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

Einfluss der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau.)

Von **Ernst Pringsheim jun.**

Einleitung.

Bei Gelegenheit einer früheren Arbeit über Heliotropismus (*19*) hatte ich mir vorgenommen, den Gründen nachzugehen, die zu der Laboratoriumsregel geführt haben, daß zu feineren Versuchen über die Lichtkrümmungen der Pflanzen etiolierte Keimlinge genommen werden sollen. Welche Vorteile werden dabei erreicht, worin zeigt sich überhaupt der Einfluß vorhergehender Verdunkelung oder Beleuchtung auf die heliotropische Krümmung?

Nur natürlich ist es, daß man die Objekte dem in Richtung und Stärke wechselnden Einfluß der Sonnenbeleuchtung entzog, um gerades, gleichmäßig reagierendes Material zu bekommen. Das war aber offenbar nicht der einzige Grund; man beabsichtigte, wie das an vielen Orten ausgesprochen ist, einen günstigen Einfluß auf die Empfindlichkeit der verwendeten Keimpflanzen. Welcher Art aber dieser Einfluß im einzelnen ist, darüber finden sich nur an wenigen Stellen in der Literatur Angaben, die sich noch dazu scheinbar widersprechen. In Wirklichkeit fügen sie sich sehr gut einer einheitlichen Betrachtungsweise, nur waren die hierauf zielenden Beobachtungen — Experimente scheint niemand angestellt zu haben — zu spärlich, als daß ein klares Bild zu zeichnen möglich gewesen wäre.

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

Literaturbesprechung.

Die ersten Angaben über den Einfluß der Vorbeleuchtung auf die Lichtreaktion fand ich in Strasburgers Arbeit über die Schwärmsporen (*29*, 39). Er gibt an, daß die bei starker Beleuchtung erwachsenen Schwärmer sich nach einer Lichtintensität hin bewegen, die auf solche, die in schwachem Licht gewachsen sind, schon abstoßend wirkt.

Für phanerogame Keimlinge findet Wiesner (*30*, I, 9), der, ohne den Grund anzugeben, schon ganz im Anfang seiner Monographie über den Heliotropismus, seine Pflanzen und sogar Weidenzweige etioliert benutzt, daß die im Dunkeln gewachsenen Pflänzchen „empfindlicher" sind als am Licht gewachsene, d. h. daß sie vor seiner Gasflamme schneller reagieren. Auch Wiesners Versuche, die untere Intensitätsschwelle für die heliotropische Reaktion aufzufinden (*31*), wurden daher, ebenso wie die seines Schülers Figdor (5) mit etiolierten Pflanzen angestellt, da, wie letzterer sagt „es bekannt ist, daß etiolierte Pflanzen »lichtempfindlicher« sind als am Licht gezogene". Große Empfindlichkeit wird also als gleichbedeutend mit tiefer Lage der Reizschwelle angesehen, bei Wiesner aber, wie eben gesagt, auch mit schneller Reaktion.

Es folgt Oltmanns (*20*) mit seiner Arbeit über photometrische Bewegungen, in der das durch Strasburger bekannte zum Teil gerade nach der für uns wichtigen Seite hin weiter ausgebaut wird. Er achtet genauer auf die Wirkung der Belichtung auf die innere Disposition, was z. B. daraus hervorgeht, daß er (*20*, 190) ausdrücklich hervorhebt: „Auch von der vorgängigen Beleuchtung ist die Lichtstimmung abhängig. Es konnte eine Differenz zwischen beiden Kästen (mit *Volvox*) insofern konstatiert werden, als in dem einmalig verdunkelten eine unverkennbare Neigung der Kugeln vorhanden war, mehr ins Dunkle zu gehen." Und weiterhin (p. 231): „Von der vorgängigen Beleuchtung sehen wir die Sprossen ebenso abhängig wie die phototaktischen Pflanzen." Wie Oltmanns als erster den Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Heliotropismus richtig erfaßte, so ist bei ihm auch der Einfluß der Vorbelichtung auf die heliotropische Stimmung klar hervorgehoben und diese als innere Disposition von den äußerlich sichtbaren Merkmalen des Etiolements unterschieden[1]). Aus allen diesen Angaben

---

[1]) Wie ich aus eigenen Beobachtungen hinzufügen kann, hat die Schnelligkeit des Wachstums, die bei etiolierten Pflanzen auch nach dem Wechsel der Beleuchtung eine Zeitlang größer ist als bei am Licht gezogenen, keinen Einfluß auf die Länge der Reaktionszeit, denn etiolierte und ergrünte Pflanzen begannen ihre geotropische Krümmung gleich schnell, wenn sie im Dunkeln wagerecht gelegt wurden. Dagegen hat starke Beleuchtung einen verzögernden Einfluß auf die geotropische Aufrichtung, der vielleicht einfach in der Wirkung auf das Wachstum seine Ursache hat und bei hoher Intensität beinahe zur Sistierung der Aufkrümmung führen kann.

Daß auch der Mangel des Ergrünens im Dunkeln für die Veränderung der Disposition nicht in Betracht kommt, läßt sich leicht mit Hilfe der Sachsschen Glocke

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

geht also hervor, daß im Dunkeln gewachsene Pflanzen „empfindlicher" sind, d. h. daß sie eine niedrigere Reizschnelle haben und auf eine, diese etwas überschreitende Intensität schneller reagieren als am Sonnenlicht gewachsene.

Nun ist es aber andererseits bekannt, daß es eine Lichtintensität gibt, von der ab bei weiterer Verstärkung die Reaktionszeit nicht mehr ab-, sondern zunimmt. Wird dieser Punkt bei Pflanzen, die an Licht „gewöhnt" sind, nicht auch verschoben sein, solchen gegenüber, die im Dunkeln gewachsen sind? Und in welcher Weise?

Auch darüber finden wir bei Oltmanns eine Angabe, die aber wenig Beachtung gefunden zu haben scheint, obgleich sie bei oberflächlicher Betrachtung der herrschenden Meinung von der größeren „Empfindlichkeit" etiolierter Pflanzen zu widersprechen scheint, und bei tieferem Eingehen Licht auf das Wesen der Stimmung zu werfen geeignet ist. In seiner Arbeit über positiven und negativen Heliotropismus (*21*, 14) gibt nämlich Oltmanns an, daß sowohl bei Bogenlicht als bei hellem Tageslicht im Dunkeln gezogene Keimlinge langsamer reagieren als am Licht gewachsene (vergl. loc. cit. p. 9 für *Hordeum*, dasselbe für *Phycomyces* p. 10). An dieser Stelle ist nichts zur Erklärung dieses auffallenden Phänomens gesagt, und doch war sich Oltmanns, wie aus gelegentlichen Andeutungen hervorgeht, klar über das Verhältnis der Stimmungshöhe zur Reaktion bei verschiedenen Helligkeiten. Es sei auf seine Kurve (Taf. IV, Fig. 2) und die dazu gehörige Bemerkung auf Seite 231 seiner ersten dieses Thema behandelnden Arbeit verwiesen (*20*).

Der Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen leuchtet aber aus der Darstellung nicht ohne weiteres ein und wurde mir selbst erst nach eingehenderer Beschäftigung mit dem Gegenstande und eigenen Experimenten klar. Ich glaube daher nicht fehlzugehen, wenn ich annehme, daß das Verhalten verschieden gestimmter Pflanzen bei schwächerem und stärkerem Licht nicht als allgemein bekannt gelten darf[1]).

Nur so sind die, mir ganz unverständlichen Angaben zu erklären, die Czapek (*2*, 6) darüber macht, wie er die durch Umstimmung verursachten Störungen vermieden haben will. Zu diesem Zwecke benutzte er diejenige

---

zeigen, die nur rotgelbes Licht durchläßt. Unter dieser gezogene Pflanzen verhalten sich wie im Dunkeln gehaltene. Dagegen reagieren solche, die unter der Kupferoxydammoniakglocke gezogen wurden, so wie solche, die einem wenig geschwächten Tageslicht ausgesetzt waren.

Ein weiterer Beweis liegt darin, daß, wie unten gezeigt wird, die Umstimmung lange vor Beginn des Ergrünens erfolgt.

[1]) So teilte mir Herr Dr. Ohno mündlich eine im Pfefferschen Laboratorium gemachte Beobachtung mit, die er sich nicht erklären konnte, die aber hierher gehört. Er fand, daß *Avena*-Keimlinge, die etwa eine Stunde am Tageslicht auf dem Teller des Klinostaten rotiert hatten, nachher vor einer Auerlampe, nur durch eine Kühlküvette von dieser getrennt, schneller reagierten als solche, die unmittelbar aus dem Dunkeln kamen.

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

Lichtintensität, bei der die betreffenden Keimlinge am schnellsten reagierten, die sogen. optimale. Da Czapek, wie ich annehme, mit etiolierten Keimlingen gearbeitet hat, so ist es klar, daß schon in der zum heliotropischen Effekt führenden Beleuchtung selbst ein Grund zur Umstimmung gegeben war. Darin bietet doch die „optimale" Lichtstärke keinen Vorteil vor den anderen. Meiner Meinung nach liegt nur dann nicht die „Gefahr" der Umstimmung vor, wenn man mit Pflanzen arbeitet, die schon vorher in der betreffenden Beleuchtung gewachsen sind.

Da in Pfeffers Handbuch auf die Bedeutung der Stimmungsverhältnisse nur nebenher an verschiedenen Stellen hingewiesen ist (*23*, z. B. 550, 627, 773), ist aus ihm schwer ein klares Bild über den Stand der Frage zu gewinnen. Seiner Darstellung liegt der Gedanke zugrunde, daß die Art und Weise, wie ein Organismus sich gegen die Einwirkungen der Außenwelt verhält, von dessen inneren und äußeren Dispositionen durchaus abhängig ist. Deren Gesamtheit wird allgemein als Sensibilität des betreffenden Organismus gegen den Reizanlaß bezeichnet (loc. cit. 548), und als Stimmung der durch äußere oder innere Anlässe veränderliche Zustand dieser Sensibilität; während ich mit etwas schärferer Fassung des Begriffes das quantitative Verhältnis der Reizstärke zur Größe der Reaktion als von der Stimmung abhängig bezeichne und daher unter der Stimmungshöhe eines Organs denjenigen physiologischen Zustand verstehe, der es bewirkt, daß ein Reizanlaß von irgendwelcher Intensität eine Reizreaktion von einer bestimmten Art und Größe veranlaßt. Diese Auffassung vom Wesen der Reizstimmung als einer spezifischen Disposition, — nicht des Gesamtorganismus, sondern der reizbaren Struktur —, die zum Wesen der Reizbarkeit selbst gehört und gewissermaßen deren Steuerung, je nach den äußeren Verhältnissen übernimmt, will ich als eins der Resultate dieser Arbeit am Schlusse eingehender zu begründen suchen.

Im übrigen beruht meine Arbeit ganz auf der Überzeugung, die Pfeffer wiederholt ausspricht, daß die Reizstimmung überall die Art der Reaktion beeinflußt, und daß auf die verschiedenartigste Weise, zum Beispiel auch durch den Reizanlaß selbst, eine Verschiebung der inneren Dispositionen stattfinden kann. Gerade den letzten Punkt, die Verschiebung der Stimmungshöhe durch den tropistischen Reiz selbst, hielt ich für ein Eindringen in das Wesen der Reizstimmungen für besonders geeignet und hoffte darin auch Anhaltspunkte für ein späteres Studium des quantitativen Einflusses differenter Reize zu finden.

Deshalb ist es mir, als Grundlage für die späteren Erörterungen, wichtig festzustellen, daß Pfeffer (*23*, 627) der einzige ist, der ausdrücklich darauf hinweist, daß der zur Reaktion führende, tropistische Reiz bei etiolierten Pflanzen selbst schon ein Grund zur Erhöhung der Stimmung ist und sein muß. Oltmanns hat diese Veränderung während der Reaktion auch beobachtet, aber sie offenbar auf die lange Versuchsdauer geschoben und als eine Ausnahme gegenüber den gewöhnlichen physiologischen Experimenten

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

betrachtet, denn er ist der Meinung, daß eine Umstimmung ein langwieriger Prozeß sei. Das geht daraus hervor, daß er (*20*, 231) Wiesners Befund mit den Worten anführt: „Schon eine zwölfstündige Beleuchtung schraubt bei etiolierten Pflanzen die Lichtstimmung bedeutend herauf"; während in Wirklichkeit die Veränderung der Stimmung mit der Belichtung beginnt.

Aus meiner Besprechung der Literatur ergibt sich wohl, daß selbst, wenn man alles Bekannte zusammennimmt, noch recht vieles aufzuklären ist; folgende Fragen bleiben unbeantwortet:

1. Wie verhalten sich Pflanzen verschiedener Stimmung bei schwacher und starker Beleuchtung?

2. Wie lange Zeit ist nötig, um eine Veränderung der Stimmung herbeizuführen?

3. Kann die Stimmung in beiden Richtungen in gleicher Weise verschoben werden oder bleibt eine einmal erreichte hohe Stimmung der Pflanze bestehen?

4. Wie ist der genaue Verlauf der Kurve, die die Stärke der heliotropischen Reaktion bei verschiedenen Lichtintensitäten ausdrückt und wie wird sie durch Veränderung der Stimmung beeinflußt?

5. Wie kommt die Optimumkurve zustande, die bei einer Reizintensität schon zu sinken anfängt, wo von einem schädigenden Einfluß des Lichtes noch keine Rede sein kann?

Selbstverständlich ergaben sich bei der Bearbeitung dieser Fragen noch weitere, die auch, soweit das möglich war, in Angriff genommen wurden, so daß die Untersuchung schließlich mancherlei neues brachte. Aber auch aus dem Angeführten geht wohl hervor, daß vieles nur durch das Experiment zu entscheiden war und daß es geboten war, den Veränderungen im physiologischen Zustand durch besondere Untersuchungen nachzugehen, anstatt sie nur als lästige „Launen" des Objektes zu betrachten.

Methodik.

Zu meinen Versuchen bedurfte ich einer einigermaßen konstanten Lichtquelle. Es kam also nur künstliches Licht in einem verdunkelten Raume in Betracht. Der erste Teil der Versuche wurde in dem Dunkelzimmer des Breslauer pflanzenphysiologischen Institutes durchgeführt, das ich ganz für meine Zwecke einrichten durfte. Auch hatte ich freie Hand in Anschaffung verschiedener Apparate. In diesem Raume konnte ich, ohne Reflexe fürchten zu müssen, meine Pflanzen in der Diagonale bis auf 300 cm von der Lichtquelle aufstellen. Die Wände, Decke und Tische sind mattschwarz gestrichen; die Stellen, welche trotzdem noch Licht zurückwarfen, wurden mit schwarzem Tuch oder dunkelrotem Plüsch verhängt. Die Benutzbarkeit des Dunkelraumes während der Tagesstunden wurde dadurch erhöht, daß über der Tür nach außen ein Halbkreis aus Holz befestigt wurde, an dessen Peripherie ein doppelter schwarzer Leinenvorhang an

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

einer Stange verschiebbar angebracht ist. Auf diese Weise ist es möglich in den Raum zu gelangen, ohne Licht hinein zu lassen, indem man die Tür erst öffnet, wenn man den Vorhang hinter sich zugezogen hat. Um den Raum im Winter auf die nötige Temperatur zu bringen, konstruierte ich eine Art lichtdichten Gasofens, bestehend aus zwei ineinander befestigten Eisenblechzylindern, von denen der äußere schwarz emailliert ist. Beide haben oben und unten einen Kranz von Luftlöchern, die aber gegeneinander verschoben sind, sodaß kein direktes Licht herausfallen kann. Darin wurde ein sogen. Sternbrenner mit vielen kleinen Flämmchen untergebracht, der sehr wenig Licht produziert und auch bei größerer Kälte ausreicht, um den nicht großen Raum auf 18—20° zu bringen. Übrigens hat, innerhalb der in Betracht kommenden Grenzen von 17—22° C, die Temperatur keinen deutlichen Einfluß auf die heliotropische Reaktionszeit. Die Schädlichkeit der Verbrennungsgase, die Trockenheit der Luft und andere, schwer definierbare Einflüsse machen aber das Arbeiten im Winter (auch bei besserer Heizung, wie ich im Leipziger botanischen Institut erfuhr) so schwer, daß ich es vorzog, den Sommer, so gut das ging, auszunutzen. Die meisten Versuche sind daher in den Monaten Mai bis Oktober ausgeführt. Leider stand mir in dem beschriebenen Dunkelzimmer auch zur Beleuchtung nur Gas zur Verfügung. Wurden aber die Versuche nicht zu lange ausgedehnt und dazwischen gut gelüftet, so machten sich keine Störungen bemerkbar.

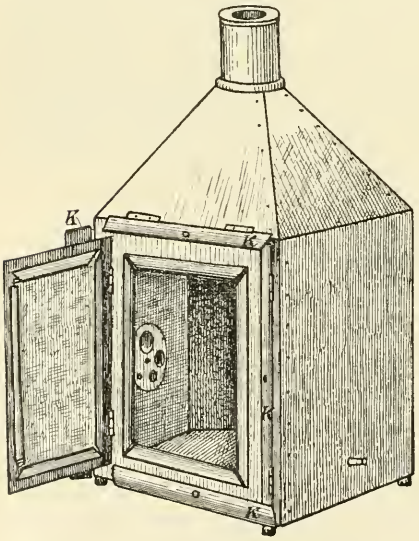


Fig. I.
Hinteransicht
mit der lichtdicht schließenden Tür.
K die mit Scharnieren versehenen vier Klappen.

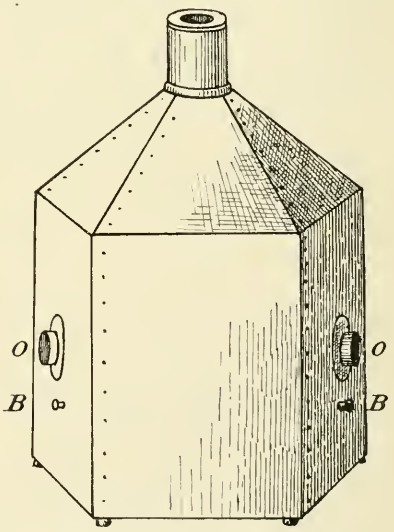


Fig. II.
Vorderansicht
mit den beiden Lichtauslaßöffnungen O.
B die zum Drehen der Blendenscheiben dienenden Knöpfe.

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

Ich benutzte Gasglühlicht, das sich durch seinen Reichtum an wirksamen Strahlen auszeichnet. Um einen begrenzten Strahlenkegel zu bekommen und Reflexe nach Möglichkeit auszuschließen, wurde eine aus starkem Schwarzblech konstruierte Laterne verwendet, die sich als sehr brauchbar erwies. Daher will ich sie hier kurz beschreiben. Ich ging von der Idee aus, daß es für eine vielseitige Verwendbarkeit zweckmäßig sei, nicht nur eine, sondern zwei Lichtöffnungen zu haben. Die beiden Strahlenkegel sollten so zueinander stehen, daß es möglich war, sie mit Hilfe zweier Spiegel unter möglichst kleinem Einfallswinkel einander entgegen zu reflektieren, damit man eine Pflanze von zwei entgegengesetzten Seiten beleuchten könne (Massart *16*; Nathansohn und Pringsheim *19*; Kniep *12*, 694). Auch sollte man die beiden Lichtkegel für zwei gleichzeitig zu machende Vergleichsversuche benutzen können. Auf diese Weise erlangte Resultate sind immer den nacheinander gewonnenen vorzuziehen, weil auf diese Weise alle Bedingungen, vor allem die mit dem Gasdruck wechselnde Helligkeit der Lampe am besten vergleichbar sind.

Das waren die Gründe, daß ich ein reguläres Fünfeck als Grundfläche benutzte (Fig. I u. II). Dieses dient einem fünfseitigen Prisma als Basis, das seinerseits von einer Pyramide nach oben abgeschlossen wird. An der Spitze dieser sitzt ein kurzer Schornstein, der so konstruiert ist, daß die Verbrennungsgase, aber nicht das Licht passieren können, in ähnlicher Weise wie man es bei den roten Lampen für photographische Dunkelkammern hat (Fig. III). Unten ist für lichtdichte Zufuhr von Sauerstoff gesorgt. An zwei der Prismenseiten, die nicht aneinander stoßen, sind in der Höhe des Glühstrumpfes Löcher angebracht, die den Austritt der Lichtstrahlen gestatten. Sie haben nach außen kurze Rohransätze und sind von innen durch Blendenscheiben, die sich revolverartig drehen lassen, teilweise oder ganz verschließbar. Sind beide Öffnungen geschlossen, so kann die Lampe innen hell brennen, ohne daß man, selbst mit dunkeladaptiertem Auge, den geringsten Lichtschimmer bemerkt. Deshalb wäre die Laterne auch für thermotropische Versuche zu brauchen. Stellt man innen einen Bunsenbrenner auf, so strahlen die schwarzen Flächen sehr gut. Die Ritzen der die eine Seite einnehmenden, übergreifenden Tür sind durch vier Klappen mit Scharnieren noch besonders gedichtet.

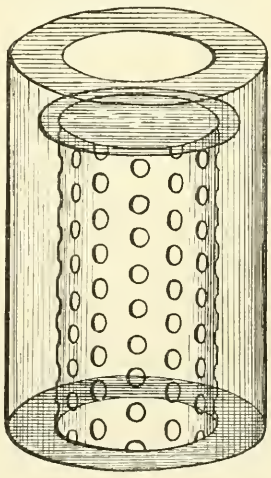


Fig. III.
Der Schornsteinaufsatz, z. T. durchsichtig dargestellt.

Um einige Versuchsreihen, zu denen diese Hilfsmittel noch nicht ausreichten, zu Ende zu bringen und weitere hinzuzufügen, wandte ich mich an den Direktor des Breslauer physikalischen Institutes, Herrn Professor

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

Lummer. Er stellte mir bereitwilligst einen großen, zu verdunkelnden Raum zur Verfügung, der nebst einer daran grenzenden Dunkelkammer mit allem ausgestattet war, was ich mir nur wünschen konnte. Ich bin daher Herrn Professor Lummer zu sehr großem Danke verpflichtet, den ich auch an dieser Stelle ausdrücken möchte.

In der Diagonale dieses Raumes war für meine Zwecke eine Länge von 8 m zu brauchen. Ich konnte Nernstlampen, eine kleine Bogenlampe und eine Quarzquecksilberbogenlampe von Heräus benutzen. Meine Versuche wurden in der Hauptsache mit den ersteren gemacht, die für physiologische Zwecke besonders brauchbar sind. Wo stärkere Beleuchtung nötig war, leistete mir die Quecksilberlampe wegen ihrer unbeschränkten Brenndauer (bei Bogenlampen müssen Kohlen gewechselt werden) und ihres Reichtums an wirksamen Strahlen gute Dienste, obgleich sie meine Erwartungen insofern enttäuschte, als ihre Intensität für negative Krümmungen viel zu gering war. Da die stärkst brechbaren Strahlen stark schädigen, muß man mindestens eine Glasplatte zwischenschalten.

Als pflanzliches Material wurden Keimlinge verwendet, die von Tag zu Tag frisch kultiviert werden mußten. Die Samen kamen zum Keimen auf feuchtes Fliespapier unter eine Glocke. Ich legte eine umgekehrte Kristallisierschale auf einen Teller und auf diese eine Filterpapierscheibe, von der ein Streifen in das Wasser des Tellers hing. *Avena, Brassica, Panicum* und andere keimten so sehr gleichmäßig innerhalb von zwei bis drei Tagen. Darauf wurden sie mit der Pinzette in kleine Löcher sehr fein gesiebter Erde in Töpfchen piquiert, etwas verschüttet, gut feucht gehalten und entweder ins Dunkle gestellt oder belichtet. In zwei weiteren Tagen waren so die meisten Keimlinge zum Versuch fertig, so daß die ganze Entwickelung von der ersten Keimung an nur vier bis fünf Tage dauerte.

Die im Dunkeln zu ziehenden Pflänzchen kamen unter große Pappstürze in ein besonderes, gut ventilierbares, verdunkeltes Zimmer ohne Gasleitung. Die, welche am Licht kultiviert werden sollten, wurden an vertikaler Achse rotiert, um vorzeitige Krümmung auszuschließen. Das geschah entweder in dem Versuchsgewächshaus des Institutes, das sich auf dem Dache befindet und Oberlicht hat, oder bei künstlicher Beleuchtung. Als Rotationsapparate standen mir zwei Pfeffersche Klinostaten zur Verfügung. Wollte ich aber gleichzeitig eine größere Anzahl von Töpfchen in verschiedenen Entfernungen von der Lampe rotieren lassen, so reichten sie nicht aus. Ich benutzte dann einen kleinen Nebenapparat, der sich leicht anfertigen läßt (Fig. IV und V). Es kam darauf an, von der Klinostatenachse aus weitere Achsen mit Tellern zur Aufnahme von Töpfchen drehen zu lassen. Um ein sicheres Funktionieren zu gewährleisten, war eine geringe Reibung dieser Achsen, sowie eine starke Friktion der zu verwendenden Schnurscheiben Bedingung, damit bei der langsamen Rotation kein toter Gang einträte. Ich erreichte das in der Weise, daß ich als Schnurscheiben flache Korke mit eingefeilter Rinne benutzte, von denen der eine unter dem Teller

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

des Klinostaten, zwischen diesem und der Schraube, die ihn an der Achse befestigt, saß (Fig V). Der andere, mit ihm durch einen Wollenfaden als „Treibriemen“ verbundene, war auf der zu drehenden Achse mit Siegellack angekittet. Als Achsen wurden Glasstäbe benutzt, die unten zugespitzt waren und sich in zwei kurzen Glasröhrchen drehten, von denen das untere rund zugeschmolzen war, so daß die Spitze des Glasstabes auf einer Glasunterlage ruhte. Die Glasröhrchen waren ihrerseits mit Siegellack in einem Holzrahmen befestigt, der sich leicht in einem Stativ einklemmen ließ. Die

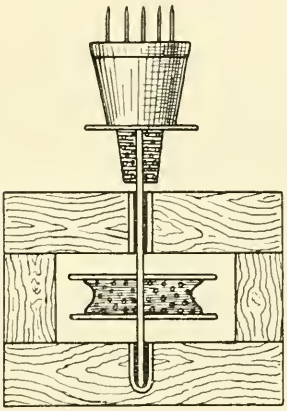


Fig. IV.

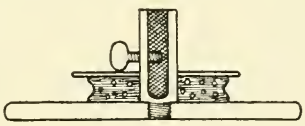


Fig. V.

Glasachsen trugen oben einen Kork mit angesiegeltem Pappteller für die Blumentöpfchen. Wurden sie mit etwas Vaseline geschmiert, so drehten sie sich so leicht, daß jeder Klinostat zwei davon drehen konnte, so daß ich gleichzeitig in sechs Entfernungen von der Lampe Pflänzchen rotieren lassen konnte.

Auf diese Weise ist es möglich, von gewissen Pflanzenarten, wie *Avena, Sinapis, Brassica, Panicum,* sehr gleichmäßig wachsendes und reagierendes Material zu erzielen, da man sowohl unter den gekeimten Samen als auch später vor Verwendung der Töpfe eine Auslese der krummen oder zurückgebliebenen Exemplare vornehmen kann. Natürlich sind nicht alle gut heliotropischen Keimlinge für die verschiedenen Zwecke brauchbar, die eine Art zeichnet sich durch diese, die andere durch jene Eigenschaft aus, so daß man von Fall zu Fall prüfen und wählen muß. Im folgenden seien dazu einige Anhaltspunkte gegeben.

Von *Cruciferen* reagiert, soweit ich sie geprüft habe, *Brassica Napus* am schnellsten, etwas schlechter *Lepidium sativum* und *Sinapis alba. Brassica* hat außerdem eine sehr tiefe Unterschiedsschwelle, so daß bei zweiseitiger Beleuchtung eine scharfe Scheitelung entsteht (Nathansohn und Pringsheim *19*). Dagegen ist unter Umständen die spontane Nutation, wie bei allen verwendeten dicotylen Keimlingen, störend; erstens weil sie

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

zu Verwechslungen Anlaß geben kann und daher alle Keimlinge die Flankenorientierung haben müssen (Wiesner *30* I, 36), zweitens weil bei seitlicher Belichtung unter Rotation Beschattung eintritt, die Krümmungen zur Folge hat.

Von *Gramineen* ist *Avena sativa* den anderen Getreidearten durch seine kurze Reaktionszeit überlegen. Die Unterschiedsschwelle ist höher als bei *Brassica,* so daß bei zweiseitiger Beleuchtung keine Scheitelung entsteht. Dafür reagieren junge Keimlinge fast ohne individuelle Differenzen, sind physiologisch ringsgleich, haben etioliert wie ergrünt eine gut brauchbare Gestalt und sind gegen Eingriffe relativ unempfindlich (Rothert *26*, 64 und Fitting *8*, 179).

Phalaris, das von Darwin so viel benutzt wurde, konnte ich nie brauchen, weil es im Dunkeln sehr bald (wie später auch *Avena*) sein Hypocotyl entwickelt, das heliotropisch wie geotropisch ganz unempfindlich zu sein scheint, so daß die Keimlinge stark gekrümmt waren, oft fast auf der Erde lagen [1]).

Panicum miliaceum zeichnet sich bekanntlich durch die Trennung von Perzeptions- und Aktionszone aus und reagiert rasch und gleichmäßig, wenn auch nicht so rasch wie *Avena,* hinter der es auch durch seine große Zartheit zurücksteht, wie dadurch, daß es am Licht sein so schön reagierendes Hypocotyl kaum entwickelt, so daß sich nur die Spitze des Cotyledons krümmen kann.

Unter den *Papilionaceen* ist *Vicia sativa* im allgemeinen am brauchbarsten, besser als *Ervum Lens* und *Pisum sativum* sowie die anderen *Vicia*-Arten (für letztere O. Richter *25*, 11), besonders wegen der schnellen Reaktion, der niedrigen Reizschwelle und der sehr beeinflußbaren Stimmung; sie ist aber wegen langsamen Wachstums, starker Nutation und besonders wegen ihrer Empfindlichkeit gegen Verunreinigungen der Luft (Richter *25*) weniger brauchbar als die *Gramineen* und *Cruciferen.*

Ipomoea wiederum ist von den kräftigeren Keimlingen bei geradem Wuchs das empfindlichste und ein sehr gutes Objekt, das überall Verwendung finden sollte, wo die zarteren Pflanzen Schwierigkeiten bieten.

Für meine Zwecke war *Avena* am besten, und zwar vor allem wegen seiner gleichmäßigen Reaktionszeit. Da man nämlich die Stärke der heliotropischen Reizung nicht direkt messen kann, ist man auf äußerlich erkennbare Merkmale angewiesen. Die Messung des Ablenkungswinkels kam für meine Zwecke nicht in Betracht, da in der hierzu nötigen langen Belichtungszeit eine Veränderung der Stimmung durch die angewandte

[1]) Möglicherweise haben wir hier ein Objekt, das im Sinne von O. Richter (*25*, 1) empfindlich gegen den Einfluß der Laboratoriumsluft ist. Eigene Versuche mit *Vicia sativa* zeigten mir übrigens in Ergänzung der seinen, daß es eine Spannung des schädlichen Dampfes gibt, wo der Geotropismus stärker als der Heliotropismus geschädigt wird. Bei höherer Dampfspannung erlischt auch dieser noch vor dem Wachstum.

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

Lichtquelle selbst erfolgt wäre. Das war bei Verwendung der Reaktionszeit als Maß, wie man sehen wird, nicht so störend, daß es meine Schlußfolgerungen unmöglich gemacht hätte. Die Messung der Perzeptionszeit erwies sich auch als nicht so zweckmäßig, schon wegen der zur Beobachtung unvermeidlichen Belichtung und wegen der längeren Dauer der Versuche. Die Resultate bestätigten die Richtigkeit meiner Wahl.

Im Dunkeln und am Licht gewachsene Keimlinge.

Seit langem ist bekannt, daß es positiv und negativ heliotropische Pflanzen gibt, das heißt solche, die sich nach der Lichtquelle hin, und solche, die sich von ihr fortbewegen. Später wurde gefunden, daß ein und dieselben Pflanzen sich je nach der Lichtintensität verschieden verhalten können, indem starkes Licht negativen, schwächeres positiven Heliotropismus hervorruft (N. J. C. Müller *17* und Oltmanns *20*).

Beginnt man die Prüfung mit ganz schwachem Licht, so findet keine Krümmung statt bis die Intensität soweit gesteigert ist, daß die Reizschwelle überschritten wird. Von da an nimmt die Stärke der Reaktion zunächst stetig zu, die Reaktionszeit ab, bis zum sogenannten Optimum des Heliotropismus. Auf diesem bleiben beide bei weiterer Steigerung der Lichtintensität eine Zeitlang konstant, um sich bei weiterer Steigerung im umgekehrten Sinne zu verändern, so daß schließlich ein Zustand erreicht wird, wo die Reaktion so lange ausbleibt, daß es den Anschein hat, als wäre die Pflanze indifferent gegen Licht. Bei noch intensiverer Beleuchtung setzt die negative Krümmung erst schwach, dann stärker ein. Das ist die bis jetzt erreichte Grenze[1]) Kurve I.

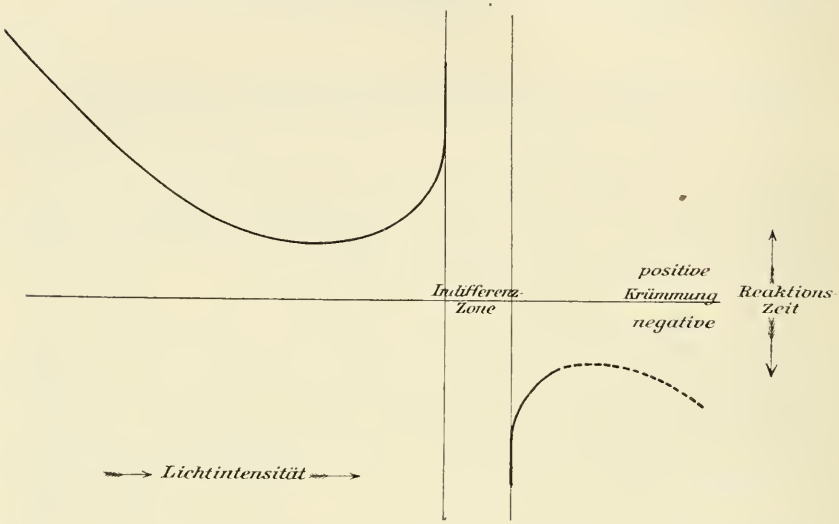
Was die Lage der Kurvenwendepunkte betrifft, so ist zu sagen, daß kürzeste positive Reaktionszeit für empfindliche heliotropische Keimlinge, wie *Avena, Brassica, Panicum,* etwa in 500 cm Entfernung von einer Nernstlampe erreicht ist, daß bei etwa 200 cm die Reaktionszeit wieder zunimmt und daß die Umkehr zur negativen Krümmung nur mit einer

[1]) Jost (*11*, 572) vervollständigt diese so zustande gekommene Kurve der Reaktion bei verschiedener Lichtintensität willkürlich, indem er annimmt, daß mit noch steigender Lichtintensität auch die negative Krümmung ein Maximum erreicht, um jenseits wieder abzusinken. Praktisch dürfte die Anwendung so hoher Lichtintensität bei Keimlingen ohne Schädigung nicht möglich sein. Auch die bei niedrigerer Intensität schon negativ reagierenden phototaktischen Organismen werden für diese Frage kaum brauchbar sein, weil sie gegen starkes Licht noch empfindlicher sind. Immerhin wäre es denkbar, daß man Material fände, mit dem derartige Versuche gelängen. Rein theoretisch, wie Jost das will, kann man darüber kaum etwas aussagen; besonders da die Maximumkurve für die positiven Reaktionen nicht so einfach zustande kommt (wie ich zeigen werde), daß man daraus den Schluß ziehen könnte, die negativen Reaktionen bildeten ebenfalls eine solche. Im Gegenteil, das ist sehr unwahrscheinlich!

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

starken Bogenlampe zu erreichen ist. Genauere Maße anzugeben ist leider nicht möglich, da wir keine Methode haben, die heliotropische Wirksamkeit einer Lichtquelle in einer bestimmten Einheit auszudrücken[1]). Auch die obigen Angaben haben nur eine beschränkte Gültigkeit, da die Kardinal-

Kurve I.



punkte für verschiedene Pflanzenarten — abgesehen von individuellen Schwankungen — bei verschiedenen Helligkeiten liegen. Wir werden sehen, daß ihre Lage aber auch bei derselben Spezies durch äußere Einflüsse, und zwar vor allem durch Beleuchtung, gesetzmäßig verschiebbar ist. Den inneren Zustand, der die Lage der Kardinalpunkte bei einer Pflanzenart bestimmt, nennt man die heliotropische Stimmung. Die Veränderung dieser inneren Disposition zeigt sich also in einer Verschiebung des Helligkeitsgrades, bei dem die Reizschwelle, das Optimum, die Indifferenzzone, die negative Reizschwelle liegen. Diese aber sind, wie gesagt, nur die Wendepunkte derjenigen Kurve, die die Intensität und Richtung der Reaktion bei verschiedenen Helligkeiten darstellt. Diese Kurve bekommt man am einfachsten, wenn man als Abszissen die Entfernungen von einer Lichtquelle, als Ordinaten die Reaktionszeiten oder, da diese an zwei Punkten ∞ werden, deren reziproke Werte einträgt. Man sieht dann leicht ein, daß mit einer Veränderung der Stimmung nicht nur die Reizschwelle, sondern die ganze Kurve verschoben werden muß, und mit dieser auch die Reaktionszeiten bei irgend welchen bestimmten Lichtintensitäten. Denkt man sich zwei so gegeneinandre verschobene Kurven in dasselbe Koordinatensystem eingetragen,

[1]) Bekanntlich kann man weder photometrisch, noch aktinometrisch, noch bolometrisch die Stärke der Strahlen messen, die die heliotropische Reaktion bewirken.

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

so wird sich ein absteigender Ast der einen mit einem aufsteigenden der anderen schneiden, so daß an einer Stelle die eine, an der anderen die andere höherliegende Punkte berührt. Ins Tatsächliche übersetzt bedeutet das, daß bei einer niedrigeren Lichtintensität die niedrig gestimmten, bei einer hohen aber die hochgestimmten schneller reagieren werden. Also kann die Reaktionszeit bei einer gewissen Helligkeit, mit Vorsicht angewendet, als Indizium der Stimmung gelten.

Es ist klar, daß die erste technische Vorbedingung für derartige Versuche ein möglichst gleichmäßig reagierendes Material, die zweite eine möglichst große Verschiebung der Kurven durch Veränderung der Stimmung ist. Außerdem war es nötig, eine bestimmte Stimmung als Ausgangspunkt zu benutzen. Dazu eignen sich am besten Keimlinge, die überhaupt nie am Licht gewesen sind, denn diese lassen sich an „Empfindlichkeit", d. h. an niedriger Lage der Reizschwelle und damit der ganzen Reaktionskurve nicht übertreffen. Durch Beleuchtung wird ihre Stimmung nach Wunsch erhöht.

Um die für feinere Untersuchungen geeignetste Pflanzenart herauszufinden, wurden für die ersten Versuche eine große Anzahl von Pflanzenkeimlingen, die als heliotropisch empfindlich bekannt sind, verwendet: Von Cruciferen *Sinapis alba, Brassica Napus* und *Lepidium sativum,* von Papilionaceen *Ervum Lens* und *Vicia sativa,* von Gramineen *Panicum miliaceum, Avena sativa, Phalaris canariensis* und *Secale cereale*, ferner *Ipomoea purpurea* und *Helianthus annuus.*

Diese Versuche wurden in der Weise angestellt, daß in den Lichtkegel der Laterne paarweise in verschiedenen Entfernungen je ein am Licht und ein im Dunkeln kultivierter Topf mit Keimlingen kam. Alle verwendeten Pflanzenarten zeigten, wenn auch nicht gleich deutlich, dieselbe Erscheinung. Bei geringer Lichtintensität reagierten, wie zu erwarten, die etiolierten Keimlinge schneller als die am Licht gewachsenen, in der Nähe der Lampe war das Verhältnis umgekehrt. Das entspricht dem oben über die Verschiebung der Kurven gesagten.

Sehen wir ein Beispiel genauer an. In Tabelle 1 sind für *Brassica Napus* die Beginne und das Fortschreiten der Reaktion in verschiedener Helligkeit, einerseits für am Licht, andrerseits für im Dunkeln gewachsene Pflanzen eingetragen. Der Beginn der Reaktion wird außerdem durch die ausgezogenen Linien markiert. Besonders wenn man diese beachtet, ergibt sich ohne weiteres das Resultat, daß die am Licht gewachsenen Keimlinge zuerst in der Nähe der Lampe zu reagieren beginnen und die Reaktion nach hinten fortschreitet, daß dagegen bei den aus dem Dunkeln kommenden die Krümmung etwas später in der Ferne einsetzt und nach vorn vorschreitet. Bei mittlerer Helligkeit findet die Reaktion bei beiden Arten von Keimlingen etwa gleich schnell statt.

Das entspricht vollkommen dem oben über die Kreuzung der gegeneinander verschobenen Kurven gesagten, ja die ausgezogenen Linien, die

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

Tabelle I.

Brassica Napus.

A am Licht } gewachsen.
B im Dunkeln }

≂ keine Reaktion
+? erster Beginn
\+ deutliche Reaktion
++ stärkere "
+++ starke "

Zeit in Minuten		Entfernung von der Lampe in Zentimetern					
Beginn 3^{05}		20	40	70	140	180	220
35	A	3+1≂	≂	≂	≂	≂	≂
	B	≂	≂	≂	≂	≂	≂
45	A	3++1≂	3+?1≂	1+2≂	≂	≂	≂
	B	≂	≂	≂	≂	≂	3+?1≂
55	A	3++1+	3++1+	2+1≂	≂	≂	≂
	B	≂	≂	≂	2+1≂	3+1≂	3++1≂
70	A	4++	4++	3++	≂	≂	≂
	B	2+?2≂	≂	2+	2++1+?	2++2+	3++1+?
85	A	4+++	4++	3++	≂	≂	≂
	B	3+1≂	≂	3++	2+++1+	4++	3++1+
100	A	4+++	4+++	3+++	3+?1≂	≂	≂
	B	4+	1+?3≂	3+++	3+++	4+++	4+++
115	A	4+++	4+++	3+++	3+1≂	≂	≂
	B	4+	2+2≂	3+++	3+++	4+++	4+++
145	A	4+++	4+++	3+++	4+	≂	≂
	B	4+	2++2+	3+++	3+++	4+++	4+++

Die Linien – – – und ····· bedeuten den Beginn der Reaktion.

die Reaktionsbeginne begleiten, deuten den Verlauf der Kurven in der Nähe des Schnittpunktes ohne weiteres an. Da, wo sich der ab- und der aufsteigende Ast schneiden, findet die Reaktion gleichzeitig statt, bei größerer Helligkeit reagieren die am Licht gewachsenen, bei geringer die aus dem Dunkeln kommenden schneller.

Aber noch ein anderes, nicht ohne weiteres vorauszusagendes Resultat ergibt sich im Zusammenhang mit dem erwähnten: Da, wo die Reaktionszeit für die niedrig gestimmten Pflanzen schon wieder zuzunehmen beginnt, ist sie für die hochgestimmten noch im Abnehmen begriffen, und zwar bis zu viel größeren Lichtintensitäten. So sind für die letzteren die kürzesten Reaktionszeiten zu konstatieren, wie das auch aus den ausgezogenen Linien in den Tabellen hervorgeht. Für die Konstruktion der Kurven ergibt sich daraus, daß die nach größerer Helligkeit verschobene auch einen höheren Gipfel hat.

Also werden, entgegen einer weit verbreiteten Ansicht, die absolut geringsten Reaktionszeiten bei solchen Pflanzen gefunden, die am Lichte gewachsen sind, und sie nehmen bis zu viel höherer Intensität ab als man bisher geglaubt hat, vorausgesetzt, daß die Stimmung der verwendeten

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

Tabelle II.

Sinapis alba.

Zeit in Minuten		Entfernung von der Lampe in Zentimetern					
Beginn 10^{35}		20	40	70	140	180	340
40	A	3+? 1∾	∾	∾	∾	∾	∾
	B	∾	∾	∾	∾	∾	∾
45	A	3+1∾	2+2∾	∾	∾	∾	∾
	B	∾	∾	∾	1+?3∾	2+?2∾	∾
60	A	4+	3+1∾	1+3∾	1+?3∾	∾	∾
	B	∾	1+?3∾	2+3∾	2+2∾	3+1∾	4+
75	A	4++	3++1+	1+3+?	1+3∾	∾	∾
	B	1+?3∾	3+1∾	3+2+?	2+2∾	3++1+?	3++1+
90	A	4++	3++1+	3+1+?	2+2+?	∾	∾
	B	4+	3++1+?	3++2+	2++2+?	3++1+	3++1+
115	A	4++	4++	4+	4+	4+	∾
	B	4++	3++1+	5++	3++1+	4++	4+++
145	A	4+++	4++	4+	4+	4+	∾
	B	4++	3++1+	5++	3++1+	4++	4+++

Keimlinge hoch genug ist. Diejenige Lichtintensität, bei der etiolierte Keimlinge am schnellsten reagieren, bezeichnete Wiesner (*30*, 38) als Optimum. Wir sehen, daß da nur ein relatives Maximum vorliegt. Die Reaktionszeit bei dieser „optimalen" Intensität ist nach Wiesner für *Vicia sativa* (*30*, 37) 60—70 Minuten, nach Czapek (*2*, 9) für *Avena sativa* ebenfalls 60—70, nach eigenen Versuchen 45—50 Minuten. Ich fand für erstere 20—25, für letztere 25—30 Minuten, wenn ich am Licht gewachsene Keimlinge in 30 cm Entfernung vom Auerstrumpf aufstellte. Für die Verwendung der Reaktionszeiten als Maß der Reizstärke ergibt sich daraus, daß ihre Längen bei am Lichte gewachsenen Pflanzen in weiteren Grenzen variieren, als bei etiolierten. Denn bei solchen Versuchen kommt es hauptsächlich auf die Intensitäten an, wo für etiolierte Pflanzen die Reaktionszeit schon wieder zunimmt, sodaß man aus ihrer Länge nicht schließen kann, auf welcher Seite vom Gipfel der Kurve man sich befindet. Außerdem zieht sich dieser Gipfel ziemlich lang hin, sodaß die Reaktionszeit bei verschiedenen Helligkeiten nahezu konstant wird. Das fällt fort, sobald man höher gestimmte Pflanzen nimmt, die also für viele Zwecke vorzuziehen sein dürften. Allerdings müssen sie durch Rotation vor einer konstanten Lichtquelle vorbereitet werden.

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

Einfluß kurzer Vorbeleuchtung.

Um den Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung genauer zu präzisieren, mußte ich erstens die Dauer, zweitens die Stärke der Einwirkung des Lichtes variieren. Vor allem liegt die Frage nahe, ob der konstatierte Unterschied zwischen im Hellen und im Dunkeln gewachsenen Pflanzen ein qualitativer ist, oder ob beide Gruppen durch Übergänge verbunden sind. Bis dahin hatte ich mit Pflanzen gearbeitet, auf die das Tageslicht während der ganzen Dauer ihrer oberirdischen Entwickelung eingewirkt hatte, und die daher in ihrem ganzen Aussehen wesentlich von den etiolierten verschieden waren. Jetzt wurde der Versuch gemacht, alle Keimlinge im Dunkeln zu ziehen, und dann die eine Hälfte vor ihrer Verwendung kürzer oder länger zu belichten, während die andere bis zum Beginn des Versuches im Dunkeln blieb. Zunächst wurden einige Versuche mit Sonnenlicht als umstimmendem Faktor angestellt. Es fand sich, daß z. B. eine Vorbelichtung von einer Stunde, nach der die so behandelten Pflanzen sich äußerlich in nichts von den im Dunkeln gebliebenen unterschieden, genügte, um im heliotropischen Verhalten Differenzen hervorzurufen, die denen der ganz am Licht erzogenen Pflanzen gleichkamen. Nun ging ich mit der Beleuchtungszeit herunter bis auf 10 Minuten und fand, daß auch das schon genügte, um die Reaktionszeit in der Nähe der Auerlampe zu verkürzen. Aus diesem Befunde geht hervor, daß die Stimmung der lichtempfindlichen Pflanze mit bedeutend größerer Schnelligkeit den Veränderungen der Beleuchtung folgt als man früher glaubte.

Um genauere Resultate zu bekommen, mußte ich nicht nur die Dauer, sondern auch die Stärke der Vorbelichtung in der Hand haben. Deshalb benutzte ich auch hierfür die Lichtquellen, die die Reaktion hervorriefen, indem ich die Pflanzen vor ihnen in der oben beschriebenen Weise (p. 271) rotieren ließ. Es fragte sich aber, welche Lichtintensität man wählen sollte. Nun ist sicher der einfachste Fall der, daß die durch die Vorbelichtung erreichte Stimmung auch während der Perzeption erhalten bleibt, denn, wie Pfeffer (*23*, 627) mit Recht betont, findet eine „Abschwächung der Sensibilität“ schon durch den tropistischen Reiz selbst statt — falls nämlich im Dunkeln gewachsene Pflanzen genommen werden. Nimmt man aber Keimlinge, die vor der Reaktion in der betreffenden Lichtintensität rotiert worden sind, so kann keine Umstimmung mehr erfolgen.[1])

Es wurde also dieselbe Lichtintensität zur Vorbelichtung wie zur Reaktion verwendet, und zwar interessierte mich zunächst das Verhalten bei solchem

[1]) Pfeffer (*23*, 627) nimmt allerdings eine verschiedene Wirkung der diffusen und der tropistischen Inanspruchnahme auf die Stimmung an. Was man unter diffuser Einwirkung zu verstehen hat, ersieht man aus der Anmerkung, es ist allseitig ganz gleiche Wirkung des Tropistikums. Diese ist beim Licht nicht zu erreichen. Sucht man sie durch Rotation zu ersetzen, so findet man denselben Einfluß auf die Stimmung wie bei einseitiger Inanspruchnahme.

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

Licht, das eine, gegenüber der optimalen, verlängerten Reaktionszeit bewirkte, also das auf dem absteigenden Ast der Kurve für etiolierte Pflanzen liegende.

Die Versuche wurden so angestellt, daß immer ein Topf mit *Avena*-Keimlingen in der Nähe der Auerlampe, wo die Reaktionszeit 60 Minuten (gegenüber 45 Minuten in größerer Entfernung) betrug, 15, 10, 5 Minuten rotiert wurde, darauf ein zweiter aus dem Dunkeln daneben gestellt und der Klinostat angehalten wurde. Fünf Minuten war das kürzeste Zeitmaß, mit dem ich operierte, auch die Prüfung der Reaktionen fand nie häufiger als alle 5 Minuten statt. Schon so kurze Vorbelichtung hatte einen merklichen Effekt, und zwar wurde die Reaktionszeit unter diesen Umständen um genau so viel verkürzt, wie die Dauer der Vorbelichtung betragen hatte. Wurde also 15 Minuten vorbelichtet, so reagierten die Keimlinge in 45 Minuten, während die Vergleichspflanzen 60 Minuten brauchten, wurde 10 Minuten vorbelichtet, so betrug die Reaktionszeit 50 Minuten u. s. f.

Ich stellte darauf die Versuche so an, daß beide Töpfe gleichzeitig exponiert wurden, und der eine die erste Zeit rotierte, während der andere ruhig stand. Dabei suchte ich die obere Grenze der Vorbelichtungszeit festzustellen, die noch reaktionsverkürzend wirkt. Es fand sich, daß beide Töpfe gleichzeitig reagierten, wenn ich nicht länger als 25—30 Minuten rotieren ließ. Die eigentliche Reaktionszeit wurde so von 60 auf 35—30 Minuten verkürzt.

Nachdem ich vorher gefunden hatte, daß die Reaktionszeit durch Erhöhung der Stimmung herabgesetzt werden kann, ließen diese Resultate nur eine Deutung zu, daß nämlich der erste Teil der verlängerten Reaktionszeit bei starkem Licht nur der Erhöhung der Stimmung dient, und daß während dieser Zeit die Richtung der Beleuchtung ohne Bedeutung ist. Die Verzögerung der Reaktion niedriggestimmter Pflanzen bei hellem Licht rührt also daher, daß eine gewisse Zeit gebraucht wird, um die Stimmung auf eine Höhe zu bringen, wo tropistische Reizung stattfindet. Bis dahin sind die Pflanzen indifferent gegen die Lichtrichtung, wie in der eigentlichen Indifferenzzone, die den Übergang vom positiven zum negativen Heliotropismus vermittelt. Die Indifferenz gegen so starkes Licht muß sich also nur durch ihre Dauer von jener unterscheiden, die den ersten Teil der scheinbaren Reaktionszeit bei supraoptimaler Beleuchtung (im Sinne Wiesners) einnimmt.

Die Indifferenz gegen die Richtung der Beleuchtung während des ersten Teiles der verlängerten Reaktionszeit wurde noch auf eine andere Weise geprüft. Die Vorbelichtung wurde nämlich in entgegengesetzter Richtung als die Reaktion bewirkt, und zwar so, daß ruhig vor der Lampe stehende Keimlinge mit solchen verglichen wurden, die nach einer gewissen Zeit (im Maximum 25 Minuten) um 180° gedreht wurden. Auch diese Umkehrung wirkte nicht verzögernd auf die Reaktion ein. Es ergab sich also das scheinbar so merkwürdige Resultat, daß eine Beleuchtung von der Hinterseite eine Verkürzung der Reaktionszeit bewirkte.

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

Wir können demnach die verlängerte (scheinbare) Reaktionszeit in folgende Phasen auflösen: Ein Keimling mit niedriger Stimmung wird hell beleuchtet. Es findet keine tropistische Reizung statt, die Pflanze ist heliotropisch indifferent. Aber das Licht ist nicht ohne Wirkung, die Stimmung steigt. Dadurch fällt die gleichbleibende Beleuchtung schließlich in den Helligkeitsbereich, der positive Krümmung auslöst.

Ähnlich verhält sich die Sache mit der verlängerten Reaktionszeit am Licht gewachsener Pflanzen bei niedriger Lichtintensität. Da ihre Stimmung und somit die Schwelle hoch ist, wird sie vom Reiz zunächst nicht erreicht. Aber die Stimmung sinkt, und damit auch der Schwellenwert, sodaß schließlich Reizung und Krümmung, wenn auch beträchtlich verzögert, stattfinden. Auf diese Weise kommt es zu Stande, daß hoch gestimmte Pflanzen bei niedriger Intensität langsamer reagieren als niedrig gestimmte, daß also am Licht gewachsene Keimlinge „unempfindlicher" gegen schwaches Licht sind. Daß sie überhaupt schließlich reagieren, hat seine Ursache darin, daß die Stimmung nicht auf der Höhe bleibt, die sie einmal erreicht hat, falls die Pflanze ins Dunkle oder in schwächere Beleuchtung kommt; sondern sich nach unten ebenso wie nach oben entsprechend den Bedingungen verändert. Doch bleibt immer eine Nachwirkung früherer Beleuchtung bestehen, die sich darin zeigt, daß von einer einmal beleuchteten Pflanze eine gewisse Stimmungshöhe schneller erreicht wird, auch wenn sie dazwischen im Dunkeln war. Darauf weist auch schon Oltmanns hin (*21*, 12). Meine Versuche hierüber berechtigen noch nicht zu exakteren Schlüssen, da mit der Komplikation die Schwierigkeit steigt.

Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen.

Ich setzte oben auseinander, daß es zur Erlangung möglichst einfacher Verhältnisse zweckmäßig sei, dieselbe Lichtintensität zur Vorbelichtung wie zur Reaktion zu verwenden. Dabei ergab sich, daß bei einer Differenz zwischen Stimmungshöhe und Beleuchtungsstärke erst nach einer gewissen Umstimmungszeit die tropistische Perzeption oder heliotropische Polarisation (Fitting *8*, 240) einsetzt. Nun ist aber vorauszusehen, daß zu dieser Zeit die Stimmung noch nicht die der Beleuchtung entsprechende Höhe erreicht haben wird. Um Konstanz der Stimmungshöhe zu bekommen, wird eine längere Belichtung nötig sein, da die Perzeption schon einsetzen wird, wenn die Pflanze das Gebiet der Indifferenz überwunden hat.

Beleuchten wir nun unsere Keimlinge unter Rotation längere Zeit mit derselben Lichtintensität, bis wir uns überzeugt haben, daß keine Veränderung der Stimmung mehr eintritt, daß sie also der Helligkeit entsprechend eingestellt ist, so bekommen wir eine Reaktionszeit, die vor den anderen das voraus hat, daß während der Perzeption keine Umstimmung stattfindet. Ich nenne sie die „normale Reaktionszeit".

Sie ist nicht zu verwechseln mit der eigentlichen Reaktionszeit niedrig gestimmter Pflanzen bei hellem Licht, die wir erhalten, wenn wir von der

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

(scheinbaren) verlängerten Reaktionszeit den Teil abziehen, der zur Erhöhung der Stimmung nötig ist. Letzterer ist ebenfalls verschieden von der „Akkomodationszeit", die verstreicht, ehe Konstanz der Stimmung eintritt. Normale Reaktionszeit und Akkomodationszeit können nur durch weitere Experimente gefunden werden. Vorauszusehen ist nur soviel, daß normale Reaktionszeit und eigentliche Reaktionszeit eine gewisse Proportionalität haben werden und daß erstere kürzer sein wird. Von der Akkomodations- und Umstimmungszeit wird ähnliches gelten, erstere wird länger sein, und man kann vorhersagen, daß beide mit zunehmender Stimmungsdifferenz wachsen werden.

Stellt man dementsprechende Versuche an, so zeigt sich, daß die normale Reaktionszeit bei starkem Licht nur wenig kürzer ist als die eigentliche Reaktionszeit aus dem Dunkeln kommender Pflanzen. In einem Falle war die scheinbare Reaktionszeit 60 Minuten, von denen man die ersten 25 bis 30 Minuten rotieren lassen konnte, ohne Verspätung der Krümmung hervorzurufen, so daß also die eigentliche Reaktionszeit 30—35 Minuten betrug. Die normale Reaktionszeit war 25—30 Minuten. Der Stimmungsbereich, innerhalb dessen Perzeption stattfindet, ist also sehr eng, denn diese setzte erst etwa fünf Minuten vor Erreichung der vollen Stimmungshöhe ein.

Da, wie oben gezeigt wurde, niedrig gestimmte Pflanzen bei niedriger Lichtintensität, und hochgestimmte bei hoher am schnellsten reagieren, so liegt der Schluß nahe, daß jede Pflanze bei der Lichtintensität am schnellsten reagiert, auf die sie gestimmt ist. Schon aus den bisher mitgeteilten Versuchen sind Argumente hierfür zu entnehmen. In 30 cm von der Auerlampe reagierten *Avena*-Keimlinge, die am Sonnenlicht gewachsen, also hochgestimmt waren, nach 35 Minuten, solche, die im Dunkeln gewachsen waren, nach 45 Minuten und solche, die an Ort und Stelle rotiert worden waren, nach 25—30 Minuten, also am schnellsten. Um meine Annahme aber zur Gewißheit zu machen, mußten noch zahlreiche Versuche mit kleineren Intensitätsintervallen gemacht werden. Sehr klein konnten sie der individuellen Differenzen wegen nicht werden. Soweit das aber bei physiologischen Fragen erwartet werden kann, fielen die Versuche bestätigend aus. Sie wurden so angestellt, daß ich Töpfe in drei Entfernungen von der Lampe rotieren ließ, dann alle in der mittleren aufstellte und die Reaktionszeit beobachtete. Es fand sich, daß die aus größerer sowohl wie die aus geringerer Entfernung langsamer reagierten als die, welche an Ort und Stelle geblieben waren. Daraus ergibt sich mit Sicherheit der Satz: Die normale Reaktionszeit ist die kürzeste, die bei der betreffenden Lichtintensität überhaupt möglich ist[1]).

Dadurch gewinnt die normale Reaktionszeit eine neue Bedeutung. Sie entspricht am klarsten der Reizstärke des betreffenden Lichtes, weil sie

[1]) Ich will natürlich nicht behaupten, daß Licht, welches von der Stimmungshöhe nach unten oder oben ein wenig abweicht, nicht dieselbe Reaktionszeit bewirken könnte: nur eine kürzere ließ sich niemals nachweisen.

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

erstens der Reaktion ohne Stimmungsänderung entspricht, zweitens die kürzeste von allen ist und drittens nur gerade bei einer Lichtintensität (oder einem kleinen Intervall) zu finden ist. Denn die normalen Reaktionszeiten bilden eine Kurve ohne Wendepunkt im Gegensatz zu denen etiolierter Pflanzen, wo jede zwei verschiedenen Helligkeiten entspricht, einer hohen und einer niedrigen. Nach dem, was oben (p. 276) über den Unterschied des Verhaltens im Dunkeln und am Licht gezogener Pflanzen gesagt wurde, muß ja die normale Reaktionszeit ebenso wie die gleichmäßig hochgestimmter Pflanzen bis zu viel höherer Helligkeit abnehmen als dem sogenannten Optimum für im Dunkeln gezogenene Pflanzen entspricht, und zwar bis an die durch das Wesen der Reaktion gezogene Grenze.

Daher war es von Interesse, die normalen Reaktionszeiten für verschiedene Lichtintensitäten festzustellen und die so entstandene Kurve mit der für etiolierte Pflanzen zu vergleichen. Das dürfte schon deshalb einen gewissen Wert haben, weil es sich vielleicht manchmal als zweckmäßig erweisen wird, zur Vermeidung der Störungen, die sich bei physiologischen Arbeiten aus der Umstimmung ergeben, solche Pflanzen zu verwenden, die unter Rotation an die betreffende Lichtintensität „gewöhnt" worden sind.

Ich habe vor einer Nernstlampe die normalen Reaktionszeiten in verschiedenen Entfernungen gemessen. Um sicher zu sein, daß die benutzten *Avena*-Keimlinge wirklich die entsprechende Stimmungshöhe erreicht hatten, wurden sie mindestens zwei Stunden an der betreffenden Stelle rotiert. Stets wurden sechs Töpfe auf einmal exponiert und zu dem Zweck die im methodischen Teil beschriebene Anordnung (p. 271) benutzt. Schließlich wurden die Klinostaten zum Zweck der Reaktion angehalten und neben jeden Topf ein frischer aus dem Dunkeln gestellt, um die Reaktionszeit etiolierter Keimlinge mit der der akkomodierten zu vergleichen. Aus einer größeren Zahl von Versuchen erhielt ich Durchschnittswerte, die mit einigen Abrundungen die Kurve II ergaben. Die gefundenen Reaktionszeiten enthält Tabelle III.

Tabelle III (zu Kurve II).

Avena.

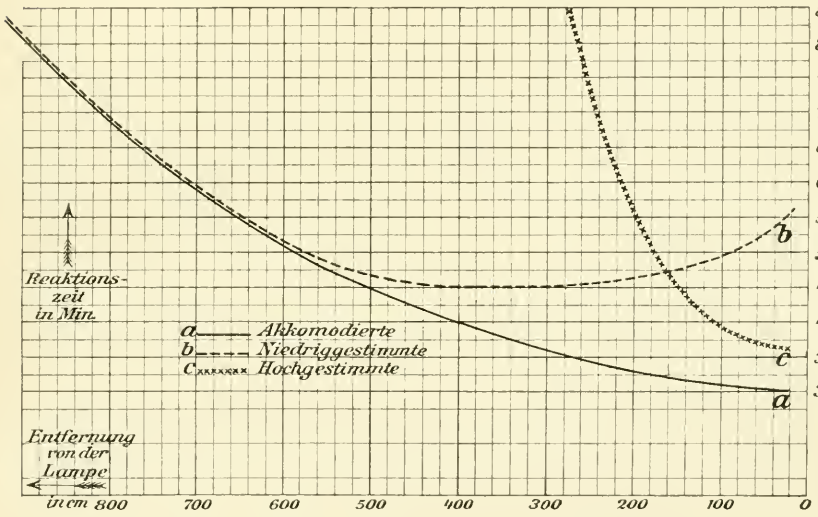
Entfernung v. d. Lampe cm	Reaktionszeiten im Dunkeln gewachsener Minuten	Durchschnitt	Reaktionszeiten am Orte vorbelichteter Minuten	Durchschnitt
30	55, 60, 55, 55—60	57	30. 30. 25	28
60	60, 40—45, 50. 50	52	30, 35—40. 25	30
90	50, 40—45, 50, 55	50	30, 35, 30, 30—35	32
120	45. 40, 50, 45, 50	46	30—35, 35, 30, 30—35	32
150	50, 50, 45. 45, 50	46	40, 35, 25, 30	32
200	55, 50. 40—45, 40	48	35. 35, 45, 30	36
300	45, 50, 45, 45. 40—45, 40	45	40, 40. 35, 30	36
400	45, 45—50. 40, 45, 55	46	50, 35. 40, 40	41
500	50, 45—50, 45, 45	48	45—50. 40—45. 40, 50, 45	45
600	50—55, 45, 55, 50	51	55, 45—50. 50	50
700	50—55, 60, 65, 55	59	60, 55—60, 65. 60	60
800	60, 80, 70, 65—70	69	70, 70, 80, 60	70

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

Man sieht, daß die normalen Reaktionszeiten mit wachsender Helligkeit stetig abnehmen, erst stärker, dann weniger, um schließlich konstant zu werden.[1]) Nach der anderen Richtung, wo die Reaktionszeiten bei sinkender Lichtintensität in höherem Maße zunehmen, ist die Grenze weiter entfernt. Sie wird durch die Reizschwelle bezeichnet, die ja nicht tiefer gehen kann, als sie bei Pflanzen ist, die im Dunkeln kultiviert wurden. Wäre der Dunkelraum, der mir zur Verfügung stand, noch länger als 8 m gewesen, so hätte ich sicher auch noch längere Reaktionszeiten als solche von 65—70 Minuten bekommen.

Damit ist nun die Kurve der nicht vorbelichteten Pflanzen zu vergleichen, die aus dem Dunkeln unmittelbar vor die Lampe kamen. Wir sehen an ihr nichts neues. Die Reaktionszeiten sind in einer gewissen mittleren Helligkeit am kürzesten und nehmen von da sowohl bei Verstärkung als auch bei Abschwächung des Lichtes zu. Von 200—500 cm Entfernung

Kurve II.



von der Nernstlampe waren sie am kürzesten und nahezu konstant, ein Umstand, der alle früheren Versuche, die Reaktionszeit als Maß der Reizstärke zu benutzen, so unsicher machte. Er rührt daher, daß zwischen 200 und 500 cm die Reaktionszeit etwa ebenso stark ab-, wie die Umstimmungszeit zunimmt. Von da überwiegt nach der einen Seite das Anwachsen der einen, nach der anderen das der anderen.

[1]) Hätte ich die Helligkeit weiter gesteigert, was bei der Nernstlampe nicht möglich war, so wäre die Reaktionszeit konstant auf derselben Höhe geblieben, die die tiefste Stelle der Kurve darstellt, da auch bei intensivstem Licht keine Abnahme mehr zu konstatieren war.

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

Wir können ohne großen Fehler den Abstand zwischen beiden Kurven als Umstimmungszeit ansehen, jedenfalls wird eine enge Proportionalität zwischen beiden bestehen. Dann sehen wir, daß die Umstimmungszeit mit wachsender Differenz zwischen der vorhandenen und der zu erreichenden Stimmung stark zunimmt. Mit sinkender Lichtintensität nimmt der Abstand zwischen beiden Kurven ab, so daß sie schließlich zusammenfallen. Das bedeutet, daß hier keine Umstimmung vor Beginn der Reaktion nötig ist, so daß also die betreffende Lichtintensität von vornherein in den tropistischen Stimmungsbezirk fällt. Der Punkt, wo beide Kurven sich vereinigen, stimmt etwa mit dem überein, wo die Reaktionszeit für etiolierte Keimlinge aufhört zu sinken, da an dieser Stelle die eben merklich werdende Umstimmungszeit anfängt auf den Verlauf der Kurve zu wirken.

Nun war noch das Verhalten hochgestimmter Pflanzen bei geringer Lichtintensität zu verfolgen. Wie ich schon bei den ersten Versuchen fand, reagieren sie langsamer als solche, die im Dunkeln kultiviert worden sind, und zwar wird die Differenz mit sinkender Lichtintensität immer größer, bis schließlich die am Licht gewachsenen um Stunden hinter den etiolierten zurückbleiben (Tabelle I und II).

Um einen etwas schärferen Ausdruck für das Verhalten hochgestimmter Pflanzen bei niedriger Lichtintensität zu bekommen, wurde vor der Nernstlampe ein Stück Kurve für die Reaktionszeiten am Sonnenlicht gewachsener *Avena*-Keimlinge bestimmt und als IIc auf Seite 283 eingetragen. Allerdings ist es aus verschiedenen Gründen, hauptsächlich aber wegen der größeren individuellen Schwankungen, weniger zuverlässig als die beiden anderen. Immerhin sieht man, daß zwar bei der größten Helligkeit in der Nähe der Lichtquelle, die der Höhe der Stimmung am nächsten kam, die Reaktionszeit nur wenig größer ist als die normale. Aber mit abnehmender Lichtintensität wachsen die Reaktionszeiten mehr und mehr, so daß die Kurve sehr steil wird.

Wie aus einigen Versuchen mit Vorbelichtung durch künstliches Licht hervorging, zeigen sich so starke Differenzen nur bei Keimlingen, deren Stimmung so hoch ist, daß es sehr lange dauert, bis sie so weit gesunken ist, daß die schwachen Reize die Schwelle erreichen. Auch hier findet nämlich, ebenso wie bei niedrig gestimmten Pflanzen und hoher Lichtintensität, zunächst keine Perzeption statt, bis die Umstimmung so weit vorgeschritten ist, daß der Reiz die Schwelle (hier die untere!) überschreiten kann. Es geht aus diesem Versuch offenbar hervor, daß die Herabstimmung länger dauert als die Höherstimmung, aber noch nicht mit voller Sicherheit, da ja die Anfangsstimmung nicht bekannt ist. Außerdem darf man nicht vergessen, daß sich die Steilheit der Kurve zum Teil daraus ergibt, daß hier die Zunahme der Reaktionszeit und der Umstimmungszeit sich summieren, während bei der Kurve für niedrig gestimmte Pflanzen (IIb) nur dadurch überhaupt ein Steigen stattfindet, daß schließlich das Anwachsen der Umstimmungszeit die Abnahme der Reaktionszeit übertrifft. Außerdem gibt

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

es für die Zunahme der Reaktionszeit nicht wie für die Abnahme eine Grenze in dem Reaktionsvermögen der Pflanze.

Um das Verhältnis von positiver zu negativer Umstimmungszeit festzustellen, wurde gleichzeitig die Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen in zwei möglichst verschiedenen Lichtintensitäten festgestellt und die Reaktionszeit solcher, die nach der Akkomodation umgewechselt worden waren. Tabelle IV.

Die Versuche waren leider nicht alle gleich deutlich. Es ging aus ihnen aber hervor, daß die Umstimmung nicht in beiden Richtungen gleich schnell erfolgt, die Erniedrigung der Stimmung braucht mehr Zeit, als die Erhöhung. Nimmt man geringere Lichtdifferenzen, so werden die Versuche unscharf.

Die Reaktionszeiten für die positive heliotropische Reaktion im Dunkeln gewachsener Keimlinge geben eine Kurve mit einem Höhepunkt, dem Optimum der Pflanzenphysiologen seit Sachs. Obgleich nun wohl die An-

Tabelle IV.

Avena sativa.

a.

		Vorbel. cm v. d. Lampe 50	800	
Reaktion cm v. d. Lampe	50	30	50	20
	800	110	70	40
		Reaktionszeit in Minuten		Umstimmungszeit

b.

		Vorbel. cm v. d. Lampe 50	700	
Reaktion cm v. d. Lampe	50	30	45	15
	700	90	60	30
		Reaktionszeit in Minuten		Umstimmungszeit

nahme dieses Forschers verlassen ist, daß die Abhängigkeit der physiologischen Prozesse von äußeren Umständen stets eine solche Kurve liefert (Sachs *27*, 233), so ist es doch von Interesse einen Fall aufzeigen zu können, wo die Optimumkurve in ihre Komponenten aufgelöst werden kann. Wie ich gezeigt habe, kommt sie beim Heliotropismus durch den Antagonismus eines mit steigender Reizintensität verzögernden und eines beschleunigenden Einflußes zustande. Indem zuerst das Absinken der Reaktionszeit fast rein zur Geltung kommt, von einer gewissen Intensität ab aber die Umstimmungszeit Einfluß auf die Länge der scheinbaren Reaktionszeit gewinnt, findet eine Richtungsänderung der Kurven statt, die mit dem Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Reaktionszeit an sich nichts zu tun hat.

Selten wird man wohl in der glücklichen Lage sein, die Wirkung zweier Komponenten auf den Verlauf einer Reaktionskurve aufzeigen zu können. Gewöhnlich wird der Hemmungsfaktor im inneren Getriebe des Organismus verborgen bleiben, so daß scheinbar eine einheitliche Ursache Ansteigen und Abfallen der Kurve bewirkt. So war es im Grunde auch mit dem verzögernden Einfluß der heliotropischen Stimmung auf die Reaktionszeit bei „supraoptimaler“ Lichtstärke, bis es gelang, in ihrer Nachwirkung eine Handhabe zu ihrer Absonderung zu finden.

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

Wahrscheinlich wird ein Reizagens sehr häufig, schon bevor es durch seine Intensität schädlich auf den Gesamtorganismus einwirkt, einen die Reizwirkung hemmenden Vorgang auslösen oder steigern und dadurch das Absinken der Kurve zuwege bringen, die nur das äußerlich wahrnehmbare Aggregat von Vorgängen in seinem quantitativen Verlauf darstellt.

Die von mir revidierte Reizkurve für den Heliotropismus stellt nun auch ein vollkommenes Analogon zu der des Geotropismus dar, bei dem ebenfalls mit steigender Zentrifugalwirkung die Reaktionszeit erst schneller, dann immer langsamer abnimmt, um schließlich konstant zu bleiben. Dort gibt es offenbar keinen Indifferenzzustand bei starken Reizen und keine Beeinflussung der Stimmung durch Schwerereiz [1]).

Verhältnis des heliotropischen zum Umstimmungsreiz.

In meinen bisherigen Erörterungen habe ich überall die Sache so dargestellt, als wäre die Umstimmungsreizbarkeit etwas von der heliotropischen verschiedenes, und nur betont, daß in der heliotropischen Reizung selbst schon ein Umstimmungsfaktor gegeben sei, worauf auch Pfeffer in seiner Physiologie (*23*, 626 u. 627) hinweist. Ich glaube aber weiter gehen zu dürfen und nehme an, daß eine Einwirkung auf die Stimmung mit der Lichtreizung untrennbar verknüpft ist und an dieselben reizbaren Strukturen gebunden ist. Beide sind nur Seiten ein und desselben Gesamtvorganges oder Folgen der ersten Veränderung in dem gereizten Organ, in dem sich nicht nur der eine Vorgang als gerader Weg von der Perzeption zur Reaktion abspielt, sondern auf den Reizanstoß hin mancherlei Prozesse neben- und durcheinander wirken, von denen nur sehr wenig äußerlich sichtbar ist. Zu diesem gehört die Einwirkung auf die Stimmung, die aber mit geeigneten Mittelm nachweisbar ist. Sie setzt sofort mit der Belichtung ein, während der tropistische Reiz, wie ich zeigen konnte, oft erst wirksam wird, wenn jene eine gewisse Höhe erreicht hat. Von einer eigentlichen Reizung der Strukturen, die für die tropistische Perzeption maßgebend sind, kann man jedoch wohl nur beim Erreichen oder Festhalten einer gewissen Stimmungshöhe reden, während beim Übergang von starker zu schwacher Beleuchtung ein Nachlassen des Reizes stattfindet. Bei völliger Verdunkelung wird durch autonome Faktoren, — Gegenreaktionen, wie sie in allen Reizprozessen wirksam sind, — allmählich der tiefste Stand der Stimmung erreicht. Unter Umständen ist auch die geringe Höhe der Stimmungsreizung oder kurzweg „Stimmung" Bedingung für die Wirksamkeit des tropistischen Reizes. Dieser aber ist an sich, als physikalische Reizursache, immer ein Hemmnis für die Erniedrigung der Stimmung. Deshalb ist es möglich, die Reaktion hochgestimmter Pflanzen bei schwachem Licht durch zeitweise Verdunkelung zu

[1]) Ich fand keinerlei Differenz in der Reaktionszeit solcher Keimlinge, die aufrecht gestanden und solcher, die eine zeitlang an horizontaler Achse rotiert hatten.

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

beschleunigen gegenüber anderen Pflanzen, die die ganze Zeit mit diesem schwachen Lichte beleuchtet wurden.

Nachweisen läßt sich die Veränderung der Stimmung dadurch, daß sie die unmittelbare Einwirkung des Reizes überdauert, wie das auch beim heliotropischen Reiz der Fall ist. Letzterer aber läßt sich durch Rotation oder zweiseitige Beleuchtung in seiner tropistischen Wirkung aufheben, so daß allein der umstimmende Faktor wirksam bleibt. Bei den Umstimmungsreizen ist natürlich eine gegenseitige Hinderung nicht möglich, weil es sich nicht um Richtungsreize handelt, im Gegenteil findet hier eine Summation der gesamten Lichtmenge statt, die ein Organ trifft. Ist dasselbe stielrund, wie es für die Hypokotyle der *Paniceen* und *Dicotyledonen*keimlinge sowie für die *Gramineen*coleoptylen annähernd zutrifft, so ist die beim Rotieren aufgefangene Lichtmenge der beim Stillstehen gleich [1]).

Auf anderen reizbaren Strukturen als die tropistischen und die Umstimmungsreize wird dagegen von vornherein der Einfluß der Beleuchtung auf das Ergrünen und das Wachstum beruhen, der gleichfalls eine Lichtreizbarkeit darstellt. Besonders letztere würde eine genauere Untersuchung, was Reizleitung, Korrelation und zeitliche Verhältnisse betrifft, sicher lohnen. (Vergleiche Fitting *7*, 25.)

Für das Verständnis des Zusammenhanges zwischen Umstimmung und heliotropischer Reizbarkeit schien es mir auch von Bedeutung, zu untersuchen, ob die Lokalisation der heliotropischen Perzeption in allen Fällen mit der der umstimmenden zusammenfällt. In heliotropisch perzipierenden Organen ist immer beides verknüpft. Wollen wir also eine eventuelle Trennung nachweisen, so müssen wir ein Organ benutzen, das keine Perzeption, wohl aber heliotropische Reaktion zeigt, denn nur diese gestattet, die Höhe der Stimmung zu erkennen. Also kamen für diesen Zweck nur Objekte in Betracht, bei denen Perzeption und Reaktion vollkommen auf verschiedene Organe verteilt sind. Blätter schienen weniger geeignet, also blieben nur die durch Rothert so gut bekannten *Paniceen*-Keimlinge als brauchbar übrig, bei denen der die Krümmung ausführende Achsenteil selbst keine Perzeptionsfähigkeit besitzt. Es fragte sich nun, ob dieses sogenannte Hypokotyl durch direkte Beleuchtung überhaupt nicht affiziert wird und auch in seiner Stimmungshöhe von der an seiner Spitze befindlichen Koleoptyle abhängig ist, wie es bei der heliotropischen Reizung der Fall ist.

Um diese Frage zu entscheiden, wurde die Spitze der Keimlinge bis zum Ansatz des Hypokotyles mit einem Käppchen aus Metallfolie bedeckt, wie das schon Darwin (*3*, 402) und Rothert (*26*, 17) getan haben. Nur daß ich anstatt Zinnfolie solche aus Aluminum benutzte, die etwa den

---

[1]) Nur von dieser hängt aber die Einwirkung auf die Stimmung ab. Deshalb kann ich nicht glauben, daß Pfeffers (*23*, 627 Anm. 1) Annahme richtig ist, daß diffuse und tropistische Inanspruchnahme verschiedene Wirkung gaben. In meinen Experimenten findet sich auch nichts, was dafür spricht.

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

dritten Teil wiegt und dabei etwas steifer ist. Mit solchen Käppchen bedeckte Keimlinge standen drei Stunden 30 cm von der Lampe, ohne sich heliotropisch zu krümmen. Wurden dann frische aus dem Dunkeln daneben gestellt und die Käppchen abgenommen, so reagierten in allen Fällen die vorbelichteten schneller, ein Zeichen für die Erhöhung der Stimmung, die allerdings zurückblieb gegen solche Keimlinge, die die gleiche Zeit ohne Käppchen vor der Lampe rotiert hatten. Da dabei die von Rothert (*26*, 70) als so störend empfundenen Ungleichheiten[1]) nicht bemerkt wurden, gaben mehrfach wiederholte Versuche immer sehr nahe dasselbe Resultat, sodaß in meinen Protokollen, die von fünf zu fünf Minuten aufgenommen wurden, immer dieselben Zeiten stehen.

Es reagierten 50 cm von der Nernstlampe:

Panicum-Keimlinge, ohne Kappe vorbelichtet, nach . . . 45—50 Min.
solche, die mit „ „ waren, nach. 70 „
solche, die garnicht „ „ „ . 100 „

Um das wichtige Resultat völlig sicherzustellen, will ich noch einmal besonders betonen, daß bei der angewendeten Lichtintensität die Differenzen sehr scharf waren und sich auch nach Beginn der Reaktion längere Zeit deutlich zeigten. Wurden die Versuche bei schwächerem Lichte angestellt, so wurden die Differenzen der verschieden behandelten Keimlinge geringer, die individuellen größer.

Das Ergebnis läßt nun eine verschiedenartige Deutung zu. Scheinbar die einfachste ist die, daß heliotropische Reizbarkeit und Umstimmungsfähigkeit verschieden lokalisiert sind, und daß letztere an die Krümmungsfähigkeit gebunden ist, die das Hypokotyl allein besitzt. Daß die Stimmungsveränderung direkt auf die Reaktion wirke, weil in meinem Versuche nur das reagierende Hypokotyl von den Lichtstrahlen getroffen wird, ist aber durchaus noch nicht bewiesen. Ebenso gut kann ja eine Leitung des Stimmungsreizes in akropetaler Richtung nach der Koleoptyle stattfinden, die allerdings als solche von höchstem Interesse wäre.

Diese letztere Deutung nun erscheint mir als die weitaus wahrscheinlichere. Für sie spricht erstens, daß das Licht bei Verdunkelung der Koleoptyle eine geringere umstimmende Wirkung hat, als wenn diese direkt getroffen würden. Beeinflußte die Stimmung unmittelbar die Reaktion, so müßte der volle Effekt erreicht sein, wenn das allein sich krümmende Hypokotyl in seiner ganzen Ausdehnung vom Licht getroffen wird. Zweitens spricht gegen den direkten Einfluß auf die Reaktion die Tatsache, daß eine Veränderung der Stimmung auch die Richtung der Reaktion (ob positiv oder negativ) beeinflussen kann. Denn wenn der Stimmungszustand des Organes direkt auf die Stärke der Reaktion einwirkte, so wäre nicht einzusehen, wie dabei noch zwei Möglichkeiten, die positive oder die negative

[1]) Diese rührten wohl von einer ungleichen Verschlechterung der Luft im Sinne Richters (*25*) her.

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

Reaktion, vorhanden sein könnten. Offenbar ist irgendwo in der Reizkette eine Art Umschaltung vorgesehen, die bewirkt, daß die folgende tropistische Polarisation entweder in der einen oder in der entgegengesetzten Richtung stattfinden kann; ähnlich wie die Stellung eines Hahnes bei der Lokomotive bewirkt, daß beim Zulassen des Dampfes die Maschine entweder vorwärts oder rückwärts fährt. Diese Umschaltung würde dann von der Größe der Differenz zwischen Stimmung und Außenreiz abhängen. Ist die reizbare Struktur auf negative oder positive Reaktion eingestellt, so bewirkt die Intensität des Reizes die Stärke der Reaktion. Diese Auffassung stellt sich in Gegensatz zu der älteren, z. B. durch Oltmanns vertretenen, daß sich die Pflanze gegen eine Lichtintensität an sich indifferent verhält, gegen eine stärkere negativ reagiert. Erst die Beleuchtung mit diesen Lichtintensitäten bringt den Zustand hervor, der sich in der fehlenden oder negativen Reaktion offenbart. Die sogenannten indifferenten Reize z. B. werden perzipiert und würden positive Krümmung verursachen, wenn nicht durch Beleuchtung mit Licht von der betreffenden Intensität eine Umschaltung bewirkt würde, die zunächst jede Reaktion verhindert. Daß das so ist, läßt sich beweisen, wenn man dieselbe Lichtstärke in Pausen, als intermittierendes Licht anwendet. Das geschieht, indem man eine Scheibe mit Ausschnitten zwischen Pflanze und Lichtquelle rotieren läßt. Sind die Dunkelpausen lang genug, so findet positive Reaktion statt, auch wenn das Licht an sich zu stark ist, um solche hervorzurufen. Also findet Perzeption auch dieser Lichtstärke statt; aber bei einer gewissen Reizhöhe, die bei zwischengeschalteten Dunkelpausen nicht erreicht wird, wird die Kette zwischen Perzeption und Reaktion unterbrochen oder die Umschaltung auf negative Reaktion bewirkt. Nebenher geht aber immer noch die Veränderung der Stimmung, die es bewirken kann, daß die Umschaltung zurückgeht und die negative Reaktion in eine positive umschlägt (Oltmanns *21*, 12).

Da es also nach dem Gesagten nicht anzunehmen ist, daß die Veränderung der Stimmung unmittelbar die Reaktion beeinflußt, so bleibt nur noch die Möglichkeit übrig, daß die Beleuchtung des Hypokotyls von *Panicum* die Stimmung in der verdunkelten Koleoptyle erhöht, oder daß die Reizleitung durch vorhergehende Beleuchtung affiziert wird.

Das sieht nun so aus, als ob die oben ausgesprochene Behauptung, Stimmungsreiz und tropistischer würden von derselben Struktur perzipiert, sich nicht aufrecht erhalten ließe. Es bleibt aber eine andere Deutung, die mir wahrscheinlicher ist. Ich sehe in meinem Befund einen Parallelfall zu der von Fitting (*6*, 373 ff.) konstatierten Hemmungsreizbarkeit der Außenseite gewisser Ranken, die an sich keine Perzeptionsfähigkeit für die Krümmungsreaktion hat. Ich denke mir die ungleiche Verteilung der Reizbarkeit als Anpassung (resp. Arbeitsteilung) aus der gleichmäßigen hervorgegangen. Die für den Reiz nur mittelbar empfänglichen Teile, in dem einen Fall die Rankenaußenseite, in dem anderen das *Paniceen*-Hypokotyl, haben aber nur die Fähigkeit verloren, eine Krümmungsperzeption selbst-

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

ständig aufzunehmen, nicht die mit dieser verknüpfte Hemmungs- und Umstimmungsreizbarkeit. Klarer würde die Analogie werden, wenn man fände, daß die heliotropische Reizung der Koleoptyle von der einen Seite, durch Beleuchtung nur des Hypokotyls von der anderen Seite gehemmt würde (Fitting 7, 68). Solche Versuche sind aber technisch schwer ausführbar, weil die einseitige Verdunkelung der Spitze bei den zarten Objekten Schwierigkeiten macht. Auch nach meinen Versuchen ist eine solche Hemmungsreizbarkeit des *Panicum*-Hypokotyls nicht bestimmt vorauszusagen, immerhin aber wahrscheinlicher gemacht.

Nach den obigen Auseinandersetzungen ist die Veränderung der Stimmung eines Organes aufzufassen als eine Beeinflussung der reizbaren Struktur, die die Grundlage irgend eines Teiles der Reizkette, — wahrscheinlich der Perzeption, — darstellt, durch einen gleichartigen oder ungleichartigen Reiz.

Nicht anschließen kann ich mich der Einteilung von Pfeffer (*22*, 477), der zwischen solchen Stimmungsänderungen unterschied, die mit der Reizwirkung steigen und fallen und solchen, die durch die Kulturbedingungen anerzogen sind. Zu den ersteren rechnet er die bei chemotaktischen Organismen beobachteten, zu den letzteren „die größere Empfindlichkeit der etiolierten Pflanze gegen Licht". In Wirklichkeit besteht der Unterschied nur in der längeren Nachwirkung bei der heliotropischen Pflanze, denn auch bei ihr steigt und fällt die Stimmung mit der Belichtung. Die weiter von Pfeffer (loc. cit.) als Beispiel für den Einfluß der Kulturbedingungen angeführte geringe Reizbarkeit der schlecht ernährten Mimose gehört, ebenso wie die Verzögerung aller Reizbewegungen durch die Kälte, überhaupt kaum hierher und ist wohl mehr auf eine Hemmung der allgemeinen physiologischen Tätigkeit, besonders aber des Bewegungsmechanismus zurückzuführen, als auf eine spezifische Beeinflussung der Stimmung.

Sicherlich gibt es solche induzierte Stimmungen, die nicht mehr rückgängig zu machen sind, wie z. B. die durch Licht bestimmte Dorsiventralität der *Marchantia*-Brutkörperchen, sowie die Polarität des *Fucus*-Eies und der *Equisetum*-Sporen, die ebenfalls von der Lichtrichtung abhängt. Aber auch hier liegt ein Eingreifen des Stimmungsreizes in das physiologische Getriebe an einer ganz bestimmten, vorgesehenen Stelle vor, was bei der Verringerung der Sensibilität durch ungünstige Bedingungen nicht der Fall ist.

Hier reicht eben die Auffassung der Stimmungserhöhung als einfache Verringerung der Reizbarkeit nicht aus. Letztere wird z. B., wie erwähnt, auch durch Mangel an Wärme hervorgerufen, die zu den Grundbedingungen alles Lebens gehört. Das aber als Beeinflussung der Stimmung aufzufassen, wie es Pfeffer (*23*, 77) tut, erscheint mir nach meinen Untersuchungen für eine klare Unterscheidung nicht günstig. Der Mangel einer Lebensbedingung bewirkt in der Verzögerung der Reizkrümmungen keine Anpassungsreaktion der Pflanze, die dagegen vorliegt, wenn höhere Temperatur die Schwärmer von Algen auf höhere, niedrige auf geringere Lichtintensität

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

einstellt (Strasburger *29*, 55). Hier kann die Erniedrigung der Temperatur die Reaktion gegen Licht verstärken oder schwächen, je nach der Intensität dieses, wie es bei der Wärme als formaler Bedingung nicht der Fall ist. Eine Veränderung der Stimmung in meinem Sinne ist also immer als eine Art Anpassung aufzufassen, die die Reaktion gegenüber irgend einem Reize verändert. Werden z. B. Nebenwurzeln beleuchtet, so verkleinern sie ihren Grenzwinkel ebenso, als wenn sie stärker geotropisch gereizt würden. Da ist die Veränderung der Stimmung klar. Dagegen wirken ungünstige allgemeine Umstände auf die Reaktion gegenüber jeder Reizintensität hemmend.

Nachdem wir so den Umfang dessen, was als Beeinflussung der Stimmung anzusehen ist, fester umschrieben haben und das bezeichnende in der spezifischen, wo nicht ausschließlichen Wirkung auf eine bestimmte Reizbarkeit ohne Störung des übrigen physiologischen Getriebes gefunden haben, bleibt als weitere Einteilung am zweckmäßigsten die nach der Dauer der Einwirkung.

1. Keine oder fast keine Nachwirkung finden wir beim chemischen und besonders beim Schwerereiz.

2. Eine länger andauernde Wirkung zeichnet den Lichtreiz aus.

3. Dauernde Veränderung der Stimmung findet sich in der sogenannten stabilen Induktion, wie bei *Marchantia*-Brutkörpern etc. (Pfeffer *23*, 181 und 679), die aber mit den vorher besprochenen Erscheinungen nur in lockerem Zusammenhang steht.

Weiter könnte man dann unterscheiden zwischen Umstimmungen durch innere und äußere Bedingungen, zwischen quantitativen und qualitativen Umstimmungen. Auf diese Weise ist aber auch keine scharfe Trennung der einzelnen Gruppen zu erreichen. Auch kreuzen sich diese verschiedenen Unterscheidungen in der mannigfachsten Weise, sodaß ein ganzes System dazu gehörte, alle bekannten Fälle unterzubringen. Hiervon nehme ich aber, der Gewaltsamkeit solcher Versuche wegen, Abstand.

Biologische Bedeutung der Umstimmungsfähigkeit heliotropischer Pflanzen.

Aus dem engen Zusammenhang, den ich zwischen der Perzeption von Lichtreizen und dem Einflusse auf die Stimmung fand, läßt sich schon schließen, daß voraussichtlich überall da, wo ein Lichtsinn, d. h. Unterscheidungsfähigkeit von Lichtintensitäten vorhanden ist, auch ein veränderlicher physiologischer Zustand das betreffende Organ befähigt, sich der Stärke der Beleuchtung anzupassen. Das wurde von mir für die Achsenorgane und Koleoptylen von Keimlingen eingehend studiert, für Blätter ist es durch Oltmanns (*20*, 235) ebenfalls bekannt. Auch bei phototaktischen Pflanzen und Tieren, sowie bei der Netzhaut des menschlichen Auges wurden entsprechende Einrichtungen gefunden, wovon im nächsten Kapitel noch die Rede sein soll.

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

Die veränderliche Stärke der Beleuchtung in der Natur macht offenbar eine solche Einrichtung nötig, die sich dagegen beim Schweresinn, der durch eine stets gleichbleibende Kraft affiziert wird, nicht herausgebildet hat. Nun muß aber die Frage gestellt werden, was eigentlich durch diese gesetzmäßig veränderliche Lichtstimmung ökologisch erreicht wird.

Meine Versuche wurden mit Keimlingen angestellt, die eine schöne Akkomodationsfähigkeit zeigen, wie ja überhaupt die Pflanze in ihrer ersten Lebensperiode besonders anpassungsfähig ist und sein muß, um die richtige Orientierung im Raume zu gewinnen und sich aus der Erde empor zu arbeiten oder, falls der Same oberirdisch keimt, ihre Wurzeln in diese zu versenken und den Stengel über sie zu erheben.

Aus diesen Umständen ergibt sich schon, daß die Keimpflanze einem plötzlichen Lichtwechsel ebenso wie einem möglichst langen Aufenthalt im Dunkeln am häufigsten standzuhalten haben wird. Dabei ist ihr nun ihre Stimmungsreizbarkeit von besonderem Nutzen. Ein Keimling, der in der Erde tiefster Dunkelheit ausgesetzt ist, wächst zunächst negativ geotropisch senkrecht nach oben, auf dem voraussichtlich nächsten Wege zum Licht. Sobald ihn nun der geringste Lichtschimmer trifft, folgt er diesem, da seine Reizschwelle die denkbar niedrigste ist. Auf diese Weise kommt er allmählich, indem der Heliotropismus den Geotropismus überwindet[1]) oder mit ihm zusammenarbeitet, in immer hellere Beleuchtung, auf die er aber, seiner steigenden Lichtstimmung wegen, in derselben Weise positiv reagiert, bis er sein Ziel, die freie Atmosphäre, erreicht hat. Wird das junge Pflänzchen aber plötzlich von allzu grellem, ihm noch schädlichem Lichte getroffen, so sucht es der zu starken Transpiration und anderen Schädlichkeiten, die die kräftige Insolation für eine etiolierte Pflanze hat, durch negative Krümmung auszuweichen, bis es durch Erhöhung der Stimmung wieder befähigt wird, sich aufzurichten. Inzwischen wird durch Ergrünen, Verstärkung der Zellwände und der Cuticula und andere, längere Zeit brauchende Anpassungen an starke Beleuchtung der schädigende Einfluß aufgehoben.

Eine solche, negativ heliotropische Krümmung wäre nun für eine ältere Pflanze, die schon die ersten Blätter am Licht ausgebreitet hat, nicht nur überflüssig, sondern direkt schädlich. Auch muß diese auf viel stärkere Lichtintensitäten heliotropisch reagieren, um eine geeignete Orientierung zu gewinnen als sie die junge, noch zwischen Erde, Steinen oder Blättern verborgene Keimpflanze gewöhnlich treffen. Daher ist die Erhöhung der Stimmung durch Beleuchtung ökologisch ebenfalls verständlich.

Auf ein schwierigeres Gebiet begeben wir uns, wenn wir das Verhalten der erwachsenen Pflanze gegenüber dem Licht auf das Mitwirken des

---

[1]) Es ist wohl klar, worauf Czapek in seiner Arbeit (*2*) aber nicht hingewiesen hat, daß es eine biologische Bedeutung hat, wenn Keimlinge bei gleichzeitiger Einwirkung von Schwerkraft und Licht letzterem folgen. Die Erreichung des Lichtes ist ja der Endzweck. Wie leicht kann der Weg senkrecht nach oben versperrt sein.

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

Stimmungsfaktors untersuchen. Noch ganz dem für Keimpflanzen gesagten ähnlich sind die Bedingungen für solche Pflanzenteile, die auf irgend eine Weise verschüttet wurden und für Sprosse, die aus Wurzeln und unterirdischen Stengelorganen austreiben; nur daß hierbei im allgemeinen die Schwerkraft im höheren Maße die Führerrolle übernimmt (vergl. z. B. etiolierte Weidenzweige bei Wiesner *30* I, 40).

Wie steht es nun aber mit dem nächtlichen Zuwachs, der bekanntlich den des Tages gewöhnlich übertrifft? Falsch wäre es natürlich anzunehmen, er wüchse unorientiert. Geotropismus, Autotropismus und Epinastie richten Achsenorgane und Blätter, so daß sie auch bei Abschluß des Lichtes eine annähernd natürliche Lage gewinnen, die aber bei den Blättern und an einseitig beleuchteten Orten auch bei den Sprossen erst durch den Heliotropismus zweckmäßig korrigiert wird. (Pfeffer *23*, 677 u. 687.) Auch geht durch die anderen genannten, richtenden Faktoren ein Teil der am Tage erreichten Lichtorientierung verloren, der am Morgen möglichst früh wiedergewonnen werden muß. Würde nun auch über die nächtliche Verdunkelung die Lichtstimmung die Höhe behalten, die sie am Tage vorher erreicht hatte, so würde erst dann eine phototropische Reaktion eintreten, wenn die Beleuchtung annähernd so stark geworden wäre, wie die hellste früher erreichte (s. p. 281). Damit aber würde einmal die zur Krümmungsorientierung günstigste Zeit raschen Wachstums unbenutzt vorübergelassen werden und außerdem würde ein Teil der zur Assimilation nötigen Sonnenstrahlen die Pflanze, und besonders die Blätter, noch in ungünstiger Lage antreffen. So aber findet schon am frühen Morgen eine heliotropische Orientierung statt, so daß die Pflanze nur mit wachsender Helligkeit, entsprechend dem Stande der Sonne, eine allmähliche Veränderung der Stellungen vorzunehmen hat.

Nicht alle Blätter sind in derselben Weise befähigt, ihre Orientierung nach der Stärke und Richtung des Lichtes schnell und ausgiebig zu verändern. Besonders bevorzugt erscheinen die mit Gelenken versehenen. Für sie spielt das rasche Wachstum bei schwacher Beleuchtung keine Rolle, sobald sie allein durch Variationsbewegungen zu reagieren imstande sind. Bei ihren verhältnismäßig schnellen Krümmungen aber ist es von umso größerer Bedeutung, durch rasche Stimmungsveränderung stets vollkommen perzeptionsfähig zu sein, falls nicht die Lichtintensität gar zu plötzlich wechselt. Das kann in zwei Richtungen geschehen, Veränderungen von Hell zu Dunkel bewirken zunächst keine besondere Reaktion, (abgesehen natürlich von Schlafbewegungen), umgekehrte veranlassen Profilstellung.

Die nur durch Wachstumsbewegungen auf Licht reagierenden Blätter sind wohl gewöhnlich nur in ihrer Jugend befähigt, dem Lauf der Sonne und der Beleuchtungsintensität zu folgen. Das allmählich abklingende Wachstum verringert die tägliche Bewegungsamplitude, so daß die Blätter immer schwächer um eine Mittelstellung pendeln, die zuletzt beim Erlöschen des Wachstums als sogenannte fixe Lichtlage konstant bleibt.

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

Bei einem tieferen Eingehen auf die verschiedenen biologischen Typen, wie es heute noch nicht möglich ist, und weitere Untersuchungen über die Veränderungen der Lichtstimmung, besonders auch bei den Blättern, vorausgesetzt, würde sicherlich zur ökologischen Bedeutung der Akkomodation lichtempfindlicher Pflanzenorgane noch mancherlei zu sagen sein. Vorläufig aber sei das erwähnte genug. Nur sind noch einige, zum Thema gehörige Angaben und Theorien älterer Autoren zu besprechen.

So sucht Figdor (5, 14) im Anschluß an Oltmanns nachzuweisen, daß Schattenpflanzen allgemein auf niedrigere Lichtintensität gestimmt sind als Sonnenpflanzen. Da ich nun gezeigt habe, innerhalb wie weiter Grenzen die Stimmungshöhe verschiebbar ist, könnte es sich jedoch nur um Feststellung der Grenzen handeln, innerhalb deren sich die Stimmung bewegt, was von der Auffassung Figdors schon wesentlich abweicht. In Wirklichkeit hat Figdor eine dieser Grenzen festzustellen gesucht, indem er die untere Reizschwelle im Dunkeln gewachsener Keimlinge bestimmte. Nehmen wir nun selbst an, daß die Lage dieses Punktes der mittleren normalen Lichtstimmung an ihrem Standorte gewachsener Keimpflanzen proportional sei, so ist immer noch außer acht gelassen, daß der Lichtgenuß der Keimlinge keineswegs der der erwachsenen Pflanze proportional zu sein braucht, nach welch letzterem die Einteilung in Sonnen- und Schattenpflanzen allein vorgenommen wird, daß weiter für die biologische Funktion die Schnelligkeit der Akkomodation und der Reaktion mindestens ebenso wichtig ist, wie die mittlere Stimmungshöhe.

Soll Figdors Ansicht aber garnicht auf eine teleologisch-biologische Deutung hinauslaufen, die den Einfluß der Stimmungshöhe auf die heliotropische Krümmung zur Grundlage hätte, sondern will er in der Höhe der Stimmung eine, abgesehen von der Wirkung auf den Heliotropismus, mit der Standortsanpassung zusammenhängende Einrichtung sehen, so ist nicht zu verstehen, worin dieser Zusammenhang bestände. Die Höhe der Lichtstimmung bedeutet doch nicht einen der Beleuchtung angepaßten Zustand der ganzen Pflanze, wie etwa die Lage der Temperatur-Kardinalpunkte, die für das Gedeihen des Organismus in irgend einer Wärmelage von Bedeutung ist, sondern die Lichtstimmung ist garnichts anderes als die Art, wie die Pflanze auf verschiedene Lichtintensitäten heliotropisch reagiert.

Nun berechtigen noch dazu Figdors experimentelle Ergebnisse nicht zu dem Schlusse, daß die Pflanzen nach der Lage ihrer heliotropischen Reizschwelle in eine Reihe gebracht werden können, die dem Lichtgenuß an ihrem Standorte entspricht[1]). Erstens ist die Zahl der untersuchten Pflanzen zu gering, zweitens sind schon unter den untersuchten Keimlingen mehrere Ausnahmen und zweifelhafte Fälle, drittens müßte bei diesen Versuchen

[1]) Hier soll auch noch eine Vererbung erworbener Eigenschaften mitwirken, da Figdor annimmt, daß ein sonniger Standort der Mutterpflanze die ältere erbliche Anlage von Schattenpflanzen auch in der nächsten Generation beeinflusse (für *Vicia sativa* l. c. p. 14).

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

die Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen werden, da zwei derartige Versuche (*5*, 13) ergaben, daß durch den Geotropismus eine sehr wesentliche Veränderung hervorgerufen wurde, die bei verschiedenen Pflanzen verschieden groß ausfallen muß. (Die unbekannte Wirkung des Autotropismus bliebe auch dann noch bestehen!)

Ich ging auf diesen Fall näher ein, um gleichzeitig meinen eigenen Standpunkt in dieser Sache zu präzisieren und zu zeigen, was für ein Gewirr von unbewußten Trugschlüssen hier zu einem, scheinbar einleuchtenden Ergebnis geführt hat. Auf diese Weise ist der so sehr erwünschte Zusammenschluß zwischen Biologie und Physiologie nicht zu gewinnen, dazu gehört schon eine feinere Analyse der Tatsachen.

Wir haben, wie ich nicht erst zu erweisen brauche, vorläufig kein Mittel, die relative Höhe der Stimmung einer Pflanze in irgend einem Momente festzustellen, außer durch die Verzögerung der Reaktion bei verschiedenen Lichtintensitäten. Auf diese Weise sind aber immer nur die Stimmungshöhen bei derselben Pflanzenart zu vergleichen, da die Reaktionszeiten noch von vielen anderen, unberechenbaren Faktoren, die im Wesen der Pflanze liegen, abhängen. Verschiedene Pflanzenarten zu vergleichen ist nicht möglich, außer durch die Lage der Reizschwelle, weil bei der Feststellung dieser die Reaktionszeit nicht in Betracht kommt. Das hat Figdor richtig herausgefühlt. Die Reizschwelle ist aber nur bei niedrigst gestimmten Pflanzen zu bestimmen, weil eine höhere Stimmung bei der Untersuchung selbst sich verändern würde. Die Unzulässigkeit der Übertragung solcher Befunde auf den Zustand bei normalem Wachstum leuchtet ein.

Auch Oltmanns begeht den Fehler, die Lage der Reizschwelle im Dunkeln gewachsener Pflanzen mit der Lichtmenge in Verbindung zu bringen, die sie gewöhnlich trifft. Er überträgt die an sich wohl richtige Anschauung, daß gewisse freibewegliche Organismen, wie *Volvox*, durch positiv oder negativ phototaktische Bewegungen die für sie günstigste Helligkeit aufsuchen, auf alle andern Fälle, auch auf festgewachsene Pflanzen, deren Biologie von Grund aus verschieden ist. So nennt er überall diejenige Helligkeit optimal[1]), die Indifferenz, also weder positiven noch negativen Heliotropismus hervorruft. Diese Lichtintensität liegt aber, wie ich gezeigt habe, für verschieden vorbehandelte Pflanzen ganz verschieden, so daß die Lage des Indifferenzpunktes keineswegs auf derlei biologische Zusammenhänge schließen läßt, um so weniger als auch hier eine Übertragung von der Keimpflanze auf die späteren Stadien nicht zulässig ist[2]). Besonders verkehrt wird aber die Be-

[1]) Das führt noch besonders dadurch zu Verwirrungen, daß Wiesner (*30*, I, 38) diejenige Lichtintensität optimal nennt, die schnellste heliotropische Reaktion etiolierter Pflanzen hervorruft. Man sollte bei allgemein physiologischen Begriffen besser die Zweckbeziehung ganz fortlassen. Vergl. auch Pfeffer, *23*, 627.

[2]) Am Licht gewachsene Keimlinge reagieren gerade bei der von Oltmanns für etiolierte als „optimal" bezeichneten Lichtintensität mit größter Energie, obgleich sie es, dem Gedankengange dieses Autors entsprechend, „gar nicht nötig" hätten!

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

zeichnung des Indifferenzstadiums als Optimum, wenn sie auch auf *Phycomyces* angewendet wird, der als „Schattenpflanze" mit niedriger Lichtstimmung aufgeführt wird. Es ist doch wohl anerkannt, daß für Pilze, wie z. B. *Phycomyces* und *Pilobolus* der Lichtsinn nicht den Zweck hat, sie in günstige Beleuchtungsverhältnisse zu bringen, wie es bei einer phanerogamen, grünen Keimpflanze der Fall ist, sondern daß er allein der Fortpflanzung dient. Inwiefern soll da nun die Lichtintensität, die für im Dunkeln gewachsene Fruchthyphen weder positiven noch negativen Heliotropismus hervorruft, optimal sein? Sie ist es weder für den Gesamtorganismus noch für eine Partialfunktion.

Diese Richtigstellung soll aber dem sehr großen Verdienst von Oltmanns' Arbeit keineswegs Abbruch tun, umsoweniger, als dieser Forscher (*20*, 260) sich selbst deutlich genug über die Unsicherheit seiner biologischen Deutungen ausspricht. Er kommt dann allerdings zu dem Schlusse, daß die Stärke und Richtung der Lichtbewegungen bei verschiedener Lichtintensität indirekt zweckmäßig sein wird, wo wir den unmittelbaren Nutzen nicht sehen. Das mag in vielen Fällen richtig sein, ich bin auch nicht dafür, von der Nutzlosigkeit einer Einrichtung zu sprechen, deren Zweckmäßigkeit nicht ohne weiteres einleuchtet, aber es bleibt immer noch die Möglichkeit, daß zwar das Vorhandensein und die Stärke der Lichtreizbarkeit bei genauerem Eingehen auf spezielle Eigentümlichkeiten biologisch deutbar sind, nicht aber die quantitativen Verhältnisse, die mit der Reizbarkeit als solcher untrennbar verknüpft sind und mit in Kauf genommen werden müssen.

Aus dem Gesagten geht jedenfalls hervor, daß die ökologische Deutung zwar auch bei allgemein physiologischen Tatsachen hier und da gelingen mag, daß sie aber ihre erste und zunächst wichtigste Tätigkeit gerade bei den Ausnahmen oder Anpassungen an spezielle, greifbare Bedingungen zu entfalten hat. Eine Reizbarkeit, ein Reaktionsvermögen ist gegeben, das sich vom Leben als solchem nicht trennen und daher auch nicht erklären läßt. Es läßt aber mancherlei Möglichkeiten der weiteren Ausgestaltung zu. Hier wird eine Seite eines Reizkomplexes gefördert, dort eine unterdrückt. So kommen die Differenzen zustande, die wir als Anpassungen vor uns sehen.

Je allgemeiner eine physiologische Tatsache ist, je mehr Organismengruppen sie umfaßt und je weiter ihre Entstehung im Stammbaum zurückliegt, um so unsicherer wird die Deutung, um so wertvoller allerdings die Aufdeckung eines klaren Zusammenhanges. Diesen Weg von der allgemeinen zur speziellen Gesetzmäßigkeit, entsprechend der Entwickelung des Lebens auf der Erde, wird aber der Gedankengang einer künftigen Biologie zurücklegen müssen, wenn sie sich mit den Errungenschaften der modernen Systematik und Physiologie ins Einvernehmen setzen will.

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

Allgemeine Physiologie der Lichtstimmung.

Bei unseren geringen Kenntnissen auf diesem Gebiete konnte ich nur einzelne Andeutungen über den biologischen Wert der Stimmungsveränderungen geben, die im übrigen durch die jeweiligen Bedürfnisse modifiziert erscheinen können. Das wird voraussichtlich bei den Tieren in stärkerem Maße der Fall sein als bei den höheren Pflanzen, für die die Bedingungen des Lebens nicht so sehr variieren.

Durch diese spezifischen Anpassungen braucht aber das physiologische Grundgesetz nicht ganz verdeckt zu sein. So fanden z. B. Groom und Loeb (*9*), daß die Intensität des Lichtes den Sinn der Phototaxis von *Balanus*-Larven bestimmt, ganz in derselben Weise, wie das Strasburger und Oltmanns für pflanzliche Schwärmer nachgewiesen haben. Bei Lampenlicht wurde stets positive Phototaxis beobachtet, starkes Sonnenlicht dagegen rief negative hervor. Auch wurde eine Veränderung der Stimmung durch Beleuchtung beobachtet, die freilich nicht in allen Einzelheiten mit dem für Pflanzen bekannten übereinstimmte. Später jedoch gab Loeb selbst an, daß seine abweichenden Beobachtungen nicht wiederholt werden konnten und daß die Umwandlungen der heliotropischen Stimmung wohl von mehr Variablen abhingen (*15*, 197). Letzteres scheint bei freibeweglichen Organismen häufig der Fall zu sein, wie schon Strasburger fand. Loeb selbst gab in einer drei Jahre nach der ersten erschienenen Arbeit (*14*, I, 272) zahlreiche Beobachtungen über die Veränderung der Stimmung durch andere physikalische und chemische Einflüsse an, die kürzlich noch vermehrt wurden (*15*). Da Loebs Versuche ohne genauere Kenntnis der Ergebnisse der pflanzlichen und menschlichen Reizphysiologie durchgeführt wurden, so wäre eine neuerliche Untersuchung mit Berücksichtigung aller Nebenwirkungen von großem Wert, wofür in Loebs Arbeiten mancherlei Anregung zu finden wäre.

Noch näher als der Vergleich mit phototaktischen Tieren liegt uns wohl der mit dem menschlichen Auge, den schon Darwin (*3*, 417) bei seinen Beobachtungen über die heliotropischen Nachwirkungen und die Erhöhung der Reizbarkeit durch Verdunkelung zog.

Wir wissen, daß sowohl beim Übergang aus dem Hellen ins Dunkle, wie auch bei dem umgekehrten der Zustand der Netzhaut sich erst der Beleuchtung der Umgebung anpassen muß, ehe ein deutliches Sehen möglich ist[1]). Die Erscheinung der Indifferenz niedrig gestimmter Pflanzen bei starkem Licht kann man direkt der positiven Blendung vergleichen, wie Wundt (*32*, II, 171) den Zustand nennt, in dem das Auge nach dem Übergang aus dem Dunkeln ins Helle vor der Akkomodation sich befindet. Das umgekehrte, „negative Blendung", tritt nach dem Wechsel von Licht zu Dunkel-

[1]) Die Veränderungen der Größe der Pupille dienen mehr dazu, bei plötzlichem Wechsel die noch nicht adaptierte Netzhaut zu schützen.

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

heit ein, wobei die schwachen Reize, wie auch bei der Pflanze zunächst, unterschwellig bleiben. Wundts Worte hierüber passen ebensogut auf Pflanzen; er sagt (l. c.): „so können wir nämlich die Erscheinung nennen, daß beim plötzlichen Eintreten aus dem Hellen ins Dunkle sowohl die Reiz- wie die Unterschiedsschwelle stark erhöht (hochliegend?!) erscheint, dann aber bei längerem Aufenthalt im Dunkeln allmählich sinkt. Beide Tatsachen weisen darauf hin, daß die Netzhaut allmählich in einen Zustand übergeht, der der Beleuchtung der Umgebung angepaßt ist: im Dunkeln wird sie reizbarer, im Hellen vermindert sich ihre Reizbarkeit". Auch beim Menschen sind die Extreme durch alle Zwischenglieder verbunden, wie Wundt ebenfalls betont: „Nach diesen" [subjektiven Kennzeichen] „muß man jedenfalls mannigfache Stufen der Adaptation annehmen, bei denen jedesmal durch uns noch unbekannte Vorgänge innerhalb der Sehzellen diese den der Lichtumgebung adäquaten Zustand der Erregbarkeit annehmen. Die Geschwindigkeit, mit der dies geschieht, ist dabei selbst hauptsächlich von der Lichtumgebung abhängig. Namentlich bedarf die Dunkeladaptation einer erheblich längeren Zeit als die Helladaptation". Letzteres ist auch bei der Pflanze der Fall, also stimmen beide Phänomene sogar in solchen Einzelheiten überein, wie es die Zeitverhältnisse sind. Ich muß gestehen, daß ich zwar gehofft hatte, meine Resultate würden einer allgemein physiologischen Anwendung fähig sein, aber doch erstaunt war, als ich nach Schluß meiner Experimente diese Stelle las. Denn vorher erschien mir der Vergleich der pflanzlichen Lichtperzeption mit der des menschlichen Auges auch in den quantitativen Verhältnissen etwas kühn, trotzdem es Nathansohn und mir (*19*) schon früher gelungen war, die Gültigkeit des fürs Auge nachgewiesenen Talbotschen Gesetzes für die Summation von Lichtreizen auf die Pflanze auszudehnen, und nach Massart (*16*) das Webersche Gesetz für sie ebenfalls zutrifft.

Da nun aber festgestellt wurde, daß das Verhalten der lichtempfindlichen Pflanzen mit dem der Netzhaut in einigen wichtigen Punkten vergleichbar ist, mag es gestattet sein, mit Benutzung der Tatsachen aus beiden Gebieten den Versuch einer zusammenfassenden Darstellung zu wagen. Besonders das Verhältnis von Umstimmung und Weberschem Gesetz scheint mir einer Klärung bedürftig. Die allgemeinen Tatsachen, um die es sich handelt, sind folgende:

Die heliotropische Pflanze ist, wie viele andere Organismen, mit einem Lichtsinn begabt, d. h. mit der Fähigkeit, Helligkeitsunterschiede wahrzunehmen. Diese Tatsache ist unabhängig von der unentschiedenen Frage, ob Lichtrichtung oder Lichtabfall von der heliotropischen Pflanze als Krümmungsreiz empfunden wird. Denn schon daraus, daß die Pflanze auf verschieden starkes Licht verschieden schnell, und auf starkes negativ, auf schwächeres positiv reagiert, geht hervor, daß sie ein Unterscheidungsvermögen für Helligkeiten hat.

Allen mit einem solchen Lichtsinn ausgestatteten Organismen resp. Organen scheint nun die Fähigkeit eigen zu sein, ihre reizbare Struktur der Stärke der Reizes anzupassen, so daß die Reizbarkeit, die, stationär gedacht, nur

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

ein gewisses Helligkeitsgebiet umfaßt, durch die Akkomodation befähigt wird, in weiteren Intensitätsgrenzen zu arbeiten. Durch die Akkomodation wird aber nicht nur bewirkt, daß die Schwellenwerte verschoben werden, sondern außerdem, daß für die betreffende Helligkeit maximale Unterschiedsempfindlichkeit erreicht wird. Außerdem ist für die Pflanze mit ihr die kürzeste Reaktionszeit verknüpft, der Reiz hat also bei der auf die betreffende Lichtintensität gestimmten Pflanze seine maximale, ihm zukommende heliotropische Wirksamkeit [1]).

Soll ein neu hinzukommender Reiz mit einem anderen verglichen werden, so ist es nötig, daß der erste so lange gewirkt hat, bis die Nachwirkungen früherer Reize verklungen sind, d. h., bis das Organ akkomodiert ist. Nur unter diesen Umständen zeigt die Proportion zweier zu vergleichender Reize das quantitative Verhalten, das durch das Webersche Gesetz ausgedrückt wird, d. h., die Unterschiedsschwelle entspricht immer demselben minimalen Verhältnis der beiden Reize. Dieses Verhältnis wird größer, sobald das Organ nicht akkomodiert ist, sei es nun höher oder tiefer gestimmt; also wird eine Differenz zweier Eindrücke, die zunächst unterschwellig ist, die Schwelle überschreiten können, wenn die Stimmung sich der Beleuchtung angepaßt hat, gleichgültig, ob sie dabei steigen oder fallen muß. Wir sehen daher unter Umständen bei Erhöhung der Stimmung die absolute Reizschwelle steigen, die Unterschiedsschwelle aber sinken. Die Akkomodation verfeinert das Unterscheidungsvermögen!

Was die Zeiten anbelangt, die zur Umstimmung nötig sind, so herrscht hierin ebenfalls eine Gesetzmäßigkeit, die darin besteht, daß sie mit wachsender Differenz zwischen der bestehenden und der zu erreichenden Stimmungshöhe zunehmen. Bei der Veränderung der Stimmung werden kontinuierlich alle zwischenliegenden Stadien durchlaufen, so daß beim Ausgehen von einem solchen der weitere Verlauf derselbe ist, wie wenn schon vorher eine Veränderung stattgefunden hätte. Daraus geht hervor, daß der Gang in jedem Moment nicht von der früheren Stimmung abhängig ist, sondern nur von der augenblicklichen und der zu erreichenden, gewissermaßen von dem Niveauunterschied. Auch darin zeigt sich ein gemeinsames Moment, daß die positive Umstimmung von dunkel zu hell schneller vor sich geht, als die negative von hell zu dunkel.

Diese Darstellung soll nun in folgendem durch Anführung der entsprechenden Beobachtungen gestützt werden.

Wir haben gesehen, daß eine Erhöhung der Reizstimmung eine Erhöhung der Reizschwelle in sich schließt, die freilich für die Pflanze nicht experimentell nachgewiesen, sondern nur aus der Veränderung einer anderen, mit ihr funktionell verknüpften Größe, der Reaktionszeit geschlossen wurde.

[1]) Daraus könnte man ein, allerdings nicht vollkommen entscheidendes Argument für die Annahme ziehen, daß der Heliotropismus auf Unterschiedsempfindlichkeit beruht, da mit dieser die heliotropische Reizintensität bei Veränderung der Stimmung steigt und fällt.

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

Wollte man die Schwellenwerte für verschiedene Stimmungshöhen zahlenmäßig feststellen, was für Pflanzen an sich schon große experimentelle Schwierigkeiten hat, so müßte man die Stimmung längere Zeit auf einer gewissen Höhe festhalten[1]), weil die Dauer eines Versuches mit Pflanzen zu lang ist, als daß die Stimmung nicht wesentlich fiele. Das ist beim Auge nicht der Fall, daher hat schon Aubert (*1*, 28) den Versuch machen können, die Verschiebung der Reizschwelle durch Aufenthalt im Dunkeln zu messen. Die Kritik seiner und der späteren Arbeiten findet sich bei Piper (*24*), dem wir die genauesten Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken. Aus seinen Messungen geht hervor, wie groß die Anpassungsfähigkeit der Netzhaut ist, auch kann man daraus die Adaptationszeiten entnehmen.

Zahlreicher sind die Arbeiten über den Einfluß der Beleuchtungsintensität auf die Unterschiedsschwelle, die bekanntlich dem Weberschen Gesetz unterliegt. Es besagt, daß der eben merkliche Unterschied zwischen zwei Reizen mit der Reizintensität wächst, und zwar proportional dieser. In diesem Anwachsen der Unterschiedsschwelle und der Reizschwelle bei der Inanspruchnahme durch einen Reiz sieht Pfeffer (*23*, 627) ein gemeinsames Moment und ordnet beide als Abstumpfungen durch den Reiz unter einen Begriff. Der Zusammenhang scheint mir aber doch komplizierter als es hiernach den Anschein haben könnte. Die Erweiterung des Wortes „Schwelle" auf den geringsten eben merklichen Unterschied war eine etwas willkürliche Übertragung Fechners (*4*, I, 242), die uns nicht täuschen darf.

Bei der Prüfung des Weberschen Gesetzes wurden die zu vergleichenden Reize entweder gleichzeitig oder hintereinander angewendet, je nach der Art des zu prüfenden Sinnesgebietes. War das Organ z. B. das Auge, so wurden beide Reize meist nebeneinander angewendet, war es das Ohr, nacheinander. Daraus ist zu ersehen, daß es nicht die Abstumpfung ist, die die Unterschiedsschwelle mit steigender Reizstärke erhöht. Gerade die geringe Dauer der Nachwirkung und das Fehlen der Ermüdung macht die Schallempfindungen besonders geeignet für die genaue Konstatierung des Weberschen Gesetzes (Wundt *32*, I, 514). Bekanntlich fließen Schallempfindungen erst bei viel höherer Frequenz ineinander als Gesichtsempfindungen. Die Nachwirkungen spielen beim Auge eine große Rolle, es verhält sich in dieser Beziehung der heliotropischen Pflanze durchaus analog. Die Erscheinung, von der ich spreche, ist die Akkomodation der Netzhaut, bei der z. B. Kries (*18*, 168) von einer durch Licht beeinflußbaren Stimmung, ganz in unserem Sinne, spricht. Piper (*24*, 161) hat für das Auge festgestellt, wie sich die Reizschwellen beim Übergang von Hell- zu Dunkeladaptation verschieben. Er fand die Akkomodationszeit um so größer,

[1]) Das würde durch eine, an sich atropistische Beleuchtung möglich sein, die etwa von oben einfiele, vielleicht auch durch zwei, sich in ihrer heliotropischen Wirkung aufhebende Lichtquellen oder durch Rotation gegenüber der umstimmenden Lampe, während die andere mitrotierte.

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

je größer die Differenz zwischen der vorhandenen und der der neuen Beleuchtung entsprechenden Stimmung war.

Ich sagte oben, daß das Webersche Gesetz am reinsten und in der breitesten Gültigkeit zutage tritt, wenn vollständige Akkomodation an den Lichtreiz erreicht ist, von dem der zweite eben merklich unterscheidbar sein soll. Unter dieser Voraussetzung ist nämlich die Unterschiedsschwelle am niedrigsten. Das akkomodierte Auge hat also die größte Sehschärfe, die bei der betreffenden Helligkeit möglich ist, ähnlich wie die akkomodierte Pflanze die schnellste Reaktion zeigt, die bei der betreffenden Helligkeit möglich ist. Aber wie wir dort gesehen haben, daß die normale Reaktionszeit von der Lichtintensität abhängig ist, so auch die Helligkeitsempfindung und die Sehschärfe des Auges, im Gegensatz zu Schirmers Behauptung (28, 147), daß das akkomodierte Auge von verschiedenen Lichtintensitäten einen gleichbleibenden Eindruck habe. Die Akkomodation kann nicht mehr leisten, als das Auge so sehtüchtig zu machen, wie es eben bei der betreffenden Helligkeit überhaupt möglich ist. Es braucht wohl kaum daran erinnert zu werden, daß selbst das völlig akkomodierte Auge Mondlicht als schwächer empfindet und dabei weniger gut unterscheidet, als bei Sonnenlicht. Die absolute Schätzung für die Reizintensität (die allerdings sehr wenig genau ist und nur große Intervalle zu Bewußtsein bringt) ist aber am besten beim akkomodierten Auge, so wie die akkomodierte Pflanze durch ihre Reaktionszeit am schärfsten die Reizstärke des betreffenden Lichtes erkennen läßt. Jedenfalls wird auch darin Übereinstimmung herrschen, daß bei der akkomodierten Pflanze die Unterschiedsschwelle am tiefsten liegen wird. Das ließe sich experimentell prüfen. (Vergl. Anm. auf vor. Seite.)

Wir sehen durch die Stimmungserhöhung unter Umständen die Unterschiedsschwelle sinken, während die Reizschwelle steigt, ein Zeichen, daß man beide nicht ohne weiteres zusammenordnen kann. Das fand schon früher seinen Ausdruck darin, daß es nicht recht passend erschien, von einer Verminderung der Empfindlichkeit oder einer Abstumpfung zu reden, wo die physiologische Reizwirkung verstärkt wird.

Mancherlei Hoffnungen könnte man an die enge Übereinstimmung in der Abhängigkeit der Reizbarkeit von der Inanspruchnahme durch den Reiz bei so verschiedenen Organismen, wie es Algenschwärmer, *Volvox*kolonien, *Phycomyces*fruchtträger, phanerogame Keimlinge, *Balanus*-Larven und das menschliche Auge sind, knüpfen; man muß sich dabei aber immer vergegenwärtigen, daß ein experimentelles Ergebnis stets nur für die Fälle als gültig betrachtet werden darf, für die es wirklich nachgewiesen worden ist. Wollen wir daraus aber ein allgemein-physiologisches Gesetz ableiten, was zunächst unser Ziel sein muß, so dürfen wir nicht vergessen, daß ein solches noch lange keine physikalisch-chemische Erklärung darstellt.

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

Eine andere Erklärungsweise ist die teleologische. Sie sollte immer zur Ergänzung der kausalen, die uns ja doch stets zum größten Teil verschlossen bleibt, herangezogen werden. Beim Auge finden wir es sehr verständlich, daß es im adaptierten Zustande für seine augenblickliche Aufgabe am besten geeignet ist. Daß aber auch die Pflanze, die auf die betreffende Helligkeit gestimmt ist, am schnellsten reagiert, also offenbar am stärksten gereizt wird, bedurfte eines eingehenden Nachweises. Auch ist es vorläufig nicht einzusehen, von welchem Nutzen diese Einrichtung sein kann. Wohl können wir einige gröbere Anpassungserscheinungen der Lichtempfindlichkeit ökologisch verständlich zu machen suchen. Warum aber die Pflanze eine so feine Abstufung ihres Lichtsinnes aufweist, wie er in den Erscheinungen der Umstimmung, sowie in der nach Dauer und Intensität genau präzisierten Reizung durch kurze Lichtblitze (Nathansohn und Pringsheim *19*) zutage tritt, das können wir vorläufig durchaus nicht sagen. Jedenfalls sehen wir soviel, daß die Trägheit, die die Pflanze Reizen gegenüber scheinbar aufweist, nur von ihrer, den Tieren gegenüber erschwerten Bewegungsfähigkeit herrührt, die Sensibilität als solche steht in der Feinheit der quantitativen Abstufung der der Tiere durchaus nicht nach.

Die Allgemeingültigkeit gewisser physiologischer Gesetze, wie sie für das Webersche, das Talbotsche und das der Adaptation zu bestehen scheint, muß andererseits gerade vor biologischer Deutung im einzelnen warnen. Um so unklarer wird allerdings deren Verhältnis zur Lehre von der Anpassung durch Auslese. Wir können nur annehmen, daß sie mit dem Wesen der Reizbarkeit untrennbar verknüpft sind, so wie diese mit dem des Lebens.

Zusammenfassung.

1. Die Reaktionszeiten heliotropischer Pflanzen nehmen mit wachsender Lichtintensität stetig ab, erst stärker, dann wenig, um schließlich konstant zu werden.

2. Die [scheinbare] Verlängerung der Reaktionszeit von einer gewissen, früher als Optimum bezeichneten Lichtstärke ab, rührt daher, daß die Pflanzen bei dieser Intensität zunächst indifferent sind, bis die Stimmung so weit gestiegen ist, daß Reaktion eintritt.

3. Das oben erwähnte scheinbare Optimum ist nur bei im Dunkeln kultivierten Pflanzen zu beobachten und hat schon deshalb eine geringe Bedeutung.

4. Werden die Pflanzen, nachdem sie aus dem Dunkeln gekommen sind, eine Zeit lang unter Rotation mit der Lichtintensität beleuchtet, gegen die sie später reagieren sollen, so fällt auch bei starkem Licht die Indifferenz fort, und es zeigt sich eine, gegenüber früheren Angaben wesentlich beschleunigte Reaktion.

5. Diese Reaktion akkomodierter Pflanzen ist die schnellste, die bei der betreffenden Lichtstärke überhaupt möglich ist. Die so erhaltenen Reaktionszeiten für verschiedene Lichtintensitäten geben die unter 1. beschriebene Kurve.

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

6. Da im ersten Teil der Belichtung niedrig gestimmter Pflanzen mit starkem Licht, der „Umstimmungszeit", die Lichtrichtung ohne Bedeutung ist und nur die Intensität in Betracht kommt, reagieren solche Pflanzen, die während dieser Zeit rotierten oder rückwärts beleuchtet wurden, ebenso schnell wie solche, die die ganze Zeit ruhig gestanden haben.

7. Ähnlich sind die Verhältnisse bei hochgestimmten Pflanzen und niedriger Lichtintensität. Der Stimmungsbereich, innerhalb dessen wirklich Reaktion stattfindet, ist recht eng.

8. Bei *Paniceen*-Keimlingen ist das Hypokotyl, das keinen Lichtreiz perzipieren kann, für Umstimmung doch empfänglich. Bei Verdunkelung der Koleoptyle ist aber die Umstimmung geringer als bei Beleuchtung des ganzen Keimlings.

9. Die Veränderung der Stimmung eines Organes ist aufzufassen als eine Beeinflussung der reizbaren Struktur, die die Grundlage irgend eines Teiles der Reizkette darstellt, durch einen gleichartigen oder ungleichartigen Reiz.

Man muß unterscheiden zwischen:

a) der Akkomodation, die die Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse bedingt, und

b) der Umschaltung, die es bewirkt, daß positive, negative oder gar keine Reaktion stattfindet.

10. Die Umschaltung ist abhängig von der Differenz zwischen der bestehenden und der der Beleuchtung entsprechenden Stimmungshöhe; verringert sich diese Differenz, so werden etwaige Umschaltungen rückgängig gemacht. Das Resultat ist positive Reaktion, falls das Organ zu ihr überhaupt befähigt ist.

a) Wird eine niedrig gestimmte Pflanze hell beleuchtet, so reagiert sie negativ, ist die Beleuchtung schwächer, positiv. Dazwischen liegt die Indifferenzzone.

b) Wird eine hochgestimmte Pflanze stark beleuchtet, so reagiert sie positiv, wird sie schwach beleuchtet, so bleibt der Reiz unterschwellig, bis die Stimmung so weit gesunken ist, daß positive Reaktion stattfindet.

c) Die Stimmungshöhe folgt in beiden Richtungen der Stärke der Beleuchtung; nach oben aber schneller als nach unten.

11. Eine ökologische Deutung der Stimmungsveränderungen ist nur in beschränktem Maße möglich. Alle Hypothesen, die die Stimmungshöhe als etwas konstantes zugrunde legen, sind hinfällig. Für die von mir untersuchten Keimlinge ist die Umstimmung durch Veränderung der Beleuchtung als biologischer Faktor am besten verständlich.

12. Die Stimmungsveränderungen der menschlichen Netzhaut entsprechen in mehreren wichtigen Punkten denen der heliotropischen Pflanze. Da auch bei anderen Organismen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen, so haben wir hierin wohl eine allgemein-physiologische Gesetzmäßigkeit des Lichtsinnes vor uns.

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

Zitierte Literatur.

Bei den Zitaten im Text ist die schräggedruckte Zahl die hier voranstehende, die zweite die Seitenzahl.

1. Aubert, Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865.
2. Czapek, Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CIV, Abt. I. 1895.
3. Darwin, Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von V. Carus. Stuttgart 1899.
4. Fechner, Elemente der Psychophysik. Leipzig 1860.
5. Figdor, Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CII, Abt. I. 1893.
6. Fitting, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 38. 1903.
7. Fitting, Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Sonderabdruck aus: Ergebnisse der Physiologie von Acher und Spiro, IV. und V. Jahrgang. Wiesbaden 1907.
8. Fitting, Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44. 1907.
9. Groom und Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biologisches Zentralblatt, Bd. X. 1890.
10. Hering, Zur Lehre von den Beziehungen zwischen Leib und Seele. I. Mitteil. Über Fechners psychophysisches Gesetz. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem. naturw. Klasse, Bd. LXXII, Abt. III. 1875.
11. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
12. Kniep, Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von *Fucus*. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44. 1907.
13. Kraepelin, Philosophische Studien, Bd. 2. 1885.
14. Loeb, Die künstliche Umwandlung von positiv heliotropischen Tieren in negative und umgekehrt. Pflügers Archiv Bd. LIV, 1893. Englisch abgedruckt in: „Studies in General Physiology", Bd. I. Chicago und London 1905, p. 265. Zitate hiernach.
15. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
16. Massart, La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme d'un champignon. Bull. de l'Acad. belg. 3 sér., Bd. 16, No. 12. 1888.
17. Müller, N. J. C., Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botan. Untersuchungen, Bd. 1, p. 57. 1877 (1872).

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

18. Nagel, Handbuch der Physiologie des Menschen. III. Bd.: Physiologie der Sinne. Die Gesichtsempfindungen von Kries. Braunschweig 1905.

19. Nathansohn und Pringsheim, E., Wirkung intermittierender Beleuchtung beim Heliotropismus. Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 44, 1907. (Erscheint etwa gleichzeitig.)

20. Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892.

21. Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.

22. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Heft III. Leipzig 1884.

23. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig 1904.

24. Piper, Über Dunkeladaptation. Zeitschrift für Physiologie und Psychologie der Sinnesorgane, Bd. 31. 1903.

25. Richter, O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Wiener Ak., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXV. Abt. I. 1906.

26. Rothert, Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII, Heft 1. 1894.

27. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1. Auflage. 1882. In der zweiten Auflage von 1887 findet sich die angeführte Bemerkung nicht.

28. Schirmer, Über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für den Lichtsinn. Archiv für Ophthalmologie, Bd. 36, 4. 1890.

29. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Sonderabdruck aus der Jenaischen Zeitschrift f. Naturw. 12. Jena 1878.

30. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I. Teil. Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der Wiener Akad., Bd. XXXIX. 1878. II. Teil, Bd. XLIII. 1882.

31. Wiesner, Versuch einer Bestimmung der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit nebst Bemerkungen zur Theorie des Heliotropismus. Österr.-bot. Zeitschr. 1893.

32. Wundt, Physiologische Psychologie, 5. Auflage. Leipzig 1902 u. 03.

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

Inhaltsübersicht.

		Seite
1.	Einleitung	263
2.	Literaturbesprechung	264
3.	Methodik	267
4.	Im Dunkeln und am Licht gewachsene Pflanzen	273
5.	Einfluß kurzer Vorbelichtung	278
6.	Reaktionszeit akkomodierter Pflanzen	280
7.	Verhältnis des heliotropischen zum Umstimmungsreiz	286
8.	Biologische Bedeutung der Umstimmungsfähigkeit heliotropischer Pflanzen	291
9.	Allgemeine Physiologie der Lichtstimmung	297
10.	Zusammenfassung	302
11.	Literaturverzeichnis	304

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 9_2

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

Artikel/Article: Einfluss der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung 263-306