© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Heliotropische Studien.

Dritte Mitteilung.

(Anhang zur zweiten.)

Von **Ernst Pringsheim.**

Da meine „Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit“ [1]) vor Beginn der guten Jahreszeit abgeschlossen werden mußten, konnten einige Versuchsserien damals nicht beendet werden. Endgültig zu entscheiden blieb einmal die Frage nach dem heliotropischen Grenzwinkel, der Endstellung, die erreicht wird, wenn niedrig gestimmte Keimlinge einem Lichte von hoher Intensität ausgesetzt werden, das schon deutlich reaktionsverzögernd wirkt [2]). Zweitens war nicht sicher genug erwiesen worden, ob die Verhinderung der heliotropischen Reaktion durch nachträgliche allseitige Belichtung unter Rotation nicht doch vielleicht einer Stimmungserhöhung zugeschrieben werden könnte [3]).

Für beide Zwecke waren die im Winter allein brauchbaren *Avena*-Keimlinge nicht zu benutzen, weil sie bei längerer Belichtung ihr Wachstum zu schnell einstellen.

Es wurden daher im Mai und Juni im botanischen Institut in Halle einige Versuche mit *Sinapis alba, Brassica Napus, Vicia sativa* und *Pisum sativum* angestellt, von denen das wesentliche hier berichtet werden soll.

1. Heliotropischer Grenzwinkel.

9. V. 09. Etiolierte Keimlinge von *Sinapis alba* werden in verschiedenen Entfernungen, 10, 20, 40 und 60 cm von einer starken Nernstlampe [4]), aufgestellt. Der Versuch steht über Nacht, d. h. von 6—9 Uhr. Darauf alle Keimlinge genau in der Lichtrichtung, was durch Visieren kontrolliert wird.

Da von früher her bekannt ist, daß bei so hoher Lichtintensität die der Lichtquelle am nächsten stehenden Keimlinge am spätesten

---

[1]) 2. Mitteilung. Diese Beiträge, Bd. IX, Heft III, 1909.

[2]) A. a. O. S. 424. [3]) A. a. O. S. 447.

[4]) 205 Volt, 0,5 Amp., etwa 60—70 HK.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

reagieren, — denn schon bei 60 cm (über 175 Meterkerzen) ist das „Optimum" (Wiesner) wesentlich überschritten[1]), — so kann hieraus geschlossen werden, daß aus der Winkelstellung nicht die geringere Reizintensität hellen Lichtes hervorgeht.

Dem Studium desselben Problemes gelten die folgenden Versuche.

11. V. 09. Dasselbe wie oben mit *Brassica Napus*. Resultat dasselbe.

15. V. 09. 19° C, 45% Luftfeuchtigkeit. *Vicia sativa* und *Brassica Napus*, Lichtkeimlinge. Je ein Topf von beiden in 10, 20, 30 und 50 cm von der Nernstlampe aufgestellt. Beginn 10^h 45′.

11^h 15′. Die der Lampe am nächsten stehenden *Vicia*-Keimlinge (7—8 cm) schon deutlich gekrümmt.

11^h 30′. Dieselben stark gekrümmt, auch die bei 20 und 30 cm haben deutlich reagiert. Bei 50 cm noch alle gerade, ebenso alle *Brassica*-Keimlinge.

11^h 37′. *Vicia* auch bei 50 cm gekrümmt.

11^h 45′. *Brassica* fängt bei 8—9 cm an. *Vicia* in der Nähe der Lampe horizontal.

12^h. *Brassica* bei 10 und 20 cm schwach gekrümmt. *Vicia* bei 7—8 cm übergekrümmt.

12^h 15′. *Brassica* hat bei 10 und 20 cm deutlich reagiert, bei 30 cm noch schwach, bei 50 cm garnicht. *Vicia* ist bei 10, 20 und 30 cm über die Lichtrichtung hinaus, bei 50 cm noch nicht ganz um 90° gekrümmt[2]).

Im Gegensatz zu diesem Vorversuch mit Lichtkeimlingen steht der folgende, an dieser Stelle wichtigere, mit Dunkelkeimlingen.

21. V. 09. 19° C, 45% Luftfeuchtigkeit. *Vicia sativa* und *Brassica Napus* etioliert. 10, 20, 40, 60 und 100 cm von der Nernstlampe. Beginn 9^h 20′. 11^h 15′ *Brassica* bei 100 cm deutlich gekrümmt.

11^h 30′ stärker.

11^h 45′. *Brassica* bei 60 cm gekrümmt.

---

[1]) Vgl. 1. Mitteilung. Diese Beiträge, Bd. IX, Heft II, 1908, S. 277.

[2]) Lichtkeimlinge von *Vicia sativa* sind bei starker Beleuchtung das schnellst reagierende Objekt, das mir vorgekommen ist. Sie krümmen sich oft so stark über, daß die Spitze vertikal abwärts steht, doch wird sie schließlich in die Lichtrichtung eingestellt. Reaktionszeit nur 25—30 Min., der Beginn der Krümmung ist sehr plötzlich. Eine etwa vorhergehende mikroskopische Krümmung, die unmerklich in die sichtbare überginge, wie das W. Polowzow für die chemotropische und geotropische Reaktion gefunden hat, ist nicht zu beobachten. Ich finde mich darin in vollkommener Übereinstimmung mit Blaauw. (Die Perzeption des Lichtes, Extrait du Recueil des Travaux. Bot. Néerl., vol. V, S. 31 ff.). Dasselbe gilt übrigens für *Avena sativa*, wo zwar die Krümmung anfangs nicht in dem Tempo fortschreitet, aber ihr Beginn doch ganz scharf ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

12^h. *Brassica* bei 100 cm stark gekrümmt, bei 60 cm auch schon kräftige Beugung, alle anderen gerade.

12^h 15′. *Brassica* alle mit Reaktion, die aber nach der Lampe zu abnimmt. *Vicia* alle gerade.

12^h 30′. *Vicia* beginnt bei 100 cm.

12^h 45′. *Vicia* bei 100 cm gut gekrümmt, bei 60 cm erster Anfang.

1^h. *Brassica* alle über 90° gekrümmt. *Vicia* nur bei 100 deutlich, bei 60 noch schwach gekrümmt, bei 40 cm gerade.

2^h 45′. *Brassica* alle genau in der Lichtrichtung. *Vicia* überall noch schwach, nur bei 100 cm etwas besser, bei 10 cm gerade, bei 20 cm einzelne ganz schwach, bei 40 cm alle schwach gekrümmt.

4^h. *Vicia* bei 10 cm noch gerade, bei 20 cm auch noch nicht alle gekrümmt, selbst bei 100 cm noch keine sehr starke Krümmung.

5^h. *Vicia* zeigt bei 10 cm einzelne gekrümmte, sonst kaum verändert.

Am nächsten Morgen um 9^h alle Keimlinge, sowohl von *Brassica* als auch von *Vicia* rechtwinklig gekrümmt, Abweichungen von der Lichtrichtung nicht zu konstatieren. Bei *Vicia* die hellst beleuchteten Keimlinge kräftig rotbraun gefärbt, ein Zeichen der Gesundheit[1]).

Der Nachweis, daß auch aus den heliotropischen Grenzwinkeln kein Schluß auf die schwächere Reizwirkung starken Lichtes erlaubt ist, darf als vollkommen geglückt betrachtet werden. Es muß nur bedacht werden, daß die Verzögerung infolge der notwendigen Stimmungserhöhung verschieden groß sein kann, bei *Vicia sativa* ist sie z. B. sehr bedeutend, bei *Brassica Napus* und *Avena sativa* weniger. So erklärt es sich, daß man *Vicia*-Keimlinge bei zu kurzer Versuchsdauer für indifferent halten möchte, daß sie aber schließlich doch noch reagieren. Das kann unter Umständen recht lange dauern. Natürlich hat die Leichtigkeit des Eintretens negativer Krümmungen mit der Länge der Adaptationszeit nichts zu tun. Je langsamer die Stimmung steigt, desto leichter wird man bei großer Empfindlichkeit „Indifferenz“ beobachten können, wie es bei *Vicia sativa* der Fall ist[2]), während *Avena sativa* vermöge ihrer schnelleren Umstimmungsfähigkeit bald wieder positive Reaktion zeigt.

Der leichteren Übersicht wegen mögen die Resultate der beiden letzten Versuche mit *Vicia* noch einmal in Tabellenform folgen. Vergleicht man sie mit den früher (1. Mitteil., S. 276/77) gegebenen Tabellen für *Brassica Napus* und *Sinapis alba,* so sieht man leicht,

---

[1]) Vgl. O. Richter Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik 1907, S. 1.

[2]) So ist auch eine frühere Bemerkung (2. Mitteil., S. 272) zu verstehen. Bei *Vicia sativa* ist eben die beobachtbare Differenz zwischen Licht- und Dunkelkeimlingen außergewöhnlich groß.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

worin sich *Vicia sativa* von jenen unterscheidet. Die Differenzen im Verhalten von Licht- und Dunkelkeimlingen sind viel größer. Die Beleuchtungsintensität ist bei den neuen Versuchen in 30 cm von der Lampe ungefähr so groß wie früher bei 25 cm.

Vicia sativa.

Reaktionsverlauf bei Hell- und Dunkelkeimlingen.

Abgelaufene Zeit seit Beginn des Versuches in Minuten.		Entfernung von der Lampe in cm						
		8—10	20	30	40	50	60	100
Licht-Keimlinge	30	+	∾	∾		∾		
	45	++	+	+		∾		
	52	++	+	+		+		
	60	++	++	+		+		
	75	++	++	++		+		
	90	++	++	++		++		
Dunkel-Keimlinge	130	∾	∾		∾		∾	+?
	145	∾	∾		∾		+?	+
	160	∾	∾		∾		+?	+
	265	∾	+??		+?		+	+
	340	∾	+?		+?		+	+
	400	+??	+?		+?		+	+
	1360	++	++		++		++	++

Die Mitteilung weiterer Versuche ist wohl nicht nötig, da alle dasselbe Resultat ergaben.

2. Wirkung nachträglicher allseitiger Reizung auf die induzierte heliotropische Krümmung.

Es handelte sich darum, zu prüfen, ob auch dann, wenn ein Steigen der Lichtstimmung ausgeschlossen erscheint, die nachträgliche Rotation gegen eine Lichtquelle eine vorher durch einseitige Belichtung induzierte tropistische Reizung auszulöschen im Stande ist. Es mußte also möglichst bei konstanter Stimmung gearbeitet werden, und um sicher zu sein, daß jedenfalls keine niedrigere herrschte, wurde von Keimlingen ausgegangen, die am Tageslicht gewachsen, also jedenfalls höher gestimmt waren. Zunächst wurde ein Vorversuch gemacht, um zu prüfen, wie lange unter den gewählten Umständen gereizt werden mußte, um sichere Krümmung zu erhalten. Zu lang durfte ja die Induktion auch nicht sein, denn bei vorgeschrittener Reizwirkung konnte klarerweise eine nachträgliche Beeinflussung nicht erwartet werden.

16. V. 09. *Vicia sativa,* im Gewächshaus erwachsene Lichtkeimlinge rotieren 30 Min. in 100 cm Entfernung von der Nernstlampe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

um die vertikale Achse, 9^h 55′— 10^h 25′. Darauf wird der Klinostat angehalten und je ein Töpfchen nach 10, 20, 30 und 40 Sek. sowie nach 1 und 2 Min. ins Dunkle gestellt. 10^h 55′, ∾; 11^h 20′, 2 Min. + ??; 11^h 40′, ebenso; 12^h, 2 Min. +, 1 Min. + ??, die anderen ∾; 12^h 20′, nur das 2 Min. exponierte deutlich gekrümmt.

Darauf kommen die 6 Töpfchen wieder auf den Klinostatenteller und werden bei derselben Beleuchtung gedreht von 12^h 30′ ab.

2^h 45′ werden 3 Töpfchen heruntergenommen und in derselben Entfernung von der Lichtquelle 5 Min. gereizt, darauf **a** ins Dunkle, **b** wieder 5 Min. rotiert und dann ins Dunkle gestellt und **c** wird nun dauernd auf dem Klinostaten belichtet.

2^h 51′ werden die drei anderen ebenso behandelt, aber mit den doppelten Zeiten, also alle drei 10 Min. exponiert, darauf **d** ins Dunkle, **e** noch 10 Min. rotiert, dann ins Dunkle, **f** wird dauernd rotiert.

3^h 30′. Die nachträglich rotierten mindestens ebenso stark gekrümmt wie die gleich ins Dunkle gestellten. Krümmungen ausgeprägt.

3^h 45′. Alle stark gekrümmt. Differenzen nicht sicher, aber e am stärksten, 90° gebeugt.

4^h. Die Krümmung von c und f fast ganz verschwunden, die von b und e deutlich geringer als die von a und d.

17. VI. 09. Ursprünglich etiolierte Keimlinge von *Brassica Napus* werden 24 Stunden bei trübem Wetter im Gewächshaus auf den Teller des Klinostaten gebracht, darauf rotieren sie 100 cm von der Nernstlampe von 9^h 20′— 9^h 50′. Es ergibt sich, daß eine Induktion von 2 und 3 Min. nicht ausreicht, Reaktion zu bewirken, wohl aber eine solche von 4 Min.

Vier Töpfe mit den gerade gebliebenen Keimlingen kommen von 11^h bis 11^h 40′ wieder auf den Klinostaten vor die Nernstlampe, dann werden 2 Töpfe 3 Min. und 2 Töpfe 5 Min. gereizt; von ihnen kommt je einer ins Dunkle, einer wieder auf den Klinostatenteller für 3 resp. 5 Min. und dann erst ins Dunkle.

12^h überall ∾; 12^h 15′ alle +; aber die rotierten scheinen weniger gekrümmt als die gleich ins Dunkle gestellten, die unter sich ziemlich gleich sind. 12^h 30. Die rotierten bleiben etwas zurück, während bei den anderen die Reaktion fortschreitet. 12^h 45′. Die rotierten fast gerade, die anderen gut gekrümmt.

18. VI. 09. Junge *Vicia sativa*-Keimlinge, am Licht gewachsen. Der Morgen des Versuchstages trübe. Die Pflänzchen kommen ins Dunkelzimmer, wo sie 1 Stunde 100 cm vor der Nernstlampe rotieren, 9—10^h.

Drei Töpfe werden 3 Min. belichtet, dann a ins Dunkle, b 3 Min. rotiert, dann ins Dunkle, c dauernd auf dem Klinostaten. Ebenso

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werden d, e und f behandelt, aber mit 5 Min. langer Induktion und Rotation.

11^h 15′ a u. d deutlich am besten gekrümmt, aber b u. e nicht sehr zurück, c u. f eben erster Beginn.

11^h 30′ a, b u. c + ?? bis ∾
d u. e +, f ∾

11^h 45′ ebenso, die Krümmungen schreiten nicht recht fort. Offenbar Stimmung noch zu hoch oder Induktion zu kurz, daher werden die Töpfchen alle wieder auf den Klinostatenteller gebracht, diesmal aber von oben (100 cm) belichtet, um die bei langer Rotation sonst unausbleiblichen Krümmungen durch Beschattung zu verhüten. So drehen sie sich über Nacht. Am nächsten Morgen zeigen alle Spitzennutation, die vorher nicht vorhanden war[1]).

9^h 10′, wie oben gereizt und rotiert, aber a, b u. c 5 Min., d, e u. f 10 Min.

9^h 50′ a, b u. c + ?
d, e u. f ∾
10^h 5′ a, b u. c +
d, e u. f +, eher stärker
10^h 15′ a stärker als b, c fast garnicht gekrümmt,
d stärker als e, e stärker als f, aber auch dieses deutlich gekrümmt
10^h 30′ a hat gut reagiert, b u. c ∾
d ++, e + ?, f + ?
10^h 45′ a ++ b u. c ∾
d ++ e u. f ∾
11^h 15′ ebenso.

22. VI. 09. Derselbe Versuch mit demselben Resultat.

22. VI. 09. *Vicia sativa* am Licht gewachsen, rotiert 100 cm von der Nernstlampe 4^h 15′ — 4^h 45′.

Darauf exponiert und rotiert wie oben, aber 10 und 15 Min.

5^h 15 alle + ?
5^h 30′ a + b + ? e ∾
d + c + ? f ∾
6^h 15′ a ++ b + ? c ∾
d ++ e + ? f ∾

23. VI. 09. Derselbe Versuch, aber die ins Dunkle gestellten werden nicht beobachtet, um Störungen sicher zu vermeiden.

---

[1]) Vielleicht ist das dem Einfluß der Dunkelzimmerluft zuzuschreiben? Vgl. O. Richter: Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 46, 1909, S. 491.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorgewöhnung 10^h 15′ — 11^h.
Reizung 11^h — 11^h 10′, resp. 11^h 15′.
11^h 30′ c u. f +
11^h 45′ weiter
12^h Krümmung geht zurück
12^h 15′ Krümmung ausgeglichen.
Nun die anderen verglichen:
12^h 20 a ++ b + c ∾
d ++ e + f ∾

Der Versuch wird noch mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt, unter anderem auch mit Haferkeimlingen:

24. VI. 09. Etiolierte Keimlinge von *Avena sativa*.

Diesmal wird schwaches Licht benutzt, um schnell auf konstante Stimmung zu kommen, was bei diesem Material nötig ist. 6 Töpfe rotieren 200 cm vor der 16kerzigen Glühlampe 10^h 5′ — 35′, 3 werden 5′, 3 werden 10′ gereizt, darauf ins Dunkle (a u. d) resp. 5 u. 10′ rotiert (b u. c) oder dauernd (c u. f). Beobachtet wird nur bei rotgelbem Lichte, die andere Lampe derweil ausgelöscht.

11^h 20′ bei allen keine Reaktion
11^h 30′ a, b u. c ∾
d u. e +?? f ∾
11^h 40′ a +?? b u. c ∾
d + e +? f +??
11^h 50′ a +? b u. c ∾
d + e +? f +??
12^h 30′ a, b u. c ∾
d + e u. f ∾.

Also auch hier dasselbe Resultat, nachträgliche allseitige Reizung, erzeugt durch Rotation, löscht vorausgegangene Induktion aus, auch wenn dafür gesorgt wird, daß dabei die Stimmung nicht mehr steigen kann.

Ein Unterschied zeigt sich in diesen Resultaten gegenüber den früheren Versuchen, der für ihre Auffassung bedeutungsvoll ist. Bei den neuen Experimenten tritt nämlich überall eine anfängliche Krümmung zutage, auch wenn nach der Induktion dauernd rotiert wird, während früher die Reizung völlig ausgelöscht schien. Das ist wohl darauf zurückzuführen, daß in adaptierten Keimlingen sogleich nach der einseitigen Belichtung die auf die Krümmung hinzielenden Prozesse ohne Hemmung einsetzen können, während bei Benutzung tiefst gestimmten Materiales immer eine Zeit verstreicht bis die Reaktion mit maximaler Kraft beginnt. In diese Periode fällt aber dann schon die allseitige Reizung, und diese kann daher die Krümmung noch ganz

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verhindern. Eine andere Deutung ist mir nicht ersichtlich; aber wie dem auch sei, jedenfalls spricht dieser Ausfall der Versuche für die Auffassung, daß wirklich während der Rotation eine allseitige Reizung stattfindet, die ausgleichend wirkt. Wenn das aber so ist, so dürfte auch der Heliotropismus auf Unterschiedsempfindlichkeit beruhen, und wir hätten dann wohl alle überhaupt existierenden Reizbarkeiten theoretisch auf eine solche zurückgeführt[1]).

Auf S. 452 der zweiten Mitteilung habe ich gesagt: „Ostwald stellt sich im Anschluß an Loeb vor, daß es spezifische »heliotropische Stoffe« gibt". Das „spezifische" ist zu streichen, denn wie Herr Dr. Wo. Ostwald brieflich mit Recht betont, sind die Oxydasen, auf deren photochemische Beeinflussung durch das Licht er seine Theorie gründet, gerade Stoffe von der allgemeinsten Verbreitung und Wirksamkeit.

Während des Druckes meiner Arbeit, der durch äußere Gründe verzögert wurde, erschien ferner die ausführliche Arbeit von A. H. Blaauw „Die Perzeption des Lichtes" (Extrait du recueil des travaux botan. neérl. vol. V, S. 209). Da diese manches für die von mir behandelten Probleme wichtige enthält, möge es erlaubt sein, mit einigen Bemerkungen auf sie einzugehen.

Zunächst freue ich mich, die allgemeine Übereinstimmung in den experimentellen Befunden konstatieren zu können, besonders wo es sich um die Wirkung verschieden langer Induktionen und um die Konstatierung einer wohl definierten phototropischen Reaktionszeit, auch bei mikroskopischer Beobachtung handelt. Seine Resultate sind für die Stütze des ganzen Tatsachengebäudes um so wertvoller, als er mit viel stärkerem Lichte arbeiten konnte und ein physiologisch wie morphologisch so stark abweichendes Objekt wie *Phycomyces nitens* in den Kreis der Beobachtungen gezogen hat[2]).

Da sich aber Blaauw nicht damit begnügt, gesicherte Schlüsse aus seinen Versuchen zu ziehen, sondern sie gleichzeitig hoch über fremde stellt, die ihm wegen ihrer Kompliziertheit „nur zum Teil oder gar keine Berechtigung" zu haben scheinen, so fühle ich mich ge-

---

[1]) Für den Geotropismus leistet das die Noll-Haberlandt-Nemečsche Theorie.

[2]) Auch seine Versuche mit farbigem Licht sind sehr verdienstlich. Daß *Phycomyces* auch dann noch reagiert, wenn es von der Lichtquelle durch ein Strahlenfilter getrennt ist, das alles kurzwellige Licht, inklusive grün absorbiert, konnte ich bestätigen. Doch ergaben neue Versuche mit Keimlingen der verschiedensten Art wiederum, daß ein für diese unwirksames Licht durch Methylorange leicht erzielbar ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwungen, etwas genauer auf seine theoretischen Erörterungen einzugehen und zu zeigen, daß die von Blaauw betonte Einfachheit der Reizvorgänge, denen man mit einfachen Methoden nachspüren müsse, z. T. bei tieferem Eingehen verschwindet.

Die Beweisführung Blaauws für die obige Behauptung gipfelt darin, daß es genüge, ein einheitliches photochemisches System anzunehmen, worauf sich die Gesetze der Perzeption, Gegenreaktion, Stimmungsveränderung und negativen Reaktion von selbst ergäben. (S. 125/126.)

Der Vergleich der Solarisation einer photographischen Platte mit der negativ heliotropischen Reaktion ist wohl ohne Zweifel fallen zu lassen. Die Ähnlichkeit ist so äußerlich, und es ist so wenig einzusehen, wie auf die Weise, selbst bei der Annahme eines entsprechenden chemischen Vorganges in der Pflanze, eine Wegkrümmung vom Lichte entstehen sollte, daß es unnötig ist, alle Differenzen beider Vorgänge hier aufzudecken[1]). Eins aber ist schon hierbei charakteristisch für die Vergleiche des Verfassers: er ist nur zu sehr geneigt, jede auftauchende Analogie für seine Zwecke zu verwenden, ohne sie mit den übrigen Erscheinungen in ausreichenden inneren Zusammenhang zu bringen. So wird hier eine Spezialerscheinung an der photographischen Platte herangezogen, während an anderen Stellen wieder Gesetze, die nur für ganz anders geartete photochemische Systeme gelten, als gleichzeitig wirksam angenommen werden. Will man aber solche Vergleiche fruchtbar gestalten, so muß man schärfer vorgehen.

Man kann verschiedene Arten von photochemischen Vorgängen unterscheiden, von denen die zwei Hauptgruppen sich zunächst dadurch unterscheiden, daß der zu beobachtende chemische Prozeß bei der einen unter Energieaufnahme, bei der anderen unter Energieverlust vor sich geht.

A. In dem ersten Falle verschiebt das Licht das Gleichgewicht entgegen den thermochemischen Kräften anfangs schnell, dann immer langsamer bis zur Konstanz; der neue Zustand ist nur bei dauernder Energiezufuhr beständig, und das System kehrt im Dunkeln in das alte Verhältnis zurück (falls die Reaktionsgeschwindigkeit dazu ausreicht).

B. In dem zweiten Falle wird ein unter geeigneten Umständen freiwillig verlaufender exothermischer Vorgang unter Forträumung von Widerständen durch das Licht ermöglicht, indem ein endothermischer

---

[1]) Bei der photographischen Platte schwindet bei langer Belichtung die Entwickelungsfähigkeit wieder. Es handelt sich aber nicht um ein Rückgängigmachen des primären Vorganges, sondern um eine Weiterveränderung der entstandenen Reaktionsprodukte. Das geht aus der schließlich auch ohne Entwickelung sichtbar werdenden Reduktion des Halogensilbers hervor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zwischenprozeß durch Belichtung hervorgerufen wird. Da von den sich gleich weiter verwandelnden Zwischenprodukten stets gleich viel vorhanden ist, verläuft der Vorgang bei gleicher Lichtintensität mit konstanter Geschwindigkeit, d. h. proportional der Zeit. Im Dunkeln wird der eingeleitete Vorgang sistiert, sobald das Zwischenprodukt verbraucht ist, nie aber rückgängig gemacht.

C. Auch bei den unter Energiegewinn verlaufenden Vorgängen (A) ist ein Zurückgehen im Dunkeln (ebenso wie bei dem obigen Zwischenprozeß) natürlich dann unmöglich, wenn eins der entstehenden Reaktionsprodukte entweicht oder sich weiter umsetzt. Hierher gehören wohl die Vorgänge in der belichteten Halogensilberemulsion. Der Prozeß würde im Dunkeln rückgängig gemacht werden, wenn das in minimalen Spuren entstehende Chlor oder Brom am Entweichen verhindert würde. Da das aber nicht der Fall ist, bleibt der bei Schluß der Belichtung erreichte Zustand stationär, und eine photographische Platte verliert auch durch lange Aufbewahrung nichts von ihrer Entwickelungsfähigkeit. Dadurch und durch die offenbar sehr geringe, chemisch nicht nachweisbare Veränderung in der lichtempfindlichen Schicht wird außerdem erreicht, daß das System praktisch unendlich weit entfernt bleibt von dem der betreffenden Lichtintensität bei dauernder Einwirkung entsprechenden Gleichgewichte, solange nämlich normal, d. h. nicht stark überbelichtet wird. Daher können die bei allen chemischen Reaktionen durch die entstehenden Produkte bedingten Gegenwirkungen vernachlässigt werden, und so steigt auch hier die Wirkung proportional der Belichtungszeit an.

Welche von diesen Arten photochemischer Systeme sich Blaauw in der heliotropischen Pflanze wirksam denkt, kann ich aus seiner Arbeit nicht ersehen. Er führt alle drei an und jede immer da, wo er sie für seine Zwecke braucht. Denn bei der von Bunsen und Roscoe studierten Vereinigung von Chlor und Wasserstoff[1]) wirkt das Licht „katalytisch“ (B.); der von Luther und Weigert untersuchte Fall war der der Polymerisation von Anthracen zu Dianthracen im Licht, der im Dunkeln vollkommen zurückgeht (A.); dann wird auch die Halogensilberemulsion zum Vergleich herangezogen, in der wahrscheinlich ein an sich reversibler Vorgang durch das Entweichen eines Reaktionsproduktes dauernd gemacht wird (C.), und endlich soll die negative heliotropische Reaktion eine innere Ähnlichkeit mit dem Prozeß der Solarisation haben (Blaauw S. 125 u. 126), der noch nicht aufgeklärt ist, aber jedenfalls die weitere Zersetzung eines Reaktionsproduktes darstellt[2]).

---

[1]) Blaauw S. 132.

[2]) Vgl. Anmerkung S. 79.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blaauw hat nun nachgewiesen, daß bei der phototropischen Perzeption die Proportion zwischen Zeit, Lichtintensität und Reizwirkung innerhalb weiter Grenzen zutrifft. Der Gültigkeitsbereich ist aber vielleicht insofern doch wieder eng, als das Gesetz nur bei Induktionen an der Reizschwelle geprüft wurde, wobei angenommen werden kann, daß erst ein sehr kleiner Teil der möglichen Erregungshöhe erreicht ist[1]). Es könnten somit alle drei Arten von photochemischen Systemen vorliegen; freilich auch alle möglichen anderen Vorgänge. Denn diese Proportionalität bedeutet eben nichts, als daß der angestrebte Vorgang noch sehr weit von seinem Gleichgewicht entfernt ist[2]). Jede ansteigende Kurve kann auf ein kurzes Stück als gerade Linie betrachtet werden, besonders im Anfang, wo die Abweichung noch gering ist. Man könnte so z. B. mit demselben Recht auf einen photoelektrischen oder thermischen Vorgang schließen[3]).

Nehmen wir nun einmal den verlockenden Vergleich mit photochemischen Vorgängen auf, ohne uns zunächst irgendwie zu binden, und versuchen wir, wie weit wir mit ihm kommen. Eins muß uns von vornherein klar sein: nur ein endothermischer, reversibler Prozeß, dessen Gleichgewicht durch Zufuhr von Lichtenergie verschoben wird, kann hier in Betracht kommen, falls wir den, jeder Beleuchtungsstärke entsprechenden konstanten Zustand und das Zurückgehen im Dunkeln erklären wollen. Das Reizmengengesetz für die Belichtung an der Reizschwelle wäre kein Hinderniß gegen diese Annahme, da auch ein solches System, wie oben dargelegt, sich anfangs proportional der Zeit verschieben könnte. Blaauw ist aber ebenso wie Fröschel (Naturwissenschaftliche Wochenschrift 1909, No. 27, S. 423) wohl im Irrtum, wenn er glaubt, daß aus einer solchen Annahme dann auch ohne weitere Überlegung die Gültigkeit des

---

[1]) Nathansohn und Pringsheim, Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1908, Bd. 45, S. 186.

[2]) Dementsprechend wurde das Proportionalitätsgesetz schon früher, allerdings mit einer gewissen Reserve, die auch jetzt noch berechtigt erscheint, ausgesprochen. (Nathansohn und Pringsheim 1908. a. a. O. S. 180.)

[3]) Dasselbe Gesetz gälte z. B. für die Erwärmung eines schwarzen Körpers durch Bestrahlung, solange die Differenz gegen die Umgebung gering ist, weil dann nur wenig von der aufgenommenen Wärme abgegeben wird. Mit steigender Temperatur wird die Abgabe durch Strahlung und Leitung immer größer, sodaß schließlich ein Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Energie eintritt. Es herrscht also vollkommene Analogie mit der heliotropischen Pflanze, deren Erregung bei einseitiger Belichtung gleichfalls erst rasch, dann langsamer steigt und schließlich konstant wird. Wir wollen aus dieser Parallele nicht etwa schließen, daß die heliotropischen Erregungsvorgänge thermischer Natur sind. Das Beispiel soll nur zeigen, wie wenig aus solchen Analogien geschlossen werden kann, die lediglich auf entsprechende quantitative Verhältnisse, aber nicht auf die Art der in Betracht kommenden Energieumwandlungen hindeuten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Talbotschen Gesetzes für dauernde Reizung hervorginge[1]) und wenn er S. 132 sagt: „statt der komplizierten Unterschiedsschwellen hätte die Wirkung intermittierenden Lichtes auf die einfache Schwelle bestimmt werden können". Zunächst haben wir nicht die Unterschiedsschwellen bestimmt, sondern eine Art „Nullmethode" angewendet, wobei das Ausbleiben einer Reaktion das Gleichgewicht zwischen zwei Einwirkungen anzeigte. Solche Methoden sind in der Physik als besonders exakt bekannt; und auch in unserem Falle wurde eine Genauigkeit erreicht, wie sie in physiologischen Experimenten selten ist. Ferner wäre nicht vorauszusehen gewesen, daß eine Gesetzmäßigkeit, die an der Reizschwelle gilt, auch bei dauernder Reizung bestehen bleibt, wobei die Bedingungen offenbar durchaus andere sind; denn das geradlinige Ansteigen der Erregung kann ja nur im Beginn der Reizung, aber nicht bei Annäherung an das Gleichgewicht gelten. Weiter kann über die Reizstärke eines Lichtes bei dauernder Einwirkung nur eine solche „Kompensationsmethode" etwas aussagen. Und schließlich waren wir durch die Erörterungen über das Zustandekommen des Talbotschen Gesetzes zu der Forderung gekommen, daß „die Gegenreaktion von der Erregungshöhe abhängig sein muß, aber unabhängig von der Fortdauer oder dem Erlöschen der auslösenden Ursache". (Nathansohn und Pringsheim a. a. O. S. 181.) Es waren also Schlüsse auf innere Vorgänge möglich, über deren Art man bis dahin so gut wie nichts wußte.

Untersuchungen über die Wirkung intermittierenden Lichtes auf umkehrbare photochemische Reaktionen sind nun meines Wissens bisher nicht angestellt worden. Nach genauem Vergleich der bekannten Tatsachen komme ich aber zu dem Schlusse, daß der Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes auch für diese nichts im Wege steht. Das würde bedeuten, daß dasselbe (scheinbare) Gleichgewicht, das durch konstante Zufuhr einer gewissen Energiemenge in der Zeiteinheit erhalten wird, bei einer gewissen Frequenz auch durch die von gleichlangen Pausen unterbrochene Einwirkung der doppelten Intensität zustande käme. Es würde das folgendermaßen vor sich gehen können: Gehen wir von dem konstanten Zustande mit der der Lichtintensität i entsprechenden Erregungshöhe e aus und lassen wir nun eine Zeit lang die doppelte Lichtmenge 2 i auffallen, der dann eine gleichlange Dunkelpause folgen soll u. s. f. Dann wird beim Einsetzen der stärkeren Reizursache die Erregung eine gewisse Zeit lang genau so geradlinig ansteigen, als ob wir von der Erregungshöhe 0 ausgegangen wären und nun die Lichtintensität i einwirken ließen. Vor Beendigung dieses, der Zeit proportionalen Anstieges setzt nun die Dunkelpause

[1]) Für neuerliche mündliche Besprechung dieser Frage bin ich Herrn Prof. A. Nathansohn-Leipzig zu Dank verpflichtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein, und mit dieser beginnt ein ebenfalls anfangs geradliniger entgegengesetzt und im selben Winkel verlaufender Abfall der Erregung. Auch dieser wird unterbrochen, bevor die Kurve merklich vom geradlinigen Verlauf abweicht u. s. f. Es ist klar, daß auf die Weise die oben geschilderte Gesetzmäßigkeit zustande kommt, indem das System in geringem Maße und nach beiden Seiten gleich stark um das Gleichgewicht oscilliert, falls nur die Intermittenz schnell genug vor sich geht. Sehen wir nun zu, ob diese Schilderung einerseits mit den Vorgängen, die wir in der Pflanze annehmen können, andrerseits mit den Gesetzen eines photochemischen Systems von der hier angenommenen Art harmoniert. Wir haben dreierlei hypothetische Annahmen gemacht. 1. postulierten wir den erneuten geradlinigen Anstieg der Erregung, resp. des positiven chemischen Prozesses beim Übergang von der Lichtintensität i zu der doppelten. In den Untersuchungen von Guttenberg[1]) hat sich gezeigt, daß die heliotropische Erregung sehr lange Zeit ansteigt, ehe sie zum Gleichgewicht kommt, wie das früher (Nathansohn u. Pringsheim a. a. O. S. 185) schon vermutet wurde. Das dürfte bei Verstärkung der Reizung, ebenso wie beim Ausgehen vom „reizlosen" Zustande gelten. Es dürfte also auch hier die Abweichung vom geradlinigen Anstieg zu vernachläßigen sein, falls die Hellperioden nicht zu lang werden. 2. Die zweite Annahme ist die, daß der Abfall der Erregung in der Dunkelpause gleichfalls geradlinig erfolgt. Hier können entsprechende Gründe angegeben werden. Aus den Untersuchungen von Ohno[2]) hat sich ergeben, daß das Abklingen einer Erregung gleichfalls sehr lange Zeit dauert, also ebenfalls auf eine längere Strecke als geradlinig betrachtet werden kann; 3. wurde angenommen, daß das Entfernen vom mittleren Gleichgewicht bei der oben geschilderten Oscillation nach oben gleich stark ist wie nach unten. Die Wahrscheinlichkeit dieser Voraussetzung ergibt sich einmal daraus, daß wir ja von einem Zustande ausgehen, in dem Gleichgewicht herrscht, d. h. die Gegenreaktion die Erregung in der Zeiteinheit gerade um denselben Betrag vermindert, um den die Lichtreizung sie erhöht. Nimmt man nun außerdem an, daß auch hier der Vorgang anfangs proportional der Zeit und der Intensität verläuft, so muß bei der Erhöhung der Lichtintensität auf das doppelte das Überwiegen der fortschreitenden Tendenz geradesoviel ausmachen, wie bei gänzlicher Ausschaltung der Belichtung in der gleichen Zeit zurückgeht. Gehen wir von der konstanten Beleuchtung i aus, so hat diese in der Zeiteinheit den Effekt e; nun 2 i, also 2 e, folglich Anstieg: 1 e. Der Abstieg in der Zeiteinheit gleicht aber dem Effekt von i = 1 e. Also keine Veränderung des Systems.

[1]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botan. 1908, Bd. 45, S. 230.
[2]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botan. 1908, Bd. 45, S. 618, 638 etc.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Alle diese Erörterungen können natürlich auch für unser photochemisches System gelten. Bei diesem wäre das Verhältnis der gleichzeitig, aber entgegengesetzt verlaufenden Reaktionen einmal von der Lichtintensität und zweitens von der Menge der reagierenden Substanzen abhängig.

Bisher wurde die Annahme gemacht, daß in der Hellperiode die Gegenreaktion, in der Dunkelpause der positive Vorgang nicht merklich hineinspielte. Diese Forderung braucht aber vielleicht auch nicht einmal zu bestehen, wenn nur in beiden Fällen die Abweichung von der geraden Linie dieselbe Größe hat[1]).

Man sieht, daß auf die Weise dieselbe Auffassung vom Zustandekommen des Talbotschen Gesetzes entsteht wie sie früher entwickelt wurde (Nathansohn und Pringsheim a. a. O. S. 172 ff.). Der der Gegenreaktion zugrundeliegende, von der Belichtung nicht direkt abhängige Vorgang (vgl. oben S. 82) fände sein Analogon in der chemischen Rückwirkung, die die Verschiebung des Gleichgewichtes durch das Licht aktiviert. Daß sie auch der photochemischen Hypothese von Blaauw entspricht, ist weniger wesentlich, denn die entwickelten Vorstellungen können auch hier wieder ebensogut auf thermische oder elektrische Vorgänge passen, solange nur die Forderung gewahrt bleibt, daß es sich um ein System handeln muß, dessen Gleichgewicht durch Energiezufuhr verschoben wird, bei deren Konstanz in ein Gleichgewicht kommt und beim Ausbleiben des Energiezuflusses in den Anfangszustand zurückkehrt[2]).

Immerhin muß anerkannt werden, daß die von Fröschel und Blaauw gefundenen Tatsachen die Sachlage wesentlich geklärt haben. Daß aber Blaauw selbst zu dieser Einsicht nicht ganz durchgedrungen war, zeigen schon die oben erwähnten Mißverständnisse über die Bedeutung der Summationsversuche. Ein anderes wird auf Seite 130

---

[1]) Es ist also aus der Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes auch bei langen Perioden nicht unbedingt zu folgern, daß das Ansteigen proportional der Zeit über die Reizschwelle hinaus gilt, die ja selbst bei Berücksichtigung der hohen Stimmung nie 45 Minuten (a. a. O. S. 161) erreichen würde. Sehr stark dürften die Abweichungen aber selbst in so langer Zeit nicht sein, solange das Talbotsche Gesetz gilt Bei sehr langen Pausen allerdings und nicht zu schwachem Lichte findet ein Abweichen von diesem Gesetze statt, in dem die Durchschnittswirkung sinkt (a a. O. S. 160). Es kann das z. B. durch ein Hineinspielen von Gegentendenzen infolge der großen Energiezufuhr bei der langen Hellperiode bewirkt worden sein, die um so wirksamer wäre, als in den langen Dunkelpausen die Stimmung schon wesentlich gesunken sein konnte.

[2]) Vgl. z. B. das Helmholtzsche Beispiel des Multiplikators. (Nathansohn und Pringsheim a. a. O., S. 182), auf das alles hier Gesagte gleichfalls stimmen würde. In welcher Form man diese Vorstellungen auf die entsprechenden Gesetzmäßigkeiten beim Geotropismus übertragen könnte, kann hier nicht erörtert werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seiner Arbeit ausgesprochen. Dort heißt es: „Wenn man nur schnell genug intermittiert, so hat ein solches System, das, aus dem Dunkeln kommend, durch den Lichtreiz aus seinem Gleichgewicht gebracht worden ist, keine Gelegenheit, in den Zwischenmomenten merkbar in seine Ruhelage zurückzukehren, und die intermittierend zugeführte Energie hat denselben Effekt, wie eine gleich große Quantität, welche kontinuierlich zugeführt wird . ." u. s. f. Er unterscheidet in den folgenden Zeilen drei Stufen, die durch die Schnelligkeit der Intermittenz definiert werden. Je schneller diese, desto größer soll der Effekt sein. Es ist aber klar, daß auch durch die schnellsten Wechsel nie eine Wirkung erzielt werden kann, die über die, welche das Talbotsche Gesetz fordert, hinausginge[1]). Die erste Stufe, wo das System in den Dunkelperioden nicht merklich zurückgeht, ist vielmehr durch die verhältnismäßig geringe Abweichung vom Anfangszustande (wie sie an der Reizschwelle sich darstellt) definiert. Die zweite Stufe wird von ihm dadurch gekennzeichnet, daß „das System wiederholt Gelegenheit hat, mehr oder weniger weit nach seinem Gleichgewicht zurückzukehren". Das ist in Wirklichkeit nicht wegen der längeren Pausen der Fall, sondern weil dieses Gleichgewicht vorher wesentlich verschoben worden ist. Es handelt sich hier also um intermittierende Dauerreize. Werden die Pausen noch länger, dann sinkt die Gesamtwirkung, wie oben erwähnt, allerdings.

Die Verwirrung ist aber noch größer, denn auf Seite 153 benutzt Blaauw das Wort Gegenreaktion („parallel mit der Ermüdung des Auges") für Stimmungserhöhung, auf Seite 155 offenbar für die negativen Erscheinungen, „die bei etwas größeren Energiequantitäten bald merklich werden" und auf derselben Seite unten für die antagonistische chemische Reaktion, die in dem reversiblen photochemischen Perzeptionssystem wirksam sein soll, also für das was auch wir Gegenreaktionen nennen. Daß es nicht angängig ist, all' das zusammenzuwerfen, liegt auf der Hand. Wenn von den drei Faktoren, auf die „alle verschiedenen phototropischen Reaktionen zurückzuführen sind", der erste, die primäre Reaktion (d. h. die primäre Erregung) als photochemischer Vorgang aufgefaßt wird, so kann der chemisch entgegengesetzte Prozeß nicht gleichzeitig die „Gegenreaktion, die bei etwas größeren Energiequantitäten bald merklich wird", d. h. also wohl die negative Reaktion, und der Gleichgewichtszustand zwischen beiden „die Erscheinung der Adaptation oder Stimmung" sein, denn diesem entspräche doch dann die Indifferenz oder nach wieder anderer Auffassung desselben Autors die konstante Erregungshöhe bei längerer Reizung mit der gleichen Lichtinten-

[1]) Es ist das für das Auge von Lummer und Pringsheim in der physikalisch-technischen Reichsanstalt auch experimentell nachgewiesen worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sität. Die negative Reaktion wird das eine Mal (z. B. S. 126) auf Solarisation, das andere Mal (S. 155) auf den Gegenprozeß im reversiblen photochemischen System zurückgeführt! Daß die negative Reaktion auch mit dem autotropischen Ausgleich, also mit der physiologischen Gegenreaktion, ganz abgesehen von der Auffassung, die man über diese hat, nichts zu tun haben kann, habe ich auf Seite 431 meiner zweiten Mitteilung gezeigt. Letztere führt zur Konstanz der Erregungshöhe und damit des Krümmungswinkels bei konstanter Reizung und zum schließlichen Ausgleich der Reaktion im Dunkeln. Erstere ist eine Folge der hohen Erregung, die bei deren Sinken sofort zurückgeht (Blaauw S. 87), und wird durch eine besondere Gegenreaktion ausgelöscht. Sie stellt gewissermaßen ein Überschlagen des Pendels bei zu starkem Anstoß dar, während die Gegenreaktion durch das Zurückfallen in die Gleichgewichtslage versinnbildlicht werden kann.

Schließlich bleibt mir noch zu zeigen, daß auch der Vorgang der Stimmungserhöhung etwas für sich bestehendes ist, das nichts mit der Gegenreaktion und Verschiebungen in einem hypothetischen photochemischen Perzeptionssystem, zu tun hat. Um ein chemisches Modell auszudenken, daß auch diese Erscheinung umfaßte, müßte man schon das Ineinandergreifen von mindestens drei chemischen Vorgängen annehmen, von denen einer der primären Erregung und der Gegenreaktion, einer der negativen Reaktion und einer der Stimmungserhöhung zu Grunde gelegt werden müßte. Dazu käme aber dann noch der eigentliche autotropische Krümmungsausgleich und sicher auch mancherlei zwischengeschaltete Reizkettenglieder. Keinesfalls kann „die Erscheinung der Adaptation oder Stimmung die Eigenschaft eines lichtempfindlichen Systems“ sein „bei konstanter Energiezufuhr in ein bestimmtes, photochemisches Gleichgewicht zu geraten“ (Blaauw Seite 156). Denn erstens bedeutet dieses Gleichgewicht ja die Konstanz der Erregungshöhe, und zweitens wäre dadurch nicht die Verkürzung der Reaktionszeit durch die Stimmungsanpassung erklärt. Vor allem aber könnte dann eine im Stimmungsgleichgewicht befindliche Pflanze auf einen einseitigen Reiz von gleicher Intensität überhaupt nicht reagieren, während in Wirklichkeit die Krümmung auch dann bis zum konstanten Grenzwinkel geht.

Zum Schlusse möchte ich noch betonen, daß diese etwas breiten Erörterungen nicht gemacht wurden, um das Verdienst von Blaauws Experimenten zu schmälern, sondern weil sie eine gute Gelegenheit gaben, die Sachlage noch einmal im Zusammenhang darzustellen und zu zeigen, daß eine eingehendere Analyse immer wieder lehrt, wie verwickelt die Vorgänge in Wirklichkeit sind, und daß ein Anhalt für ihre wahre Natur schwer zu gewinnen ist.

Halle a. S., Botanisches Institut, Oktober 1909.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 10_1

Autor(en)/Author(s): Pringsheim Ernst Georg

Artikel/Article: Heliotropische Studien 71-86