangefarbigem Licht.)

Temp.	v in $\mu/\text{Sek.}$	m	Zahl der Messungen
21°.0	8.0	0.20	12
20°.8	8.5	0.20	13
25°.1	8.5	0.15	17
25°.1	9.0	0.20	12
25°.2	8.2	0.20	13
20°.5	8.5	0.24	12
20°.3	8.8	0.15	13
17°.0	8.1	0.28	14
17°.0	7.9	0.29	11
17°.0	8.2	0.20	12
17°.0	8.2	0.20	13
12°.0	6.0	0.23	12
12°.0	6.3	0.17	13
12°.0	5.8	0.12	12
12°.0	6.0	0.14	13
20°.4	8.6	0.32	12
20°.0	7.9	0.20	13
19°.9	7.5	0.17	12
19°.9	8.3	0.17	13
25°.1	6.1	0.14	12
25°.1	6.1	0.13	13
20°.0	8.2	0.27	12
19°.8	7.9	0.22	13
30°.2	7.1	0.20	12
30°.2	7.2	0.22	10
20°.2	8.2	0.23	12
20°.2	8.3	0.30	13

TABELLE 8b.  
Temperaturabhängigkeit der Protoplasmaströmung  
bei jungen Koleoptilen.  
20-2-'34. (Beobachtung in orangefarbigem Licht).

Temp.	v in $\mu$ /Sek.	m	Zahl der Messungen
21°.0	8.4	0.14	12
21°.1	8.6	0.24	13
17°.5	8.1	0.22	12
17°.1	8.2	0.15	13
17°.0	7.9	0.18	12
17°.0	8.1	0.22	13
11°.8	5.4	0.22	12
11°.8	5.3	0.13	13
7°—8°	3.9	0.13	12
7°—8°	4.2	0.16	13
11°.7	5.6	0.09	12
11°.7	5.1	0.18	13
20°.1	7.8	0.22	12
20°.0	7.9	0.22	13
25°.0	8.5	0.20	12
25°.0	7.9	0.16	13
33°.4	7.2	0.53	8
20°.6	7.7	0.17	12
20°.6	8.0	0.16	13
30°.0	8.7	0.30	12
30°.0	8.3	0.26	13

Die Tabellen 8a und 8b und Abb. 4 zeigen, dass das Ergebnis mit den Versuchen in weissem Licht ganz in Übereinstimmung ist. Es könnte aber noch sein, dass orangefarbiges und weisses Licht in dieser Hinsicht die gleiche Wirkung hätten. Ich ging darum auch so vor, dass ich ein Koleoptilpräparat 1 Stunde lang bei 27° ganz verdunkelte, dann schnell in orangefarbigem Licht 10 Messungen vornahm, wieder verdunkelte und die Temperatur bis auf 21° sinken liess. Nach einer halben Stunde wurde das Licht

wieder eingeschaltet und nunmehr die Geschwindigkeit bei  $21^\circ$  bestimmt. Das Ergebnis war:  $t = 27^\circ \cdot 2$ :  $v = 8.2 \pm 0.38 \mu/\text{Sek.}$ ;  $t = 21^\circ \cdot 4$ :  $v = 8.6 \pm 0.19 \mu/\text{Sek.}$  Auch im Dunkeln ist also in diesem Temperaturgebiet die Strömungsgeschwindigkeit nicht von der Temperatur abhängig. Die für die letztgenannten Versuche benutzten Pflanzen, wurden beim Auskeimen nicht beleuchtet; die Beleuchtung beim Auskeimen hat also keinen Einfluss auf die Form der Kurve.

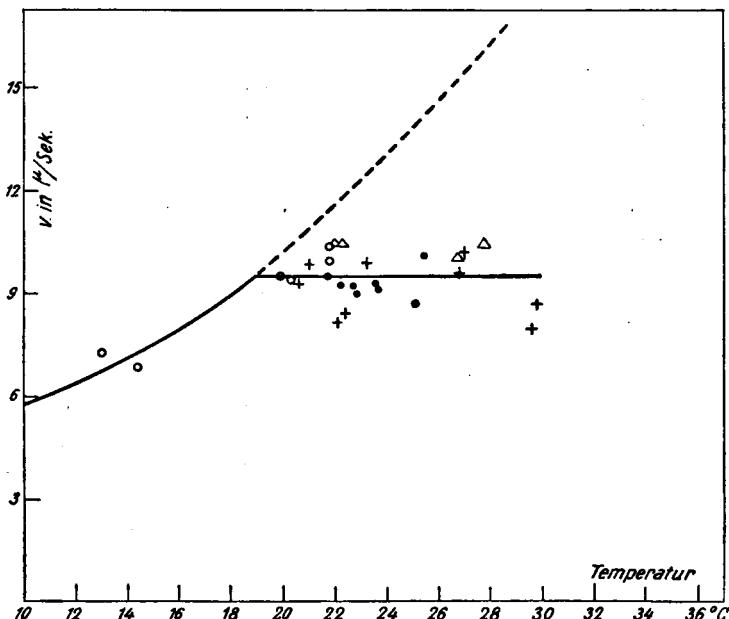


Abb. 3. Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung in Abhängigkeit von der Temperatur. Koleoptile 90 St. alt. ● = Tab. 7a. △ = Tab. 7b. ○ = Tab. 7c. + = Tab. 7d.

Auch aus allen Versuchen mit 90 St. alten Koleoptilen habe ich, jedesmal für einen Temperaturunterschied von  $5^\circ \text{ C}$ . den  $Q_{10}$  berechnet. Tabelle 9 (S. 512) gibt das Ergebnis.

Die einfachste Deutung dieser Ergebnisse scheint mir zu sein, dass hier eine „Blackmankurve“ auftritt: von 5° C. bis etwa 15°—17° C. reagiert die Strömung genau so wie bei den alten Koleoptilen und von 17° an wird die Geschwindigkeit vollkommen von einem nicht (oder nur sehr

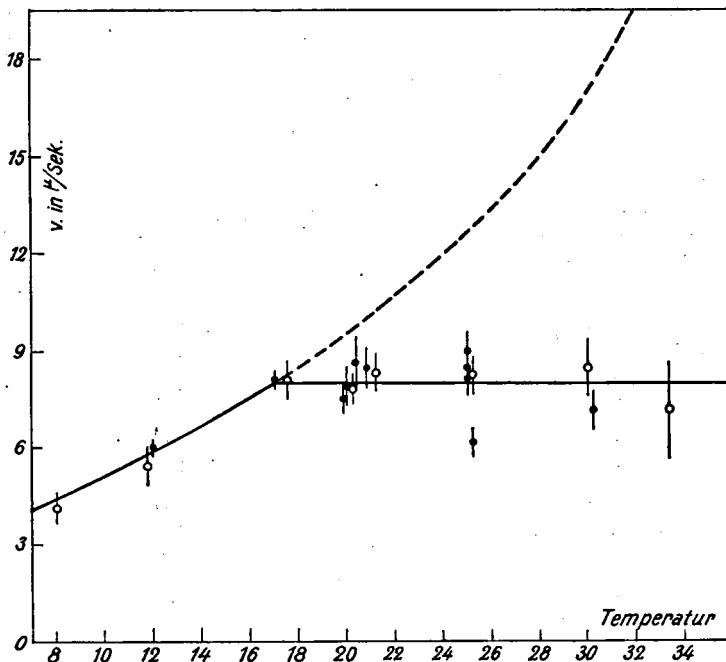


Abb. 4. Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung in Abhängigkeit von der Temperatur. 90 St. alt. ● = Tab. 8a.  
○ = Tab. 8b. Die gestrichelte Kurve ist eine Verlängerung der „logarithmischen“ Kurve mit  $Q_{10} = 1.8$ .

wenig) von der Temperatur beeinflussten Prozess bestimmt. In diesem Fall müssen weder die Plasmaviskosität noch die Erzeugung der Energie sich mit der Temperatur ändern. Es kann aber auch sein, dass der Beschleunigung des die Energie für die Strömung erzeugenden Prozesses eine so grosse Erhöhung der Plasmaviskosität gegenüber steht,

dass beide Änderungen sich gegenseitig aufheben. Erst eine ausführliche Untersuchung, die mich jetzt aber zu sehr auf Abwege führen würde, kann hier die Entscheidung bringen. Mit zunehmendem Alter der Pflanze wird die Beschränkung der Geschwindigkeit aufgehoben. Es wäre vielleicht möglich, auch bei jungen Koleoptilen diese Beschränkung künstlich aufzuheben, um so die Natur der Beschränkung kennen zu lernen.

TABELLE 9.  
Temperaturkoeffizient der Protoplasmaströmung.  
(90 St. alte Koleoptilen).

Temperaturunterschied	$Q_{10}$
5°—10°	1.8—2.1
10°—15°	1.8
15°—20°	1.1
20°—25°	1.1
25°—30°	0.9
30°—35°	0.7
35°—40°	0.9

Oberhalb von etwa 30° scheint die Temperatur einen schädlichen Einfluss zu haben. Das Verhalten der Präparate ist aber bei diesen Temperaturen recht launenhaft: manchmal genügt eine kurze Erwärmung auf 30° um die Strömung zum Stillstand zu bringen, ein anderes Mal bleibt die Anfangsgeschwindigkeit auch bei 35° noch längere Zeit beibehalten. Jedenfalls wird hier auch der Wassergehalt eine Rolle spielen. Vielleicht könnte die Strömung in feuchter Luft höhere Temperaturen vertragen, ohne dass die Geschwindigkeit herabgesetzt wird. Die Beobachtung der Strömung in feuchter Luft ist aber, zumal in den jungen Koleoptilen, sehr schwierig; es bestehen auch andere tech-

nische Schwierigkeiten, sodass diese Untersuchungen für eine spätere Gelegenheit zurückgestellt werden mussten.

#### 4. Die Bedeutung der Temperaturversuche für die Frage nach dem Auxintransport.

Wir müssen uns nunmehr fragen, welche Bedeutung die vorstehenden Versuche für die Frage nach dem Wuchsstofftransport haben.

##### a. Die Geschwindigkeit.

Aus Tabelle 3 (S. 492) geht hervor, dass die Geschwindigkeit in den jungen Koleoptilen in orangefarbigem Licht  $11-12 \mu/\text{Sek.}$  beträgt. Nach Van der Weij braucht der Wuchsstoff 10—12 Minuten, um ein Zylinderchen von 2 mm zu durchlaufen; die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes ist also  $2.8-3 \mu/\text{Sek.}$  Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung beträgt also das 4-fache der Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes.

In Übereinstimmung mit F. W. Went muss also geschlossen werden, dass die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung vollkommen ausreicht, um durch sie den Wuchsstofftransport erklären zu können.

##### b. Die Temperaturkurve.

Bei 90 St. alten Koleoptilen, mit denen auch alle Versuche über den Transport des Wuchsstoffes vorgenommen wurden, ist, wie aus Abb. 4 hervorgeht, die Strömungsgeschwindigkeit zwischen  $17^\circ$  und  $35^\circ$  praktisch konstant, während sie in Luft wahrscheinlich noch bis etwa  $40^\circ$  unverändert bleibt. Unterhalb von  $17^\circ$  nimmt die Geschwindigkeit ab.

Van der Weij fand, dass die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes zwischen  $0^\circ$  und  $50^\circ$  unabhängig ist von der Temperatur. Bei  $0^\circ$  verläuft der Transport nach den Diffusionsgesetzen, erst bei höheren Temperaturen folgt der Transport anderen Gesetzen („Strommechanismus“). Bis  $10^\circ$  tragen beide Transportarten wesentlich zum

Wuchsstofftransport bei. Von etwa  $10^{\circ}$  an bis etwa  $40^{\circ}$  wirkt vornehmlich der „Strommechanismus“. Von  $40^{\circ}$  an treten infolge einer Schädigung der Pflanze andere Erscheinungen auf.

Zwischen  $10^{\circ}$ — $15^{\circ}$  und  $40^{\circ}$ , wo der Wuchsstofftransport nach dem „Stromschema“ v. d. Weij's verläuft wird also weder der Wuchsstofftransport noch die Protoplasmaströmung wesentlich von der Temperatur beeinflusst. Die Unterschiede liegen ganz bestimmt innerhalb der Fehlergrenzen beider Untersuchungsmethoden. Diese Schlussfolgerung entwertet das wichtigste Argument von v. d. Weij gegen einen Wuchsstofftransport durch das strömende Protoplasma.

### c. Die Intensität.

Für einen etwaigen Stofftransport durch das Protoplasma ist nicht nur die Geschwindigkeit, sondern auch die Menge des strömenden Plasmas, die Strömungsintensität, von Interesse. Es ist aber schwierig, eine solche Strömungsintensität zahlenmäßig zu ermitteln. Ich kann nur sagen, dass es bei  $12^{\circ}$  C. mit Mühe gelingt, regelmässig Messungen vorzunehmen; bei  $18^{\circ}$ — $20^{\circ}$  ist die Strömung intensiver geworden, wodurch die Beobachtung erleichtert wird. Die Intensität wird bis  $25^{\circ}$ — $30^{\circ}$  noch immer grösser und sinkt dann rasch. Dieses Verhalten zeigt eine grosse Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Transportintensität des Wuchsstoffes in Abhängigkeit von der Temperatur, aber auch mit anderen Lebensprozessen.

Aus dem Vorstehenden folgt, dass bisher weder für noch gegen die Hypothese, das strömende Plasma transportiere den Wuchsstoff, ein Beweis erbracht worden ist. Der eigentümliche Einfluss der Temperatur sowohl auf die Protoplasmaströmung wie auf den Wuchsstofftransport suggeriert aber irgendeinen Zusammenhang.

## 5. Der Einfluss plötzlicher Temperaturänderungen.

Über den Einfluss plötzlicher Temperaturänderungen enthält die ältere Literatur, wie S. 493 hervorgehoben, viel Widersprüche. Ich möchte darum, obwohl ich der Frage nicht systematisch nachging, meine diesbezüglichen Daten kurz mitteilen. Meine Resultate sind mit den von Hörmann und Romijn völlig in Übereinstimmung d.h. also: plötzliche Temperaturerhöhungen rufen keine, Temperaturerniedrigungen hingegen eine deutliche vorübergehende Verzögerung hervor.

Die Erscheinung tritt sowohl bei alten wie bei jungen Koleoptilen auf. Abb. 5 gibt das Resultat einiger Versuche, in denen das Praeparat von verschieden hoher Temperatur auf  $13^{\circ}$  abgekühlt wurde, Abb. 6 dasselbe für  $21^{\circ}$ — $22^{\circ}$  als niederer Temperatur. Bei den letztgenannten Versuchen muss bemerkt werden, dass, wie aus der Form der Geschwindigkeitskurve bei der hohen Temperatur hervorgeht, die hohe Temperatur bereits einen schädigenden Einfluss auf die Strömung hat. Wenn wir mit Romijn die Zahl 100, dividiert durch den minimalen Temperaturunterschied, der gerade eine Verzögerung hervorruft, als Mass für die Empfindlichkeit für den Temperaturstoss annehmen, so berechnen wir für die Protoplasmaströmung bei Avena die Empfindlichkeit aus den obigen Versuchen als:

1.  $t = 13^{\circ}$ . Der Temperaturunterschied  $21^{\circ} - 13^{\circ} = 8^{\circ}$  ruft noch eine geringe Verzögerung hervor. Die Empfindlichkeit ist also etwa  $\frac{100}{7.5} = 13$ .

2.  $t = 21^{\circ}$ . Der Temperaturunterschied  $25^{\circ} - 21^{\circ} = 4^{\circ}$  ruft noch eine merkliche Verzögerung hervor. Die Empfindlichkeit ist also hier  $\frac{100}{3 \text{ bis } 4} = 30$ .

3. Der Temperaturunterschied  $38^{\circ} - 31^{\circ}$  rief keine Verzögerung hervor. Die Empfindlichkeit bei  $31^{\circ}$  ist also

$< \frac{100}{7} = < 13$ . Höhere Temperaturunterschiede können hier nicht angewendet werden, weil bei Temperaturen über 38° die Strömung meist fast augenblicklich sistiert wird.

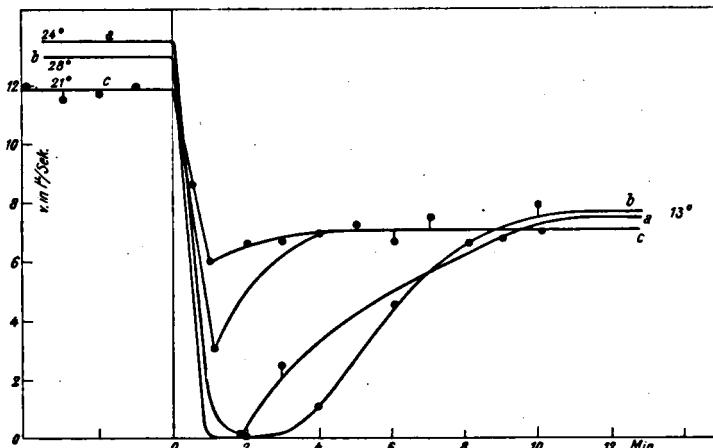


Abb. 5. Einfluss einer plötzlichen Temperaturerniedrigung auf 13° C.

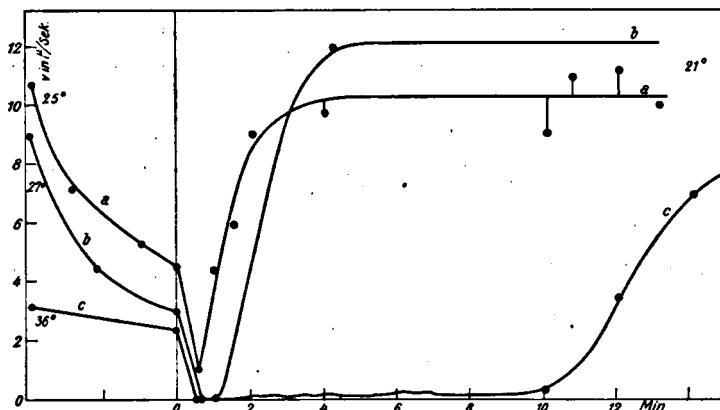


Abb. 6. Einfluss einer plötzlichen Temperaturerniedrigung auf 21° C.

Obwohl die hier ermittelten Zahlen nur als grobe Annäherungen zu betrachten sind, kann man doch schliessen, dass hier, ebenso wie Romijn bei Nitella fand, die Empfindlichkeit für Temperaturunterschiede bei etwa  $20^{\circ}$  grösser ist als bei höheren oder niederen Temperaturen.

Über das Verhalten der jungen Koleoptilen hinsichtlich des Einflusses von Temperaturänderungen liegen nur wenige Daten vor. Abb. 7 gibt ein Beispiel einer vorübergehenden Verzögerung unter Einfluss einer Temperaturniedrigung von  $27^{\circ}$ — $22^{\circ}$  C. Es wäre interessant zu untersuchen, ob die Empfindlichkeit bei jungen Koleoptilen eine andere ist als bei älteren Koleoptilen.

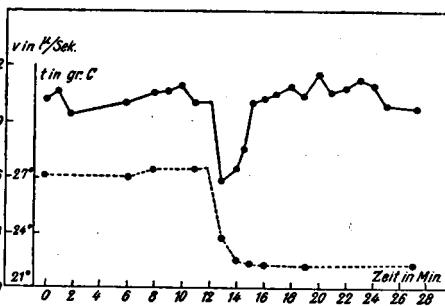


Abb. 7. Einfluss einer plötzlichen Temperaturniedrigung von  $27^{\circ}$  auf  $22^{\circ}$  C., Koleoptile 90 St. alt. Ausgezogene Linie: Geschwindigkeit. Gestrichelte Linie: Temperatur.

#### ABSCHNITT IV. EINFLUSS DES LICHTES.

##### 1. Literatur.

Die meisten Angaben über einen Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmastromung stammen von Autoren, die den Einfluss des Lichtes auf andere Prozesse untersuchten, und dabei nebenbei ihre Aufmerksamkeit auf das Verhalten der Protoplasmastromung richteten. Ausführlichere Untersuchungen liegen bisher nur wenige vor.

Zenker (1824, zit. nach Goeppert u. Cohn 1849,

S. 667) war meines Wissens der Erste, der an einen Zusammenhang zwischen Licht und Protoplasmaströmung dachte. Er meinte nämlich, dass der Intensitätswechsel des Sonnenlichtes die Strömung verursache. Hofmeister (1867) und auch Baranetzky (1876) fanden bei Myxomyceten eine geringe Hemmung der Strömung nach Belichtung der Plasmodien. Engelmann (1879a) fand bei *Pelomyxa palustris*, dass eine plötzliche Beleuchtung eine Sistierung der Strömung und ein Zusammenziehen der Amoeba hervorruft, während eine allmählich stärker werdende Beleuchtung keine solche Wirkung hat. Mast (1931) beobachtete einen Stillstand der Strömung bei *Amoeba proteus* nach starker Zunahme der Beleuchtungsintensität. Eine schwache Zunahme der Beleuchtungsintensität rief eine geringe Beschleunigung der Strömung hervor.

Borscow (1868) und Luerssen (1868) fanden in den Brennhaaren von *Urtica urens* und in den Staubfädenhaaren von *Tradescantia* im roten Licht eine Verzögerung der Strömung, die alsbald in einen Stillstand überging, bis zur Desorganisation des Zellinhaltes, während im blauen Licht die Strömung unverändert blieb. Reinke (1871), der diese Versuche wiederholte, fand bei *Urtica* weder im roten noch im blauen Licht eine Schädigung des Protoplasmas. Bei *Spirogyra* fand er im blauen Licht nach mehreren Tagen eine Desorganisation, im roten Licht jedoch nicht, im Dunkeln trat ebenfalls eine Schädigung infolge Mangel an Assimilaten auf. N. Pringsheim (1881) studierte das Entfärben der Chloroplasten bei *Spirogyra* und *Nitella* durch intensives farbiges Licht. Er fand im roten Licht keine Entfärbung und keine Schädigung der Protoplasmaströmung. Im grünen, blauen, usw. Licht aber wurden die Chloroplasten entfärbt, dabei wurde auch die Protoplasmaströmung gehemmt bzw. zum Stillstand gebracht. Bei *Nitella* ging der Verzögerung oftmals eine Beschleunigung voraus. Die Permeabilität war in diesen Fällen stark erhöht.

Hauptfleisch (1892) konnte keinen Einfluss des Lichtes auf die Strömung beobachten; nach ihm beruhen die Ergebnisse Borscow's und Luerssen's auf einer Schädigung des Protoplasmas, denn oftmals wird die Zelle schon nach kurzer Beleuchtung getötet. Ewart (1898, 1903) fand im *intensiven* Licht eine Hemmung der Strömung bei Chara, Elodea und Vallisneria. Auch Pantanelli (1904) fand bei einer Beleuchtung, die so intensiv war, dass die CO<sub>2</sub>-Aufnahme geschädigt wurde, eine starke Hemmung bis zum Sistieren der Protoplasmastromung. Wenn das Objekt nachher in diffuses Licht gebracht wurde, kehrte das Vermögen, CO<sub>2</sub> aufzunehmen zurück, nachdem, oder manchmal auch bevor die Protoplasmastromung wieder aufgenommen wurde.

Eine *Beschleunigung* der Strömung unter Einfluss des Lichtes beobachtete Ewart (1903) nur, wenn die Pflanzen zuvor längere Zeit im Dunkeln gestanden hatten. Durch Nahrungsmangel ist dann die Strömungsgeschwindigkeit stark herabgesetzt, erreicht aber unter Einfluss des Lichtes, wenn aufs Neue Assimilate gebildet werden, schnell ihren ursprünglichen Wert. Es ist klar, dass hier von einer „Reizwirkung“ durch das Licht nicht gesprochen werden darf. Farmer (1896) beobachtete in Wasserstoffatmosphäre im Lichte mehrmals 1 Tag lang eine rege Protoplasmastromung (bei Elodea), die aber nach 3 Minuten langer Verdunkelung aufhörte, jedoch nach Wiederbeleuchtung rasch wieder auftrat. Er glaubt, dass hier im Lichte durch die Assimilation der für die Strömung erforderliche Sauerstoff gebildet wird. Auch hier kann also von einer direkten Lichtwirkung nicht die Rede sein.

In diesem Zusammenhang muss auch auf die Untersuchungen von Josing (1901) hingewiesen werden. Er untersuchte den Einfluss des Lichtes auf die Strömung, wenn zur gleichen Zeit Aether in verschiedenen Konzentrationen auf das Objekt einwirkte. Er fand (bei Trianea, Vallisneria,

Elodea und Characeen), dass die Strömung in  $\frac{1}{2}$ —2 % Aetherwasser im Licht andauert, im Dunkeln aber bald aufhört, um alsdann im Licht wieder aufgenommen zu werden<sup>1)</sup>. Ein nicht mit Aether behandeltes Praeparat weist auch im Dunkeln Strömung auf. Es ist in erster Linie das kurzwellige Licht, das diese Wirkung ausübt; rotes Licht wirkt wie Dunkelheit. Vielleicht können diese Resultate ebenso wie die Farmer'schen auf O<sub>2</sub>-Mangel zurückgeführt werden; sie können aber auch, wie Fitting (1925) annimmt, auf Fehlern beruhen. Fitting konnte nämlich in Gegensatz zu den Befunden von Josing beobachten, dass bei geeigneter Versuchsanstellung, sowohl bei Vallisneria wie bei Elodea die Strömung im Licht wie im Dunkeln nach mehreren Stunden aufhört.

Ausser dem Einfluss des Lichtes auf das strömende Protoplasma, war auch die auslösende Wirkung des Lichtes Gegenstand mehrerer Untersuchungen. Moore (1888) war der Erste, der diese Erscheinung bei Vallisneria und Elodea beobachtete. Nothmann-Zuckerkandl (1915) studierte an Elodea den Einfluss von Licht verschiedener Wellenlängen. Sie fand, dass intensives ultraviolettes bis ultrarotes Licht die Protoplasmaströmung auslösen kann, wobei das langwellige Licht wirksamer ist. Beikirch (1925) kommt zu ähnlichen Ergebnissen. Fitting (1925) fand bei seinen ausführlichen Untersuchungen über Chemodinase, dass schon ein relativ geringer Wechsel der Beleuchtungsintensität imstande ist, bei Vallisneria Strömung aus-

---

<sup>1)</sup> Auch bei Avena konnte ich einen Einfluss des Lichtes auf die „Narkose“ feststellen. Ich untersuchte Koleoptilpräparate in Aetherwasser steigender Konzentration, um festzustellen, bei welcher Aetherkonzentration die Strömung aufhört. Es zeigte sich, dass die Strömung noch in viel konzentrierterem Aetherwasser stattfand, wenn jedesmal nach einer kurzen Beobachtung (in weißem Licht) verdunkelt wurde, als wenn das Präparat fortwährend der Wirkung des Lichtes ausgesetzt wurde. Ich habe diese Versuche aber nicht weiter fortgeführt.

zulösen (Photodinese). Schweickert (1928) untersuchte diese Erscheinung ausführlich. In Bezug auf die Wirkung von Licht verschiedener Wellenlänge fand er, dass Ultrarot nicht, Rot hingegen besonders aktiv ist; Blau ist wenig, Grün sehr wenig aktiv. Während die Protoplasmaströmung im hochaktiven roten Licht wieder abklingt, bleibt sie in blauem oder weissem Licht, sogar sehr geringer Intensität, dauernd erhalten. Noetling und Rochlin (1931) fanden, dass auch ultraviolette Strahlung ( $\lambda = 3000 \text{ \AA}$ ) stark photodinetisch wirksam ist. Sie fanden, dass die Geschwindigkeit der ausgelösten Strömung mit zunehmender Strahlungsintensität zunimmt; bei sehr starker Strahlung nimmt die Geschwindigkeit wieder ab, bis die Zelle sofort zugrunde geht.

In enger Beziehung zu den Untersuchungen über Photodinese stehen vielleicht die Arbeiten über die Lageveränderung der Chlorophyllkörper. Bekanntlich stellen sich die Chlorophyllkörper (untersucht wurden u.a. Moose, Farnprothallien, Elodea, Crassulaceen, usw.) in einer Ebene ein, die senkrecht zur Einfallsrichtung des Lichtes liegt. In sehr intensivem Licht stellen sie sich parallel zur Lichteinfallsrichtung, auch im Dunkeln wandern sie nach den Querwänden. Frank (1872) schliesst aus seinen Untersuchungen, dass diese Lageveränderung der Chloroplasten unter Einfluss einer vom Lichte hervorgerufenen, bezw. verstärkten, Protoplasmaströmung zustande kommt. Senn (1919) meint hingegen, dass die Umlagerung der Chloroplasten nicht vom strömenden Protoplasma, sondern von einer eigenen Bewegung ausgeführt wird. Fitting (1909) zweifelt in einer Besprechung der ersten Arbeit von Senn über die Lageveränderung der Chloroplasten, diese Schlussfolgerung an.

Eine Aktivierung der Protoplasmaströmung durch das Licht konnte auch A. Schröter (1905) bei *Mucor stolonifer* und *Phycomyces nitens* beobachten. Im Dunkeln fand

er keine Strömung, im diffusen Lichte eine regelmässige Strömung, die bei ansteigender Lichtintensität geschwinder wurde, bis hohe Intensitäten eine Schädigung herbeiführten. Es kann nicht entschieden werden, ob es sich hier um einen reinen Einfluss des Lichtes handelt; es kann auch eine Erwärmung des Praeparates durch die Lichtquelle eine Rolle gespielt haben.

## 2. Methodisches.

Der Mikrothermostat wurde für die Lichtversuche konstant auf 23° C. gehalten. Die Praeparate lagen auch hier in Wasser.

Die Versuche wurden selbstverständlich in einem Dunkelzimmer vorgenommen, dessen Temperatur und Luftfeuchtigkeit aber nicht reguliert wurden.

Die Beobachtung geschah in orangefarbigem Licht (siehe S. 485), mit Ausnahme der Versuche in denen die Wirkung des gelben Lichtes untersucht wurde (siehe S. 555). In diesen Versuchen wurde dem orangefarbigen OG<sub>2</sub>-Filter, das rotes und gelbes Licht durchlässt, ein rotes Filter (Schott RG<sub>1</sub>, 2 mm.) vorgeschaltet, sodass nur noch rotes Licht durchgelassen wird.

Als Lichtquelle für das auf seine Wirksamkeit zu untersuchende Licht diente eine Quecksilberlampe. Es wurde monochromatisches Licht verschiedener Wellenlängen isoliert mittels Glas- und Flüssigkeitsfilterkombinationen. Die Glasfilter sind von der Firma Schott & Gen., Jena bezogen worden. Um Wiederholungen zu vermeiden werden untenstehend alle benutzten Filterkombinationen aufgezählt; in den Versuchen genügt dann die Angabe der Wellenlänge des benutzten Lichtes. Jede Filterkombination wurde spektroskopisch geprüft. Das Resultat dieser Prüfung war eine völlige Übereinstimmung mit den Angaben von Schott & Gen. (Preisliste 4213/4526); es wird für jede Filterkombination unten mitgeteilt.

1.  $\lambda = 3660 \text{ \AA}$  (ultraviolette Strahlung).

Lichtfilter:  $\text{H}_2\text{O}$  50 mm,  $\text{GG}_{12}$  0.75 mm,  $\text{UG}_3$  3 mm.  
Es wird keine sichtbare Strahlung durchgelassen.

2.  $\lambda = 4050 \text{ \AA}$  (violettes Licht).

Lichtfilter: Chinin 50 mm 0.4 % Lösung,  $\text{UG}_3$  7 mm,  $\text{GG}_1$  9 mm.  
Es wird ausserdem ein wenig blaues Licht durchgelassen ( $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ ) und nur äusserst geringe Menge von Grün ( $\lambda = 5460 \text{ \AA}$ ) und Gelb ( $\lambda = 5780 \text{ \AA}$ ).

3.  $\lambda = 4360 \text{ \AA}$  (blaues Licht).

Lichtfilter: Chinin 50 mm 0.4 % Lösung,  $\text{CuSO}_4$  50 mm 6 % Lösung,  $\text{BG}_4$  2 mm.

Es wird ausserdem sehr wenig blaues und grünes Licht durchgelassen (kontinu) und ebenfalls sehr schwach die Linien  $\lambda = 5460 \text{ \AA}$  und  $\lambda = 5780 \text{ \AA}$ .

4.  $\lambda = 5460 \text{ \AA}$ . (grünes Licht.).

Lichtfilter:  $\text{CuSO}_4$  50 mm 6 % Lösung,  $\text{BG}_9$  2 mm,  $\text{BG}_{11}$  15 mm,  $\text{OG}_1$  2 mm.

Es wird ausserdem sehr wenig kürzerwelliges Grün und sehr wenig Gelb ( $\lambda = 5780 \text{ \AA}$ ) und Rot (mehrere Linien) durchgelassen.

5.  $\lambda = 5780 \text{ \AA}$  (gelbes Licht).

Lichtfilter:  $\text{CuSO}_4$  50 mm 6 % Lösung,  $\text{BG}_9$  2 mm,  $\text{OG}_3$  2 mm.  
Es wird ausserdem sehr wenig Grün ( $\lambda = 5460 \text{ \AA}$ ) und Rot (mehrere Linien) durchgelassen.

6.  $\lambda = 6200-6400 \text{ \AA}$  (rotes Licht).

Lichtfilter:  $\text{CuSO}_4$  50 mm 6 % Lösung,  $\text{BG}_9$  2 mm,  $\text{RG}_1$  2 mm.

Die Hg-Lampe sendet nur wenig rotes Licht aus, es wurde deshalb für dieses Licht eine Lichtbogenlampe verwendet. Ausser dem roten Licht wird nur sehr wenig Gelb durchgelassen.

Das ausser der gewünschten Wellenlänge durchgelassene Licht ist immer nur sehr schwach.

Das Licht der Quecksilberlampe kann dem Praeparate von oben oder von unten her zugeführt werden. Wenn man es von unten her zuführt, so muss es den Miskroskopspiegel, den Kondensor, das Wasser im Mikrothermostaten und die subepidermalen Gewebeschichten passieren, bevor es die Epidermiszelle trifft. Durch Absorbtion und Reflexion geht auf diesem Wege ein beträchtlicher Teil des Lichtes verloren. Wird hingegen von oben her belichtet, so passiert das Licht einen Spiegel und eine dünne Wasser-

schicht und gelangt dann sofort in die Epidermis. Auf diese Weise sind die Verluste also viel geringer; außerdem ist die Lichtmenge, die die Epidermis trifft viel bequemer und genauer zu ermitteln, denn im zweiten Fall ist sie gleich der Menge des auffallenden Lichtes, im ersten Fall etwa gleich dem austretenden Lichte. (Die Menge des reflektierten Lichtes ist in beiden Fällen verschieden; diese Lichtmenge konnte aber nicht bestimmt werden). Demgegenüber steht aber, dass man von unten her beleuchten muss, wenn man mit Dauerbeleuchtung arbeitet und auch, dass die Belichtung von oben her die folgenden Handgriffe erfordert: Tubus hochdrehen, ein Spiegelchen sorgfältig an einer bestimmten Stelle drehen, eine Glasplatte über die Wasseroberfläche legen (um einer unregelmässigen Reflexion durch die unruhige Wasseroberfläche vorzubeugen), nach der Belichtung alles wieder entfernen und aufs Neue auf die beobachtete Zelle einstellen. Man kann also einige Zeit vor und nach der Belichtung die Strömung nicht beobachten. Aus diesen Gründen habe ich in allen Versuchen von unten her belichtet.

Abb. 8 zeigt die benutzte Versuchsaufstellung.

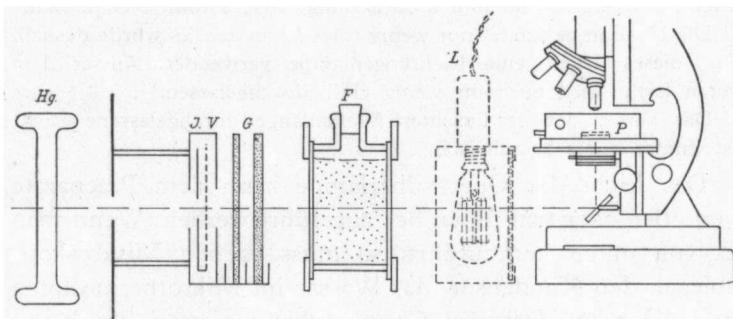


Abb. 8. Die Versuchsanordnung. Beschreibung im Text.

Die Hg-Lampe (Hg) ist von einer Blechhülle umgeben, in der sich eine Öffnung befindet, wodurch das Licht

austritt. Vor dieser Öffnung findet sich eine Irisblende (I) und ein Compurverschluss (V). Dann folgen ein Behälter für die Glasfilter (G) und die Flüssigkeitsfilter (F). Die Mikroskopierlampe (L) steht in derselben optischen Achse wie die soeben genannten Apparate. Sie muss also vor der Belichtung zur Seite geschoben werden.

Die Belichtungsdauer über 1 Sekunde wurde mit der Stoppuhr bestimmt, 1 Sekunde oder kürzer wurde am Compurverschluss eingestellt.

Die Messung der Lichtenergie geschah mit Hilfe einer Moll'schen Thermosäule in Verbindung mit einem Schleifengalvanometer von Zeiss<sup>1)</sup>. Die Thermosäule wurde auf ein Präparat gelegt, während der Behälter des Mikrothermostaten bis zum Objektträger mit Wasser gefüllt war. Nach völligem Temperaturausgleich wurde bei einer Intensität die Energie des Lichtes von allen benutzten Wellenlängen bestimmt. Dann wurde dieselbe Reihe Messungen mit einer anderen Intensität wiederholt. Diese Methode wurde gewählt, weil die Hg-Lampe nach Einstellung auf eine bestimmte Intensität längere Zeit braucht, ehe das Licht konstant ist.

Auf Seite 539 wird ein Versuch beschrieben, der eine Kontrolle dieser Messungen darstellt. Die Übereinstimmung zwischen den in der oben beschriebenen Weise ermittelten Zahlen und den Ergebnissen dieses Versuchs ist befriedigend.

Eine meiner Aufgaben war, zu untersuchen, ob für die Wirkung des Lichtes auf die Protoplasmaströmung die Produktregel gilt. Dafür ist eine mit konstanter Lichtenergie brennende Lichtquelle erforderlich. Man muss auch mit monochromatischem Licht arbeiten können, weil es möglich wäre, dass die Pflanze auf polychromatisches

<sup>1)</sup> Für die Überlassung dieser Apparate möchte ich auch an dieser Stelle Herrn Dr. E. Nuernbergk herzlich danken.

Licht anders reagiert als auf monochromatisches Licht. Um kurze Belichtung zu ermöglichen, muss das Licht sehr intensiv sein. Mit einer Quecksilberlampe kann man monochromatisches Licht hoher Intensität erzeugen, aber konstant ist die Intensität ihres Lichtes keineswegs. Konstantes monochromatisches Licht hoher Intensität ist aber nur unter Anwendung kostspieliger Hilfsmittel zu erzielen, die mir nicht zur Verfügung standen. Ich musste also versuchen, den Einfluss der Inkonstanz auf die Resultate, möglichst gering zu halten. Ich konnte darum nicht für verschiedene Lichtintensitäten bestimmen, bei welcher Energiemenge eine „gerade sichtbare“ Reaktion auftrat, aber ich bestimmte für jede Lichtintensität die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der zugeführten Energiemenge. Jede Zahl, die die Reaktionsgrösse auf eine bestimmte Energiemenge darstellt, wird so von ihren Nachbarn korrigiert. Wenn man sodann die mit verschiedenen Lichtintensitäten angestellten Versuchsreihen mit einander vergleicht, so kann man mit ziemlich grosser Bestimmtheit nachweisen, ob die Produktregel Gültigkeit hat oder nicht. Es wurden überdies folgende Vorkehrungen getroffen: Weil die Hg-Lampe am konstantesten brennt, wenn ihre „äusseren Bedingungen“ längere Zeit keine Änderung erfahren haben, wurde jeden Tag nur mit einer Lichtintensität gearbeitet. Mit jeder Energiemenge wurden mindestens 4 Versuche vorgenommen und bei jeder Intensität wurden 3—16 Energiemengen verwendet. Die Versuche wurden so über die Versuchstage verteilt, dass die langen und die kurzen Belichtungszeiten einander ständig abwechselten. Der Mittelwert aus den Versuchen für jede Energiemenge wird so in Bezug auf die Inkonstanz der Hg-Lampe und die individuelle Verschiedenheit der Pflanzen einigermassen korrigiert. Nur die maximale Reaktion muss zu klein werden und um so kleiner je grösser die Schwankungen der Intensität sind.

### 3. Messmethode und Fehlerquellen.

1. Als ich gefunden hatte, dass weisses Licht die Strömungsgeschwindigkeit herabsetzt, musste ich zuerst versuchen, eine Lichtsorte zu finden, die keinen solchen Einfluss hatte, um die Strömung beobachten zu können. Zu diesem Zwecke verglich ich die Strömungsgeschwindigkeit in weissem und in orangefarbigem Licht etwa gleicher Stärke. Wenn ich zuerst in orangefarbigem Licht beobachtete und dann in weissem, so behielt die Strömung 3—4 Minuten lang die gleiche Geschwindigkeit bei und sank danach schnell bis auf eine um etwa 10 % niedrigere Geschwindigkeit. Wurde das weisse Licht wieder durch orangefarbiges ersetzt, so wurde in 2—4 Minuten wieder die alte Geschwindigkeit erreicht. Wurde das Praeparat längere Zeit im Dunkeln gehalten, so konnte, wenn man danach in orangefarbigem Licht beobachtete, keine Änderung der Geschwindigkeit festgestellt werden.

Das orangefarbige Licht hat also keinen oder nur sehr geringen Einfluss auf die Protoplasmaströmung. Wie schon vorher mitgeteilt (Bottelier 1933), konnte ich später zeigen, dass dies Licht keinen messbaren Einfluss hat. Um aber jeden, vielleicht nur allmählich zutage tretenden Einfluss des Beobachtungslichtes möglichst auszuschalten, wurde das Licht sofort nachdem das Praeparat angefertigt war, eingeschaltet und es blieb während des ganzen Versuchstages brennen.

2. Wenn man mit blauem Licht sehr kurz belichtet, so findet man eine Reaktion der Protoplasmaströmung, die den folgenden Verlauf hat: 3—4 Minuten nach der Belichtung tritt eine Verzögerung der Strömung ein, die 2—3 Minuten später ein Maximum erreicht, und wieder 1—2 Minuten später wieder aufgehoben ist. Die ganze Reaktion ist 7—8 Minuten nach der Belichtung schon abgelaufen (siehe z.B. Abb. 11, S. 545). Während der Reaktion ist auch die Menge des strömenden Plasmas

herabgesetzt. Wenn man eine grössere Energiemenge zuführt, ist die minimale Geschwindigkeit geringer, die Verzögerung wird also grösser. Es könnte also als Mass für die Reaktionsgrösse die Grösse der maximalen Verzögerung gewählt werden. Die Dauer der Reaktion kann aber, wenn grössere Lichtmengen angewendet werden, ein wenig grösser werden, ich hielt es deshalb für besser, nicht die maximale Verzögerung, sondern die Oberfläche der Reaktionskurve als Mass für die Grösse der Reaktion zu wählen. Ausserdem werden in dieser Weise die Fehler der einzelnen Messungen einigermassen korrigiert. Die Reaktionsoberfläche wurde in folgender Weise bestimmt: Es wurden 25 Messungen vorgenommen, dann belichtet, dann folgen 26—30 Messungen, in denen die Reaktion erfasst wird, dann 24—20 Messungen nach Ablauf der Reaktion. Insgesamt 75 Messungen.

In den ersten Versuchen suchte ich soviel Messungen je Minute vorzunehmen, als möglich war; diese Zahl variierte von 0—5. Die Genauigkeit der Versuche konnte aber beträchtlich erhöht werden, als es mir durch grössere Übung gelang, jede Minute 4 Messungen anzustellen.

Ich bestimmte jetzt aus den 45—49 Messungen der normalen Geschwindigkeit (siehe Tabelle 10), die mittlere Geschwindigkeit. Auch für jede Minute wurde die mittlere Geschwindigkeit bestimmt. Wenn man den letzten Wert vom ersten substrihiert, so bekommt man für jede Minute die Verzögerung bzw. Beschleunigung der Geschwindigkeit in Bezug auf die mittlere Geschwindigkeit. Um die Grösse dieser Differenzen unabhängig von der absoluten Grösse der normalen Geschwindigkeit zu machen, wurden die Differenzen in Prozenten der normalen Geschwindigkeit ausgedrückt. Die algebraische Summe dieser Differenzen ist ein gutes Mass für die Oberfläche der Reaktionskurve. Es ist klar, dass die Summe der Differenzen bei normaler Geschwindigkeit = 0 ist. Es wurden deshalb nur

TABELLE 10.

Einfluss einer kurzen Belichtung auf die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung.

Spalte I: Tageszeit; II: Strömungsgeschwindigkeit; III: mittlere Geschwindigkeit je Minute; IV: Beschleunigung in % der normalen Geschwindigkeit.

Um 22<sup>h</sup>50'0" wurde 8" lang belichtet mit einer Intensität 23.6 Erg/cm<sup>2</sup>/Sek.  $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ .  $t = 23^\circ \text{ C}$ .

I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
22.45	12.6	12.3	+0.8	22.51	12.6	12.1	-0.8	22.58	12.2	12.2	0.0
.	11.2	.	.	.	12.2	.	.	.	11.2	.	.
.	13.4	.	.	.	11.5	.	.	.	13.0	.	.
.	11.8	.	.	22.52	11.8	11.7	-4.1	.	12.2	.	.
22.46	11.2	12.5	+2.5	.	11.2	.	.	22.59	10.9	12.2	0.0
.	13.4	.	.	.	12.2	.	.	.	12.6	.	.
.	11.8	.	.	22.53	12.6	12.3	+0.8	.	13.0	.	.
.	13.4	.	.	.	11.8	.	.	.	12.2	.	.
22.47	11.8	12.1	-0.8	.	12.2	.	.	23.00	10.9	11.7	-4.1
.	12.6	.	.	.	12.6	.	.	.	11.8	.	.
.	12.2	.	.	22.54	11.8	11.2	-8.2	.	12.2	.	.
.	11.8	.	.	.	12.6	.	.	.	11.8	.	.
22.48	12.6	12.5	+2.5	.	10.6	.	.	23.01	13.4	12.5	+2.5
.	13.4	.	.	.	9.6	.	.	.	12.6	.	.
.	11.8	.	.	22.55	10.6	9.4	-23.0	.	12.6	.	.
.	12.2	.	.	.	11.2	.	.	.	11.5	.	.
22.49	12.6	12.1	-0.8	.	9.1	.	.	23.02	13.0	12.7	+4.1
.	11.8	.	.	.	6.8	.	.	.	11.5	.	.
.	12.2	.	.	22.56	7.6	7.6	-37.7	.	13.9	.	.
.	11.8	.	.	.	7.3	.	.	.	12.2	.	.
22.50	13.4	12.1	-0.8	.	8.0	.	.	23.03	12.6	12.2	0.0
.	11.5	.	.	.	7.6	.	.	.	13.0	.	.
.	11.8	.	.	22.57	10.6	10.3	-15.6	.	12.2	.	.
.	12.2	.	.	.	8.7	.	.	.	11.8	.	.
.	11.8	.	.	.	10.1	.	.	.	11.2	.	.
				.	11.8	.	.				
Durchschnitt	{ 12.2 $\mu/\text{Sek.}$							Summe -88.6			

Durchschnitt:  
12.2  $\mu/\text{Sek.}$

Gesamter Durchschnitt:  
12.2  $\mu/\text{Sek.}$   
(normale Geschwindigkeit).

die Differenzen der ersten 7—8 Minuten nach der Belichtung, für die Berechnung der Reaktionsgrösse benutzt.

*Als Grösse der Reaktion bezeichne ich die algebraische Summe der Differenzen der Minutenwerte von der normalen Geschwindigkeit, ausgedrückt in Prozenten dieser normalen Geschwindigkeit.*

In Tab. 10 ist ein Versuch wiedergegeben, und zugleich ein Beispiel gegeben für die Berechnung der Reaktionsgrösse. In der Folge werde ich für jeden Versuch nur die Reaktionsgrösse mitteilen.

Die Reaktion wird erst 3—4 Minuten nach Anfang der Belichtung deutlich sichtbar. Es fragt sich, ob wir hier eine „Latenzperiode“ finden, oder ob schon augenblicklich eine Hemmung der Strömung auftritt, die aber erst nach 3—4 Minuten grösser ist als der Versuchsfehler. Wenn aus vier Versuchen für jede Minute nach Anfang der Belichtung die mittlere Abweichung von der normalen Geschwindigkeit bestimmt wird, so finden wir schon in der zweiten Minute eine geringe Hemmung, in der dritten Minute eine etwas grössere Hemmung. Es darf hieraus aber nicht gefolgert werden, dass die Hemmung schon unmittelbar nach der Belichtung auftritt, denn die einzelnen Reaktionen fangen nicht immer in derselben Minute an; es kann also auch die allmähliche Abnahme der Geschwindigkeit vorgetäuscht werden. Aus den später zu besprechenden Versuchen über Summation der Lichtreize (S. 541) geht hervor, dass die ersten 3—4 Minuten nach der Belichtung für die Reaktion eine andere Bedeutung haben, als die späteren. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, dass eine etwa 3—4 Minuten lange „Latenzperiode“ besteht.

3. Einen guten Einblick in die Variation der Versuchsergebnisse geben die ersten 20 Versuche der Tabelle 14, Seite 536. Es wurde belichtet mit einer Energie menge  $i \cdot t = 12 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek}$ . Wenngleich die individuellen

Abweichungen vom Durchschnittswert so gross sind, dass die Berechnung eines mittleren Fehlers kaum zulässig sein wird, so kann das Ergebnis einer solchen Berechnung uns einigermassen einen Eindruck geben über die Zuverlässigkeit der Durchschnittswerte.

Der mittlere Fehler  $m = \pm \sqrt{\frac{\sum e^2}{n(n-1)}}$  =  $\pm 3.2$  oder 5.9 % vom Durchschnittswert 54.

Wenn der Durchschnittswert aus 4 statt aus 20 Versuchen errechnet wird, so wird der mittlere Fehler um das

$\sqrt{\frac{20}{4}}$ -fache grösser. Der mittlere Fehler wird also für die

meisten Durchschnittswerte etwa 10—20 % betragen. Im Allgemeinen wird also der Mittelwert aus 4 Versuchen eine befriedigende Genauigkeit haben, wenn auch für quantitative Vergleiche eine grössere Genauigkeit erforderlich ist. Ich errechnete deshalb, wenn ich die spektrale Empfindlichkeit bestimmen wollte, den Mittelwert aus 8 Versuchen.

4. Es musste auch bestimmt werden, wie lange ich nach einem Versuch warten musste, bevor ich einen zweiten Versuch ausführen konnte. Aus den Angaben auf S. 549 geht hervor, dass etwa 10—15 Minuten nach einer Belichtung der Effekt einer zweiten Belichtung nicht mehr von der ersten beeinflusst wird.

Um Fehler zu vermeiden, wartete ich zwischen zwei Versuchen immer mindestens 30 Minuten.

#### 4. Die Produktregel und die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der Energiemenge (für blaues Licht, $\lambda = 4360 \text{ Å}$ ).

Ich habe mit 4 Intensitäten versucht, die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der Energiemenge festzulegen. Diese Intensitäten sind 2, 5, 11 und 23.6 Erg/cm<sup>2</sup>/Sek.

Im Folgenden werden die einzelnen Versuchsreihen

mitgeteilt. Abb. 9 gibt eine graphische Darstellung der Versuchsergebnisse. Auf die Abzisse ist der Logarithmus der zugeführten Energiemenge eingetragen. Man bekommt so einen besseren Eindruck vom Größenverhältnis der Reaktionsgebiete, als wenn die Energiemenge selbst einge-tragen wird.

TABELLE 11.

Reaktionsgrösse in Abhängigkeit von der zuge-führten Energiemenge.

$$I = 2 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. } \lambda = 4360 \text{ Å. } t = 23^\circ.$$

Belichtungs-dauer in Sek.	Energiemenge in Erg/cm <sup>2</sup>	Reaktionsgrösse				
		1	2	3	4	Durch-schnitt
5	10	— 30	— 18	— 15	— 54	— 29
10	20	— 31	— 66	— 64	— 33	— 49
20	40	— 97	— 53	— 63	— 76	— 72
40	80	— 115	— 114	— 92	— 43	— 91
60	120	— 105	— 100	— 139	— 104	— 112
90	180	— 161	— 172	— 180	— 126	— 160
120	240	— 110	— 145	— 122	— 95	— 118
180	360	— 97	— 139	— 92	— 90	— 104
240	480	— 107	—	—	—	— 107

### 1. $I = 2 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. Tabelle 11.}$

Es zeigt sich, dass die kleinen Reaktionen untereinander relativ grössere Unterschiede aufweisen als die grossen Reaktionen. Dieses Ergebnis war zu erwarten, denn ein Teil der gemachten Fehler ist in allen Fällen etwa gleich gross. Die meisten Versuchsreihen zeigen ein genügend einheitliches Bild, um das Berechnen eines Durchschnittswertes zu erlauben. Anfangs ist die Reaktionsgrösse der zugeführten Energiemenge proportional (die ersten 3 Zahlen wären dann theoretisch: 25, 50, 75.). Oberhalb einer

Energiemenge von  $40 \text{ Erg/cm}^2$  ist die Zunahme geringer, bis die maximale Reaktion erfolgt, wenn  $180 \text{ Erg/cm}^2$  zugeführt werden.

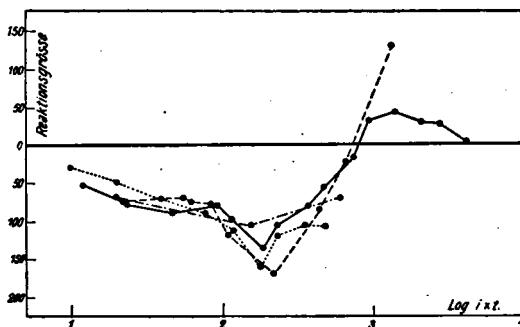


Abb. 9. Die Reaktionsgrösse in Abhängigkeit von der zugeführten Lichtmenge (für  $\lambda = 4360 \text{ Å}$ ).

• ..... = Tab. 11. • - - - - = Tab. 12. • - - - = Tab. 13. • — = Tab. 14.

Ich werde später (S. 549) zeigen, dass die gesamte Energiemenge innerhalb etwa 180 Sek. zugeführt werden muss. Der letzte Versuch der Tabelle 11 wobei 240 Sek. belichtet wurde, hat also keinen Wert.

#### TABELLE 12.

Reaktionsgrösse in Abhängigkeit von der zugeführten Energiemenge.

$I = 5 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. } \lambda = 4360 \text{ Å. } t = 23^\circ$ .

Belichtungs-dauer in Sek.	Energiemenge in $\text{Erg/cm}^2$	Reaktionsgrösse				
		1	2	3	4	Durch-schnitt
4	20	-63	-78	-77	-50	-67
32	160	-118	-95	-98	-101	-103
120	600	-108	-75	-51	-42	-69

2.  $I = 5 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek.}$ . Tabelle 12.

Wie schon aus Abb. 9 hervorgeht, stimmt das Resultat dieser 3 Versuchsreihen gut mit den anderen Versuchen überein. Die Versuchsreihen sind einheitlich, nur die dritte Reihe zeigt einen abweichenden Wert —108. Wahrscheinlich ist dadurch der Durchschnittswert um 10—20 Einheiten zu hoch geworden. Das geringe Zahlenmaterial erlaubt aber nicht, einen solchen Wert als „abweichend“ zu bezeichnen und zu streichen.

TABELLE 13.

Reaktionsgrösse in Abhängigkeit von der zugeführten Energiemenge.

$I = 11 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. } \lambda = 4360 \text{ Å. } t = 23^\circ$ .

Belichtungs-dauer in Sek.	Energiemenge in $\text{Erg/cm}^2$	Reaktionsgrösse				
		1	2	3	4	Durch-schnitt
2	22	— 74	—	—	—	— 74
5	55	— 70	—	—	—	— 70
6	66	— 74	—	—	—	— 74
8	88	— 99	— 57	—	—	— 78
10	110	— 101	— 68	— 107	{ — 115 — 200	— 118
20	220	— 194	— 105	— 231	— 146	— 169
40	440	— 84	—	—	—	— 84
60	660	— 22	—	—	—	— 22
120	1320	+ 134	+ 129	—	—	+ 132

3.  $I = 11 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek.}$ . Tabelle 13.

Diese Versuchsreihe war die erste, die ich anstellte. Sie wurde beendet bevor für jede Energiemenge 4 Versuche vorlagen, weil die Versuchsanordnung einen Fehler aufwies, der zu grossen Ungenauigkeiten führen könnte. Die Beobachtungslampe und die Hg-Lampe standen nämlich anfänglich neben einander und für jede Belichtung musste der Mikroskopspiegel auf die Hg-Lampe gerichtet

werden. Das Einstellen des Spiegels erforderte Zeit, veranlasste Fehler und ausserdem war das intensive blaue Licht im Mikroskop schädlich für das Auge. Es wurde darum die Versuchsanordnung geändert; es musste dabei auch die Entfernung der Lampe vom Mikroskop geändert werden, sodass auch die Lichtintensität eine andere wurde. Es war also nicht möglich diese Versuchsreihe zu vervollständigen.

Die in der Tabelle mitgeteilten Zahlen sind jedoch in guter Übereinstimmung mit denen der anderen Versuchsreihen, mit Ausnahme der grossen Beschleunigung infolge einer Belichtung mit  $1320 \text{ Erg/cm}^2$ . In den in Tabelle 14 wiedergegebenen Versuchen ist die Beschleunigung, wie auch die Verzögerung, immer 7—8 Minuten nach der Belichtung wieder aufgehoben. In den obengenannten 2 Versuchen jedoch dauerte sie 13 bzw. 11 Minuten. Diese Tatsache erklärt die hohe Reaktionsgrösse, denn wenn wir nur die Beschleunigung der ersten 7 Minuten addieren, so ist die Summe im Durchschnitt 54, ist also nur unwesentlich höher als die Reaktionsgrösse infolge einer Belichtung mit  $1420 \text{ Erg/cm}^2$  aus Tabelle 14 (= 42). Das abweichende Verhalten der Strömung in diesen Versuchen ist mir aber völlig unverständlich.

#### 4. $I = 23.6 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. Tabelle 14.}$

Die Versuchsreihen sind im allgemeinen sehr einheitlich; die erste Reaktion infolge einer Belichtung mit  $189 \text{ Erg/cm}^2$  ist viel grösser, als die anderen Reaktionen. Auch hier wird diese Anomalie verursacht, wie bei den oben erwähnten Versuchen der Tabelle 13, durch eine längere Dauer der Reaktion; die „Verzögerungssumme“ der ersten 7 Minuten ist hier 120, schliesst sich also ganz an die anderen Zahlen an. Um den Einfluss dieses abnormalen Ergebnisses zu mindern, habe ich 4 weitere Versuche vorgenommen. Die Versuchsreihe, in der mit  $944 \text{ Erg/cm}^2$  belichtet wurde, weist grosse Schwankungen auf, die

TABELLE 14.  
Reaktionsgrösse in Abhängigkeit von der zugeführten Energiemenge.  
 $I = 23.6 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek. } \lambda = 4360 \text{ Å. } t = 23^\circ.$

Belich-tungs-dauer in Sek.	Energie-menge in Erg/cm <sup>2</sup>	Reaktionsgrösse					Durch-schnitt
		1	2	3	4	5	
0.5	12	— 54	— 48	— 45	— 26	— 68	— 54
		— 63	— 72	— 59	— 65	— 71	
		— 47	— 89	— 40	— 42	— 52	
		— 61	— 49	— 48	— 42	— 44	
1	24	— 59	— 88	— 102	— 50	—	— 75
2	47	— 105	— 89	— 60	— 98	— 81	— 87
4	94	— 55	— 78	— 82	— 103	— 68	— 77
5	118	— 92	—	—	—	—	— 92
6	142	— 91	— 95	— 103	— 98	—	— 97
8	189	— 252	— 133	— 124	— 129	—	— 136
		— 138	— 88	— 102	— 124	—	
10	236	— 100	— 127	— 101	— 101	— 94	— 105
16	378	— 94	— 77	— 80	— 74	—	— 81
20	472	— 55	— 40	— 53	— 60	—	— 54
		— 42	— 74	— 53	— 51	—	
32	746	— 24	— 13	— 9	— 14	—	— 15
40	944	+ 69	— 4	+ 16	+ 18	+ 51	+ 32
60	1420	+ 44	+ 50	+ 46	+ 28	—	+ 42
90	2100	+ 20	+ 29	+ 46	+ 16	—	+ 28
120	2800	+ 24	+ 22	+ 11	+ 47	—	+ 26
180	4200	+ 4	—	—	—	—	+ 4

wahrscheinlich, wenigstens zum Teil, auf Intensitätschwankungen des Lichtes zurückzuführen sind. Abb. 9 zeigt, dass gerade in diesem Energiegebiet die Kurve am steilsten verläuft, sodass eine geringe Änderung der Lichtmenge grosse Änderungen in der Reaktion hervorruft.

Die Tabelle 14 zeigt, dass die Beschleunigung nur ein viel kleineres Ausmass erreicht als die Verzögerung. Ob die Beschleunigung oberhalb von 1420 Erg/cm<sup>2</sup> schon wieder

geringer wird, kann nicht mit Bestimmtheit aus den mitgeteilten Daten geschlossen werden, denn die Unterschiede zwischen den Durchschnittswerten: 42, 28 und 26 sind nicht sehr gross; im letzten Versuch musste 180 Sekunden belichtet werden; wie ich S. 549 zeigen werde, kann man bei so langer Belichtungszeit keine zuverlässigen Ergebnisse erwarten. Das Ergebnis „+4“ entstand aus einer Verzögerung —15, der eine Beschleunigung +19 folgte.

Aus den oben angeführten Versuchen geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass für das untersuchte Energiegebiet die Produktregel Gültigkeit hat.

Eine zweite Tatsache, die aus diesen Versuchen hervorgeht, ist die, dass zwischen Energiemenge und Reaktion hier eine ähnliche Beziehung besteht, wie bei den Lichtwachstumsreaktionen. (Siehe Van Dillewijn 1927).

Im nächsten Paragraphen werde ich die Frage erörtern, ob die Hemmung und die Beschleunigung in beiden Fällen bei denselben Lichtmengen stattfinden.

##### 5. Quantitativer Vergleich zwischen Lichtwachstums- und Lichtströmungsreaktionen.

( $\lambda = 4360 \text{ Å}$ ).

Es galt jetzt also zu prüfen, ob auch eine quantitative Übereinstimmung zwischen beiden Vorgängen besteht. Man muss dann zuerst die Daten von Van Dillewijn in M. K. S., auf Erg/cm<sup>2</sup> umrechnen. Nach Du Buy und Nuernbergk (1929) „entspricht 1 Erg  $\lambda = 4360 \text{ Å}$  etwa 10 M. K. S. einer gewöhnlichen (nicht gasgefüllten) Wolframglühlampe“. Wenn man diese Verhältniszahl als richtig annimmt, ist die Übereinstimmung zwischen den Daten von Van Dillewijn (Spitzenreaktion) und den meinigen auch quantitativ recht gut, wie ich schon früher (Bottelier 1933) mitgeteilt habe.

Ich habe selbst in folgender Weise versucht, das Ver-

hältnis zwischen M. K. S. weissen Lichtes und Erg/cm<sup>2</sup> für blaues Licht ( $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ ) zu bestimmen, in Bezug auf die Einwirkung auf die Protoplasmaströmung: 1. Es wurde mittels eines Weber'schen Photometers<sup>1)</sup> die Lichtstärke einer 100 W starken Philips „Arga“ Lampe gemessen. 2. Der Lampe wurde ein CuSO<sub>4</sub>-Filter vorgeschaltet, um das Ultrarot zu absorbieren und dann wurde mit Hilfe einer Moll'schen Thermosäule die Energie des Lichtes gemessen a. direkt, b. an der Stelle im Mikrothermostaten, wo das Praeparat sich befindet, wobei ein Koleoptilpräparat vorgeschaltet war, um die Verhältnisse in der Epidermis annähernd zu erreichen. Schliesslich wurde die Reaktionsgrösse für das Licht der betr. Lampe für mehrere Energiemengen bestimmt, und in der Abb. 9 aufgesucht, bei welchen Energiemengen in Erg/cm<sup>2</sup> ausgedrückt, Reaktionen der bestimmten Grösse auftreten.

Ich werde die Daten nicht im einzelnen anführen, sondern nur das Resultat mitteilen: Ich fand, dass unter den oben beschriebenen Verhältnissen 1 Erg/cm<sup>2</sup> (blauen Lichtes) = etwa 16 M. K. S. ist. Wenn man beachtet, dass allen oben genannten Messungen relativ grosse Fehler anhaften, so stimmt das Resultat ganz gut mit der Angabe von Du Buy—Nuernbergk überein.

Ich habe noch in einer anderen Weise versucht, die quantitative Beziehung zwischen Lichtwachstumsreaktionen und meinen Ergebnissen zu bestimmen: Der Behälter des Mikrothermostaten wurde nur bis zur Oberseite des Objektträgers mit Wasser gefüllt. Das Deckglas war mit Tusche geschwärzt bis auf 4 mm<sup>2</sup> in der Mitte. Unter dieser Öffnung in der Tusche lag ein Koleoptilpräparat. Es

---

<sup>1)</sup> Für die freundliche Überlassung des Photometers möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. H. J. M. Weve herzlich danken. Auch Herrn Prof. Dr. A. K. M. Noyons möchte ich meinen Dank aussprechen für die Überlassung einer Hefnerkerze, die mir beim Ausprobieren des Photometers gute Dienste leistete.

wurde nun eine Avenapflanze auf das Deckglas gelegt, mit der Spitze auf der Öffnung. Es wurde sodann in der üblichen Weise von unten her belichtet mit blauem Licht der Intensität  $i = 23.6 \text{ Erg/cm}^2$ . Die Beleuchtungsverhältnisse in der Koleoptilspitze entsprechen etwa denen der Epidermiszellen eines Koleoptilpräparates. Es wurden mehrere Energiemengen verwendet.  $1\frac{1}{2}$  St. nach der Belichtung wurde ein Schattenbild der Pflanzen aufgenommen auf photographischem Papier. Die Krümmungswinkel wurden später in der von F. W. Went (1928) beschriebenen Weise ausgemessen. Für jede Serie wurden 6—10 Pflanzen verwendet.

TABELLE 15.  
Phototropische Krümmung von Avena-Koleop-  
tilen bei verschiedenen Lichtmengen.

$\lambda = 4360 \text{ Å}$ . Nicht klinostatiert.

		15-11-'33. Pflanzen horizontal während der Belichtung		1-12-'33. Pflanzen vertikal während der Belichtung	
Belich- tungs- dauer in Sek.	Energie- menge in Erg/cm <sup>2</sup>	Zahl der Pflanzen	Krümmung	Zahl der Pflanzen	Krümmung
1 50	0.5	10	+ 16.4 ± 0.8	10	+ 12.6 ± 0.9
1 10	2.4	10	+ 20.8 ± 0.7	10	+ 14.1 ± 1.4
½	12	10	+ 19.8 ± 0.7	10	+ 12.4 ± 1.1
2	47	—	—	10	+ 2.1 ± 0.7
6	142	10	— 2.3 ± 2.0	10	+ 2.4 ± 1.3
10	236	10	— 1.3 ± 1.4	9	— 0.8 ± 0.7
20	472	10	— 0.7 ± 1.4	10	— 2.7 ± 1.3
40	944	7	+ 1.0 ± 0.6	9	— 3.1 ± 1.3
120	2800	6	+ 3.3 ± 0.5	9	— 0.3 ± 1.8
240	5600	—	—	4	+ 1.3 ± 1.0

Tabelle 15 zeigt die erhaltenen Resultate von 2 Versuchen. Der zweite Versuch unterscheidet sich vom ersten nur dadurch, dass das Mikroskop umgeklappt wurde, sodass der Objekttisch und somit auch das Koleoptilpraeparat vertikal standen. Die Pflanzen wurden also während der Belichtung nicht geotropisch gereizt. Alle anderen Umstände (Entfernung der Hg-Lampe vom Mikroskop, Wasser unter dem Praeparat usw.) waren selbstverständlich in beiden Versuchen die gleichen.

Es zeigt sich also, dass bei  $142 \text{ Erg/cm}^2$  eine Tendenz zu negativen Krümmungen auftritt, obgleich das Ausmass der negativen Krümmungen nie das Dreifache der mittleren Fehler überschreitet. Zwischen 2500 und  $5000 \text{ Erg/cm}^2$  beginnen wiederum positive Krümmungen aufzutreten.

Diese Versuche zeigen also, dass die negativen Krümmungen nahe am Wendepunkt meiner Kurven (Abb. 8) auftreten. Der Umstand, dass die negativen Krümmungen schon bei einer etwas geringeren Lichtmenge auftreten als die maximale Reaktion der Protoplasmaströmung, ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass im Thermo- staten ein wenig reflektiertes Licht auch seitlich des Prae- parates die Koleoptile getroffen haben kann. Die Unter- schiede werden also innerhalb der Fehlergrenze der beiden Versuchsmethoden liegen.

Aus den vorhergehenden Versuchen muss also gefolgert werden, dass zwischen den Lichtwachstumsreaktionen und den Reaktionen der Protoplasmaströmung auf das Licht, sowohl qualitativ wie auch quantitativ, eine Übereinstim- mung besteht.

Diese Übereinstimmung veranlasst mich, die Reaktionen der Protoplasmaströmung mit dem Namen *Lichtströmungs- reaktionen* zu belegen.

In Abschnitt VI werde ich versuchen, diese Überein- stimmung zu deuten.

Nach du Buy und Nuernbergk (1929) und du Buy

(1933) treten negative Krümmungen oberhalb 120—150 Erg/cm<sup>2</sup> auf; die zweite positive Krümmung tritt auf oberhalb von etwa 3000 Erg/cm<sup>2</sup>.<sup>1)</sup> (du Buy und Nuernbergk 1929, 1934). Diese Zahlen stimmen ganz mit den oben angeführten überein. Diese Übereinstimmung ist eine Kontrolle auf die Richtigkeit meiner Energiemessungen.

### 6. Summation.

(Für blaues Licht,  $\lambda = 4360 \text{ \AA}$ ).

Um die Fragen zu beantworten, wie lange ich nach einem Versuch warten musste, bevor ich einen zweiten anstellen konnte und wie lange man maximal belichten kann, damit die Produktregel noch gilt, habe ich untersucht, was geschieht, wenn in verschiedenen Zeiträumen nach einer Belichtung eine zweite Belichtung erfolgt.

Die Versuche wurden in folgender Weise vorgenommen:

Das Zeitintervall zwischen zwei Belichtungen variierte von 0—15 Minuten, und wurde am Sekundenzeiger einer Taschenuhr abgelesen. Es wurden jeweils 4 Versuche mit jedem Zeitintervall vorgenommen, die ebenso wie die im vorigen Paragraphen besprochenen Versuche, über mehrere Versuchstage verteilt wurden. Wenn die zwei Belichtungen sehr kurz nacheinander erfolgen, tritt *eine* Reaktion auf, wenn man lange wartet, findet man deren zwei; um alle Reaktionen miteinander vergleichen zu können, wurde immer die Summe aller Abweichungen von der normalen Strömungsgeschwindigkeit bestimmt, und die so erhaltenen Daten miteinander verglichen.

In den Tabellen 16, 17 und 18 sind die Resultate dieser Versuche mitgeteilt. Es sind dort, wenn möglich, die Größen der ersten und der zweiten Reaktion gesondert angeführt, und auch die Summe beider Reaktionen.

---

<sup>1)</sup> Die Angabe von du Buy (1933), bei dieser Energiemenge trete die dritte positive Krümmung auf, beruht auf einem Irrtum. Man vergleiche du Buy und Nuernbergk (1934).

Man kann schon vorhersagen, was in groben Zügen das Ergebnis dieser Versuche sein muss: Wenn die Zeit zwischen beiden Belichtungen sehr kurz ist, so wird eine Reaktion auftreten, die der ganzen Energiemenge entspricht; wartet man sehr lange zwischen beiden Belichtungen, so müssen zwei gleichgrosse Reaktionen auftreten. Den Übergang zwischen beiden Möglichkeiten habe ich in drei Versuchsreihen untersucht.

### 1. $2 \times 190 \text{ Erg/cm}^2$ .

(Siehe Tabelle 16 und die Abbildungen 10 und 11).

Es wird 8 Sekunden lang belichtet mit einer Intensität  $i = 23.6 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek}$ . Nach Tabelle 14 ruft diese Lichtmenge ( $190 \text{ Erg/cm}^2$ ) die maximale Verzögerung hervor; die doppelte Lichtmenge also eine weit geringere.

In der Abb. 10 ist auf der Ordinate die totale Reaktionsgrösse eingetragen, auf der Abzisse der Zeitraum zwischen den zwei Belichtungen. Zum Vergleich ist in dieser Abbildung der Verlauf einer Lichtströmungsreaktion eingezeichnet worden. Man kann also gleich sehen, in welchem Stadium dieser Reaktion zum zweiten Male belichtet wurde. Auch die Reaktionsgrösse bei einmaliger Belichtung ist mit eingezeichnet worden.

Aus Tabelle 16 und Abb. 10 geht hervor, dass wenn der Zeitraum zwischen beiden Belichtungen 3 Minuten oder weniger beträgt, die Reaktion identisch ist mit der Reaktion auf Belichtung mit doppelter Lichtmenge. Wenn der Zeitraum zwischen beiden Belichtungen mehr als 10 Minuten beträgt, so treten zwei gleichgrosse Reaktionen auf; die zweite Reaktion wird also von der ersten nicht mehr beeinflusst. Im allgemeinen sind die verschiedenen Versuchsreihen befriedigend einheitlich. Nur die Reihe mit einem Zeitraum von 1 Minute weist grosse Unterschiede auf. Es wurden deshalb 6 an Stelle von 4 Versuchen angestellt.

In der Abb. 11 ist eine Reihe Versuche wiedergegeben worden. Sie wurden so gewählt, dass die Reaktionssumme

TABELLE 16.  
Summation bei Belichtung mit  $2 \times 190$  Erg/cm<sup>2</sup>.  
Belichtungszeit 8 Sek.  $\lambda = 4360$  Å.  $t = 23^\circ$ .

Zeitintervall in Minuten	Reak-tions- grösse	Zeitintervall in Minuten	Reak-tion 1	Reak-tion 2	Summe
0	— 94	5	(—92)	(—56)	—149
0 <sup>1)</sup>	— 77	5	(—77)	(— 6)	— 82
0	— 80	5	(—90)	(—17)	—107
0	— 74	5	(—99)	(—24)	—123
Durchschnitt	— 81	Durchschnitt	(—90)	(—26)	—115
1	—168	7	—141	— 82	—224
1	— 31	7	—129	— 54	—182
1	— 51	7	—117	— 43	—159
1	— 48	7	—104	— 75	—178
1	— 84				
1	— 67				
Durchschnitt	— 75	Durchschnitt	—123	— 64	—186
2	— 83	9	—129	— 65	—194
2	— 74	9	— 70	— 30	—100
2	— 67	9	—100	— 88	—188
2	— 61	9	— 83	— 50	—133
		9	— 93	— 77	—170
Durchschnitt	— 71	Durchschnitt	— 95	— 62	—157
3	— 77	12	— 54	— 68	—122
3	— 81	12	—104	— 63	—167
3	— 69	12	— 85	— 89	—174
3	— 32	12	—110	— 90	—200
Durchschnitt	— 65	Durchschnitt	— 88	— 78	—166
4	— 97	16	— 74	—102	—176
4	— 55	15	— 86	—102	—188
4	— 75	14	— 89	— 71	—160
4	—110	15	— 90	— 71	—161
Durchschnitt	— 84	Durchschnitt	— 85	— 87	—171

<sup>1)</sup> Aus Tabelle 14.

dem Durchschnittswert nahe kam. Auch hier sieht man deutlich, dass ab etwa 5 Minuten Zeitintervall die Reaktion sich vergrössert und dass ab 7 Minuten Zeitintervall eine zweite Reaktion auftritt, die zuerst viel kleiner ist als die erste und allmählich der ersten gleich wird.

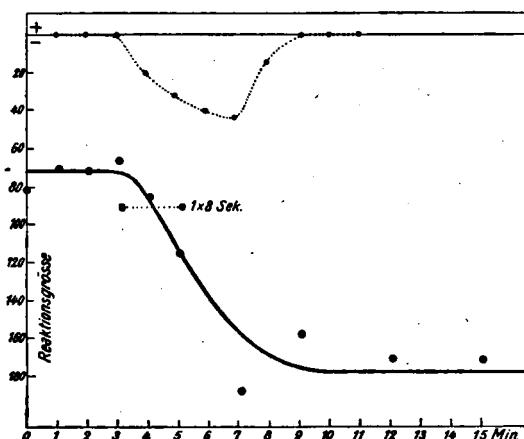


Abb. 10. Summation. Belichtung mit  $2 \times 190$  Erg/cm<sup>2</sup>. Sie Tabelle 16. Abzisse: Zeitdauer zwischen beiden Belichtungen. Ordinate: Totale Reaktionsgrösse. Die gestrichelte Kurve ist eine Lichtströmungsreaktion.

## 2. $2 \times 470$ Erg/cm<sup>2</sup>.

(Siehe Tabelle 17 und Abb. 12, S. 548).

Es wird 20 Sekunden lang belichtet mit einer Intensität  $i = 23.6$  Erg/cm<sup>2</sup>/Sek. Nach Tabelle 14 ruft diese Lichtmenge (470 Erg/cm<sup>2</sup>) noch eine geringe Verzögerung hervor; die doppelte Lichtmenge ruft eine Beschleunigung hervor.

Auch hier sieht man, dass bis etwa 3 Minuten Intervall die Reaktion einer doppelten Belichtung entspricht, während nach etwa 10 Minuten zwei gleich grosse Reaktionen auftreten.

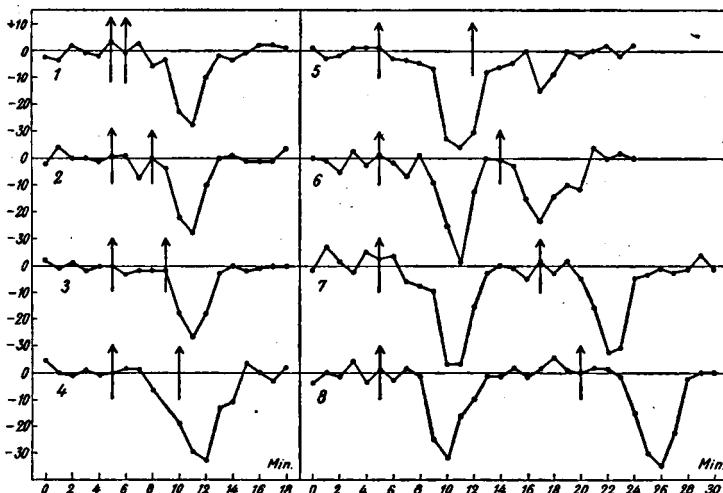


Abb. 11. Summation. Belichtung mit  $2 \times 190 \text{ Erg/cm}^2$ . Pfeil = Anfang der Belichtung. Abzisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Abweichung von der mittleren Geschwindigkeit. Zeitspanne zwischen beiden Belichtungen: Nr. 1: 1 Min.; Nr. 2: 3 Min.; Nr. 3: 4 Min.; Nr. 4: 5 Min.; Nr. 5: 7 Min.; Nr. 6: 9 Min.; Nr. 7: 12 Min.; Nr. 8: 15 Min.

Der zweite Versuch der Reihe mit einem Intervall von 6 Minuten weist eine erste Reaktion = -8 auf, während die drei anderen Versuche etwa eine Reaktion = -70 zeigen; der Versuch wurde deshalb gestrichen.

### 3. $2 \times 12 \text{ Erg/cm}^2$ .

(Siehe Tabelle 18 und Abb. 13, S. 548).

Es wird 0.5 Sekunden lang belichtet mit einer Intensität  $i = 23.6 \text{ Erg/cm}^2/\text{Sek}$ . Nach Tabelle 14 ruft diese Lichtmenge ( $12 \text{ Erg/cm}^2$ ) eine geringe Verzögerung hervor; die doppelte Lichtmenge eine grössere Reaktion. Das Ergebnis stimmt völlig mit dem der anderen Versuchsreihen überein.

Eine merkwürdige Tatsache ist, dass in allen drei Ver-

suchsreihen die Reaktionssumme für das Zeitintervall 7, bzw. 6, bzw. 7 und 9 viel zu gross ist. Wir haben hier aber sehr wahrscheinlich nicht mit einer „hypernormalen Phase“ der Strömung oder etwas ähnlichem zu tun, denn aus den Tabellen ist ersichtlich, dass in erster Linie die erste Reaktion hier grösser ist als in den anderen Fällen. Es handelt sich hier vielleicht um ein zufälliges Zusammentreffen einiger + Varianten; es kann auch ein subjektiver Beobachtungsfehler eine Rolle spielen.

TABELLE 17.  
Summation bei Belichtung mit  $2 \times 190$  Erg/cm<sup>2</sup>.  
Belichtungszeit 20 Sek.  $\lambda = 4360$  Å.  $t = 23^\circ$ .

Zeitintervall in Minuten	Reak-tions-grösse	Zeitintervall in Minuten	Reak-tion 1	Reak-tion 2	Summe
0	+69	6	(-76)	(-42)	-118
0	-4	6	((-8))	((-23))	(-31)
0 <sup>1)</sup>	+16	6	(-69)	(-53)	-122
0	+18	6	(-77)	(-41)	-101
0	+51				
Durchschnitt	+30	Durchschnitt	(-74)	(-45)	-114
2	+26	9	-55	-20	- 75
2	+43	9	-40	-39	- 79
2	+24	9	-53	-53	-106
2	+24	9	-74	-33	-107
Durchschnitt	+29	Durchschnitt	-56	-36	- 92
4	-36	15	-60	-31	- 91
4	-43	15	-42	-19	- 61
4	-22	15	-53	-64	-117
4	-1	15	-51	-55	-106
Durchschnitt	-28	Durchschnitt	-52	-42	- 94

<sup>1)</sup> Aus Tabelle 14

TABELLE 18.  
Summation bei Belichtung mit  $2 \times 12$  Erg/cm<sup>2</sup>.  
Belichtungszeit 0.5 Sek.  $\lambda = 4360$  Å.  $t = 23^\circ$ .

Zeitintervall in Minuten	Reak- tions- grösse	Zeitintervall in Minuten	Reak- tion 1	Reak- tion 2	Summe
0	- 59	6	(-42)	(-30)	- 72
0	- 88	6	(-48)	(-36)	- 82
0 <sup>1)</sup>	-102	6	(-45)	(-39)	- 84
0	- 50	6	(-55)	(-30)	- 85
Durchschnitt	- 75	Durchschnitt	(-48)	(-34)	- 81
1	- 47	7	-68	-71	-139
1	- 73	7	-63	-73	-136
1	- 74	7	-72	-100	-172
1	- 89	7	-59	-70	-129
Durchschnitt	- 71	Durchschnitt	-65	-79	-144
2	- 92	9	-65	-56	-121
2	- 42	9	-71	-66	-137
2	- 71	9	-83	-77	-159
2	- 89	9	-89	-89	-178
2	- 74	Durchschnitt	-77	-72	-149
3	- 45	12	-40	-51	- 91
3	- 57	12	-42	-48	- 90
3	- 66	12	-52	-57	-109
3	- 68	12	-61	-70	-131
Durchschnitt	- 59	Durchschnitt	-51	-57	-105
4	- 90	15	-49	-45	- 94
4	-101	15	-48	-43	- 91
4	- 72	15	-42	-72	-114
4	- 58	15	-44	-52	- 96
Durchschnitt	- 80	Durchschnitt	-46	-53	- 99
5	-109				
5	- 92				
5	- 98				
5	- 92				
Durchschnitt	- 98				

<sup>1)</sup> Aus Tabelle 14.

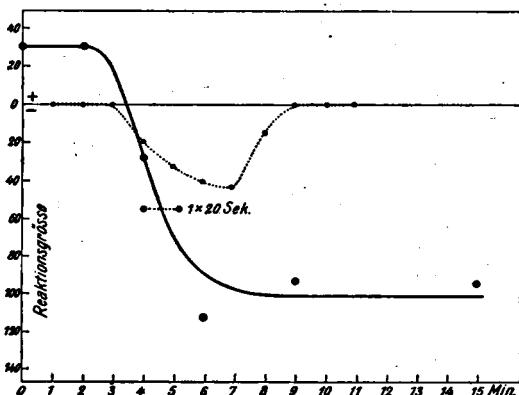


Abb. 12. Summation. Belichtung mit  $2 \times 470 \text{ Erg/cm}^2$ .  
Siehe Tabelle 17. Beschreibung siehe Abb. 10.

In allen drei Versuchsreihen liegt zwischen 3 und 9 Minuten Zeitraum ein Gebiet wo nicht mehr die gesamten zugeführten Lichtmengen addiert werden, wohl aber noch das Resultat der zweiten Belichtung von der ersten Belichtung beeinflusst wird. Dieses Gebiet ist gerade dasjenige, in dem die Strömungsreaktion stattfindet. Wir kommen also zu den folgenden Ergebnissen:

#### 1. Bevor die Protoplasmaströmung sichtbar auf das Licht

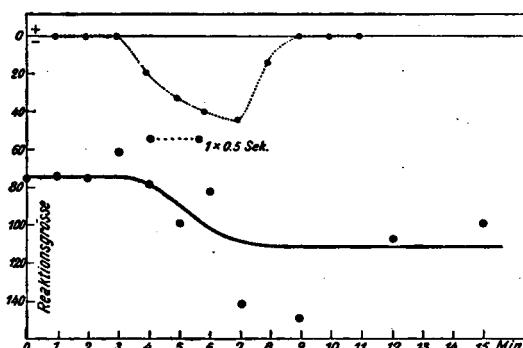


Abb. 13. Summation. Belichtung mit  $2 \times 12 \text{ Erg/cm}^2$ .  
Siehe Tabelle 18. Beschreibung siehe Abb. 10.

*reagiert, ruft eine Belichtung eine Reaktion hervor, die nur abhängig ist von der Lichtmenge, gleichgültig ob sie auf einmal oder intermittierend zugeführt wird. (Talbotsches Gesetz).*

*Während der sichtbaren Reaktion ist der Effekt einer Belichtung abhängig von der vorhergehenden Belichtung und von dem Zeitraum zwischen beiden Belichtungen.*

*Nach Ablauf der sichtbaren Reaktion wird auch der Effekt einer Belichtung nicht von der vorhergehenden Belichtung beeinflusst.*

2. Die Produktregel gilt nur, wenn die gesamte Energie menge innerhalb von etwa 3 Minuten zugeführt wird.
3. 10—15 Minuten nach einer Belichtung kann ein zweiter Versuch angestellt werden.

### 7. Dauerbeleuchtung.

(Für weisses Licht).

Bisher habe ich nur über den Einfluss einer kurzen Belichtung gesprochen. Im Anschluss an die Versuche über Summation ist es von Interesse, zu untersuchen, was geschieht, wenn die Strömung dauernd dem Lichte ausgesetzt wird. Es war aber nicht möglich, diese Versuche mit blauem Licht vorzunehmen, weil im blauen Licht die Strömung sehr schwierig zu beobachten ist, und ich außerdem die Erfahrung gemacht hatte, dass das blaue Licht auf die Dauer schädlich für das Auge ist. Ich habe darum diese Versuche mit weissem Licht vorgenommen. Ich untersuchte zuerst, ob die Lichtströmungsreaktionen beim Benutzen dieses Lichtes den gleichen Verlauf hatten und es zeigte sich, dass dies wirklich der Fall war. Um jetzt Anschluss an die Versuche über Summation zu erhalten, musste die „physiologische Stärke“ des zu benutzenden Lichtes bestimmt werden. Dies geschah auf der S. 538 beschriebenen Weise für eine 100 W- und eine 500 W starke Philips Arga Lampe (mattiert, nicht gasgefüllt, Wolfram Glühdraht).

Weil nur das innerhalb 3—4 Minuten zugeführte Licht summiert wird, wurde jede zu benutzende Lichtintensität ausserdem geprüft, indem das Resultat einer 180 Sek. währenden Belichtung gemessen wurde.

Die Dauerbeleuchtung wurde mit 3 Intensitäten vorgenommen. Die niedrigste Intensität rief nach einer 180 Sekunden währenden Belichtung eine grosse Verzögerung hervor, die zweite noch eine geringe Verzögerung, die dritte eine Beschleunigung.

Wenn man die Beobachtung der Strömungsgeschwindigkeit in orangefarbigem Licht anfängt, und dann dieses Licht durch schwaches weisses Licht ersetzt, so ändert sich die Strömungsgeschwindigkeit anfangs nicht. Nach 3—4 Minuten tritt eine Hemmung auf, die zum Teil wieder verschwindet. Von 8—9 Minuten nach dem Beleuchtungsanfang an ist die Geschwindigkeit konstant. Sie bleibt sodann bei der benutzten Intensität etwa 10 % niedriger als in orangefarbigem Lichte, während die maximale Hemmung etwa 30 % betrug. In den ersten Versuchen zeigte es sich, dass die nach 8 Minuten erreichte Geschwindigkeit längere Zeit (bis 40 Minuten wurde untersucht) beibehalten wurde, wie aus folgenden Daten hervorgeht:

Durchschnittsgeschwindigkeit in orangefarbigem Licht  $11.5 \mu/\text{Sek.}$ ; in weissem Licht  $15.10—15.20: v = 10.0 \mu/\text{Sek.}$   $15.20—15.25 v = 9.8 \mu/\text{Sek.}$   $15.48—15.51 v = 10.1 \mu/\text{Sek.}$   $15.51—15.55 v = 9.5 \mu/\text{Sek.}$

Für die nachfolgenden Versuche genügte also eine 13 Minuten lange Beleuchtung in weissem Licht, sowohl zum Bestimmen der vorübergehenden — wie der dauernden Hemmung.

In Abb. 14 sind 3 Versuche wiedergegeben worden. Im ersten Versuch wurde mit relativ schwachem Licht beleuchtet. Die „physiologische Intensität“ ist etwa  $3.5 \text{ Erg/cm}^2$  blauen Lichtes gleich zu setzen. Die Reaktion verläuft ganz wie oben beschrieben. Wenn das weisse Licht wieder durch

orangefarbiges ersetzt wird, kehrt die Strömungsgeschwindigkeit allmählich zur Anfangsgeschwindigkeit zurück. In den anderen Versuchen mit derselben Intensität wurde die Anfangsgeschwindigkeit meist schon nach 3 Minuten wieder erreicht.

Der zweite Versuch wurde mit einer Intensität vorgenommen, die etwa  $4.5 \text{ Erg/cm}^2$  blauen Lichtes entsprach.

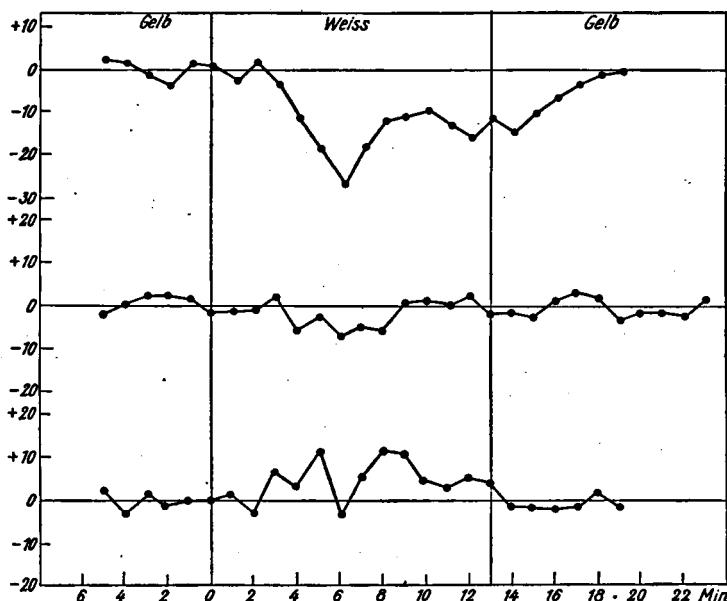


Abb. 14. Dauerbeleuchtung. Beschreibung im Text.

Es tritt eine geringe vorübergehende Hemmung auf, die aber wieder ganz zurück geht. Auch nach Ersetzen des weissen Lichtes durch orangefarbiges Licht, tritt keinerlei Änderung der Geschwindigkeit auf. Verdunkeln ruft also auch hier keine (wenigstens keine schnell eintretende) Reaktion hervor.

Im dritten Versuch der Abb. 14 entsprach die Intensität etwa  $15 \text{ Erg/cm}^2$  blauen Lichtes. Man sieht hier, dass eine

vorübergehende Beschleunigung auftritt, gefolgt von einer kleinen andauernden Beschleunigung. In orangefarbigem Licht scheint die Geschwindigkeit sofort wieder normal zu sein, aber die Beschleunigung ist zu gering, um entscheiden zu können, ob hier die Anfangsgeschwindigkeit früher als in der ersten Versuchsreihe wieder erreicht wird.

Die hier nicht angeführten Versuche ergeben die gleichen Resultate. Nur mit der höchsten Intensität trat auch in 2 Fällen schon anfangs eine Verzögerung auf. Diese abweichenden Resultate wurden erhalten an Praeparaten mit einer so geringen Strömungintensität, dass kaum noch Versuche vorgenommen werden konnten. Ich glaube sie also ausschalten zu dürfen.

Wie müssen wir uns nun vorstellen, dass die „Dauerhemmung“ unter Einfluss der Dauerbeleuchtung zustande kommt?

Wenn wir nochmals die erste Kurve der Abb. 14 betrachten, so sehen wir anfangs eine starke Hemmung, die im Durchschnitt eine Grösse erreicht von —70; aus den Tabellen 12, 13 und 14 geht hervor, dass eine solche Reaktionsgrösse auftritt nach Belichtung mit 500—700 Erg/cm<sup>2</sup> für blaues Licht. Die Lichtintensität entsprach, wie schon oben mitgeteilt, etwa 3.5 Erg/cm<sup>2</sup>/Sek. blauen Lichtes. Die Reaktion ist also eine Folge der in den ersten 140—200 ( $\frac{500}{3.5}$  bis  $\frac{700}{3.5}$ ) Sekunden zugeführten Lichtmenge.

Ganz in Übereinstimmung mit den im vorigen Paragraphen besprochenen Ergebnissen, wird hier also nur das innerhalb etwa 3 Minuten zugeführte Licht summirt. Die „Dauerhemmung“ kann man sich in folgender Weise zustande gekommen vorstellen: Aus den Abbildungen 10 und 12 S. 544, 548 geht hervor, dass zwischen 4 und 5 Minuten nach der ersten Belichtung eine zweite Belichtung gar keinen Einfluss hat. Auch bei Dauerbeleuchtung muss ein solches Stadium passiert werden. Wenige Sekunden nachdem

dieses Stadium passiert wurde, kann eine Belichtung wiederum das strömende Protoplasma beeinflussen, und also eine kleine Reaktion hervorrufen, wobei auch wieder ein „unempfindliches“ Stadium erzeugt wird. Wenn man jetzt annimmt, dass eine bestimmte Hemmung der Protoplasmaströmung mit einer bestimmten Verringerung der Beeinflussbarkeit durch die zweite Belichtung parallel geht, so muss man folgern, dass zwischen den zwei obengenannten einander entgegenwirkenden Kräften ein Gleichgewicht entsteht, wobei die Hemmung eine bestimmte Grösse erreicht hat, und dementsprechend, die Beeinflussbarkeit durch das Licht eine sehr geringe ist.

Das Stadium, in dem eine zweite Belichtung keinen Einfluss hat, wird in Abb. 10, 4' 15" nach der ersten Belichtung erreicht, in Abb. 12, 4' 36" nach der ersten Belichtung. Wenn wir für jeden Dauerbeleuchtungsversuch die Grösse der Dauerhemmung berechnen und dann nachsehen, wie lange nach Anfang der Beleuchtung diese Hemmung zum ersten Mal erreicht wird, so zeigt sich, dass sie immer eintritt zwischen 4 und 5 Minuten, nachdem die Beleuchtung anfing. Ich habe versucht durch Interpolieren diesen Punkt genauer zu bestimmen. Tabelle 19 zeigt das Ergebnis. In Spalte I ist die Versuchsnummer eingetragen; in Spalte II die Dauerhemmung (—) bzw. -beschleunigung (+), in Prozenten der Geschwindigkeit in orangefarbigem Licht; in Spalte III die Zeit, die nach Anfang der Beleuchtung verfloss bevor die Hemmung zum ersten Male die Grösse der später auftretenden Dauerhemmung erreichte. Die in Spalte III angeführten Zahlen stimmen sehr gut überein mit den oben genannten Zahlen für denjenigen Moment nach einer Belichtung, in welchem eine zweite Belichtung keinen Einfluss hat.

Aus diesem Ergebnis ist mit grosser Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass *die Hemmung der Protoplasmaströmung durch eine Belichtung, und die Beeinflussung des Effektes*

einer zweiten Belichtung durch eine Belichtung, nahe verwandte Erscheinungen sind, die vielleicht auf denselben Vorgang zurückgeführt werden können.

TABELLE 19.  
Dauerbeleuchtung. Erklärung im Text.

I	II	III
144	-11.3 %	4' 0"
145 <sub>1</sub>	- 9.6 %	4' 10"
145 <sub>2</sub>	-14.2 %	4' 28"
145 <sub>3</sub>	-13.9 %	4' 13"
153 <sub>2</sub>	+ 5.9 %	4' 18"

Eine grosse Ähnlichkeit mit der Reaktion der Protoplasmaströmung zeigt das von Brauner (1927) untersuchte, „photoelektrische Phänomen“. Brauner fand bei Beleuchtung eines Helianthus-Hypokotyls, dass die Lichtseite gegenüber der Schattenseite negativ elektrisch wurde. Diese Potentialänderung erreicht 3—4 Minuten nach Anfang der Beleuchtung eine messbare Grösse, ist wiederum 2—3 Minuten später maximal und sinkt dann bis auf einen niedrigen Wert ab. Eine Verdunkelung ruft hier aber aufs Neue eine Reaktion hervor (im entgegengesetzten Sinn), während bei der Protoplasmaströmung nach Verdunkelung nur die Hemmung aufgehoben wird. Brauner konnte des Weiteren zeigen, dass nur das lebende Hypokotyl diese Reaktion aufweist, im Gegensatz zur Potentialänderung nach Schwerkraft-, „reizung“, die auch am abgestorbenen Hypokotyl auftritt.

#### 8. Spektrale Empfindlichkeit.

In Anlehnung an die Untersuchungen von Nothmann-Zuckerkandl (1915) und Schweickert (1928) war es von Interesse, auch für die Protoplasmaströmung in der

Avena-Koleoptile den Einfluss des Lichtes verschiedener Wellenlänge zu untersuchen.

In der S. 522 beschriebenen Weise wurden mit Hilfe von Glasfiltern aus dem Lichte der Hg-Lampe einzelne Wellenlängen isoliert. Alle Versuche mit einer Wellenlänge wurden hintereinander vorgenommen. Die Untersuchung des Einflusses einer Wellenlänge erforderte 2—4 Tage, sodass auch hier der durch individuelle Verschiedenheiten entstandene Fehler einigermassen korrigiert wird.

Als Beobachtungslicht benutzte ich auch in diesen Versuchen das vom OG<sub>2</sub>-Filter durchgelassene orangefarbige Licht, das nur rote und gelbe Strahlen enthält. Um zu untersuchen, ob auch das rote Licht einen Einfluss auf die Protoplasmaströmung hat, musste ich aber anders vorgehen. Das Praeparat wurde eine Stunde lang verdunkelt. Dann wurde intensives rotes Licht eingeschaltet und in diesem Lichte der Effekt dieser Dauerbeleuchtung gemessen. Wenn das rote Licht die Strömung beeinflusst, so macht sich dieser Einfluss, wie in § 7 besprochen, kennbar durch eine Verzögerung, die grossenteils wieder zurück geht. Es wurde im roten Lichte keine Änderung der Strömungsgeschwindigkeit beobachtet. Die in Tabelle 20 mitgeteilten Zahlen über die Reaktion im roten Lichte erhielt ich dadurch, dass ich die mittlere Geschwindigkeit bestimmte aus den 8—14 Minuten nach Anfang der Beleuchtung gemachten Messungen und dann in der S. 528 beschriebenen Weise für die ersten 7 Minuten nach Anfang der Beleuchtung die „Reaktionssumme“ bestimmte.

Als ich gefunden hatte, dass rotes Licht keinen messbaren Einfluss auf die Protoplasmaströmung hat, konnte ich den Einfluss des gelben Lichtes in der üblichen Weise bestimmen durch eine kurze Belichtung mit gelbem Licht, während ich im roten Licht die Strömung beobachtete.

In den ersten orientierenden Versuchen zeigte es sich, dass für jede Wellenlänge die Reaktionen, soweit sie über-

haupt auftraten, den im Anfang dieses Abschnittes beschriebenen Verlauf hatten: Die Hemmung tritt 3—4 Minuten nach der Belichtung auf, 7—8 Minuten nach Anfang der Belichtung ist die Strömungsgeschwindigkeit wieder normal. Ich konnte also die Reaktionsgrösse in derselben Weise bestimmen, wie ich es in den Versuchen mit blauem Licht getan hatte. Ein Vergleich des Einflusses von Licht verschiedener Wellenlänge war ohne Weiteres statthaft.

Dieser Vergleich wurde so vorgenommen, dass bei jeder Wellenlänge für mehrere Energiemengen die Reaktions-

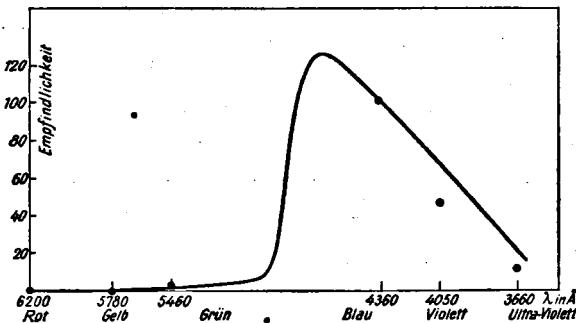


Abb. 15. Spektrale Empfindlichkeit. Ausgezogene Linie: Empfindlichkeit für den Phototropismus, nach Blaauw. Punkte: Empfindlichkeit der Lichtströmungsreaktionen.

grösse bestimmt wurde. Sodann wurde in Abb. 9 nachgesehen, welche Energiemenge man für blaues Licht braucht, um eine gleichgrosse Reaktion zu erzeugen. Das Verhältnis der beiden Energiemengen ist die Empfindlichkeit der Protoplasmaströmung für das Licht der betreffenden Wellenlänge. In Tabelle 20 sind die diesbezüglichen Versuche angeführt. Die Empfindlichkeit für blaues Licht ( $\lambda = 4360 \text{ Å}$ ) ist hier gleich 100 gesetzt und die Empfindlichkeit für die anderen Wellenlängen ist auf diese Zahl bezogen.

In Abb. 15 sind die Ergebnisse der Tabelle 20 gezeichnet

worden. Zum Vergleich ist auch die von Blaauw (1909) gefundene Kurve der spektralen Empfindlichkeitsverteilung für den Phototropismus mit eingezeichnet. Auch hier finden wir eine sehr schöne Übereinstimmung zwischen dem Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmaströmung und auf die Krümmung.

### 9. Theoretisches.

Im Anfang dieses Abschnittes haben wir gesehen, dass eine kurze Belichtung etwa 4 Minuten später eine kurz dauernde Verzögerung der Protoplasmaströmung hervorruft. Als Ursache dieser Reaktion könnte man eine Erwärmung des Protoplasmas durch das Licht ansehen. Aber schon auf Grund der Verteilung der Empfindlichkeit im Spektrum ist dies als sehr unwahrscheinlich zu betrachten; ausserdem haben wir in Abschnitt III gesehen, dass eine Temperaturerhöhung von  $10^{\circ}$  C. die Strömung bei den jungen Koleoptilen nicht beeinflusst. Wenn, wie bei den alten Koleoptilen, die Geschwindigkeit wohl geändert wird bei Temperaturerhöhung, so finden wir von  $23^{\circ}$  an immer eine Beschleunigung der Strömung, und die Änderung tritt ohne eine „Latenzperiode“ auf. Wir müssen hier wohl eine photochemische Reaktion (bezw. mehrere Reaktionen) annehmen, deren Reaktionsprodukte die Protoplasmaströmung beeinflussen. Die Reaktion der Protoplasmaströmung dauert nur kurz, der Stoff muss also während der sichtbaren Protoplasmareaktion wieder inaktiviert werden.

Wenn wir versuchen, mit Hilfe dieser Vorstellung die in diesem Abschnitt besprochenen Ergebnisse zu erklären, so bekommen wir:

a. *Die Produktregel:* bei einem photochemischen Prozess wird die Menge des Reaktionsproduktes ausschliesslich bestimmt von der zugeführten Lichtmenge.

b. *Die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der Lichtmenge.* Dass anfangs die Reaktionsgrösse der Lichtmenge

TABELLE 20.  
Empfindlichkeit der Protoplasmaströmung für  
Licht verschiedener Wellenlängen.

Wellen- länge in Å	Ener- gie- menge in Erg/cm <sup>2</sup>	Reaktion				Durch- schnitts- wert	Energiemenge blauen Lichtes, welche eine gleichgrosse Reaktion hervorruft	Em- pfind- lich- keit
		1	2	3	4			
3660 (ultra- violett)	270 {	— 23	— 45	— 37	— 38	— 46	16	6
	760 {	— 48	— 58	— 56	— 47	— 85	90	12
(violett)	2	— 2	—	—	—	— 2	—	—
	11	— 3	— 7	—	—	— 5	—	—
	21	— 14	— 16	—	—	— 15	7	33
	67	— 42	— 24	— 37	— 27	— 33	13	20
	190 {	— 99	— 91	— 82	— 90	— 90	95	50
4360 (blau) Siehe Tabellen 11, 12, 13 und 14.								100
(grün)	5460	— 7	—	—	—	— 7	—	—
	110	0	—	—	—	0	—	—
	230	— 16	—	—	—	— 16	7	3
	240	— 15	—	—	—	— 15	7	3
	1340	+ 8	—	—	—	+ 8	—	—
	1790 {	— 48	— 72	— 58	— 55	— 60	30	1.7
5780 (gelb)	9000	— 7	+ 5	— 7	+ 12	+ 1	—	<1
6200 (rot)	.... <sup>1)</sup>	+ 15	— 5	+ 3	— 10	+ 1	—	<1

proportional ist, versteht sich; dass bei sehr grossen Lichtmengen an Stelle einer Verzögerung, eine Beschleunigung

<sup>1)</sup> Die Intensität des benutzten Lichtes war etwa 70 Erg/cm<sup>2</sup>/Sek.

auftritt, kann so erklärt werden, dass bei diesen Lichtmengen eine zweite photochemische Reaktion auftritt, mit einer, der ersten entgegengesetzten Wirkung, oder aber es tritt nur eine Reaktion auf, deren Reaktionsprodukt in höheren Konzentrationen eine andere Wirkung hat als in niederen. Eine derartige Wirkung finden wir bei kapillarelektrischen Erscheinungen. Elektrolyte (besonders die einwertigen) erhöhen in sehr niedriger Konzentration die elektrische Ladung der Teilchen einer Suspension und damit die Viskosität, erniedrigen sie dagegen in höherer Konzentration.

*c. Summation:* Wir müssen annehmen, dass der Stoff erst nach 3—4 Minuten eine merkliche Wirkung hat, sodass die gesamte Menge des dann entstandenen Stoffes reagieren kann. Die Erklärung der bei Summation auftretenden Erscheinungen ist am leichtesten, wenn wir annehmen, der photochemische Stoff habe in niederer Konzentration eine andere Wirkung als in höherer Konzentration: Würde zweimalige Belichtung, unmittelbar hintereinander, Beschleunigung ergeben, so entsteht nach einmaliger Belichtung soviel Stoff, dass noch eine verzögerende Wirkung auftritt. Eine zweite Belichtung, nach Anfang der Verzögerung, lässt aufs Neue eine Menge des Stoffes entstehen, wodurch die Konzentration soweit erhöht wird, dass die Verzögerung z.T. wieder rückgängig gemacht wird, entsprechend der höheren Konzentration des Stoffes, und also umso weniger, je weiter die Vernichtung der ersten Menge des Stoffes fortgeschritten ist; ist aller Stoff der ersten Strömungsreaktion vernichtet, so tritt eine zweite, der ersten gleiche Reaktion auf.

Für andere Energiemengen kann man in ähnlicher Weise die gefundene Tatsache mit den obigen Annahmen erklären.

*d. Dauerbeleuchtung:* Bei Dauerbeleuchtung wird in den ersten 3—4 Minuten der Stoff freigemacht, sodass eine Anfangsreaktion auftritt, die dieser Stoff- (= Energie-)

menge entspricht. Nachher wird der Einfluss auf die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung abhängen von dem Gleichgewicht zwischen Entstehen und Vernichten des Stoffes.

Aus dem oben Angeführten geht hervor, dass die Annahme einer photochemischen Reaktion, deren Reaktionsprodukte die Strömung beeinflussen, imstande ist, alle gefundenen Tatsachen zu erklären. Es wurde oben hingewiesen auf die Analogie mit dem Einfluss von Elektrolyten in sehr niederen Konzentration auf die Viskosität von Suspensionen. Man kann sich fragen, ob vielleicht auch die Lichtströmungsreaktionen so zustande kommen, dass die Viskosität des Plasmas geändert wird. Ein Einfluss des Lichtes auf die Viskosität des Plasmas wurde von mehreren Autoren beobachtet. F. Weber (1929) fand in beleuchteten Mesophyllzellen von Ficaria eine höhere Viskosität als in verdunkelten Mesophyllzellen. Lange (1933) fand in Avena-Koleoptilen, aber nur an der Kornseite, eine höhere Viskosität in beleuchteten, als in nicht beleuchteten Zellen (nach der Plasmolyseform). Pekarek (1933) fand auch im Zellsaft einen Viskositätsunterschied zwischen beleuchteten und nicht beleuchteten Zellen. Seine Erklärung für diese Erscheinung ist, dass im Dunkeln durch das Aufhören der Assimilation, ein  $\text{CO}_2$ -Mangel entsteht, wodurch sich das  $p_{\text{H}}$  ändert, und damit auch die Viskosität. Die Lichtwirkung ist also eine indirekte. Bei den Lichtströmungsreaktionen muss die Lichtwirkung eine direktere sein, weil ihr Effekt schon nach 3—4 Minuten sichtbar ist. Späteren Untersuchungen muss es vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob während der Plasmareaktion wirklich die Viskosität geändert ist.

## ABSCHNITT V.

## DIE INTENSITÄT DER PROTOPLASMASTRÖMUNG.

Wenn man mit De Vries annimmt, dass vom strömenden Protoplasma ein Stofftransport besorgt wird, so ist, wie schon Janse (1890) bemerkte, nicht nur die Geschwindigkeit des Transportmittels, sondern auch die Transportintensität von Interesse.

Es ist aber eine schwierige Aufgabe, die Menge des strömenden Protoplasmas zu bestimmen. In der älteren Literatur findet man zerstreut einige Angaben über die Strömungsintensität und auf S. 480 wurde gesagt, dass man vielleicht auch die ausführlichen Untersuchungen über Chemodinese von diesem Gesichtspunkt aus betrachten kann.

Auch beim Studium der Protoplasmaströmung in der Avena-Koleoptile bin ich öfters auf die Frage nach der Strömungsintensität gestossen. Bei den im vorigen Abschnitt mitgeteilten Versuchen findet man einige Male die Bemerkung: „Die Intensität war während dieses Versuchs relativ hoch, sehr niedrig, usw.“. Es handelt sich hier um eine, für die Versuche oft recht unangenehme Erscheinung. Die Intensität kann sich im Laufe einer Woche, auch schon im Laufe eines Tages, sehr beträchtlich ändern. Gleichzeitig mit der Änderung der Menge des in Strömung begriffenen Protoplasmas ändern sich viele andere Faktoren. Wenn die Intensität sehr gering ist, so ist das Gesamtbild des Praeparates das Folgende: Nur in vereinzelten Zellen findet eine deutliche Strömung statt. Fasst man solch einen Strom ins Auge, so sieht man, dass nur wenig Protoplasma in Bewegung begriffen ist. Nach wenigen Sekunden erlischt die Strömung ganz. Nach längerer Zeit tritt in der beobachteten Zelle wieder eine Strömung auf, die ebenfalls nur sehr kurz erhalten bleibt. Wenn die Intensität höher wird,

dann sieht man in vielen Zellen eine Strömung auftreten. In der Zelle ist schon ziemlich viel Protoplasma in Strömung begriffen, aber die Strömung ist sehr unregelmässig. Wenn man ein Teilchen ins Auge fasst, so sieht man, dass es längere Zeit nur eine starke Brown'sche Bewegung aufzuweisen scheint, dann plötzlich in relativ grosser Geschwindigkeit eine Strecke zurücklegt, danach manchmal auf seinem Wege zurückkehrt, oder auch längere Zeit zirkuliert. Es ist, als wäre in diesem Stadium die „richtende Kraft“ nur sehr schwach, als besitze jeder Strom eine gewisse Individualität, die erst in den nachfolgenden Stadien verschwindet. Im nächsten Stadium tritt eine deutlichere Strömung auf, obwohl die Geschwindigkeit noch sehr stark variiert. Erst wenn die Intensität immer grösser wird, wird die Strömung in jeder Zelle immer massaler und regelmässiger.

Solche Änderungen der Intensität hat auch Hauptfleisch (1892) beobachtet. Er findet zwischen den von Velten (1872) unterschiedenen Strömungsarten Zwischenstufen. S. 175 heisst es: „Die Strömung wird einen um so „energischeren Charakter zeigen, je grösser und andauernder „die Kräfte sind, welche sie hervorrufen. Man kann gar „häufig den Übergang vom scheinbaren Stillstand zur „Glitschbewegung, von dieser zur Cirkulation und von „dieser bis zu der die Zelle in einem geschlossenen Strom „umkreisenden Rotation constatiren“. Und S. 177: „Ist „die Intensität der Bewegung hinreichend genug, so ent-„steht aus den vielen Cirkulationsströmchen ein einziger, „der Rotationsstrom“. Diese Beschreibung stimmt sehr gut mit meinen Beobachtungen überein.“

Alle oben für *Avena* geschilderte Stadien können vom Protoplasma in wenigen Stunden durchlaufen werden, wie z.B. aus dem folgenden Versuchsprotokoll hervorgeht:

6-4-'33 15<sup>h</sup>: Nur in vereinzelten Zellen eine nicht messbare Strömung; 17<sup>h</sup>: id.; 19<sup>h</sup>30: Strömung in mehr Zellen, sehr unregel-

mässig; 20<sup>h</sup>30: massale, regelmässige Strömung, im Laufe des Abends noch immer zunehmend.

Die Sachlage ist aber jeden Tag anders. Im Allgemeinen gilt, dass, wenn am Tage die Strömungsintensität sehr gering ist, sie abends mehr oder weniger stark zunimmt. Manchmal ist die Strömung schon um 12 Uhr sehr intensiv, an anderen Tagen ist weder um 12 Uhr noch um 22 Uhr eine regelmässige Strömung festzustellen. Weiter meine ich beobachtet zu haben, dass bei trübem Wetter die Strömung im Allgemeinen besser war, als bei hellem Sonnenschein (Die Versuche wurden im Dunkelzimmer vorgenommen, ein direkter Einfluss des Sonnenlichtes kommt also nicht in Frage).

Herr Dr. A. J. Haagen Smit war so freundlich, mich darauf aufmerksam zu machen, dass die periodischen Schwankungen der Strömungsintensität eine gewisse Ähnlichkeit aufwiesen mit den Schwankungen in der Krümmungsgrösse von dekapitierter Avena-koleoptilen, die im Went'schen Auxin-Testverfahren einseitig mit Wuchsstoff bestimmter Konzentration versehen werden. Als wir unsere Daten von 20 Februar bis 15. März 1933 verglichen, fanden wir in der Tat, dass wenn grosse Krümmungen auftraten, auch die Strömungsintensität meist hoch war, und umgekehrt. Als ich danach meine Versuche in einem anderen Dunkelzimmer fortführte, war die Übereinstimmung weniger gross. Die Übereinstimmung blieb in sofern erhalten, dass die Strömungsintensität meistens niedrig war, wenn längere Zeit auch das Reaktionsvermögen der Avenakoleoptilen gering war. Es scheint, dass auch die periodischen Schwankungen des Reaktionsvermögens in den verschiedenen Dunkelzimmern stark verschieden sein können; wir müssen also vielleicht den nachher zu besprechenden grossen Übereinstimmungen grösseren Wert beimesen als diesen Unterschieden.

Eine grosse Schwierigkeit für die weitere Erforschung

dieser Fragen war, dass es mir nicht gelang, ein objektives Mass für die Intensität zu finden. Im Allgemeinen konnte ich nur nach dem Gesamteindruck des Praeparates „hohe“ und „niedrige“ Intensität von einander unterscheiden; es versteht sich, dass die Empfindlichkeit und die Übung des Auges sowie die optischen Verhältnisse im Praeparat diese subjektive Abschätzungen weitgehend beeinflussen können.

In einem Fall habe ich versucht, den Tagesverlauf der Intensität einigermassen quantitativ zu verfolgen, indem ich jedesmal die Intensität in einer Zahl ausdrückte. Abb. 16 gibt das Ergebnis. 1 bedeutet: „fast keine Strömung“ 5: „normale, regelmässige Strömung“, 8: „sehr starke Strömung“. In

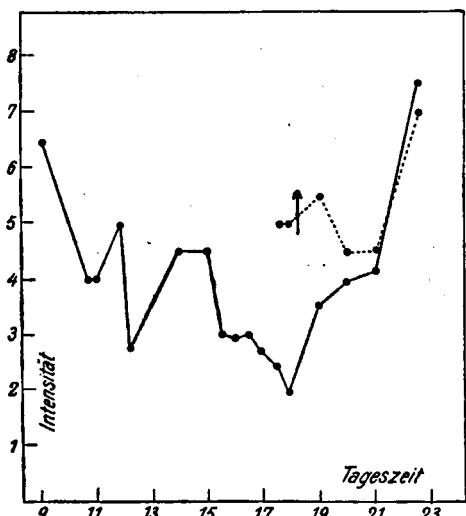


Abb. 16. Verlauf der Intensität der Protoplasmaströmung im Laufe eines Tages. Pfeil: Moment, in dem das zweite Praeparat aus der Blechdose herausgeholt wurde.

gezeichnet worden, die die Strömungsintensität darstellt in einem Praeparat, das sich ab 10 Uhr in einer Blechdose befand. Es zeigt

sich, dass um 17—18 Uhr die Intensität in diesem Praeparat fast doppelt so gross war als im anderen Praeparat. Um 18<sup>h</sup> 30 wurde das Praeparat aus der Blechdose herausgeholt. Etwa 2 Stunden später war die Strömungsintensität in beiden Praeparaten etwa gleich gross. Auch in anderen Versuchen konnte ich beobachten, dass wenn das Praeparat

im Thermostaten nur sehr wenig Strömung aufwies, ein, einige Stunden lang in einer Blechdose aufbewahrtes Präparat normale Strömung zeigte.

Wir finden hier also eine Übereinstimmung mit der von Kögl und Haagen Smit (Kögl 1933b) gefundenen Tatsache, dass Avena-Koleoptilen, die in einem Blechkasten gezüchtet waren, im Auxin-Testverfahren grössere Krümmungen aufwiesen, als im Versuchsraum gezogene, wenn alle übrigen Verhältnisse für beide gleich waren. Auch der Tagesverlauf der Strömungsintensität (Abb. 16) stimmt im Grossen und Ganzen mit dem Tagesverlauf des „Auxinstandard“ überein (Kögl 1933b, Abb. 7 und 8). Es gelang den genannten Autoren die Grösse des „Auxinstandard“ experimentell zu beeinflussen, indem sie zwischen Spitze und Basis der Koleoptile eine Potentialdifferenz erzeugten. Wenn der negative Pol an der Spitze angelegt wurde, so wurde der „Standard“ grösser und umgekehrt.

Herrn Dr. A. J. Haagen Smit und mir gelang es, mit Hilfe der Apparatur des Erstgenannten, festzustellen, dass die Intensität der Protoplasmaströmung in derselben Weise auf eine Potenzialdifferenz zwischen Spitze und Basis reagiert.

Obgleich die Versuche nicht als endgültig beweisend zu betrachten sind, ist doch mit grosser Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass zwischen Intensität der Protoplasmaströmung und Empfindlichkeit der Zelle für Wuchsstoff ein direkter Zusammenhang besteht.

Es bleibt aber noch viel Rätselhaftes ungelöst. Z.B. fragt man sich, wie die elektrischen Kräfte, die diese Eigenschaften beeinflussen, auf ein Koleoptilpräparat einwirken können, das sich unter Wasser befindet. Um diese und ähnliche Fragen beantworten zu können, muss man die Strömungsintensität in objektiver Weise ermitteln können. Ich musste mich daher auf die wenigen oben mitgeteilten Daten beschränken.

Die Strömungsintensität kann auch von anderen Faktoren beeinflusst werden. A. Schröter (1905) berichtet über verstärkte Protoplasmaströmung nach Verwundung bei *Mucor stolonifer* und bei *Phycomyces nitens*. Konzentrationsdifferenzen im Kulturmedium rufen ebenfalls verstärkte Strömung hervor; das fand auch Ternetz (1900) bei *Ascophanus carneus*. Janse (1890) beobachtete bei *Caulerpa prolifera* nach Verwundung eine verstärkte Strömung in der Nähe der Wunde.

Von vielen Autoren [Vesque-Püttlingen (1876), Hauptfleisch (1892), Strasburger (1901), A. Schröter (1905)] wird berichtet, dass ganz junge Zellen keine Strömung aufweisen. Erst nachdem eine zentrale Vakuole gebildet ist, tritt die Strömung auf; sie nimmt mit zunehmenden Alter der Zelle an Intensität und Geschwindigkeit zu.

Auch die Temperatur beeinflusst die Intensität. Wie auf S. 514 mitgeteilt wurde, nimmt bei *Avena* die Intensität der Protoplasmaströmung mit steigender Temperatur zu, bis, etwa 30°, bei höheren Temperaturen nimmt sie wieder ab.

Nach einer Belichtung tritt, wie auf S. 527 mitgeteilt, eine vorübergehende Verringerung der Intensität auf. Ob auch bei Dauerbeleuchtung die Intensität anders ist als im Dunkeln (= in orangefarbigem Licht) konnte nicht ermittelt werden, weil der Eindruck des Praeparates in beiden Lichtarten zu verschieden ist.

Aus den oben angeführten Tatsachen geht hervor, dass auch beim Studium der Intensität der Protoplasmaströmung zwischen dem Verhalten der Protoplasmaströmung und den beim Wachstum zu beobachtenden Erscheinungen manchmal eine grosse Übereinstimmung zutage tritt.

## ABSCHNITT VI.

## EINFLUSS DER SCHWERKRAFT AUF DIE PROTOPLASMA-STRÖMUNG.

In Abschnitt IV haben wir gesehen, dass das Licht einen Einfluss auf das strömende Protoplasma hat, der dem Lichteinfluss auf das Wachstum in vielen Hinsichten ähnelt. Es fragt sich nunmehr, ob vielleicht auch die Schwerkraft einen Einfluss auf die Protoplasmaströmung hat. Ein ausführliches Studium dieser Frage würde an dieser Stelle zu weit führen; ich beschränke mich daher auf folgende Bemerkungen:

Heilbronn (1912) untersuchte an Längsschnitten aus etiolierten Keimlingen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* und auch an intakten Keimlingen (*Calceolaria*, *Verbascum*) die Fallgeschwindigkeit der Stärkekörner im ruhenden Plasma. Die Pflanze (bezw. das Praeparat) stand längere Zeit aufrecht und wurde dann invers gestellt. Die Stärkekörner sanken, danach trat eine starke Protoplasmaströmung auf, die nach etwa einer Stunde wieder erlosch. Bei *Mimulus moschatus* fand er eine primäre Strömung, die aber keine Stärkekörner mitführte. Wurde die Pflanze invers gestellt, so verstärkte sich die Strömung derart, dass auch die Stärkekörner mitgeführt wurden. F. u. G. Weber (1916) untersuchten gleichfalls an Längsschnitten aus *Phaseolus*-Hypokotylen den Einfluss der Schwerkraft auf die Viskosität des (ruhenden) Plasmas. Sie fanden, wenn die Pflanze aus der normalen Stellung horizontal gestellt wird, eine Verringerung der Viskosität des Plasmas, sowohl der Unterseite wie auch der Oberseite, aber unten ist die Verringerung grösser. Wenn das Hypokotyl längere Zeit horizontal gestanden hat, so tritt aufs Neue eine Viskositätsverringerung auf, wenn es wieder vertikal gestellt wird. Die genannten Autoren schliessen aus diesen und ähnlichen Ergebnissen, dass wahrscheinlich zwischen diesen Erschei-

nungen und dem Geotropismus eine direkte Beziehung bestehe. Heilbronn (1914) konnte an Keimlingen von *Vicia Faba* und *Avena sativa* zeigen, dass Protoplasmaströmung nur auftrat bei niedriger Viskosität. Wenn durch Narkotika oder hohe Temperaturen die Viskosität erhöht wurde, so zeigt sich, dass bei der Konzentration des Narkotikums bezw. bei der Temperatur, die eine erhebliche Steigerung der Viskosität hervorrief, auch die geotropische Reaktion nicht mehr normal war.

Die oben angeführten Tatsachen, die vielleicht noch der Bestätigung bedürfen<sup>1)</sup>, lassen es als sehr erwünscht erscheinen, auch bei *Avena* den Einfluss der Schwerkraft auf das strömende Protoplasma ausführlich zu untersuchen.

Ein anderer Einfluss auf die Protoplasmaströmung wurde von Ewart (1903) untersucht. In einer vertikal stehenden Zelle wird der aufsteigende Protoplasmastrom von der Schwerkraft gehemmt, der absteigende hingegen gefördert. Seine Messungen zeigen einen erheblichen Unterschied in der Geschwindigkeit beider Protoplasmaströme. Weil keine Anhäufung von Protoplasma stattfindet, muss hieraus gefolgert werden, dass in diesem Fall der ansteigende Strom dicker ist als der absteigende. Merkwürdigweise ist die Strömungsgeschwindigkeit in der horizontal gelegten Zelle ein wenig grösser als die mittlere Geschwindigkeit der beiden vertikale Ströme. Für *Avena* habe ich diese Befunde bestätigen können. Tabelle 21 zeigt das Ergebnis der diesbezüglichen Versuche. Der mit dem Praeparat versehene Objektträger wurde auf dem Objekttrichter des Mikroskopes festgeklemmt. Die Beobachtung wurde in einem Dunkelzimmer mit konstanter Temperatur ( $t = 23^\circ$ ) vorgenommen. Zuerst wurden die Geschwindigkeit zweier, in entgegengesetzter Richtung verlaufender Protoplasmaströme im horizontal liegenden Praeparat ge-

<sup>1)</sup> Man vergleiche z.B. die Kritik von Fitting (1917) an den Weber'schen Versuche.

messen. Sodann wurde das Mikroskop um  $90^{\circ}$  gedreht und im nunmehr vertikal stehenden Präparat sofort die Geschwindigkeit derselben Ströme wieder gemessen. Es wurde abwechselnd in jedem Strom eine Messung vorgenommen, insgesamt 12 Messungen je Strom. Nach einiger Zeit wurde die Geschwindigkeit aufs Neue bestimmt und schliesslich wurde in horizontaler Lage nochmals die Geschwindigkeit gemessen.

TABELLE 21.

Einfluss der Schwerkraft auf die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung.

Horizontal			Vertikal		
Stunde	Geschwindigkeit in $\mu/\text{Sek.}$		Stunde	Geschwindigkeit in $\mu/\text{Sek.}$	
	↓	↑		↓	↑
15-12-'33. Pflanze invers.					
13.00—13.05	7.2	7.2	13.09—13.14	7.5	6.3
13.33—13.38	6.6	6.6	13.25—13.30	6.8	5.6
20-12-'33. Pflanze invers.					
15.02—15.07	9.8	10.0	15.13—15.19	10.0	6.8
15.53—15.58	6.1	6.3	15.45—15.50	6.2	5.2
20-12-'33. Pflanze normal.					
16.34—16.39	10.4	10.5	16.44—16.49	10.6	7.6
16.52—16.57	9.9	9.8			

Tabelle 21 zeigt, in Übereinstimmung mit den Befunden Ewart's, dass die Hemmung beträchtlich ist, die Beschleunigung aber nur sehr gering. Des Weiteren sieht man, dass die Geschwindigkeit in vertikaler Stellung abnimmt. Das Tatsachenmaterial erlaubt nicht, zu entscheiden, ob diese Geschwindigkeitsabnahme als Einfluss der Schwerkraft

aufgefasst werden muss. Eine weitere Erforschung dieser Frage würde mich jetzt zu sehr auf Abwege führen; ich hoffe aber später hierauf näher eingehen zu können.

---

## ABSCHNITT VII.

### BESTEHEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN WACHSTUM UND PROTOPLASMASTRÖMUNG?

Ich konnte im vierten Abschnitt zeigen, dass der Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmaströmung in vielen Fällen Analogien aufweist mit dem Lichteinfluss auf das Wachstum.

Es bestehen schon zwei Theorien, die eine Erklärung für diese Analogien geben können: 1. Die von Brauner (1922) und F. W. Went (1928) ausgesprochene Hypothese, das strömende Protoplasma transportiere den Wuchsstoff. 2. Die von Du Buy (1933) ausgesprochene Hypothese, nach Belichtung trete in der Transportbahn des Wuchsstoffes ein Widerstand auf, der eine Ablenkung des Wuchsstoffstromes zur Folge habe.

Wenn wir beide Hypothesen kombinieren und also annehmen, dass der Wuchsstoff vom strömenden Protoplasma transportiert wird und dass bei einer einseitigen Hemmung des Stromes der Wuchsstoff den Weg des geringsten Widerstandes wählt, oder wie Van Overbeek (1933) annimmt, durch die auftretende Potenzialdifferenz, nach der Schattenseite befördert wird, so müssen wir aus den im vierten Abschnitt angeführten Tatsachen die beim Phototropismus auftretenden Erscheinungen erklären können.

*1. Die Lichtwachstumsreaktion:* Wenn allseitig kurz belichtet wird, so tritt eine Verzögerung der Strömung und damit eine, kurz dauernde, Hemmung des Wuchsstoffstromes auf, auf die eine Wachstumsverringerung folgt. S. 527 haben wir gesehen, dass auch die Intensität der Strömung nach der Belichtung kurze Zeit herabgesetzt wird. Aus dem in Abschnitt V Mitgeteilten geht hervor, dass

wahrscheinlich zwischen Empfindlichkeit der Koleoptile für Wuchsstoff und der Intensität der Protoplasmaströmung ein Zusammenhang besteht. Auf Grund der obigen Anschauung kann man sich denken, dass nach Belichtung das Reaktionsvermögen der Zelle herabgesetzt ist (Van Overbeek), wodurch die Hemmung des Wachstums eintritt. Bei den sehr kleinen Lichtmengen, bei denen die Verzögerung der Protoplasmaströmung auftritt (1. positive und 1. negative phototropische Reaktion), spielt die Empfindlichkeitsänderung wahrscheinlich keine bedeutende Rolle, was schon daraus hervorgeht, dass die Wachstumsreaktionen auch auftreten, wenn nur die Spitze belichtet wird. Wie im Bereich der dritten positiven Krümmung die Protoplasmaströmung reagiert, habe ich noch nicht untersucht.

*2. Die Abhängigkeit der Reaktionsgrösse von der Energiemenge:* Auf S. 540 wurde mit grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, dass die Reaktionsgrösse der Lichtwachstums- und Lichtströmungsreaktionen in der gleichen Weise von der zugeführten Energiemenge abhängig sind. Dieses Ergebnis ist im Lichte der obigen Hypothese ohne Weiteres verständlich.

*3. Summation:* Über Summation liegen für die Lichtwachstumsreaktionen und für die Lichtkrümmung bei Avena nur wenige Daten vor, die einen Vergleich mit meinen Befunden ermöglichen. Nathansohn und Pringsheim (1908) untersuchten an Brassica Napus die Gültigkeit des Talbot'schen Gesetzes. Sie gingen u.a. so vor, dass sie die Pflanzen von der einen Seite kontinuierlich, von der anderen Seite intermittierend beleuchteten. Sie untersuchten dann, ob die Stelle zwischen beiden Lampen, wo die Pflanzen sich nicht krümmten, dem Punkt entsprach, wo nach dem Talbot'schen Gesetz die Beleuchtungsintensität beider Lampen die gleiche war. Sie fanden, dass in intensivem Licht das Gesetz Gültigkeit hat, wenn der Zeitraum zwischen zwei Belichtungen nicht grösser ist als  $3\frac{3}{8}$  Minuten. Bei

schwachem Licht kann jedoch der Zeitraum, in dem das Gesetz noch gilt, bis zu 45 Minuten betragen. Dieser Unterschied lässt sich aus meinen Versuchen über Summation ableiten: bei einer grossen Lichtmenge ist die Reaktion auf die doppelte Lichtmenge viel kleiner als die Summe der zwei Reaktionen auf je einmal die Lichtmenge, während bei sehr kleinen Lichtmengen die Reaktionssumme in beiden Fällen gleich gross sit. Dass auch bei *Brassica* vollständige Summation bei starkem Licht ausschliesslich innerhalb von 3—4 Minuten stattfindet, ist vielleicht nur Zufall. Aus den Untersuchungen von Arisz (1915) lässt sich ableiten, dass die für eine negative Krümmung gerade notwendige Lichtmenge innerhalb von etwa 3—5 Minuten zugeführt werden muss, damit das zu erwartende Resultat eintritt. Hieraus geht hervor, dass nur das in den ersten 3—5 Minuten zugeführte Licht vollständig summiert wird. Die Versuche von Du Buy (1933) erlauben keinen sicheren Schluss. Aus seiner Tabelle 16 (S. 915) kann vielleicht gefolgert werden, dass, wenn das Intervall zwischen zwei Belichtungen grösser ist als 200—300 Sekunden, die beiden Reize nicht mehr völlig summiert werden, während nach etwa 15 Minuten die zweite Belichtung keinen Einfluss mehr hat. Die Sachlage ist aber in diesem Falle ziemlich kompliziert, da hier auch die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes das Ergebnis weitgehend beinflusst. Auch wenn die, die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes erzeugende Reaktion (also nach der hier besprochenen Hypothese die Lichtströmungsreaktion) schon völlig abgelaufen ist, so bleibt die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes längere Zeit bestehen. Eine zweite, der ersten gleiche Reaktion muss also auf die Wuchsstoffverteilung einen anderen Einfluss haben. Aus dem Obenstehenden geht hervor, dass das bisher über Summation Bekannte nicht mit der hier erörterten Hypothese in Widerspruch steht. Die angeführten Untersuchungen reichen aber nicht aus, um folgern zu

können, dass in Bezug auf die Summation eine Parallelität zwischen Wachstums- und Protoplasmareaktionen wirklich besteht. Um hier entscheiden zu können, müsste man nach dem von mir benutzten Versuchsschema die Lichtwachstumsreaktionen untersuchen.

4. *Dauerbeleuchtung:* Zwischen den Lichtwachstumsreaktionen in Dauerlicht (Koningsberger, 1923) und den Lichtströmungsreaktionen besteht eine sehr schöne Parallelität: In beiden Fällen tritt bei geeigneter Lichtintensität anfangs eine starke Hemmung auf, die z. Teil wieder verschwindet. Es liegen meines Wissens noch keine Daten vor, die eine Ableitung der Dauerhemmung des Wachstums aus den bei Summation auftretenden Erscheinungen durchzuführen gestatten.

5. Die gefundene Übereinstimmung in der Verteilung der Empfindlichkeit im Spektrum für die Lichtströmungs- und die Lichtwachstumsreaktionen steht mit der hier erörterten Hypothese in vollkommenem Einklang.

6. *Die Strömungsintensität:* In Abschnitt V habe ich gezeigt, dass zwischen Strömungsintensität und Empfindlichkeit der Koleoptilen für Wuchsstoff eine weitgehende Parallelität besteht. Meines Wissens ist noch nicht untersucht worden, ob die Empfindlichkeitsänderungen beruhen auf einer Änderung des Längstransportes oder des Quertransportes in der Koleoptile, oder aber auf einer Änderung des Reaktionsvermögens der wachsenden Zellen. (Die Empfindlichkeit wird bekanntlich bestimmt, indem man den Krümmungswinkel misst, welcher auftritt, wenn man auf eine dekapitierte Koleoptile einseitig ein Agarblöckchen mit Wuchsstoff einer bekannten Konzentration aufsetzt. In dieser Weise kann nicht entschieden werden, welche der oben angeführten Möglichkeiten zutrifft.)

Wenn der Wuchsstoff von dem strömenden Protoplasma transportiert wird, so müssen wir annehmen, dass der

Empfindlichkeitswechsel auf einer Änderung des Längstransportes beruht. Aber auch ein Wechsel des Reaktionsvermögens kann mit einer Änderung der Strömungsintensität zusammenhängen: die Strömungsintensität kann eine Äusserung der „Lebensaktivität“ sein. Vorläufig reicht aber unsere Kenntnis nicht aus, um hierauf näher eingehen zu können.

Aus dem oben Angeführten geht hervor, dass die Hypothese, das strömende Protoplasma transportiere den Wuchsstoff, imstande ist, alle gefundenen Tatsachen zu erklären. Es ist aber auch ebensogut möglich, dass die Strömungsreaktionen nur Begleiterscheinungen sind von Prozessen, die den Wuchsstofftransport besorgen und die beim Zustandekommen von phototropischen Krümmungen eine Rolle spielen. In diesem Zusammenhang müssen wir uns fragen, wie ein Stofftransport durch das strömende Protoplasma ausgeführt werden kann. Das Plasma rotiert in der Zelle. Wenn die Strömung eine Rolle spielt, müssen wir also annehmen, dass der Wuchsstoff durch die Scheidewände der Zellen diffundiert, dann vom Protoplasmastrom mitgerissen wird. Der Transport des Wuchsstoffes muss dann auf der Grenze zwischen dem strömenden Ento- und dem ruhenden Ektoplasma stattfinden. Der Wuchsstoff muss an der anderen Seite wieder abgegeben werden. Das ist aber nur möglich, wenn der Wuchsstoff durch elektrische Kräfte festgehalten bzw. wieder losgerissen wird. Solche kapillarelektrischen Kräfte müssen auch beim Zustande kommen der Protoplasmaströmung eine Rolle spielen. Wenn dem aber so ist, dann wird die Frage, ob die Protoplasmaströmung den Wuchsstoff transportiert, oder nur Begleiterscheinung ist, nur von geringem Interesse und somit verschwindet der Gegensatz zwischen den Auffassungen von Brauner-Went und Van der Weij über den Wuchsstofftransport.

Als Hauptergebnis dieser Arbeit, soweit wir es in diesem

Abschnitt besprochen haben, glaube ich anzusehen zu müssen, dass ich die engen Beziehungen nachgewiesen habe, die bei Avena zwischen Protoplasmaströmung und Wachstum bestehen. Es bleibe dabei vorläufig unentschieden, ob der Zusammenhang ein direkter oder ein mehr indirekter ist.

### ZUSAMMENFASSUNG.

1. In der Avena-Koleoptile findet sich eine primäre Protoplasmaströmung. Die Strömung in den Epidermiszellen wird untersucht.

#### *A. Einfluss der Temperatur.*

2. 140—200 Stunden alte Koleoptilen ergeben eine Temperatur-Geschwindigkeitskurve die von 7°—25° C. „logarithmisch“ ist; mit einem  $Q_{10} = 1.8$ ; oberhalb von 25° C. wird  $Q_{10}$  immer kleiner.

3. 90 Stunden alte Koleoptilen geben von 7°—17° C. dieselbe „logarithmische“ Kurve ( $Q_{10} = 1.8$ ), oberhalb von 17° bis 35° ist die Strömungsgeschwindigkeit konstant.

4. Nur eine plötzliche Temperaturerniedrigung ruft eine vorübergehende Verzögerung hervor.

5. Das Ausmass dieser Verzögerung ist abhängig vom Temperaturunterschied.

6. Die Empfindlichkeit für eine Temperaturänderung ist bei 21° grösser als bei 30° oder 12°.

#### *B. Einfluss des Lichtes.*

7. Eine kurze Belichtung ruft 3—4 Minuten später eine etwa 4 Minuten andauernde Verzögerung der Strömung hervor.

8. Bei allen Lichtsorten, die eine Reaktion hervorrufen, ist der Verlauf der Reaktion derselbe.

9. Das Ausmass dieser Reaktion ist abhängig von der zugeführten Energiemenge, in derselben Weise wie die Lichtwachstumsreaktionen bei Avena. Nach Zufuhr von kleinen Lichtmengen tritt eine Verzögerung auf, nach Zufuhr von grossen Lichtmengen ( $800 \text{ Erg/cm}^2$ ) eine Beschleunigung.

10. Die Reaktionsgrösse ist nur abhängig von der zugeführten Energiemenge. (Produktregel).

11. Verzögerung und Beschleunigung der Strömung treten bei denselben Energiemengen auf als die Verzögerung und Beschleunigung des Wachstums.

12. Wenn zweimal nacheinander belichtet wird, so entspricht die Reaktion der ganzen Lichtmenge, wenn der Zeitraum zwischen beiden Belichtungen nicht grösser als etwa 3—4 Minuten war. Die zweite Belichtung kommt dann noch vor Anfang der Verzögerung.

Beträgt die Zwischenzeit 10 Minuten oder mehr, so treten zwei gleich grosse Reaktionen auf.

Belichtet man zum zweiten Male während der Verzögerung nach der ersten Belichtung (also 4—8 Minuten nach der ersten Belichtung), so ist die zweite Reaktion kleiner als die erste.

13. Dauerbeleuchtung ruft etwa 4 Minuten nach Anfang der Beleuchtung eine starke Reaktion hervor, die zum grössten Teil wieder verschwindet.

14. Die Anfangsreaktion ist eine Folge der in den ersten 3—4 Minuten zugeführten Lichtmenge. Auch die Dauerreaktion erklärt sich aus den bei Summation auftretenden Erscheinungen.

15. Die Empfindlichkeitsverteilung im Spektrum ist die gleiche wie beim Phototropismus von Avena.

16. Die Intensität der Protoplasmaströmung unterliegt grossen Schwankungen.

17. Der tägliche und monatliche Verlauf dieser Schwankungen zeigt grosse Ähnlichkeit mit den von Kögl und Haagen Smit gefundenen Schwankungen der Empfindlichkeit der Avena-Koleoptilen für Wuchsstoff.

18. In einer vertikal stehenden Zelle wird der aufsteigende Protoplasmastrom unter Einfluss der Schwerkraft gehemmt, der absteigende Strom wenig beschleunigt.

19. Wenn man annimmt, dass der Wuchsstoff vom strömenden Protoplasma transportiert wird, so können die beim Phototropismus auftretenden Erscheinungen aus den Lichtströmungsreaktionen erklärt werden. Die Lichtströmungsreaktionen können aber auch Begleiterscheinungen der Reaktionen, die zur Wachstumsänderung bezw. zur Wuchsstoffumleitung führen, sein.

Am Schluss dieser Arbeit, die im botanischen Laboratorium der Reichsuniversität zu Utrecht ausgeführt wurde, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went meinen herzlichsten Dank aussprechen für sein grosses Interesse, seine wertvolle Kritik und die grosse Freiheit, welche er mir bei meinen Untersuchungen gelassen hat.

#### LITERATURVERZEICHNIS.

- Arisz, W. H., (1915). Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. Trav. bot. néerl. 12, 115.
- Baranetzky, J., (1876). Influence de la lumière sur les plasmodia des Myxomycètes. Mém. de la Soc. des sci. nat. de Cherbourg 19, 321.
- Becquerel, A. C., (1837). Influence de l'électricité sur la circulation du Chara. C. r. acad. sci. Paris 5, 784.
- Becquerel, A. C. et H. J. Dutrochet, (1838). Influence de l'électricité sur la circulation du Chara. Ann. des sci. nat. 2e sér. 9, 80.
- Beikirch, H., (1925). Die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren. Bot. Arch. 12, 389.
- Bělehrádek, J., (1932). A propos de la base théorique des coéfficients de température des processus protoplasmiques. Protoplasma 16, 102.
- Bierberg, W., (1909). Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport. Flora 99, 52.
- Birch—Hirschfeld, L., (1920). Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. Jb. Bot. 59, 171.

- Blaauw, A. H., (1909). Die Perzeption des Lichtes. Rec. Trav. bot. néerl. 5, 209.
- Blackman, F. F., (1905). Optima and limiting factors. Ann. of Bot. 19, 281.
- Borscow, E., (1868). Wirkung des rothen und blauen Lichtstrahles auf das bewegliche Plasma der Brennhaare von *Urtica urens*. Mélanges biolog. d. Bull. d. l'ac. imp. d. sc. de St. Pétersb. 6, 312.
- Bottelier, H. P., (1933). Über den Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmaströmung von *Avena*. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 36, 790.
- Brauner, L., (1922). Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zt. f. Bot. 14, 497.
- \_\_\_\_\_, (1927). Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jb. Bot. 66, 381.
- Buy, H. G. du, (1933). Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. Rec. Trav. bot. néerl. 30, 798.
- Buy, H. G. du, und E. Nuernbergk, (1929). Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesokotyl bei *Avena sativa*. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 32, 808.
- \_\_\_\_\_, (1934). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen II. Erg. d. Biol. 10.
- Clark, J., (1888). Über den Einfluss niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Ber. d. d. Bot. Ges. 6, 273.
- Colla, S., (1929). Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung bei Characeen. II. Die Wirkung verschiedener Salze auf die Plasmaströmung. Protoplasma 6, 438.
- Corti, B., (1774). Osservazioni microscopiche sulla tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta aquajuola. Lucca.
- \_\_\_\_\_, (1776). Sur la circulation d'un fluide, découvert en diverses plantes. Rozier. Obs. sur la physique etc. 8, 232.
- Crozier, W. J., and T. B. Stier, (1926). Temperature characteristics for speed of movement of thiobacteria. J. gen. Physiol. 10, 185.
- Dillewijn, C. van, (1927). Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. Trav. bot. néerl. 24, 307.
- Dutrochet, H., (1838). Observations sur la circulation des fluides chez le *Chara fragilis* Desv. Ann. des sci. nat. 2e sér. 9, 5.
- Dijkman, M. J., (1934). Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. Rec. Trav. bot. néerl. 31, 391.
- Engelmann, Th. W., (1879a). Über Reizung kontractilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. 19, 1.

- , (1879b). Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handb. d. Physiol. I, Teil 1, 343.
- Ewart, A. J., (1898). The action of cold and sunlight upon aquatic plants. Ann. of Bot. 12, 363.
- , (1903). On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford.
- Farmer, J. B., (1896). Respiration and assimilation in cells containing chlorophyll. Ann. of Bot. 10, 285.
- Fitting, H., (1909). Ref. Senn. Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren I. Zt. f. Bot. 1, 145.
- , (1917). Ref. G. und F. Weber. Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Zt. f. Bot. 9, 119.
- , (1925). Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jb. Bot. 64, 281.
- , (1927). Untersuchungen über Chemodinese bei Vallisneria. Jb. Bot. 67, 427.
- , (1929). Über die Auslösung von Plasmaströmung durch optisch-aktive Aminosäuren. Jb. Bot. 70, 1.
- , (1930). Untersuchungen über die Natur der chemodinischen Reizung und über die Unterschiedsschwellen für L-Asparagin. Zt. f. Bot. 23, 328.
- , (1932). Untersuchungen über die Empfindlichkeit und das Unterscheidungsvermögen der Vallisneria-Protoplasten für verschiedene  $\alpha$ -Aminosäuren. Jb. Bot. 77, 1.
- , (1933). Untersuchungen über den Plasmaströmung auslösenden Reizstoff in den Blattextrakten von Vallisneria. Jb. Bot. 78, 319.
- Fontana, L'Abbé de, (1776). Lettre de M. l'Abbé de Fontana à M.... Rozier. Observ. sur la Physique, etc., 7, 285.
- Frank, B., (1872). Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äussere Ursachen. Jb. Bot. 8, 216.
- Gaidukov, N., (1906). Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. d. Bot. Ges. 24, 155.
- Goeppert, H. R. und F. Cohn, (1849). Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Zt. 7, 665.
- Hauptfleisch, P., (1892). Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jb. Bot. 24, 173.
- Heilbronn, A. L., (1912). Über Plasmaströmungen und deren Beziehungen zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke. Ber. d. d. Bot. Ges. 30, 142.
- , (1914). Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Jb. Bot. 54, 355.

- , (1922). Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. *Jb. Bot.* 61, 284.
- Hofmeister, W., (1867). Die Lehre von der Pflanzenzelle. *Handb. d. physiol. Bot.* 1, 1.
- Honert, T. H. van den, (1932). On the mechanism of the transport of organic materials in plants. *Proc. Ak. Wetensch. Amsterd.* 35, 1104.
- Hörmann, G., (1898). Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. Jena.
- Janse, J. M., (1890). Die Bewegungen des Protoplasma von *Caulerpa prolifera*. *Jb. Bot.* 21, 163.
- Josing, E., (1901). Der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. *Jb. Bot.* 36, 197.
- Keller, I. A., (1890). Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. *Diss. Zürich.*
- Kienitz—Gerloff, F., (1893). Protoplasmaströmungen und Stoffwanderung in der Pflanze. *Bot. Zt.* 51, 36.
- Kögl, F., (1933a). Die Chemie des Auxins und sein Vorkommen im Pflanzen- und Tierreich. *Die Naturwissenschaften* 21, 17.
- , (1933b). Über Auxine. *Angewandte Chemie* 46, 469.
- Kok, Ali C. A., (1933). Über den Transport körperfremder Stoffe durch parenchymatisches Gewebe. *Rec. Trav. bot. néerl.* 30, 23.
- Kretschmar, P., (1904). Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. *Jb. Bot.* 39, 273.
- Kühne, W., (1864). Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.
- Lambers, M. Hille Ris, (1926). Temperatuur en Protoplasma-strooming. *Diss. Utrecht.*
- Lange, S., (1933). Die Dorsiventralitätskrümmungen der Haferkeimlinge. *Jb. Bot.* 78, 156.
- Lopriore, G., (1895). Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. *Jb. Bot.* 28, 531.
- Luerssen, C., (1868). Über den Einfluss des rothen und blauen Lichtes auf die Strömung des Protoplasmas in den Brennhaaren von *Urtica* und in den Staubfadenhaaren der *Tradescantia virginica*. *Diss. Jena. Bremen.*
- Mason F. G. and E. J. Maskell, (1928). Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. I, II. *Ann. of Bot.* 42, 189, 571.
- Mast, S. O., (1931). The Nature of response to light in *Amoeba proteus*. *Zt. vergl. Physiol.* 15, 139.

- Mohl, H. von, (1846). Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Bot. Zt. 4, 73, 89.
- Moore, S., (1888). The influence of light upon protoplasmic movement. J. Linn Soc. Bot. 24, 200, 351.
- Nägeli, C., (1860). Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. II Heft. Leipzig.
- Nathansohn, A. und E. Pringsheim, (1908). Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jb. Bot. 45, 137.
- Noetling, W. und E. Rochlin, (1931). Über Photodinese im kurzweligen Ultraviolet. Planta. 14, 112.
- Nothmann—Zuckerndl, H., (1915). Über die Erregung der Protoplasmaströmung durch verschiedene Strahlenarten. Ber. d. d. Bot. Ges. 33, 301.
- Overbeek, J. van, (1933). Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus. Rec. Trav. bot. néerl. 30, 537.
- Pantanelli, E., (1904). Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äusseren Bedingungen. Jb. Bot. 39, 167.
- Pekarek, J., (1933). Absolute Viskositätsmessungen mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. Protoplasma 20, 358.
- Pringsheim, N., (1881). Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jb. Bot. 12, 288.
- Reinke, J., (1871). Über den Einfluss farbigen Lichtes auf lebende Pflanzenzellen. Bot. Zt. 29, 790, 797.
- Romijn, C., (1931). Über den Einfluss der Temperatur auf die Protoplasmaströmung bei Nitella flexilis. Proc. Ak. Wetensch. Amsterd. 34, 289.
- Rösel von Rosenhof, (1755). Der monatlich herausgegebenen Insectenbelustigungen dritter Theil, 621.
- Sachs, J., (1863). Über die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 46, 33.
- , (1864). Über die obere Temperatur-Gränze der Vegetation. Flora 47, 5.
- Samassa, P., (1898). Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia sowie auf die embryonale Entwicklung von Rana und Ascaris. Verh. d. Naturhist. Med. Vereins. z. Heidelberg, 6, 1. (ref. Bot. Zentr.bl. 56, II, 343).
- Schaefer, K. L., (1898). Zur Lehre von der Reaktion des Protoplasmas auf thermische Reize. Flora 85, 135.
- Schröter, A., (1905). Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora 95, 1.
- Schulz, C. H., (1823). Die Natur der lebendigen Pflanze. 1. Berlin.

- Schweickert, H., (1928). Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*. Jb. Bot. 68, 79.
- Senn, G., (1919). Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. IV u. V. Zt. f. Bot. 11, 81.
- Ssawostin, P. W., (1930). Magnetphysiologische Untersuchungen. I Die Rotationsbewegung des Plasmas in einem konstanten magnetischen Kraftfelde. Planta 11, 683.
- Strasburger, E., (1901). Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jb. Bot. 36, 493.
- Ternetz, Ch., (1900). Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus* Pers. Jb. Bot. 35, 273.
- Treviranus, L. C., (1811). Physiologie der Gewächse. Göttingen.
- Velten, W., (1872). Über die Verbreitung der Plasmabewegungen im Pflanzenreiche. Bot. Zt. 30, 645.
- \_\_\_\_\_, (1873). Bewegung und Bau des Protoplasmas. Flora 56, 81.
- \_\_\_\_\_, (1876). Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegung. Flora 59, 209.
- Vesque-Püttlingen, Freiherr von, (1876). Notiz über Periodicität der Protoplasmaströmung. Bot. Zt. 34, 572.
- Vries, H. de, (1870). De invloed van de temperatuur op de levensverschijnselen der planten. Den Haag, Diss. Opera 1, 1.
- \_\_\_\_\_, (1885). Über die Bedeutung der Cirkulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zt. 43, 1. Opera 4, 159.
- Weber, F., (1924). Methoden der Viskositätsbestimmung des lebenden Protoplasmas. Abderhaldens Handb. biol. Arb. Meth. 11, 2, 655.
- \_\_\_\_\_, (1929). Plasmolysezeit und Lichtwirkung. Protoplasma 7, 256.
- \_\_\_\_\_, F. und G., (1916). Die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviskosität. Ber. d. d. Bot. Ges. 34, 836.
- \_\_\_\_\_, G. und F., (1917). Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jb. Bot. 57, 129.
- Went, F. W., (1928). Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. 25, 1.
- Weij, H. G. van der, (1932). Der Mechanismus des Wuchsstofftransports. Rec. Trav. bot. néerl. 29, 379.