

Ueber den Einfluss intermittierender Belichtung auf das Etiollement der Pflanzen. Von CHRISTIAN TRUMPF (Hamburg).

EINLEITUNG.

Als Dunkeletiollement bezeichnet man jene seit dem Anfang aller botanischen Forschung bekannte abnorme Gestalt, die Pflanzen zeigen, welche bei völliger Dunkelheit bzw. ungenügenden Lichtverhältnissen wachsen. Der Einfluss des Lichtmangels gibt sich in mehrfacher Weise an der Pflanze zu erkennen. Die in völliger Dunkelheit erwachsende Pflanze hat ein bleicher Aussehen, weil die vom Licht abhängige Bildung des grünen Farbstoffs nicht erfolgt ist; doch soll hier gleich bemerkt werden, dass das Fehlen des grünen Farbstoffes keine notwendige Begleiterscheinung des Etiollements ist, da Pflanzen bei schwachem Licht ergrünen können, aber dennoch Erscheinungen des Etiollements aufweisen, nämlich die vom normalen Licht-Habitus abweichende Gestalt, welche eben das eigentliche "Etiollement" ausmacht. Durch die Überverlängerung der Internodien und das Kleinbleiben der Blätter ist das Phänomen des Etiollements, das bekanntlich bei den dikotylen Gewächsen am markantesten in die Erscheinung tritt, am besten charakterisiert. Ein drittes Merkmal der etiolierten Pflanze ist das beschleunigte Längenwachstum gegenüber der normalen Lichtpflanze. Daneben lassen sich noch eine Anzahl anderer Unterschiede zwischen etiolierten Pflanzen und normalen Lichtpflanzen aufweisen, vor allem die Verschiedenheiten in der Gewebestruktur u.a.m. Diese formativen Veränderungen im Habitus und innern Bau sind jedoch nicht nur bei den höheren Pflanzen beobachtet worden; bei Farnen, Moosen, Pilzen und Algen hat man ähnliche Gestaltsveränderungen feststellen können. Doch macht sich die Wirkung des Lichtmangels am auffälligsten bei den höheren Pflanzen bemerkbar. Das deutsche Wort "Vergeilen" ist wohl gerade durch die häufig gemachte Beobachtung in dunkeln Räumen an keimenden Kartoffeln und andern Knollengewächsen entstanden. Es wird damit in erster Linie das üppige Wachstum zum Ausdruck gebracht. NOLL (1901) sucht den deutschen Ausdruck "Vergeilen" mit dem Fremdwort Etiollement in Verbindung zu bringen, indem er das Wort Etiollement von *stilare* = Schosse treiben ableitet.

Die äusseren Erscheinungen des Etiollements sind von zahlreichen Forschern untersucht worden, und es ist im Laufe der Zeit eine ausgedehnte Literatur über diesen Gegenstand entstanden. Als zusammenfassendes Werk sei dasjenige von Mc. DOUGAL (1903) angeführt. Der Verfasser gibt in dieser Arbeit eine chronologische Zusammenstellung aller Erfahrungen auf dem Gebiete des Etiollements von 1686 bis 1903. Während somit über die äusseren Erscheinungen ein reichhaltiges Tatsachematerial vorliegt, hat es bisher an einer eigentlichen Physiologie des Etiollements gefehlt. Die Frage nach der Ursache des Etiollements, die eine eingehendere Analyse dieser formativen Vorgänge in der Pflanze hätte zur Folge haben sollen, ist bisher fast ausschliesslich auf theoretischem Wege zu lösen versucht worden. Vielleicht ist dies einer der Gründe, weshalb diese Frage eine so umstrittene gewesen und heutzutage noch nicht restlos gelöst ist.

Die älteren Forscher, die sich mit der Frage nach der Ursache des Etiollements beschäftigten, sahen die abnorme Gestalt der Dunkelpflanze als etwas krankhaftes an. Der erste, der das Problem eingehender zu ergründen versuchte, war SACHS (1865). Aus seinen Untersuchungen zieht er den Schluss, dass in den meisten Fällen Neubildungen und Wachstumsprozesse einerseits unmittelbar vom Licht abhängig sind, insofern als das Zellwachstum vom Licht beeinflusst wird; andererseits sind diese Prozesse mittelbar vom Licht abhängig, da dieses für die Bildung von organischer Substanz aus anorganischem Material notwendig ist. Richtig erkannt wurde von ihm die verschiedene Wirkung des Lichtes, wie der Einfluss des Lichtmangels

auf Blätter und Internodien. So glaubt er mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen, dass die Überverlängerung der Internodien beim Etiollement ausschliesslich auf Zellstreckung beruhe. Was die abnorme Ausbildung der Blätter betrifft, so bezeichnet SACHS diese als eine krankhafte Erscheinung. Denn nach ihm ist das chlorophyllose Blatt krank. Jedoch betont er ausdrücklich, dass die Gestalt des Blattes als solche nicht von seiner eigenen Assimilationstätigkeit abhängig sei.

Einen offenbaren Rückschritt in dieser Hinsicht tat GREGOR KRAUS (1869/70), indem er annahm, dass die Form der Blätter von ihrer eigenen Ernährungsfunktion abhängig sei. Die Überverlängerung der Internodien führte er in der Hauptsache auf Zellstreckung, zu einem kleinen Teil auf Zell-Vermehrung zurück¹⁾. Als innere Triebfeder des Streckungsvorganges betrachtet er das Mark, das, verglichen mit d. äusseren Gewebeschichten, eine höhere Spannung besitzt.

Diesen Erklärungsversuchen folgte ein rein teleologischer von GODLEWSKI (1889), der das Etiollement als eine Anpassung an die äussere Umgebung auffasste. Die Überverlängerung der Internodien geschehe aus dem Grunde, weil die Pflanze versuche, möglichst schnell der Dunkelheit zu entrinnen. Die Blätter bleiben solange klein, bis sie in der Lage sind, ihre Funktion auszuüben. Diese Erklärung hat insofern doch wenigstens heuristischen Wert, als sie auf die entgegengesetzte Reaktion v. Blättern und Internodien dem Licht bzw. der Dunkelheit gegenüber hindeutet.

PALLADIN (1890) suchte einen andern Faktor als Ursache der Gestaltsveränderung der Dunkelpflanzen in den Vordergrund zu stellen, nämlich die Herabsetzung der Transpiration. Nach ihm wirkt die Herabsetzung der Transpiration begünstigend auf das Etiollement. Auch BRENNER (1900) macht in diesem Sinne darauf aufmerksam, dass "bei den meisten Kulturen im Dunkeln zugleich auch ein ± feuchter Raum geschaffen wird, indem dazu meist übergestülpte Blechkapseln oder Dunkelschränke benutzt werden, die rascher dampfgesättigt sind als ein grösserer freier Raum". Tatsächlich erinnern gewisse Pflanzen, die im feuchten Raum bei Licht wachsen, der Form und Struktur nach an Verhältnisse, wie wir sie bei den Dunkelpflanzen kennen.

Aus dem bisherigen ist zu ersehen, dass als Ursache des Etiollements ganz verschiedenartige Faktoren in den Vordergrund gerückt worden sind, sei es Mangel an Chlorophyllbildung, sei es Nahrungsmangel, sei es verminderte Transpiration. Es wird zugleich daraus klar, dass das Etiollement als eine komplizierte Erscheinung angesehen werden musste, die sich in letzter Linie nicht auf einen Faktor als alleinige Ursache zurückführen liess.

Einfacher wurde die Sache jedoch, als es gelang, Pflanzen mit normalem Lichthabitus am Licht, aber im kohlenensäurearmen Raum, also unter Ausschluss der CO_2 -Assimilation, zu ziehen (VÖCHTING 1891). Damit war wenigstens gezeigt, dass das Etiollement mit der Kohlensäure-Assimilation direkt nichts zutun hat.

PFEFFER (1904, p. 114) konnte daher mit Recht seine Ansicht über diese Frage folgendermassen formulieren: "In richtiger Erwägung der Sachlage kann es nicht zweifelhaft sein, dass es sich beim Etiollement in erster Linie um eine Reizwirkung des Lichtes, aber nicht um einen durch Nahrungsmangel verursachten Erfolg handelt". Damit ist das Hauptgewicht auf den Licht-Faktor zu legen, dessen Bedeutung SACHS schon teilweise erkannt hatte.

Auch WIESNER (1907, p. 258 f.) vertritt diesen Standpunkt. Nach ihm sind unter Etiollement jene Abweichungen der Gestalt und inneren Ausbildung der Pflanzen zu verstehen, die sich unterhalb des Minimums des Lichtgemusses vollziehen. Derselbe Autor hatte schon früher (1893, p. 316) im Gegensatz zu SACHS darauf hingewiesen, dass man es beim Etiollement nicht mit einer krankhaften Erscheinung der Pflanze zutun hat, sondern vielmehr nur mit einer Abnormität.

Nach dem bisherigen Stand der Dinge ist also die normale Gestalt der Pflanze vom Licht abhängig; andererseits muss der Lichtmangel als der entscheidende Faktor,

1) Neuerdings haben BROTHERTON und BARTLETT (1918) die Frage nach der Ursache der Überverlängerung der Internodien zu entscheiden versucht, indem sie eine Methode der Zellmessung anwandten. Auch sie kommen zu dem Ergebnis, dass die Überverlängerung in der Hauptsache auf Zellstreckung (66%), zu einem kleineren Teil aber auf vermehrter Teilung (34%) beruhe.

der sich beim Etiollement geltend macht, angesehen werden.

In der vorliegenden Arbeit wird eine Ergänzung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet angestrebt, und zwar handelt es sich bei den folgenden Untersuchungen um eine eingehendere Analyse des Verhältnisses zwischen der Gestalt der Pflanze und dem Licht, in der Weise etwa, wie FITTING (1907, p. 121 - 22) vorschlägt. Den Ausgangspunkt der Arbeit bildete die wichtige Entdeckung BATALINS (1871, p. 669 ff) die inzwischen mehrfach bestätigt wurde (GODLEWSKI 1879, p. 81 ff, VOGT 1898), dass man Dunkelpflanzen eine vom etioliierten Habitus abweichende Gestalt geben kann, wenn man sie in Zwischenräumen von 24 Stunden je 1 1/2 - 3 Stunden intermittierend belichtet. Dabei können die Pflanzen weder ergrünen, noch selbst Nährstoffe produzieren. Es muss demnach allein dem Licht eine Wirkung zugeschrieben werden, die in der Gestaltung der Pflanze zum Ausdruck kommt. BATALIN machte seine Versuche im freien bei diffusem Tageslicht. Aus seinen Angaben geht hervor, dass die Pflanzen, obwohl sie recht ansehnliche Blattspreiten entwickelten, doch bezüglich ihrer Internodienlänge dem etioliierten Typus sehr nahe standen. Hieraus könnte man vermuten, dass, wenn er vielleicht mit stärkerem Licht gearbeitet hätte, sich das Ergebnis zugunsten des normalen Lichttypus hätte verschieben müssen; und dass ausserdem dem normalen Lichttypus der Pflanze eine ganz bestimmte Lichtmenge, die der Pflanze täglich zugeführt würde, entspräche. Dieser Gedanke führte zu folgenden Fragen:

1. Wie gross ist die täglich zugeführte minimale Lichtmenge, die genügt, das Etiollement völlig aufzuheben, oder was dasselbe besagt, um der Pflanze den normalen Lichthabitus zu verleihen?
2. Ist es für die Gestalt der Pflanze gleichgiltig, ob die minimale Lichtmenge in längerer Zeit bei schwächerer Intensität, oder in kürzerer bei entsprechend stärkerer Intensität zugeführt wird?
3. fragte es sich, wie verschieden farbiges Licht die Gestalt der Pflanze beeinflusst.
4. handelte es sich um einen Versuch, nach Möglichkeit über den "Reizvorgang", d.h. die Wirkung des Lichtes innerhalb des Organismus Aufschluss zu gewinnen.
5. blieb noch die Untersuchung über die Möglichkeit einer Reizleitung von einem belichteten Teil der Pflanze zu einem verdunkelten.

Neben diesen Hauptfrage ergaben sich im Laufe der Untersuchungen noch eine Anzahl kleinerer Nebenfragen.

METHODISCHE.

Allgemeines.

Die Versuche wurden ausgeführt zum Teil in einem Dunkelraum des Kellergeschosses, zum andern Teil in dem "physiologischen Zimmer" des Instituts für Allgemeine Botanik in Hamburg. Bei der Wahl der Lichtquellen kam es darauf an, Lampen zu verwenden, deren Licht in seiner spektralen Zusammensetzung dem Tageslicht möglichst nahe kommt. Wie aus einer Anzahl pflanzenphysiologischer Arbeiten mit künstlichem Licht nach den Zusammenstellungen von SIERP (1918, p. 249) hervorgeht, gibt es in der Tat Lichtquellen, die dem Tageslicht in ihrer Wirkung auf das pflanzliche Wachstum sehr nahe stehen. Es sind dies vor allem das Bogenlicht und diesem wiederum sehr nahe stehend die hochkerzigen gasgefüllten Halbwattlampen.

Als Lichtquellen standen sechs 100-kerzige Azolampen der Osram-Gesellschaft zur Verfügung. Die Lichtstärke dieser Lampen wurde mit einer Normal-Heiferkerze verglichen. Die Lampen, die alle halb mattiert waren, zeigten durchschnittlich eine Kerzenstärke von 60 H.K. Durch weiss emaillierte Schirme gelang es, die Beleuchtungsstärke zu erhöhen, sodass die Beleuchtungsstärke in 1 m Entfernung von der Lampe von 60 H.K. auf 90 H.K. verstärkt wurde. Die Lampen wurden in 25/30 cm Entfernung von den Pflanzen so aufgestellt, dass zwei antagonistische Flanken der Pflanzen belichtet wurden. Die Beleuchtungsstärke konnte also beliebig durch Einschalten von 2, 4 oder 6 Lampen variiert werden. Die erwähnten Lampen kamen nur für

niedere u. mittlere Intensitäten infrage. Für höhere Intensitäten wurde die Bogenlampe eines Epidiaskops von Zeiss benützt, die mit einer Maximalstromstärke v. 30 Ampère brannte. Ohne weiteres konnte das Licht dieser Lampe natürlich nicht mit dem der Azolampen verglichen werden, einerseits, weil das Spektrum der Bogenlampe ein viel längeres ist, andererseits, weil das Bogenlicht einen grösseren Prozentsatz an Ultraviolett enthält als das der Azolampen. Die Vergleichsmöglichkeit wurde aber dadurch erreicht, dass eine photographische Mattscheibe (18x24) sowie ein schwaches Kaliumbichromatfilter vor das Bogenlicht geschaltet wurden. Durch einen Spiegelreflektor sowie durch einen Regulierwiderstand konnte die Beleuchtungsstärke beliebig variiert werden. Um einen Teil der Wärmestrahlen zu absorbieren, wurde das Licht durch eine Cuvette, durch die dauernd ein Wasserstrom floss, geleitet. Da die Belichtung in diesem Falle nur eine einseitige sein konnte, wurden die Pflanzen während der Belichtung auf dem Klinostat gedreht.

Zur Kontrolle der Lichtmessungen wurde das EDERSche Aktinometer benützt (EDER, 1879). Es bestand aus einer Glaskuvette (10x5x3), die völlig mit schwarzem Papier und Paraffin abgedichtet war, an der einen Seite aber ein Fenster von 20 qcm Fläche frei liess. In die Cuvette kamen 75 ccm des EDERSchen Gemisches. Dieses Gemisch setzt sich zusammen aus 2 Volumen einer 4% Ammoniumoxalatlösung und einem Volumen einer 5% Sublimatlösung. Beider werden getrennt gelöst, dann gemischt und bis zur beginnenden Trübung dem Licht ausgesetzt. Hierauf wird die Mischung filtriert und im Dunkeln aufbewahrt. Im Licht setzt sie sich proportional der beleuchteten Fläche und der Intensität der grünen bis ultravioletten Strahlen nach folgender Gleichung um: $2 \text{HgCl}_2 + \text{C}_2\text{O}_4 (\text{NH}_4)_2 = \text{Hg}_2\text{Cl}_2 + 2 \text{CO}_2 + 2 \text{NH}_4\text{Cl}$. Nach Beendigung der Belichtung wird der Inhalt abfiltriert, das ausgeschiedene Quecksilberchlorid mit saurehaltigem Wasser ausgewaschen, auf 100° erhitzt, im CaCl_2 -Exsikkator abgekühlt und gewogen. Die abgeschiedene Menge Hg_2Cl_2 ist proportional der Lichtmenge. Zu beachten ist, dass bei Temperaturerhöhung die Reaktion schneller verläuft, desgl. bei Gegenwart von Spuren von Fe, sodass man in diesem Fall indirekt die Wärmestrahlen misst. Bei zu vergleichenden Messungen muss daher die Temperatur nach Möglichkeit gleich sein. Da im Laufe der aufeinander folgenden Versuchsreihen es nicht möglich war, die Temperatur bei den Pflanzen auf gleicher Höhe zu halten, können nur solche Versuche miteinander verglichen werden, die zu gleicher Zeit und unter denselben Bedingungen ausgeführt wurden. Über Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft werden daher bei den einzelnen Versuchen besondere Angaben gemacht.

Das Objekt.

Bekanntlich sind die geeignetsten Objekte für Etiollementsversuche solche, deren Samen mit Nährstoffen reichlich versehen sind; die es infolge dessen lange im Dunkeln aushalten. Die Anzahl derer ist allerdings nicht gross, zumal wenn noch gewisse andere Bedingungen erfüllt werden sollen. Dies ist bei pflanzenphysiologischen Versuchen aber stets der Fall: 1. das Material soll ein typisches Beispiel für das infrage kommende Problem sein; 2. es soll für eine bestimmte Zeit mit Nährstoffen ausgerüstet sein; 3. die Abweichungen der einzelnen Individuen voneinander sollen möglichst gering sein; 4. das zur Beobachtung gewünschte Stadium soll möglichst schnell erreicht werden, wegen der grossen Anzahl der Versuche, die anzustellen sind; 5. die gewählte Pflanze muss genügend widerstandsfähig sein gegen alle Einflüsse, die das Laboratorium mit sich bringt.

Um ein sich gut eignendes Objekt ausfindig zu machen, wurden eine Anzahl von Vorversuchen mit *Raphanus sativus*, *Sinapis alba*, *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Linum usitatissimum*, *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*, *Solanum tuberosum* und einigen Monocotylen mit mehr oder weniger Erfolg ausgeführt. Diejenige Pflanze, welche die gestellten Bedingungen am besten erfüllte, war *Phaseolus multiflorus*. Leider aber waren die individuellen Abweichungen, besonders in der Epikotylänge, doch recht gross. Dies möge folgender Vorversuch zeigen: Eine Anzahl Bohnenpflanzen, die am Nordostfenster bei diffusem Tageslicht wuchs, wurde mit einer anderen verglichen, die sich während derselben Zeit im Dunkelschrank befand. Die

Tabelle 1. gibt die Epikotyllänge der einzelnen Pflanzen in cm wieder.

Tabelle 1.

Lichtpflanzen	Dunkelpflanzen
4,3	19,0
6,8	25,3
7,1	25,6
7,8	26,3
8,0	29,0
8,3	29,8
8,5	30,5
9,9	33,0
9,9	36,4
10,2	36,8
12,7	37,3

Reinliniges Material stand nicht zur Verfügung. Es gelang aber im Laufe der Zeit eine Methode ausfindig zu machen, die diesen Fehler auf ein Minimum beschränkte. Für eine bestimmte Versuchsreihe wurden ca. 70/100 gleich grosse und gleichfarbige Samen 24 St. in Wasser gequollen; darauf in mit Lauberde gefüllte grosse irdene Töpfe gesteckt, derart, dass die Wurzel, der geotropischen Induktion folgend, ohne Verkrümmung senkrecht nach unten wuchs. Etwa 7/8 tage verblieben die Keimlinge im Dunkelschrank. Nach Ablauf dieser Zeit wurde bei sämtlichen die Wurzel gemessen und nach der Länge dieser eine Selektion vorgenommen; d.h. es wurden nur solche Keimlinge für den Versuch verwendet, die gleiche Wurzellänge

zeigten, da es sich herausgestellt hatte, dass bei Pflanzen mit gleicher Wurzellänge die Abweichungen in der Epikotyllänge geringer waren. Die Wurzellänge betrug im Durchschnitt nach 8 Tagen 4,5 cm. Die ausgesonderten Keimlinge wurden von der Samenschale befreit und in kleinere Töpfe verpflanzt. Nach 1 - 2 weiteren Tagen konnte dann der Versuch beginnen, sobald nämlich die Plumula aus den Kotyledonen heraustretet. Trotz sorgfältigster Selektion der Keimlinge waren die Abweichungen der einzelnen Individuen in den Grössenverhältnissen immer noch gross genug. Das lag zum grösseren Teil daran, dass die einzelnen Pflanzen, von denen meistens 6 in einem Topf wuchsen, sich gegenseitig beschatteten; dass somit das Licht nicht bei jeder Pflanze genau dieselbe Wirkung ausüben konnte. Die Zahl der Versuchsobjekte bei den einzelnen Versuchen war also eine geringe. Es wäre von Vorteil gewesen, wenn mehrere gleichartige Versuche nebeneinander hätten ausgeführt werden können. Letzteres war aber wegen der hohen Kosten, die Strom und Lampenmaterial erforderten, leider nicht möglich. Zudem waren die Versuchsergebnisse in allen Fällen eindeutig genug. Sämtliche Versuche sind mindestens einmal wiederholt worden. Es zeigte sich auch, dass es garnicht so sehr auf die Gleichheit der Grössenverhältnisse ankam, sondern vielmehr auf die Gleichheit des Entwicklungsstadiums der Individuen, die in einem Kulturgefäss wuchsen.

Bei allen Versuchen kam es nun darauf an, Temperatur und Feuchtigkeit der Luft möglichst konstant zu halten. Was diese beiden Faktoren hinsichtlich ihrer Wirkung auf das Wachstum betrifft, so sind hierüber schon Untersuchungen angestellt worden. SACHS (1887, p. 563) hat für die Temperatur die Kardinalpunkte d. Bohne wie folgt festgelegt: Minimum 9,5°, Optimum 33,7°, Maximum 46,2°; d.h. unter 9,5° wächst die Bohnenpflanze überhaupt nicht, bei 33,7° wird die Endlänge des Epikotyls in kürzester Zeit erreicht, und bei 46,2° geht die Pflanze in die Wärmestarre über.

Diese Verhältnisse kamen im Laufe der aufeinanderfolgenden Versuche zum Ausdruck. Im November 1920 begannen dieselben. Damals waren die Epikotyle der normalen Lichtpflanzen am 11. Tage ausgewachsen bei einer Temperatur von 15-17°. Im Frühjahr 1921 wurde die Endlänge schon nach 8 - 9 Tagen bei 15 - 17° erreicht. Zu Anfang des Sommers (Juni) waren die Lichtpflanzen schon nach 6 Tagen ausgewachsen (22°); endlich ging aus einem Versuch im Gewächshaus bei 25 - 30° hervor, dass hier schon am 4. Tage das Wachstum der Epikotyle beendet war. Für die reinen Dunkelpflanzen dauerte die Wachstums-Periode stets einige Tage länger, d.h. waren die Epikotyle der Lichtpflanzen ausgewachsen, so wuchsen diejenigen der Dunkelpflanzen noch weiter. Als Beispiel seien folgende Zahlen (Tabelle 2) angeführt: verglichen wurden in ihrer 24-stündigen Wachstumsintensität Pflanzen, die am Nordostfenster standen, mit solchen, die im Dunkelschrank wuchsen (18°), täg-

lich wurde der Zuwachs gemessen und ergab folgende Durchschnittswerte in cm:

Tabelle 2.

Lichtpflanzen		Dunkelpflanzen	
Tag	Zuwachs	Tag	Zuwachs
1.	1,3	1.	1,0
2.	1,4	2.	1,6
3.	0,8	3.	2,2
4.	0,7	4.	3,7
5.	1,9	5.	3,1
6.	1,4	6.	4,7
7.	0,5	7.	4,4
8.	0,4	8.	4,2
9.	0	9.	3,2
10.	0	10.	1,2
11.	0	11.	0,5
12.	0	12.	0,1
	Sa. 8,6		Sa. 29,9

Neben der Wachstumsperiode ändert sich auch die absolute Endlänge des Epikotyls mit der Temperatur, sodass man zweifellos auch den Einfluss der Temperatur mit berücksichtigen muss. Über diesen Gegenstand liegen genauere Untersuchungen mit *Avena-Koleoptilen* von VOGT (1915) und SIERP (1920) vor. Man kann demzufolge annehmen, dass bei vielen Organen mit begrenztem Wachstum die Wachstumsperiode sowie die absolute Endlänge durch die Temperatur in ähnlicher Weise beeinflusst werden.

Ebenfalls ist die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Bohnenpflanze untersucht worden. WIESNER (1893, p. 339 ff) macht folgende Angabe: "Die Blattgrösse einer Pflanze ist unter sonst gleichen Verhältnissen einerseits von dem Grade der Luftfeuchtigkeit, andererseits von der chemischen Intensität des Lichtes abhängig. So wurde gefunden, dass die Primordialblätter von *Phaseolus multiflorus* bei 75% relat. Feuchtigkeit und einem tägl. Durchschnittsminimum gleich 0,048 dieselbe Grösse haben wie bei 100% und einer Intensität von 0,001".

Die Luftfeuchtigkeit wirkt hiernach begünstigend auf die Blattflächen-Entwicklung. Aus diesen Tatsachen ergab sich für die folgenden Versuche, dass mit grösstmöglicher Genauigkeit darauf geachtet wurde, dass die miteinander zu vergleichenden Pflanzen unter möglichst gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen wuchsen, was allerdings nicht immer leicht war.

Um eine möglichst gleiche Luftfeuchtigkeit im Dunkelschrank wie im übrigen Raum zu haben, blieben die Türen des Dunkelschranks geöffnet. Der Dunkelschrank war natürlich so aufgestellt, dass kein Licht zu den Pflanzen gelangen konnte.

BELICHTUNG MIT KONSTANTER INTENSITÄT WÄHREND VERSCHIEDEN LANGER ZEITDAUER.

Zunächst kam es darauf an, Pflanzen mit normalem Lichthabitus zu ziehen, wobei möglichst die minimale tägliche Lichtmenge festzustellen war. Dabei war es von Wichtigkeit, dass die verschieden lange belichteten und die verdunkelten Pflanzen auch möglichst gleichen Temperatur-Verhältnissen ausgesetzt waren. Dies wurde bis zu einem gewissen Grade dadurch erreicht, dass die Lampen direkt hinter d. Dunkelschrank aufgestellt wurden, sodass die geschwärzte Interwand des Schranks recht viel Wärme absorbieren konnte und die Temperatur im Innern des Schranks nahezu die gleiche war, wie in der Nähe der Lampen. Trotzdem blieb die Temperatur im Dunkelschrank durchschnittlich 1,5 - 2 Grad hinter der in der Nähe der Lampen

zurück. Die Belichtung wurde mit 2 Lampen begonnen, die so aufgestellt wurden, dass der Weg des Lichtes zu den Pflanzen 25 cm betrug. Die Beleuchtungsstärke belief sich auf rund 2880 M.K. Die Temperatur im Dunkelzimmer betrug 15°. Die Pflanzen selbst waren während der Belichtung einer Temperatur von 19° ausgesetzt. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug 60 - 70% (Psychrometer).

Fünf Töpfe mit je 6 Keimlingen wurden für diesen Versuch angesetzt. Der erste blieb dauernd verdunkelt, der zweite wurde täglich 1/2 Stunde belichtet, der dritte 2 Stunden, der vierte 4 Stunden und der fünfte 12 Stunden. Es muss ohne weiteres zugegeben werden, dass die länger belichteten Pflanzen auch länger unter der Wirkung der höheren Temperatur standen, was zweifellos ein etwas schnelleres Wachstum zur Folge hatte, ohne jedoch das Versuchsergebnis ernstlich zu trüben. Nach 10 Tagen wurde der Versuch abgebrochen, da die Epikotyle der 12-stündig belichteten Pflanzen ausgewachsen waren und die Blätter sich glatt und normal ausgebreitet hatten. Die Messung ergab für Epikotyle, Blattstiele der Primordialblätter, Länge und Breite der Primordialblätter, folgende Durchschnittswerte in cm (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Belicht. Zeit i. Stunden	0	1/2	2	4				12			
	Epi- kotyl	Epi- kot.	Epi- cot.	Epi- cot.	Blatt- stiele	Blatt- länge	Blatt- breite	Epi- kot.	Bl.- stiel	Bl.- lg.	Bl.- br.
	18,5	16,0	14,5	12,0	1,5	3,2	2,9	8,5	2,0	4,0	3,3

Das Epikotyl wurde gemessen von der Ansatzstelle der Kotyledonen bis zur Ansatzstelle der Blattstiele der Primordialblätter. Beim Blatt wurde die Länge an der Mittelrippe gemessen bis zur Spitze, die Breite quer über der Ansatzstelle am Blattstiel.

Aus der zahlenmässigen Angabe der Grössenverhältnisse der einzelnen Pflanzenteile ist zu ersehen, dass je nach der Grösse der der Pflanze zugeführten Lichtmenge ein bestimmter Ausbildungsgrad der Pflanze zwischen völligem Etiollement u. normalem Lichthabitus herbeigeführt wird. Da die Blattorgane der Pflanzen der ersten 3 Rubriken so sehr zurückgeblieben waren, konnten keine genaueren Messungen der Grössenverhältnisse dieser angestellt werden. Zur bessern Veranschaulichung der Verhältnisse sei daher auf Fig. 1 verwiesen. 1 stellt das reine Etiollement dar mit der noch fast in der embryonalen Grösse befindlichen Blattanlage; 2 lässt schon ein Längenwachstum der Blattorgane erkennen; 3 weist bereits eine leichte Ergrünung der Blätter auf. In 4 ist die Ergrünung vorgeschritten, die Blätter befinden sich schon in der endgiltigen Stellung, besitzen aber noch eine wellige Oberfläche und sind z.T. noch zusammengeklappt. Endlich bei der in 5 dargestellten Pflanze sind die Blattspreiten glatt und ausgebreitet, die Farbe ist eine saftig dunkelgrüne.

Wie aus Tabelle und Abbildung hervorgeht, nehmen die Längen des Epikotyls mit der Lichtmenge ab. Umgekehrt steht es mit der Blatt-Entwicklung. Diese Tatsache könnte zu der Vermutung führen, dass eine Korrelation zwischen der Stengelänge und der Blattgrösse bestehe. WIESNER (1893, p. 291 ff.) nimmt diese Beziehungen aufgrund seiner Untersuchungen an. Ob diese Ansicht zu Recht besteht, werden Untersuchungen weiter unten aufklären.

Zu Anfang war als Zweck dieses Versuches die Bestimmung der minimalen Belichtungszeit und damit die der minimalen Lichtmenge für den normalen Lichthabitus angeführt worden. Durch das Ergebnis dieses Versuchs erübrigt sich diese Bestimmung insofern, als, da jeder Lichtmenge ein besonderer Ausbildungsgrad der Pflanze ent-

spricht, alle Übergänge vom völligen Etiolement bis zum normalen Lichthabitus in kontinuierlicher Folge sich ergeben. Es lässt sich da schwerlich eine scharfe Grenze ziehen, wo der normale Lichthabitus beginnt, zumal auch noch Temperatur u. Luftfeuchtigkeit die Gestalt der Pflanze mit beeinflussen.

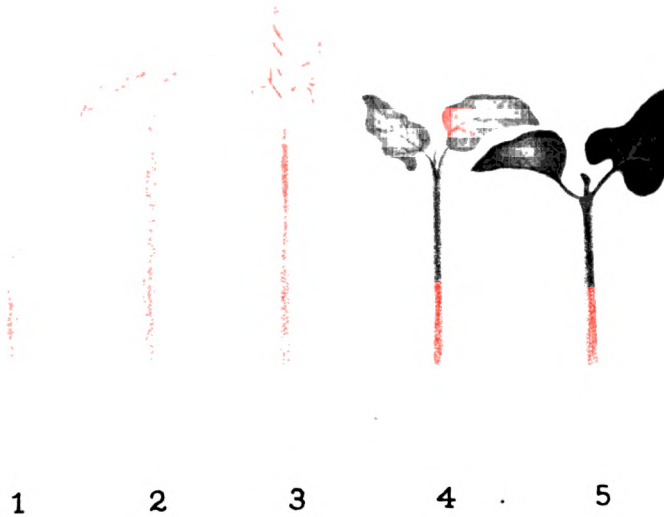


Fig. 1.

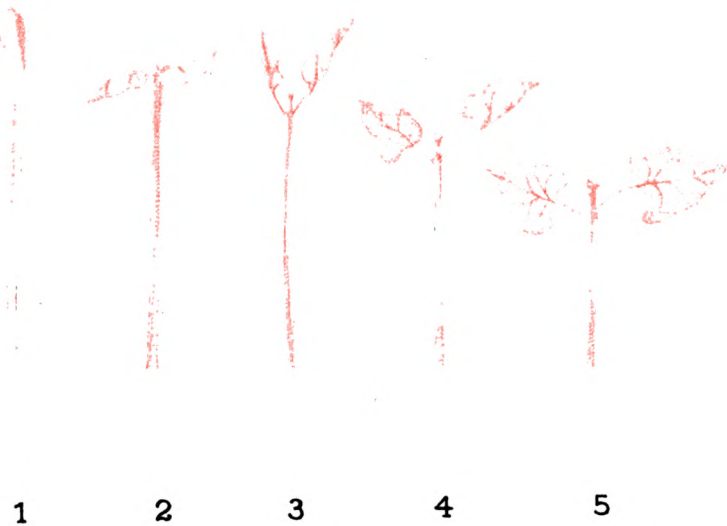


Fig. 2.

Dieser erste Versuch nun zeigte an sich nichts neues. WIESNER (1893) hatte ihn, etwas modifiziert, schon früher ausgeführt und seinen Korrelationsschluss aus dem Ergebnis gezogen. In unserm Fall war es von Bedeutung, gezeigt zu haben, dass das Licht der Azolampen bei dieser Aufstellung hinreichte, um Pflanzen mit nor-

malem Lichthabitus zu ziehen. Das wichtigste war die Deutung des Ergebnisses in bezug auf die ganze Versuchsreihe: Einer jeden zugeführten Lichtmenge entsprach je ein besonderer Ausbildungsgrad der Pflanze. Diese Tatsache konnte vermuten lassen, dass das Licht von der Pflanze absorbiert wurde und dass nach dem Masse der zugeführten Energiemenge innere Veränderungen in der Pflanze derart stattfinden, dass äusserlich die entsprechende Gestalt resultieren musste. Allerdings kann hier immer noch der Einwand erhoben werden, dass die Pflanzen 4 und 5 der Fig. 1 garnicht mit den übrigen zu vergleichen sind, da der grüne Farbstoff zur Ausbildung gelangt ist und diese Pflanzen assimilieren konnten. Um diesen Einwand grundlos zu machen, wurden Versuche mit höherer Intensität gemacht.

Die Versuche mit höherer Intensität wurden mit der Projektions-Bogenlampe ausgeführt. Ohne weiteres war das Licht der Bogenlampe natürlich nicht zu verwenden, noch weniger mit dem der Azolampen zu vergleichen. Bekanntlich ist das Bogenlicht sehr reich an chemischen und ultravioletten Strahlen, während bei den Azolampen der rotgelbe Teil des Spektrums überwiegt. Zunächst wurden daher orientierende Vorversuche mit dem Bogenlicht gemacht. Ein solcher Vorversuch zeigte deutlich d. ausserordentlich schädigende Wirkung dieses Lichtes. Bohlenkeimlinge wurden 10 Tage lang täglich nur 10 - 15 Minuten mit der offenen Bogenlampe in 1 m Entfernung belichtet. Die Temperatur stieg während der Belichtungszeit von 17° auf 35°. Von den 10 Keimlingen, die belichtet wurden, gingen 50% nach 3 - 4 Tagen zugrunde. Von den übrigen ergab die Messung am 11. Tage folgende Grössenverhältnisse in cm.

Tabelle 4.

Epikotyl	Blattstiele	Blattlänge	Blattbreite
4,4	0,8	2,5	1,5
	0,7	2,5	1,5
3,3	0,4	0,6	1,3
	0,4	0,5	1,2
3,7	0,2	-	-
	-	Blätter waren teils nicht zur Ausbildung gelangt, teils zugrunde gegangen.	
2,5			
3,5			

Man sieht deutlich die äusserst schädigende Wirkung der ultravioletten Strahlen von der Wellenlänge weniger als 300 μ , die nach SCHANZ (1920) zerstörend auf die lebendige Substanz wirken.

Die Pflanzen wurden, nachdem der Versuch abgebrochen war, ans Tageslicht gebracht. Nach einigen Tagen erfolgte die Ergrünung der Blätter. Die Pflanzen wuchsen weiter, behielten aber noch wochenlang den gedrungenen Habitus bei. Dann erst nahmen die obersten neu gebildeten Blätter normale Grösse an.

Im folgenden Versuch wurde eine Cuvette mit einer 10 cm dicken Wasserschicht, die dauernd erneuert wurde, zwischen Lichtbogen und Pflanzen geschaltet; ferner eine Cuvette mit schwacher Kaliumbichromatlösung. Da die Intensität beträchtlich abgenommen hatte, wurde täglich eine 1/2 Stunde lang belichtet. Die Beleuchtungsstärke in 50 cm Abstand betrug roh gemessen ca. 40.000 M.K. Die Temperatur stieg während der Belichtung von 16° auf 25°. Nach 10 Tagen erfolgte die Messung. Dieselbe ergab von 7 Pflanzen folgende Durchschnittswerte (Tabelle 5):

Tabelle 5.

Epikotyl	Blattstiele	Blattlänge	Blattbreite
8,7	2,9	3,2	2,8

Mit diesem Ergebnis war ein grosser Schritt vorwärts getan. Die Pflanzen zeigten, verglichen mit normalen Lichtpflanzen, keine wesentlichen Abweichungen. Ausserlich war nur ein Unterschied in der Farbe festzustellen. Die Stengel waren völlig weiss, nur die Basis zeigte eine leichte Rotfärbung. Die Blätter waren ockergelb gefärbt und glatt. Die bei Erwähnung des BATALINSchen Versuches (p. 383) ausgesprochene Vermutung hatte sich bestätigt. Der folgende Versuch wurde im "physiologischen Zimmer" ausgeführt, wo die Luftfeuchtigkeit etwas geringer war (50 - 55%). Es handelte sich um einen Versuch, der analoge Verhältnisse zeigen sollte, verglichen mit dem ersten, bei welchem mit niederer Intensität verschieden lange Zeit belichtet wurde. Es kam darauf an, dass die Pflanzen bei der hohen Intensität ungefähr dieselben Lichtmengen erhielten, wie bei der niederen Intensität. Es handelte sich hierbei natürlich nur um ganz rohe Abschätzungen. Fünf Kulturgefässe mit je ca. 6 Keimlingen wurden wie folgt behandelt: Das erste blieb ganz verdunkelt, das zweite wurde täglich 1 Minute belichtet, das dritte täglich 5 Minuten, das vierte täglich 10 Minuten, das fünfte täglich 30 Minuten. Die Belichtung geschah in 70 cm Entfernung von der Lampe. Die Grundtemperatur des Zimmers betrug 19°. Während der Belichtung stieg dieselbe in der Nähe der Pflanzen auf 25°. Die weniger als 30 Minuten belichteten, sowie die Dunkelpflanzen wurden den Rest der Zeit, bzw. die Dunkelpflanzen 30 Minuten täglich am Regulierwiderstand im geringen Abstand auf ca. 26° erwärmt. Nach 8 Tagen schon konnte der Versuch abgebrochen werden. Die Messung ergab folgende Zahlenwerte in cm (Tabelle 6):

Tabelle 6.

Belicht. Zeit i. Stund.	0	1/2	2				4	12			
	Epi- kot.	Epi- kot.	Epi- kot.	Epi- kot.	Blatt- stiele	Blatt- länge	Blatt- breite	Epi- kot.	Bl. st.	Bl. lg.	Bl. br.
	19,1	18,7	15,0	12,0	2,2	4,2	3,5	10,8	1,9	5,1	3,4

Die Tabelle 6 weist ohne weiteres eine grosse Ähnlichkeit mit Tabelle 3 auf. Die höhere Temperatur machte sich einerseits durch die verkürzte Wachstumsperiode, andererseits durch grössere Endlänge des Epikotyls und bessere Entwicklung der Blattspreiten geltend. Bei den Dunkelpflanzen sowie den 1 und 5 Minuten lang belichteten war die Blattentwicklung noch so weit zurück, dass genauere Messungen unmöglich waren. Deshalb wird auf Fig. 2 Seite 388 verwiesen. Auch in diesem Fall ist wiederum entsprechend der zugeführten Lichtmenge je ein ganz bestimmter Ausbildungsgrad der Pflanzen erfolgt. Das wesentliche, was Fig. 2 von Fig. 1 unterscheidet, ist, dass alle Pflanzen diesmal völlig des grünen Farbstoffes entbehren. Die 30 Minuten lange tägliche Belichtung hatte nicht hingereicht, um das Chlorophyll zur Ausbildung zu bringen. Durch diesen Versuch ist es somit gelungen, die normale Gestalt der Pflanze zu erzielen, ohne dass eine Ergrünung stattfindet. Damit war endgiltig entschieden, dass das Etiollement eine Erscheinung ist, die nichts mit der mangelnden Chlorophyllbildung zutun hat.

BELICHTUNG MIT VERSCHIEDENEN INTENSITÄTEN BEI GLEICHER ZEITDAUER.

Bisher ist die Wirkung niederer und hoher Lichtintensität während verschieden langer Zeitdauer untersucht worden. Es hatte sich gezeigt, dass die Licht-Menge ausschlaggebend für die Gestaltung der Pflanze war. Es fragte sich nun, wie sich die Pflanzen verhalten würden, wenn während gleich langer Zeitdauer verschiedenen starke Intensitäten einwirken. Auch in diesem Falle würden verschieden grosse Lichtmengen zugeführt werden. Für den folgenden Versuch kamen vier Möglichkeiten

der Belichtung infrage: 1. mit 2 Azolampen; 2. mit 4 Azolampen, 3. mit 6 Azolampen, 4. mit der Bogenlampe. Die Beleuchtungsstärken im Falle 1 - 3 verhielten sich wie 1 : 2 : 3; die der Bogenlampe war etwas 5 mal so gross wie die der 6 Azolampen zusammen. Die Aufstellung der Lampen war dieselbe wie bei den vorigen Versuchen. Da eine halbe Stunde täglicher Belichtung mit der Bogenlampe genügte, um Pflanzen mit normalem Lichthabitus zu ziehen, so wurde diese Zeitdauer als Belichtungszeit gewählt. Es kam darauf an, möglichst gleiche Temperaturverhältnisse für alle Pflanzen zu erzielen. Das wurde in folgender Weise ermöglicht: Um die während der Belichtung allzugrosse Erwärmung des Versuchsraumes herabzusetzen, wurden die Türen des Versuchsraumes geöffnet, sodass von den Nachbarräumen, wo die Fenster geöffnet wurden, ein kühler Luftstrom durch das Versuchszimmer strömen konnte. Die Grundtemperatur betrug 17°. Während der Belichtung sank dieselbe infolge der durchströmenden kühleren Luft auf 15°. In der Nähe der Pflanzen herrschte während der Belichtung mit 6 Lampen eine Temperatur von 19°. Nach 10 Tagen war das gewünschte Stadium der Pflanzen erreicht. Die Messung ergab folgende Zahlenwerte (Tabelle 7):

Tabelle 7.

Beleucht. Stärke M.K.	2880	5760	8640	ca. 30000			
	Epikotyl	Epikotyl	Epikotyl	Epikotyl	Blattstiele	Blattläng- ge	Blatt- breite.
	16,2	15,2	14,5	9,5	3,0	3,5	2,6

Die Zahlen der Tabelle 7 lehren, dass wieder ein bestimmter Ausbildungsgrad der Pflanzen erfolgte je nach der zugeführten Lichtmenge. Die Stadien der Blattentwicklung bei den mit 2880, 5760 und 8640 M.K. belichteten Pflanzen entsprechen ungefähr denjenigen der Pflanzen 2 und 3 der Fig. 2.

Aus den bisherigen Tatsachen konnte man nun den wichtigen Schluss ziehen, dass die Wirkung einer schwachen Intensität während längerer Zeit für die Gestaltung der Pflanzen gleichbedeutend ist derjenigen einer stärkeren während entsprechend kürzerer Zeit.

Aus der Literatur kennen wir die bekannte Formulierung dieser Gesetzmässigkeit als "Reizmengengesetz" für den Phototropismus (BLAAUW, 1909). Für andere Wachstumsvorgänge, besonders für Gestaltungsvorgänge, ist dieses Gesetz bisher nicht genauer formuliert worden. Doch hat GRÄNTZ bereits 1898 in seiner Arbeit über den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze gezeigt, dass u.a. für die Köpfchenbildung von *Pilobolus* es gleich ist, ob dieser Pilz mit schwacher Intensität ca. 3/4 Stunden oder mit stärkerer nur 5 Minuten lang belichtet wird. Offenbar handelt es sich bei der Köpfchenbildung von *Pilobolus* um die Zufuhr einer ganz bestimmten Lichtmenge. Ob der Ausdruck "Reizmengengesetz" für diese Gesetzmässigkeit richtig ist, soll vorläufig dahingestellt bleiben.

BELICHTUNG MIT GLEICHEN LICHTMENGEN.

Um die Giltigkeit der im vorigen Abschnitt festgestellten Gesetzmässigkeit genauer zu prüfen, wurden im folgenden Versuche angestellt, bei denen verschiedene Pflanzen ganz gleiche Lichtmengen erhielten, die ihnen bei niedriger Intensität während längerer Zeit, bzw. bei höherer Intensität während entsprechend kürzerer Zeit zugeführt wurden. Diese Versuche machten insofern grössere Schwierigkeiten, als es auf gleiche Haltung der Temperatur in weit grösserem Masse ankam, als bei den vorigen Versuchen. Es konnten jedesmal nur 2 Versuche miteinander verglichen werden. Beim ersten Versuch wurde belichtet mit den Intensitäten 2880 M.K. und

8640 M.K. Um eine allzu lange Temperaturerhöhung auszuschalten, wurde die Belichtungszeit so gewählt, dass die Pflanzen eine tägliche Lichtmenge erhielten, die gerade hinreichte, um innerhalb 10 Tagen annähernd den normalen Lichthabitus anzunehmen. Für die Intensität 2880 M.K. wurden 7 Stunden angesetzt. Daraus ergab sich für die Intensität 8640 M.K. eine tägliche Belichtungszeit von 2 Stunden und 20 Minuten. Die Grundtemperatur des Zimmers betrug 15°. Während der Belichtung ging ein kühler Luftstrom durch den Raum, wodurch die Temperatur auf 12° herabgesetzt wurde. In Lampennähe betrug die Temperatur bei der Intensität 8640 M.K. = 19° und bei 3880 M.K. = 17°. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte während der Versuchszeit zwischen 60 und 64%. Nach 10 Tagen konnte die Messung der Pflanzen erfolgen; das Ergebnis ist in Tabelle 8 wiedergegeben.

Tabelle 8.

Intens. 2880 M.K., Belicht.Z. 7 St.				Intens. 8640 M.K. Belicht.Z. 2 St. 40'			
Epikotyl	Blattst.	Blattl.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattl.	Blattbr.
	3,9	5,1	3,8		3,7	4,6	3,6
8,5	4,0	5,0	3,9	4,6	3,5	6,0	3,3
	3,1	4,6	3,5		3,0	4,5	3,3
7,3	3,0	4,5	3,5	9,8	2,7	4,0	2,9
	4,5	7,1	4,9		3,9	4,7	3,7
7,6	4,2	4,9	4,6	8,1	3,1	3,8	3,3
	3,7	3,8	3,4		3,6	4,5	3,8
4,2	3,7	4,7	3,9	7,8	2,8	4,8	3,6
	4,5	5,2	3,7		6,0	5,7	4,2
6,5	4,3	5,1	3,7	7,0	5,8	5,3	3,6
	5,0	6,0	4,2		4,5	4,2	3,7
6,3	4,7	5,2	4,5	7,0	5,0	4,5	
	4,9	4,2	3,6				
9,4	5,0	5,0	3,4				

Die Zahlen der linken Seite von Tabelle 8 verglichen mit denen der rechten Seite weisen keine grossen Verschiedenheiten auf. Der Gestalt nach war bei den zu vergleichenden Pflanzen kein grosser Unterschied festzustellen. Jedoch in der Farbe. Die 7 Stunden belichteten hatten dunkelgrüne Blätter, während die 2 Stunden und 20 Minuten lang belichteten hellgrüne besaßen.

Der nächste Versuch wurde mit konstanter Temperatur ausgeführt. Gleichzeitig kam eine grössere Anzahl von Keimlingen zur Belichtung. Zwecks Haltung der konstanten Temperatur wurde eine SENEBIERSche Glocke über den Blumentopf mit den Keimlingen gestülpt, in der Weise, dass von unten die Luft zu den Pflanzen hinzutreten konnte, und dass ein kalter Wasserstrom durch die Glocke floss. Die Temperatur konnte je nach Stärke des Wasserstroms um 5 - 8 ° herabgesetzt werden. Die Absorption der Lichtstrahlen durch Glas und Wasserschicht wurde mittels der EDERSchen Methode bestimmt und in Rechnung gebracht. Die Messung ergab, dass bei 17 - 17° von dem Glas der Glocke und der Wasserschicht zusammen ca. 45% der Energie absorbiert wurde. Der Weg des Lichtes zu den Pflanzen betrug 25 cm. Es ergaben sich als Belichtungszeiten 1. für 6 Lampen = 4 Stunden und 2. für 2 Lampen = 12 Stunden, wenn den Pflanzen gleiche Lichtmengen zugeführt werden sollten. Die Temperatur konnte während der Versuchstage sehr konstant gehalten werden. Dieselbe schwankte nur um 1/2 Grad, sie betrug 16,5 - 17°. Am 11. Tage wurden die Pflanzen gemessen (vergl. Tabelle 9).

Tabelle 9.

Beleuchtung mit 6 Lampen 4 Stunden				Beleuchtung mit 2 Lampen 12 Stunden			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.
	2,0	4,4	2,7		1,7	2,8	2,6
5,8	2,3	4,5	3,3	6,3	2,0	3,4	3,0
	4,0	3,7	2,3		2,7	3,8	3,2
6,3	3,0	3,1	2,6	6,1	2,8	4,1	3,4
	2,9	4,8	3,2		2,4	3,9	3,2
6,5	2,5	2,4	1,5	7,4	2,4	3,7	3,3
	1,8	3,7	2,8		1,4	3,3	2,7
6,7	1,9	3,8	2,7	7,4	1,4	2,8	2,2
	2,5	4,5	3,8		4,2	4,4	3,4
7,5	2,5	4,3	3,5	7,3	4,2	3,7	3,5
	4,0	4,1	3,6		2,2	2,6	2,7
8,0	3,8	4,2	3,8	7,5	2,2	2,5	2,5
	2,2	3,9	2,9		4,2	6,2	4,5
8,4	2,2	3,4	2,6	8,2	3,9	5,9	4,1
	3,7	4,4	3,4		2,2	4,8	3,9
8,9	3,6	4,5	3,6	8,2	3,3	3,6	3,5
	3,4	3,8	2,5		3,7	3,5	2,6
9,3	3,5	3,8	2,7	8,2	4,2	4,1	3,2
	2,1	5,0	3,8		2,1	4,8	3,8
9,0	3,2	3,0	2,5	9,2	2,2	5,0	4,1
	3,6	3,6	3,3		2,1	4,4	3,5
9,7	3,9	2,3	1,7	9,9	2,4	4,0	3,4
	3,7	4,2	3,5		2,7	6,3	4,1
9,7	-	-	-	9,5	3,1	4,9	3,7
	2,4	4,2	2,8		1,5	2,9	2,0
9,8	2,5	3,8	2,8	10,4	1,6	2,9	1,9
	2,6	4,0	3,1		3,0	5,4	3,8
10,1	2,3	3,7	2,5	10,5	3,1	5,5	4,3
	3,4	4,1	3,0		3,4	4,4	3,3
10,5	3,8	4,4	2,7	10,5	3,7	4,4	3,6
	3,3	3,5	2,5		3,2	3,8	2,9
10,6	2,8	4,7	3,3	10,2	2,5	5,0	3,5
	4,1	5,1	3,8		2,3	4,2	2,9
11,2	4,5	4,8	3,3	10,8	2,3	3,7	2,8
	1,5	3,6	3,0		2,4	4,8	3,5
11,3	1,3	3,3	2,5	10,8	2,1	4,3	3,5
	3,0	5,1	3,5		1,1	3,2	2,1
12,7	3,0	3,7	2,9	11,0	1,1	2,6	2,0
	2,2	2,6	2,2		1,2	3,1	2,8
	2,5	3,4	2,5	13,2	1,3	3,4	2,0

Sehr auffällig sind die grossen Abweichungen in der Länge der Individuen. Es zeigte sich, dass diese Abweichungen zum grössten Teil physiologische bedingt waren, denn in beiden Fällen standen die grössten Pflanzen in der Mitte des Topfes, wo das Licht infolge der grossen gegenseitigen Beschattung der Individuen am schwächsten war. Die Keimlinge mussten wegen ihrer grossen Anzahl sehr dicht nebeneinander gesteckt werden. Wie die extremen Grössen der einzelnen Organe voneinander abweichen, zeigt die Tabelle 10.

Tabelle 10.

Zu Tabelle 9, links.				Zu Tabelle 9, rechts.			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattl.	Blattbr.
8,8 - 12,7	1,3-4,5	2,3-5,1	1,5-3,8	6,1-13,2	1,1-4,2	2,5-6,3	1,9-4,5

Aus diesen Zahlenergebnissen lässt sich folgern, dass analog dem vorigen Versuch auch hier kein grosser Unterschied in der Gestalt zwischen den kürzer und länger belichteten Pflanzen besteht. In der Farbe der Blätter war hier wieder dasselbe zu beobachten wie beim ersten Versuch. Die 4-stündig belichteten waren schwach ergrünt, die 12-stündig belichteten stark. Zweifellos ist die etwas grössere Flächenentwicklung der Blätter der 12-stündig belichteten Pflanzen auf die stärkere Assimilationstätigkeit dieser Blätter, verglichen mit denen der 4-stündig belichteten Pflanzen, zurückzuführen. Aus den Ergebnissen beider Versuche kann man folgern, dass bezüglich der Gestaltung die Produktregel: Intensität mal Zeit = c, gilt.

Diese Tatsache wurde noch durch einen dritten Versuch bestätigt. Diesmal wurde mit wenigen Pflanzen gearbeitet, um die gegenseitige Beschattung sogar wie ganz auszuschalten. Mit der Belichtung war es bei diesem Versuch insofern schwieriger, als die chemische Intensität der Bogenlampe genau auf diejenige der Azolampen abgestimmt werden musste, weil sonst ein Vergleich überhaupt ausgeschlossen war. Zunächst wurde ausser dem Kaliumbichromatfilter noch eine photographische Mattscheibe von der Grösse 18 x 24 cm vor den Lichtbogen geschaltet. Dann hatte man es noch in der Hand, mit dem parabolischen Spiegel die Beleuchtungsstärke zu variieren. Es kam darauf an, dass sowohl die Helligkeit des Bogenlichtes als auch seine chemische Wirksamkeit in annähernd gleichem Verhältnis vorhanden war wie bei den Azolampen. Diese Abstimmung der verschiedenartigen Lichtquellen aufeinander machte grosse Mühe und gelang schliesslich nur annäherungsweise.

Die 6 Azolampen wurden zu beiden Seiten der Pflanzen so aufgestellt, dass der Weg des Lichtes zu den Pflanzen 30 cm betrug. Als Intensität, mit der die Pflanzen belichtet wurden, ergab sich eine Beleuchtungs-Stärke von ca. 6600 M.K. Bei der Bogenlampe konnte eine Intensität von rund 30000 M.K. gemessen werden. Daraus ergab sich für die Helligkeit das Verhältnis 6600 : 30000 = 1 : 4,5. Wenn gleiche Lichtmengen zugeführt werden sollten, musste der Zeitdauer nach im umgekehrten Verhältnisse belichtet werden. Da sich aus früheren Versuchen erwiesen hatte, dass eine tägliche 30 Minuten lange Belichtung mit dem Bogenlicht genügte, um Pflanzen mit normalem Lichthabitus zu ziehen, so wurde in anbetracht der abschwächenden Wirkung der Mattscheibe die Belichtungszeit auf 40 Minuten erhöht. Damit ergab sich für die 6 Azolampen eine Belichtung von 3 Stunden täglich. Die vergleichende Messung der chemischen Intensitäten der Lichtquellen zeitigte folgendes Resultat:

6 Azolampen brachten bei 22° an Hg_2Cl_2 zur Abscheidung: 19,5 mg,
das Bogenlicht brachte " 22,5° " " " " 22,0 " .

Es zeigte sich also, dass sich ein kleiner Überschuss an chemischer Intensität im Bogenlicht befand.

Die Grundtemperatur des Zimmers betrug 18°. Während der Belichtung stieg dieselbe bei den Pflanzen, die 3 Stunden belichtet wurden, auf 25°. Die Pflanzen, die Bogenlicht erhielten, erwärmten sich während der 40 Minuten auf 24°. Während der 3-stündigen Belichtung der mit Azolicht bestrahlten Pflanzen wurden die mit Bogenlicht bestrahlten in einem schwarzen Pappzylinder, der oben geöffnet war, in der Nähe der Lampen aufgestellt, sodass der Temperaturfaktor einigermaßen ausgeglichen wurde. Die relative Feuchtigkeit schwankte zwischen 50 und 55%. Nach 9 Tagen konnte die Messung erfolgen. Es waren für jeden Versuch nur je drei Pflanzen gewählt worden.

Tabelle 11.

6600 M.K. x 3 Stunden.				30000 M.K. x 40 Minuten.			
Epikotyl	Blattst.	Blattl.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattl.	Blattbr.
11,7	4,3	5,4	3,7	11,6	3,4	5,2	4,7
	4,2	5,1	4,6		3,5	5,4	4,0
11,3	2,2	4,5	3,6	12,0	2,9	5,2	3,9
	2,3	3,6	3,3		3,1	5,0	3,9
12,8	3,0	4,5	3,1	12,5	1,2	5,3	4,1
	4,0	5,1	3,6		2,2	3,4	2,5

Das überraschend gute Resultat des Versuchs geht aus dem Vergleich der beiden Seiten der Tabelle 11 miteinander ohne weiteres hervor. der Gestalt nach war gar kein Unterschied, aber umso mehr in der Färbung. Die Blätter der Pflanzen auf der linken Seite der Tabelle 11 waren völlig gelb, während die auf der rechten Seite eine leichte Ergrünung zeigten.

Auffällig war, dass die gelben Blätter der mit hoher Intensität belichteten Pflanzen, wenn sie nachträglich ans Tageslicht gebracht wurden, noch sehr lange Zeit ihre gelbe Färbung beibehielten. Man hätte vermuten können, dass die hohe Intensität schädigend auf die Chloroplasten gewirkt hätte. Das war aber nicht der Fall. Es zeigte sich vielmehr, dass die noch in den Kotyledonen vorhandenen Nährstoffe in erster Linie für die Bildung neuer Sprosssteile verwendet wurden, sodass die Primordialblätter wegen Mangels an Nährstoff keinen grünen Farbstoff am Licht bilden konnten. An einem abgeschnittenen gelben Blatt konnte jedoch gezeigt werden, dass die künstliche Zufuhr von organischem Material eine Ergrünung alsbald erfolgen lässt. Das Blatt wurde einfach in eine Petrischale mit 5% Rohrzuckerlösung gelegt. Nach 2 Tagen war es lebhaft ergrünt, auch hatte es an Grösse zugenommen. Bei dem an der Pflanze verbliebenen Blatt war nach 8 Tagen noch keine Ergrünung erfolgt.

Um endlich den innern Bau der mit hoher Intensität belichteten Pflanzen zu untersuchen, wurden eine dieser Pflanzen, eine bei Tageslicht gewachsene normale Lichtpflanze und eine Dunkelpflanze miteinander verglichen. Teile entsprechender Regionen des Blattes sowie des Epikotyls wurden mit FLEMMINGscher Lösung fixiert, durch die Alkoholreihe gezogen und mikrotomiert. In Fig. 3, Seite 396, sind die aufgrund der Schnitte gewonnenen schematischen Zeichnungen wiedergegeben; rechts je ein Blatt-, links je ein Stengelquerschnitt. 1a und 1b zeigt die Verhältnisse der Gewebedifferenzierung bei der am Fenster ergrünt normalen Lichtpflanze. 2 gibt die typischen Verhältnisse der etiolierten Pflanze wieder. Beim Stengel (2a) die Verdickung der Rinde und die geringe Ausbildung der Gefässbündel; beim Blatt (2b) eine nur schwache Differenzierung der Zellen. 3a und 3b endlich zeigt die einer normalen Lichtpflanze entsprechende Gewebedifferenzierung der mit hoher Intensität belichteten Pflanze.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass wir es hier mit einer normalen Lichtpflanze zutun haben. Da der Versuch bis jetzt 10 mal wiederholt wurde und stets dasselbe Ergebnis beobachtet werden konnte, so kann diese Tatsache als feststehend angesehen werden.

An die Versuchsergebnisse bezüglich der normalen Gestaltung ohne Chlorophyllbildung schloss sich die Nebenfrage, wie sich von Natur aus chlorophyllose höhere Pflanzen dem Licht und der Dunkelheit gegenüber verhalten. Betreffs der Periodizität des Wachstums bei Licht und Dunkelheit hat JÖNSSON (1895) über *Orobanchen* Arten Angaben gemacht. Aus seiner Arbeit geht hervor, dass es einerlei für *Orobanchen* ist, ob sie im Licht oder im Dunkeln wächst. Da dies von vornherein sehr unwahrscheinlich klingt, wurden einige Versuche mit *Orobanchen flava*, *O. speciosa* und *O. minor* angestellt. Die Methodik JÖNSSONS wurde dahin abgeändert, dass die Schma-

rotzer auf den Wirtspflanzen blieben. Eine Partie wurde durch metallene Deckelstirne verdunkelt, anderen Exemplaren wurden gleichgrosse Glaszylinder übergestülpt. Mehrere Versuche ergaben übereinstimmend, dass die Dunkelpflanzen schneller wuchsen als die Lichtpflanzen. Letztere zeigten auch bei einseitiger Belichtung phototropische Krümmungen. Die Zellen der Dunkelpflanzen waren denen der Lichtpflanzen gegenüber mehr gestreckt. Die Dunkelpflanzen hatten allgemein ein helleres Aussehen als die Lichtpflanzen, worauf schon BECK (1890, p. 47) aufmerksam gemacht hat.

BELICHTUNG MIT FARBIGEM LICHT.

Hinsichtlich der Etiementerscheinungen war es von Interesse, zu erfahren, wie die Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge die Gestalt der Pflanze beeinflussen. Wir betreten hier ein besonders schwieriges Gebiet der Pflanzenphysiologie, auf dem noch recht viel Unklarheit herrscht. Der Hauptgrund dafür liegt zweifellos darin, dass bisher in verschwindend wenigen Fällen Methoden zur Anwendung gelangten, die es ermöglichten, Strahlengattungen verschiedener Wellenlängen in bezug auf ihren Energiegehalt messbar miteinander zu vergleichen. Zwar gehören nach SCHAUM (1908) solche Energiemessungen im Spektrum zu den schwierigsten physikalischen Untersuchungen. Jedoch ist auf diesem Gebiet inzwischen bahnbrechend gearbeitet worden. Während alle subjektiven Methoden der photometrischen Vergleichung grossen Bedenken unterliegen, mag für diese Messungen eine gut geschwärzte Thermosäule verhältnismässig gute Dienste leisten. Mit Hilfe einer Thermosäule von RUBENS konnten KNIEP und MINDER (1909) bei ihren "Untersuchungen über die Kohlensäure-Assimilation in verschiedenfarbigem Licht" rotes und blaues Licht auf annähernd gleiche Intensität bringen. Leider stand hier ein solcher oder ähnlicher Apparat nicht zur Verfügung.

Ein anderer Grund für die Unklarheiten, die bezüglich der Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf das Wachstum d. Pflanzen herrschen, liegt zweifellos in der bisher wenig berücksichtigten Tatsache, dass Strahlen verschiedener Wellenlänge je nach Farbe und Beschaffenheit des pflanzlichen Organs in verschieden starkem Masse absorbiert werden. Es ist für die Absorption einer bestimmten Lichtmenge nicht gleichgültig, ob ein

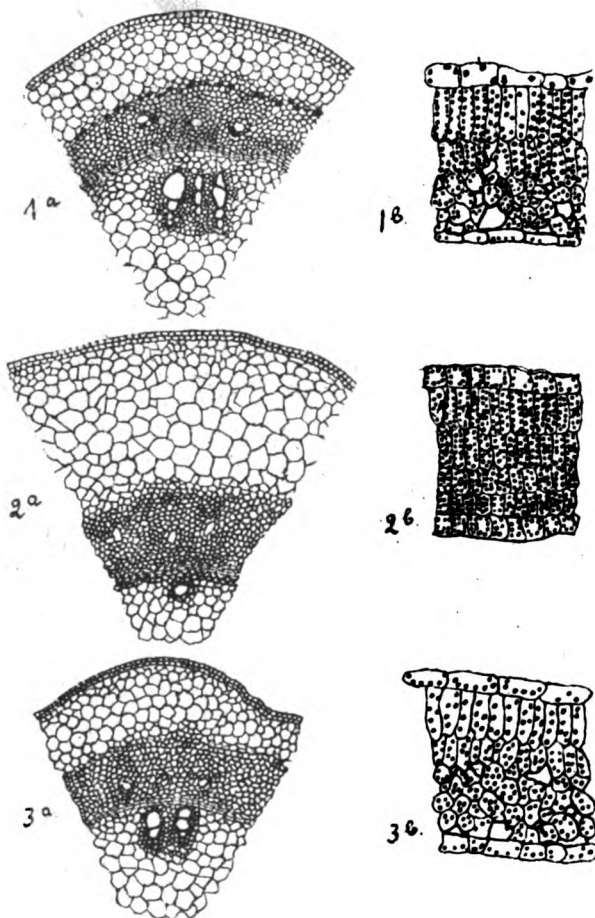


Fig. 3.

Blatt mit ausgebildetem grünem Farbstoff oder ohne denselben belichtet wird. Hierzu kommt noch die verschiedene Tiefenwirkung der Strahlen verschiedener Wellenlängen.

Trotzdem nun eine grosse Anzahl von Untersuchungen über die Kohlensäure-Assimilation der Pflanzen in verschiedenfarbigem Licht vorliegen, gibt es verhältnismässig wenige, die etwas genaueres über Wachstum und Gestalt aussagen.

JOST (1913, p. 417) fasst die bisherigen Ergebnisse über diese Frage zusammen, indem er angibt, dass in allen Wachstums- und Gestaltungsprozessen die stärker

brechbaren Strahlen die wirksamen sind, die schwacher brechbaren dagegen in vielen Fällen morphogenetisch wie Dunkelheit wirken. JOST bezieht sich bei dieser Angabe auf Untersuchungen von SACHS und WIESNER. Bei PFEFFER (p. 117 ff.) finden wir ähnliche Angaben.

Im folgenden soll die wichtigste hierfür infrage kommende Literatur nochmals einer kurzen Prüfung unterzogen werden, inwieweit diese Angaben zutreffen. Als dann folgen einige ergänzende Versuche über intermittierende Belichtung mit verschiedenfarbigem Licht.

Im Jahre 1864 erschien von SACHS eine Veröffentlichung über die Keimung und das Wachstum im orangen und blauen Lichte. Bei diesen Untersuchungen verwendete SACHS Zylindergläser, deren Boden 4 - 5 cm hoch mit Erde bedeckt war, in die er die Samen legte. Als Lösungen, welche die Zylindergläser umgaben, benützte SACHS Kaliumbichromat und Kupferoxydammoniak. Ein drittes Glas wurde zum Vergleich dem weissen Lichte ausgesetzt. Das Versuchsergebnis fasst er wie folgt zusammen (p. 371): "Nach dem Hervortreten der Keimstengel über die Erde war die Entwicklung der oberirdischen Teile immer geschwinder und kräftiger im orangen wie im blauen Lichte. Im letzteren brauchten die Pflanzen immer 4 - 6 Tage mehr als im orangen, um ihre blattartigen Kotyledonen auszubreiten, auch blieben diese kleiner, sodass die Lamina im orangen Licht 2 - 3mal so gross wurde als im blauen; doch blieben die ersten ihrerseits wieder hinter denen im weissen Licht an Grösse zurück. Inbezug auf die Flächenausdehnung der Blattgebilde wirkte das orange Licht wie ein geringer, das blaue Licht wie ein hoher Grad von Dunkelheit. Im blauen Lichte hörte die weitere Entwicklung auf, wenn die Keimpflanzen ihre Reservestoffe aufgezehrt hatten. Es entwickelten sich eben nur die Teile, die sich in tiefer Finsternis bildeten, alsdann gingen die schwächlichen Pflanzen zugrunde".

Dieser Schilderung ist allerdings für das Problem des Etiolaments nicht viel zu entnehmen. Fest steht aber, dass die Blätter sich besser unter Ausschluss der chemisch wirksamen Strahlen entwickelten. Was die Stengel betraf, so wuchsen diese schneller und kräftiger im orangen Lichte. Es wirkt hiernach offenbar das rotgelbe Licht auf Stengel und Blätter im gleichen Sinne; nämlich wachstumsanregend. Im blauen Lichte, das zwar bei diesen Versuchen nicht ohne weiteres mit dem orangen verglichen werden kann, weil die Kupferoxydammoniaklösung relativ viel weniger Licht durchlässt als die Kaliumbichromatlösung, bleiben dagegen Stengel und auch Blätter klein. Im Dunkeln erfahren dagegen die Stengel eine enorme Überverlängerung, während die Blätter ebenfalls klein bleiben. Durch dieses Verhalten wird die Vermutung nahe gelegt, dass rotgelbes Licht und blau-violettes in spezifisch entgegengesetztem Sinn auf Internodien und Blätter wirken. Im weissen Licht, das alle Strahlen zusammen enthält, entwickelt sich das Blatt zur normalen Grösse und die Internodien bleiben klein! Es scheinen hier ganz merkwürdige Korrelationen rein physiologischer Natur zu bestehen.

GREGOR KRAUS (1876) stellte ähnliche Versuche mit denselben Farblösungen an; jedoch benützte er neben der Kaliumbichromatlösung noch eine Farblösung, die aus der Mischung zweier Anilinfarbstoffe bestand und die, wie er berichtet, nur homogenes Rot durchliess. Bei *Mimosa* zeigten die Internodien im gelben und roten Lichte eine Verlängerung gegenüber den Internodien der Pflanzen im blauen Licht; das gleiche galt für *Urtica dioica*. Von dem Blattwachstum ist leider nicht die Rede.

RAUWENHIOFF (1878) macht ähnliche Angaben. Er liess Pflanzen von *Impatiens tricornis* im Dunkeln, unter einer Glocke mit Kaliumbichromatlösung und im weissen Lichte wachsen und fand, dass die Stengelglieder unter der gelben Glocke 2 - 3 mal so lang wurden, als bei den im weissen Lichte gewachsenen Pflanzen, die Dunkelpflanzen hatten jedoch noch längere Stengelglieder als diejenigen, die mit gelbem Lichte bestrahlt wurden. Auch an dieser Stelle wird nichts über das Blattwachstum ausgesagt.

WIESNER (1893) gestaltete seine Untersuchungen über die Wirkung farbigen Lichtes insofern etwas exakter, als er seine bekannte Methode der Lichtmessung anwandte. Er bestimmte somit den Gehalt des Lichtes an chemischer Intensität. Nach ihm wirkt gelbes Licht bei schwacher Intensität fast wie Dunkelheit. Die

Pflanzen, die blaues Licht erhalten haben, stehen zwischen den normalen Lichtpflanzen und den Dunkelpflanzen. Genaues lässt sich aber nicht aus den Ergebnissen folgern.

Der französische Astronom FLAMMARION (vergl. JUSTs Jahresbr. 1896, p. 66) veröffentlichte im Jahre 1896 in einer populären Zeitschrift seine Untersuchungen über das Wachstum von *Mimosa* im monochromatischen Licht; im blauen blieben sie am weitesten zurück. Messungen sind nicht bekannt. - Es erscheint notwendig, an dieser Stelle hervorzuheben, dass die bessere Entwicklung im Rot nicht allein der Wirkung der roten Strahlen zuzuschreiben ist, sondern dass die bessere Ernährungsmöglichkeit als eine indirekte Folge des besseren Gedeihens der Pflanzen im roten Licht angesehen werden kann. Bekanntlich kommt der rotgelben Hälfte des Spektrums eine grössere Wirkung für die Bildung der organischen Substanz zu. Es ist daher zweckmässiger, für diese Versuche Pflanzen mit reichlichen Reservevorräten zu wählen, die weniger auf die eigene Assimilation ihrer Blätter angewiesen sind. Exakter wäre jedoch zweifellos die Methode, wenn man die Pflanzen im Kohlensäure-armen Raum kultivierte.

Ausgedehntere Untersuchungen über Wachstum und Gestaltung stellte TEODORESCO (1899) an. Er benützte farbige Gläser und verglich die Wirkungen roten, grünen u. blauen Lichts miteinander. Nach seinen Ergebnissen kommt das Blatt am besten im blauen Licht zur Ausbildung. Das Stengelwachstum wird im blauen Licht gehemmt; grünes Licht wirkt wie Dunkelheit, auch in bezug auf die Blattentwicklung; rotes Licht nimmt dagegen eine Mittelstellung zwischen blauem und grünem Licht ein.

Aus dem bisher Angeführten geht hervor, dass die Ansichten der Forscher über diesen Gegenstand teilweise sehr auseinander gehen. Es wurde daher im folgenden von neuem eine Lösung der Frage angestrebt; und zwar wurde bei diesen Versuchen die Kohlensäure-Assimilation ausgeschaltet durch kurze intermittierende Belichtung insofern, als dadurch die Bildung des grünen Farbstoffes verhindert wurde. Es muss dabei natürlich für eine entsprechend starke Lichtquelle gesorgt werden. Die hochkerzige Bogenlampe des Projektionsapparates reichte zu diesem Zweck vollkommen aus. Zur Erzeugung roten Lichtes fand eine Cuvette von 5 cm lichtigem Durchmesser Verwendung, die mit einer Lithiumkarmin-Lösung gefüllt war und die, spektroskopisch untersucht, reines Rot und wenig Orange durchliess. Das EDERSche Gemisch war diesen Strahlen gegenüber unempfindlich. Eine andere gleichgrosse Cuvette war mit einer Kupferoxydammoniaklösung gefüllt. Dieselbe liess Strahlen etwa von der E-Linie des Grün bis zum äussersten Violettdurchgehen. Die Intensitäten waren, mit dem reinen Weiss verglichen, erheblich herabgesetzt. Es gelang eine ganz rohe Messung des roten Lichtes mittels Fettfleck-Photometers zustande zu bringen, indem ungefähr der Punkt gleicher Helligkeit mit der weissen Vergleichslampe bestimmt wurde. Das rote Licht besass nach dieser Messung eine Lichtstärke von ca. 90 H.K. Diese Intensität ist immerhin noch eine recht hohe, vergleicht man u. z. die Angaben ZOLLIKOFERS (1890, p. 552), welcher die Lichtstärke einer 100-Kerzenlampe durch ein rubinrotes Überfangglas auf 0,08 H.K. reduzierte. - Die chemische Intensität des blauen Lichtes betrug weniger als die Hälfte des weissen Lichtes.

Die Versuchspflanzen wurden täglich 45 Minuten lang mit rotem bzw. blauem Licht bestrahlt. Die Temperatur war in beiden Fällen ungefähr die gleiche. Dieselbe schwankte während der Versuchszeit zwischen 17° und 20°. Ob die zugeführte Lichtmenge in beiden Fällen die gleiche war, bleibt unentschieden. Es schien, als ob dem Energiegehalt nach das blaue Licht stärker war. Die Durchlässigkeit der FarbfILTER war so abgestimmt, dass die äusserste Grenze der Verdünnung der Farblösungen berücksichtigt war in bezug auf die Durchlässigkeit der gewünschten Strahlengattungen. Dadurch wurde gewissermassen eine maximale Lichtintensität für die infrage kommenden Strahlenbezirke erreicht. Nach 8-tägiger Versuchsdauer zeigte sich, dass die mit rotem Licht bestrahlten Pflanzen denen mit blauem Licht bestrahlten gegenüber ein gutes Stück in der Entwicklung voraus waren. Die Blätter der ersteren hatten sich vollkommen entfaltet (Länge : Breite = 4,2 : 3,2 cm); während die der letzteren sich noch in dem Stadium befanden, wo beide Blatthälften zusammengeklappt sind. Auch war das Blatt-Wachstum erheblich hinter dem der mit rotem

Licht bestrahlten Pflanze zurückgeblieben. Bemerkenswert ist dagegen, dass die durchschnittliche Epikotyllänge bei den mit rotem Licht belichteten Pflanzen (17,6 cm) grösser war als bei den mit blauem Licht belichteten (16,8 cm). Nach diesem Versuch wirkt rotes Licht wachstumsfördernd auf das Blatt und in gewisser Weise auch auf das Internodium; blaues Licht verzögert das Wachstum beider Organe. Jedenfalls geht das eine klar aus diesem Versuch hervor, dass rotes Licht keineswegs morphogenetisch wie Dunkelheit wirkt. Das Ergebnis dieses Versuches stimmt auffallend mit den Untersuchungen von SACHS und FLAMMARION überein und, wie später gezeigt wird, auch noch mit denen anderer Forscher.

Zunächst galt es, die Methode der Belichtung mit verschiedenfarbigem Licht noch etwas zu verbessern. Da rotes mit blauem Licht nicht direkt messbar zu vergleichen war, wurde im folgenden mit weissem und blauem Licht gearbeitet. Ausgegangen wurde dabei von folgender Überlegung: Das weisse Licht enthält eine bestimmte Menge chemisch wirksamer Strahlen, das blaue Licht besteht nur aus chemisch wirksamer Energie. Die chemische Energie kann in beiden Fällen gemessen werden. Es handelte sich also darum, beide Lichtquellen so abzustimmen, dass die chemischen Intensitäten beider gleich waren. Das wurde folgendermassen nahezu erreicht: Zwei gleichgrosse doppelwandige Glocken wurden in ca. 75 cm Entfernung von einem Nordostfenster des Instituts aufgestellt. Die eine war mit klarem Wasser gefüllt, die andere mit einer verdünnten Kupferoxydammoniaklösung. Unter beide Glocken wurde je ein Reagenzglas mit 20 ccm des EDERschen Gemisches aufgestellt. Die Glocken wurden dann 7 Stunden dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Die Temperatur betrug 17°. Die unter der weissen Glocke abgeschiedene Menge Quecksilberchlorids betrug 52 mg, die unter der blauen Glocke 15 mg. Das bedeutet offenbar, dass die durch die weisse Glocke gegangene chemische Intensität etwa 3,5 mal so stark war als die, welche durch die blaue Glocke gegangen war. Ein Ausgleich konnte bis zu einem gewissen Grade herbeigeführt werden. Es standen 6 Azolampen zur Verfügung. Da sich die Durchlässigkeits-Koeffizienten rund wie 4 : 1 verhielten, wurde die weisse Glocke mit einer Azolampe bestrahlt, die blaue mit 4 Azolampen. Leider war die Temperatur in beiden Fällen nicht gleich. Unter der blauen Glocke herrschte durchschnittlich eine Temperatur, die 3° mehr betrug, als die unter der weissen. Um die Temperatur möglichst wenig wirken zu lassen, wurden die Versuchspflanzen täglich nur 6 Stunden belichtet. Die Pflanzen unter der weissen Glocke wurden wegen der einseitigen Belichtung auf dem Klinostaten gedreht, während die andern das Licht von zwei Seiten erhielten. Die Temperatur stieg während der Belichtung unter der weissen Glocke von 18° auf 22°, unter der blauen Glocke auf 25°. Der Weg des Lichtes zu den Pflanzen betrug 30 cm. Nach 6 Tagen konnten die Pflanzen gemessen werden. In der Tabelle 12 sind die Durchschnittswerte wiedergegeben.

Tabelle 12.

Weisses Licht.				Blaues Licht.			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.
13,5	4,6	4,5	3,8	15,0	2,9	2,6	2,2

Berücksichtigt man die Wirkung der verschiedenen Temperaturen, so zeigt der Versuch bis zu einem gewissen Grade deutlich die hemmende Wirkung des blauen Lichtes auf das Wachstum der Blätter. Zur normalen Entwicklung der Blätter sind unbedingt rote Strahlen erforderlich. Andererseits scheint die Wirkung beider Lichtarten auf die Stengel mit ziemlicher Gewissheit derart zu sein, dass blaues Licht wie ein geringer, rotes Licht dagegen wie ein stärkerer Grad von Dunkelheit wirkt. In beiden Fällen kommt es aber stets auf die Energiemenge an, sodass man allgemein sagen kann, dass den meisten Urteilen, die sich auf diesen Gegenstand beziehen, geringer Wert beizumessen ist, da es in den seltensten Fällen möglich

ist, die Energiemengen miteinander zu vergleichen. - Um endlich noch zu zeigen, dass es auch beim farbigen Licht auf die Energiemenge ankommt, wurden Epikotyle im blauen Licht verschieden lange belichtet, sodass sie verschieden grosse Mengen blauen Lichts erhielten. Zu diesem Zweck wurden analog den ersten Versuchen mit weissem Licht 5 Kulturgefässe mit Keimlingen täglich je 0, 1, 5, 10 und 30 Minuten lang belichtet. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie die auf Seite 398 beschriebene. Die Zimmertemperatur betrug 17°. Während der Belichtung stieg dieselbe auf 17,5°. Nach 8 Tagen wurden die Epikotyle gemessen, deren Durchschnittslängen in Tabelle 13 zusammengestellt sind.

=====

Tabelle 13.

Dauer der Belichtung in Minut.	0	1	5	10	30
Epikotyllänge	23,8	20,8	16,7	14,9	14,5

=====

Auffallend war wiederum die Erscheinung, dass es bei sämtlichen Pflanzen zu keiner Blatt-Entwicklung gekommen war. Wohl zeigten die 30 Minuten lang belichteten Pflanzen geringes Blattwachstum, aber zu einer Ausbreitung der Blätter war es nicht gekommen. Dagegen zeigten die Epikotyle wieder die bekannte Erscheinung der Abstufung in der Länge je nach der ihnen zugeführten Lichtmenge.

Aus diesen Daten ist man mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit berechtigt, anzunehmen, dass die Internodien den blauen Strahlen gegenüber, im Gegensatz zu den roten, eine grössere Empfindlichkeit zeigen, wie dies mit den Untersuchungen auf dem Gebiete des Phototropismus ohne weiteres übereinstimmt; während bei den Blättern das Umgekehrte zuzutreffen scheint.

Wie sich diese Ansicht mit den Ergebnissen neuerer Forschungen verträgt, soll noch kurz gezeigt werden. Aus den Untersuchungen von MASULLI (1909) über den Einfluss farbigen Lichts auf die Keimung von Samen und die Gestaltung der Pflanzen geht hervor, dass allgemein die schwächer brechbaren Strahlen die Keimung beschleunigen, während blaues und violettes Licht verzögernd wirken. Bezüglich der Blatt-Entwicklung konnte die günstige Wirkung der langwelligen Hälfte des Spektrums bis ins Grün beobachtet werden. Das Mesophyll kam im roten bis grünen Licht stets besser zur Entwicklung als im blauen und violetten.

Besser noch tritt die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes in der Arbeit von SCHANZ (1920, p. 430 ff.) hervor, der mit monochromatischen Gläsern arbeitete. Als Lichtquelle diente teils stark ultraviolett haltiges Licht einer Bogenlampe, teils gewöhnliches Tageslicht. Es ist ein besonderes Verdienst dieses Forschers, besondere Gläser, sogenannte Euphos-Gläser, konstruiert zu haben, mit denen er nach Belieben des Gehalt des Lichts an kurzwelligen Strahlen zu reduzieren vermochte. Aus den Untersuchungen geht hervor, dass die einzelnen Strahlenbezirke d. Spektrums eine ganz spezifische Wirkung auf das Wachstum der Pflanzen ausüben. Die Blatt kommt allgemein besser zur Entwicklung in der langwelligen Hälfte, während das Internodium durch die kurzwelligen Strahlen im Wachstum gehemmt wird. Im blauen Licht nehmen u.a. Gurken den gedrunghenen Lichthabitus an, wobei aber die Blatt-Entwicklung sehr zurückbleibt. Im rotgelben Licht dagegen entwickeln sich grosse normale Blätter, trotz der Überverlängerung der Internodien.

Man kann die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen über den Einfluss farbigen Lichts auf die Gestaltung der Pflanze kurz folgendermassen zusammenfassen: Die rote Hälfte des Spektrums wirkt wachstumsfördernd auf Blätter und Internodien; dabei wirkt das rotgelbe Licht auf die Internodien wie ein hoher Grad von Dunkelheit. Die blaue Hälfte wirkt im entgegengesetzten Sinne.

BELICHTUNG BEI ABKÜHLUNG UNTERHALB DES WACHSTUMSMINIMUMS.

Bisher war gezeigt worden, dass zwischen der Zuführung einer bestimmten Lichtmenge und einem bestimmten Ausbildungsgrad der Pflanze eine quantitative Beziehung besteht. Dabei hatte sich ergeben, dass Chlorophyllbildung wie Kohlensäure-Assimilation in keinem unmittelbaren kausalen Zusammenhang mit der Gestaltung der Pflanze stehen. Bei dem Versuch, weiteren Aufschluss über die Wirkung des Lichts auf das Plasma zu bekommen, drängte sich als Nächstliegendes die Frage auf, wie wirkt das Licht, wenn die Pflanze in den kältestarren Zustand versetzt wird? Bekanntlich hat niedrige Temperatur die Wirkung, dass durch sie gewisse Lebensprozesse in der Pflanze zeitweise unterdrückt werden können, ohne dass der Organismus dadurch Schaden erleidet. Schon SACHS (1887, p. 612 ff.) berichtet, dass durch vorübergehende Kältestarre bei *Mimosa pudica*, die übrigens schon bei 15° eintritt, zuerst die Reizbarkeit für Berührung schwindet, später für die Lichtwirkung, endlich auch für spontane periodische Bewegungen. An einer andern Stelle sagt derselbe Autor, dass Dämpfe von Äther und Chloroform ähnliche Wirkung haben.

Es handelte sich also um die Frage, ob das Licht seinen Einfluss auf die Gestaltung der Pflanze geltend machen kann, während gewisse Lebensfunktionen in der Pflanze gehemmt sind, wie Wachstum und Chlorophyllbildung im Falle der Abkühlung unterhalb des Wachstumsminimums (vergl SACHS, 1864, p. 500 ff.).

Die Versuche wurden im Eiskeller des Instituts in folgender Weise ausgeführt: Die in Dunkelschrank gezogenen Keimlinge wurden vor der Belichtung in den Eisschrank gestellt, der mit Eis vollgepackt war, derart, dass ein schmaler Spalt dem Licht gestattete, zu den Pflanzen zu gelangen. Nach einer halben Stunde war die Temperatur des Thermometers, das in der Erde des Blumentopfes steckte, und somit die Temperatur anzeigte, die das Wurzelsystem besass, auf 2 - 3° gesunken. Ein umgekehrt in der Erde steckendes zweites Thermometer zeigte die Temperatur der über den Pflanzen befindlichen Luft an, die im Durchschnitt 4 - 6° betrug. Nachdem diese Temperatur erreicht war, wurde die Tür des Eisschranks geöffnet, eine der Tür in der Grösse entsprechende Fensterscheibe vor die Öffnung des Schrankes gestellt und mit der Belichtung begonnen. Es kamen dabei 3 Azolampen zur Anwendung, die in 50 cm Abstand von den Pflanzen vor der Glasscheibe aufgestellt waren. Die Beleuchtungsstärke betrug 1100 M.K., wobei zu berücksichtigen ist, dass ein Teil der Energie von der Glaswand absorbiert wurde. Die tägliche Dauer der Belichtung betrug 4 Stunden. Die Temperaturerhöhung während dieser Zeit betrug höchstens 1 Grad, sodass sich die maximale Temperatur während der Belichtungszeit auf 7° belief.

Die Kontrollpflanzen erhielten unter einer Glasglocke von derselben Dicke wie die der Fensterscheibe dieselbe Lichtmenge bei einer Zimmertemperatur von 17°- 21°. Dieselben wurden aber nach erfolgter Belichtung 4 1/2 Stunden in den Eisschrank gestellt und verdunkelt, während die im Eisschrank belichteten in den Dunkelschrank kamen. Dadurch wurde die Wachstumshemmung während der Abkühlung einigermaßen ausgeglichen. Ausserdem waren noch ganz verdunkelte Pflanzen ebenfalls täglich 4 1/2 Stunden in den Eisschrank gestellt, während andere Dunkelpflanzen nicht abgekühlt wurden. Nach 11 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und die Pflanzen gemessen. Die Versuchsergebnisse sind in Tabelle 14 wiedergegeben.

Tabelle 14.

Während der Belichtung abgekühlt				Während der Belichtung nicht abgekühlt.			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.
19,9	2,6	2,9	2,2	13,3	2,5	3,0	2,2

Die Epikotyle der abgekühlten Dunkelpflanzen besaßen eine durchschnittliche Länge von 17 cm, die der gewöhnlichen Dunkelpflanzen eine Länge von 18 cm; ohne dass eine merkliche Spur von Blattwachstum zu beobachten war.

Zwischen den belichteten Pflanzen bestand in der Gestalt kein erheblicher Unterschied; die etwas grössere Länge des Epikotyls der während der Belichtung nicht abgekühlten Pflanzen ist wohl auf die Temperaturerhöhung während der Belichtung zurückzuführen (21°). Dagegen bestand ein ausgesprochener Gegensatz in der Farbe. Die während der Belichtung abgekühlten Pflanzen hatten kein Chlorophyll gebildet, die nach der Belichtung abgekühlten Pflanzen dagegen waren deutlich ergrünt, ein zweiter Beweis, dass die Nichtergrünung nur als eine sekundäre Erscheinung beim Etiolament zu gelten hat. Noch ein zweiter Unterschied bestand darin, dass die während der Belichtung nicht abgekühlten Pflanzen nach 4-stündiger einseitiger Belichtung eine schwach positive phototropische Krümmung des Epikotyls zeigten, während bei den abgekühlten keine solche Krümmung auftrat, auch dann nicht, wenn sie sich nachträglich im 17° warmen Dunkelschrank befanden.

Dass das Licht während des Zustandes der Kältestarre von der Pflanze perzipiert wurde, und dass es nachträglich seine gestaltende Wirkung ausgeübt hat, darüber kann kein Zweifel bestehen. Die Reaktion, die bei gewöhnlicher Temperatur unter dem Einfluss des Lichtes stattfand, konnte also auch während des kältestarren Zustandes ablaufen.

BELICHTUNG UNTER NARKOSE.

Ähnlich wie man die Pflanzen durch Abkühlung in Zustände versetzen kann, in denen gewisse Lebensfunktionen zeitweise aufgehoben werden, kann man durch geeignete Dosen von Äther, Chloroform und andern anästhetisierenden Substanzen den Ablauf gewisser Vorgänge im pflanzlichen Organismus vorübergehend unterdrücken.

Die Narkotisierung ist in ihrer äusserlichen Wirkung in gewisser Weise mit der Abkühlung zu vergleichen. Ob beide Versuche sonst miteinander verglichen werden dürfen, bleibt dahingestellt.

Soweit Untersuchungen über den Einfluss anästhetisierender Substanzen auf d. pflanzliche Substanz vorliegen, weiss man u.a., dass die Chloroplasten durch dieselben vorübergehend inaktiviert werden können, was dann eine Sistierung der Kohlensäure-Assimilation (KÖRÖSY, 1914, p. 145 - 153) zur Folge hat. Ferner kann die Zellteilung (ANDREWS, 1905, p. 521 ff.), das Wachstum (BURGERSTEIN, 1906, p. 256 ff.) sowie die Plasma-Bewegung (HAUPTFLEISCH, 1892, p. 219; JOSING, 1901, p. 197 ff.) vorübergehend zum Aufhören gebracht werden. Nach ELFVING (1886, p. 37 ff.) kann die Atmung gesteigert, bzw. herabgesetzt werden. Nach KAUFFMANN (1899, p. 53 ff.) kann auch die Chlorophyllbildung unterbleiben. Endlich konnte TRÖNDLE (1910) nachweisen, dass die Permeabilitätsveränderung der Plasmahaut während der Narkose unter Lichteinfluss nicht stattfindet. Er betont, dass hier ein typischer Reizvorgang vorliege.

Was die reizphysiologischen Vorgänge betrifft, so wird man bezüglich der Reizperzeption allgemein sagen dürfen, dass, wenn nach Aufhebung des narkotisierten Zustandes eine Reaktion eintritt, eine Perzeption des Reizes stattgefunden hat, und dass bei gegenteiligem Ergebnis eine Perzeption nicht erfolgt ist.

Leider sind die bisherigen Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht immer übereinstimmend und können auch nicht immer als eindeutig betrachtet werden. So stellten CORRENS (1892, p. 134) und nach ihm CZAPEK (1898, p. 199) fest, dass bei während der Narkose geotropisch gereizten Wurzeln nachträglich eine geotropische Krümmung eintrat, was dahin zu deuten wäre, dass der Reiz perzipiert worden ist. Hiernach könnte die Reaktionszeit künstlich durch Narkose verlängert werden. Durch neuere Untersuchungen hat GROTTIAN (1909, p. 255 - 285) gezeigt, dass keine geotropische Nachwirkung eintreten kann, trotzdem während der Narkose eine Reaktionsmöglichkeit vorhanden ist. Nach diesem würde man schliessen müssen, dass der Schwerkraftsreiz nicht perzipiert wurde. Jedenfalls bedarf diese wichtige und hochinteressante Frage dringend einer kritischen Nachuntersuchung.

Die Wirkung einseitiger Belichtung während der Narkose hat STEYER (1901, p.

7 f. und 25) an *Phycomyces nitens* untersucht. Derselbe stellte fest, dass Kulturen dieses Pilzes, in Ätherdampf befindlich, imstande waren, den Lichtreiz zu perzipieren, während das Wachstum völlig gehemmt war. Nach Aufhebung der Narkose zeigte sich dann im Dunkeln eine deutliche Nachwirkung in Gestalt der phototropischen Krümmung.

In der Mehrzahl stimmen die Untersuchungen über Reizperzeption während der Narkose dahin überein, dass sich nachträglich eine Nachwirkung konstatieren lässt. Dazu ist aber noch zu bemerken, dass nach WIESNER (1880, p. 58 ff.) und CORTEENS (1892, p. 131 ff. und 133 ff.) die Perzeption des Reizes nur bei Gegenwart eines gewissen Minimums freien Sauerstoffes stattfinden kann. Eine einseitige Belichtung in sauerstofffreiem Raum lässt keine Nachwirkung in gewöhnlicher Luft erfolgen. Es müssen demnach gewisse Reaktionsverläufe bei Mangel an freiem Sauerstoff unterbunden sein, die jedoch bei Vorhandensein dieses Gases stattfinden können.

Als Ergänzung der Untersuchungen über Reizperzeption während der Narkose blieb also die Frage zu lösen übrig: Wie wirkt das Licht auf die Gestaltung von Pflanzen, die täglich eine gewisse Zeit narkotisiert und während dieser Zeit belichtet waren?

Bei den infrage kommenden Versuchen war es zu beachten, dass das Narkotikum nicht in zu grossen Mengen den Pflanzen zugeführt wurde, da sie mehr oder weniger leicht Schaden leiden. Für die im folgenden zur Darstellung gelangenden Versuche wurde das allgemein schädigende Chloroform benützt, das, in geringen Mengen zugeführt, das Wachstum sehr schnell aufhören lässt. BURGERSTEIN (1906, p. 256 ff.) hat das Längenwachstum von Hypo- und Epikotylen unter der Einwirkung von Äther und Chloroform genau beobachtet. Er stellte fest, dass durch eine geringe Menge der Luft zugesetzten Äthers das Längenwachstum des Hypo- bzw. Epikotyls beschleunigt, durch eine grössere Menge hingegen verzögert bzw. ganz zum Stillstand gebracht werden kann. Der Verfasser benützte Glasglocken von 1 hl Inhalt. Bei *Phaseolus* lag die Grenze der Wachstumssistierung zwischen 4 und 8 vvm für Chloroform.

Für unsern Belichtungsversuch wurde eine Glasglocke von 6 l Inhalt benützt. Für den Kontrollversuch im Dunkeln eine Glasglocke von 10 l Inhalt. Zuvor wurden die BURGERSTEIN'schen Angaben nachgeprüft und gefunden, dass durch Hinzusetzen von 0,7 ccm Chloroform zu je 10 l Luft innerhalb 24 Stunden kein Zuwachs des Epikotyls erfolgt, und dass nach darauf erfolgter Aufhebung der Narkose die Pflanzen wohl noch eine Kleinigkeit weiter wachsen, aber dann sehr schnell zugrunde gehen. Dagegen stellte sich heraus, dass bei kürzerer Dauer der Einwirkung keine nennenswerten Schädigungen der Pflanzen zu beobachten waren, obwohl die Pflanzen erst längerer Zeit bedurften, um sich zu erholen.

Es kam nun darauf an, möglichst genau den Zeitpunkt festzulegen, wann der gewünschte Zustand der Pflanzen erreicht war. Dies wurde erzielt durch Beobachtung des Wachstumsverlaufes gleich nach Beginn der Narkose mittels Horizontalmikroskops beim Licht der Rubinlampe und zwar in folgender Weise: Die zu beobachtende Pflanze wurde unter eine 6 Liter Luft fassende Glasglocke gestellt; in einem kleinen ein Stück Watte enthaltenden Glasgefäss wurden 0,5 ccm Chloroform zum Verdunsten gebracht. Die Glocke wurde durch eine Wasserschicht abgedichtet. Zuvor war an einer Stelle der Wachstumsregion des Epikotyls (oberhalb der Mitte) eine Tuschemarke angebracht. Darauf wurde das Horizontalmikroskop auf die Tuschemarke eingestellt und das Wachstum beobachtet. Es zeigte sich, dass nach etwa 10 Minuten das Wachstum eingestellt wurde. In dieser Zeit war die Tuschemarke nur 1,5 Teilstriche weitergerückt. In den nächsten 10 Minuten erfolgte kein weiterer Zuwachs, sodass angenommen werden durfte, dass nach einer Viertelstunde der gewünschte Zustand erreicht war, worauf dann die Belichtung beginnen konnte.

Die Belichtung geschah mit der Bogenlampe. Die Beleuchtungsstärke betrug ca. 30000 M.K. Belichtet wurde täglich nur eine halbe Stunde, sodass die Pflanzen 3/4 Stunden täglich im narkotisierten Zustand verharren mussten. Zur Kontrolle wurden andere Pflanzen ebenfalls täglich 1/2 Stunde unter sonst gleichen Bedingungen belichtet. Dagegen erfolgte das Narkotisieren erst 2 Stunden nach der Belichtung im Dunkeln. Um gleichzeitig die Wirkung des Chloroforms auf Dunkelpflanzen zu beobachten, wurden solche täglich 3/4 Stunden im Dunkeln narkotisiert und

am Widerstand erwärmt, derart, dass die Erwärmung gleich war wie bei den belichteten Pflanzen. Als Vergleichspflanzen wurden endlich noch Dunkelpflanzen gezogen, bei denen die Narkotisierung ganz ausblieb. Die Temperatur während der Versuchszeit schwankte zwischen 17 und 19°, während der Belichtung stieg dieselbe auf 25°. Nach 6 Tagen konnte der Versuch abgebrochen werden, da sich die Wirkung des Lichtes deutlich zeigte. Die Ergebnisse der Messung sind in der Tabelle 15 wiedergegeben.

Tabelle 15.

Während der Belichtung narkotisiert				Nach der Belichtung narkotisiert			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.
5,5	1,2	3,3	2,6	5,8	1,1	2,8	2,0
	1,3	2,4	2,2		1,0	2,5	2,0
6,2	2,0	4,1	3,3	3,1	1,7	1,6	1,6
	1,8	3,3	3,4		0,6	1,7	1,7
7,2	1,2	2,7	1,8	6,7	0,9	3,1	2,2
	1,5	3,0	2,0		1,0	2,6	1,8
7,2	1,7	3,3	2,8				
	1,5	2,8	2,6				

Die durchschnittliche Epikotyllänge der Dunkelpflanzen betrug bei den narkotisierten 4,5 cm, bei den gewöhnlichen 16,8 cm.

Dass eine Perzeption des Lichtes während der Narkose erfolgt ist, bedarf keiner weiteren Erörterung. Auffallend ist die Tatsache, dass das Chloroform während der Dunkelheit stärker auf die Pflanze wirkte als während der Belichtung. JOSING (1901) macht in dieser Beziehung ähnliche Angaben. Nach ihm wirkt das Narkotikum auf die Plasmabewegung stärker hemmend im Dunkeln als im Licht.

BELICHTUNG BEI PARTIELLER VERDUNKELUNG DER PFLANZE.

Es blieb zum Schlusse noch die Frage zu entscheiden, wie die Wirkung des Lichtes sich äussert, wenn gewisse Organe der Pflanze verdunkelt bleiben. Einerseits war festzustellen, ob der "Lichtreiz" von einem Organ zum andern geleitet werden kann, wie dies z.B. in gewissen Fällen von einigen Monokotylen bekannt ist. Andererseits war bisher die Frage offen gelassen, ob tatsächlich eine innere Korrelation zwischen Epikotyllänge und Blattgrösse besteht. Was die letztere Frage betrifft, die übrigens mit der ersten in unmittelbarem Zusammenhang steht, so sprechen die bisherigen Untersuchungen bereits dagegen. Aus der Literatur sind über die Frage nur wenige Fälle von Untersuchungen an Dikotylen bekannt. Nach GODLEWSKI (1879, p. 102) wird das Wachstum der Hypokotyle von *Raphanus* auch dann im Dunkeln beschleunigt, wenn man die Kotedonen abtrennt. REITSMA (1907) konnte an der Hand einer grossen Anzahl von Messungen bei *Lamium album* feststellen, dass zwischen Internodienlänge und Blattgrösse keine nennenswerte Korrelation besteht.

Wie bei den bisherigen Versuchen wurde auch hier in der Weise verfahren, dass den Pflanzen ganz bestimmte Lichtmengen zugeführt wurden, nach denen normalerweise ein ganz bestimmter Ausbildungsgrad erfolgen musste. War dabei irgend eine Partie der Pflanze verdunkelt, so musste sich ja dieser Eingriff durch irgendwelche Wirkung im äusseren Verhalten der Pflanze zu erkennen geben.

Zunächst wurde mit der Verdunkelung der Epikotyle begonnen. Die Verdunkelung geschah in der Weise, dass die Internodien mit Stanniol dicht umwickelt wurden. Bei dem ersten Versuch wurden die 3 Partien Bohnenkeimlinge mit einer Beleuchtungsstärke von 6600 M.K. täglich 3 Stunden lang belichtet. Die eine wurde total belichtet, bei der zweiten blieben die Epikotyle verdunkelt, dass also nur die Blät-

ter Licht empfangen konnten; die dritte blieb ganz verdunkelt, wurde aber während der 3-stündigen Belichtung der andern auf dieselbe Temperatur erwärmt. Die Grundtemperatur betrug 17°; während der Belichtung stieg dieselbe auf 22°. Nach 9 Tagen waren die Pflanzen so weit, dass eine Messung erfolgen konnte. Die Durchschnittswerte der belichteten Pflanzen sind in Tabelle 16 wiedergegeben. Die durchschnittliche Länge der Epikotyle der Dunkelpflanzen betrug 19 cm.

Tabelle 16.

Total belichtete Pflanzen.				Pflanzen mit verdunkelten Epikotyl.			
Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.	Epikotyl	Blattst.	Blattlg.	Blattbr.
11,8	3,0	4,8	3,6	18,4	2,9	4,3	3,6

Aus den Zahlenangaben wird ersichtlich, dass das Licht in diesem Fall eine rein lokale Wirkung hatte. Man kann also bei den partiell verdunkelten Pflanzen von einem partiellen Etiollement reden. Es muss demnach angenommen werden, dass das Licht direkt auf die Zellen wirkt und das Wachstum dieser modifiziert. Auffallend ist die Erscheinung, dass die Blätter der Pflanzen, deren Epikotyle verdunkelt waren, annähernd dieselbe Grösse besaßen wie die der total belichteten Pflanzen. Bestände eine Korrelation im WIESNERschen Sinne zwischen Blattgrösse und Internodienlänge, so hätten die Blätter der partiell verdunkelten Pflanzen bedeutend kleiner bleiben müssen. Dieser Versuch zeigt aber, dass keine wesentliche Korrelation solcher Art besteht. Dass die ersten Versuche eine solche vermuten liessen, liegt offenbar daran, dass bei einer bestimmten Lichtmenge beide Teile, Blätter und Internodien, in entgegengesetztem Sinne auf diese Lichtmenge reagierten.

Schwieriger als die alleinige Verdunkelung der Internodien war die der Blätter. Das Blatt durfte vor allen Dingen nicht mechanisch im Wachstum gehindert werden. Die Methode mit dem Stanniol erwies sich in diesem Falle als nicht günstig. Es wurde daher folgendermassen verfahren: Bei diesem Versuch fanden nur 2 Pflanzen Verwendung. Beide wurden in 75 cm Entfernung von einem Nordostfenster dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Der Gipfel mit den Primordialblättern der einen wurde in einen lichtdichten Zinkzylinder geleitet, derart, dass das Epikotyl stets belichtet wurde, während die Blätter sich in vollkommener Finsternis befanden. Der Zylinder war von unten nach oben verschiebbar, sodass infolge Zuwachses des Epikotyls täglich eine kleine Verschiebung nach oben hin vorgenommen werden konnte. Nach 5 Tagen konnte der Versuch abgebrochen werden. Die total belichtete Pflanze hatte sich normal entwickelt und war kräftig ergrünt. Die andere hatte zwar ein kräftig ergrüntes Epikotyl von fast gleicher Länge wie das erstere (11,0 und 11,2 cm), aber die Blätter zeigten typisches Etiollementsstadium und waren völlig gelb. Es fehlte eben das wachstumsanregende Einfluss des Lichts.

Analog gestaltete sich ein Versuch, der die Wirkung der alleinigen Belichtung des Wurzelsystems zeigen sollte. Ein Gefäss, das für Wasserkulturen bestimmt war, wurde zu diesem Zweck verwendet. Das Wurzelsystem konnte in seiner ganzen Ausdehnung das Licht empfangen, während der Spross mit den Kotyledonen in einen schwarzen Pappzylinder, der mit dem Gefäss lichtdicht abschloss, geleitet wurde. Das Ergebnis war wie erwartet. Obgleich eine deutliche, negativ phototropische Krümmung der Hauptwurzel zu beobachten war, verhielt sich der Spross wie derjenige einer normalen Dunkelpflanze.

Aus den letzten drei Versuchen ergibt sich eindeutig der Schluss, dass das Licht rein lokal wirkt, und dass eine Fortleitung des "Lichtreizes" von einem Organ zum andern nicht stattfindet.

Noch nicht entschieden war dagegen die Frage, wie sich die Sache bei einem und demselben Organ verhält; d.h. wenn z.B. das Epikotyl nur teilweise verdun-

kelt wird u.s.w.

Um diese Frage zu beantworten wurden drei Kulturen Bohnenkeimlinge wie folgt behandelt: die Erste Partie wurde total belichtet, bei der zweiten wurden die Epikotyle ganz verdunkelt, bei der dritten dagegen wurde nur ein Teil der Wachstumszone des Epikotyls verdunkelt, derart, dass die Epikotyle etwa nur $\frac{2}{3}$ der Lichtmenge aufnehmen konnten. Belichtet wurde wieder täglich 3 Stunden mit einer Beleuchtungsstärke von 6600 M.K. Die Grundtemperatur des Zimmers betrug 18° . Während der Belichtung stieg dieselbe auf 23° . Am 7. Tage wurden die Pflanzen gemessen. Die total belichteten Epikotyle hatten eine Länge von 20 cm; die partiell verdunkelten eine Länge von 15 cm. Die Blätter hatten in allen drei Fällen annähernd dieselbe Grösse (Länge : Breite = 4,9 : 3,9 cm). Wieder ein Beweis, dass keine wesentliche Korrelation zwischen Epikotyllänge und Blattgrösse besteht. Ob eine Übertragung des "Lichtreizes" von den belichteten Teilen zu den verdunkelten des Epikotyls stattgefunden hat, lässt sich aufgrund der Versuchsergebnisse schwerlich entscheiden. Es wurde daher folgender Ergänzungsversuch angestellt: Zwei Partien Bohnenkeimlinge wurden derart behandelt, dass die Epikotyle der einen zur Hälfte (untere Hälfte) verdunkelt wurden, während die der andern unverdunkelt blieben. Beider Epikotyle sollten nun aber die gleiche Lichtmenge erhalten. Das wurde in folgender Weise ermöglicht: Belichtet wurde wieder mit einer Beleuchtungsstärke von 6600 M.K. Während die Pflanzen mit den zur Hälfte verdunkelten Epikotylen täglich 3 Stunden belichtet wurden, erhielten die unverdunkelten nur $1\frac{1}{2}$ St. Licht; d.h. nach Ablauf von $1\frac{1}{2}$ Stunden wurden die Epikotyle der letzteren ganz verdunkelt. Das Ergebnis nach 6 Tagen (Temperatur $19 - 24^{\circ}$) war folgendes: die bei halber Verdunkelung täglich 3 Stunden lang belichteten Epikotyle hatten eine durchschnittl. Länge von 17,7 cm, diejenigen, die $1\frac{1}{2}$ Stunden total belichtet waren, eine Durchschnittlänge von 16,9 cm. Die Blätter, die auch in beiden Fällen dieselbe Lichtmenge erhalten hatten, zeigten gleiche Grösse (Länge : Breite = 5,2 : 4,2 cm).

Wenn die Methode der partiellen Verdunkelung mittels Stanniol auch nicht völlig fehlerfrei ist (Herabsetzung der Transpiration, vermehrte bzw. verminderte Erwärmung), so könnte das Ergebnis dieses Versuches doch zu den Annahmen führen, dass eine Reizübertragung von dem belichteten Teil der Epikotyle zu dem verdunkelten stattgefunden hat. Das geht jedoch mit Sicherheit aus dem Versuchsergebnis hervor, dass es nämlich bei der Gestaltung eines Organs auf die dem Organ zugeführte Lichtmenge ankommt.

Bei der partiellen Verdunkelung der Blätter zeigten sich ganz analoge Verhältnisse. Die partielle Verdunkelung geschah in diesem Falle ebenfalls mittels Stanniolstreifen. Es zeigte sich, dass die verdunkelte Partie des Blattes sich in gleicher Weise ausbildete wie die belichtete, ohne dass also eine Deformation des gesamten Blattes eintrat. Nur war ein Unterschied in der Grösse bzw. in dem Stadium der Entwicklung zwischen dem vollständig belichteten und dem partiell verdunkelten Blatt festzustellen.

SCHLUSSEBETRACHTUNG.

Für die Lehre von Etiolement sind durch diese Arbeit einige Ergänzungen zu verzeichnen. Zunächst wurde die Vermutung PFEFFERS, dass es sich bezüglich der Ursache des Etiolements um eine Reizwirkung des Lichtes handelt, bestätigt. JOSTS Ansicht, dass es sich beim Etiolement um einen Reiz der Verdunkelung handelt (1913, p. 412), ist nach den vorliegenden Untersuchungen als sehr fraglich anzusehen; denn die Pflanze, die in kurzer Zeit eine genügend grosse Lichtmenge empfängt, wird von der nachfolgenden langen Dunkelheit nicht beeinflusst. Analog der Formulierung des für den Phototropismus geltenden "Reizmengengesetzes" konnte die Geltung des Produktgesetzes für das Etiolement ausgesprochen und gleichzeitig das Hauptgewicht auf die Bedeutung der Lichtmenge gelegt werden. Auch KLEBS (1918, p. 150) hat neuerdings darauf hingewiesen, und betont gleichzeitig dabei, dass die Annahme einer "auslösenden Reizwirkung" nicht mehr den eigentlichen Tatsachen entspricht. Die Tatsache nämlich, dass zwischen der zugeführten Energiemenge und dem

Ausbildungsgrad der Pflanze eine quantitative Beziehung besteht, legt die Vermutung nahe, dass bei der Wachstums- bzw. Gestaltungsreaktion innerhalb der Zellen gewisse physikalisch-chemische Vorgänge im Spiel sind; wie dies bereits BLAAUW (1909) hinsichtlich der analogen Verhältnisse beim Phototropismus geschlossen hatte. Zwar sind derartige "photochemische Prozesse" bisher nicht nachgewiesen, auch fehlen anderweitige Anhaltspunkte, die einer solchen Ansicht grössere Wahrscheinlichkeit verleihen könnten. Doch sei es hier nicht unterlassen, auf einen Versuch wenigstens aufmerksam zu machen, der neuerdings von COUPIN (1920) nach dieser Richtung hin angestellt worden ist. Aus einem Referat der Bot. Abstracts Vol. VI, (die Originalarbeit war bisher nicht zugänglich) geht hervor, dass es COUPIN gelungen ist, Wachstumsperiode und Endlänge des Hypokotyls von Dunkelpflanzen der weissen Lupine in die Bahn derjenigen einer normalen Lichtpflanze zu leiten, dadurch, dass es Press-Saft normaler Lichtpflanzen dem Substrat zusetzte, in dem die Dunkelpflanzen wuchsen. Andererseits zeigte der Gegenversuch, dass, wenn er Dunkelpflanzen in dem Press-Saft etiolierter Pflanzen wachsen liess, eine Wachstumshemmung nicht eintrat. COUPIN schliesst daraus, dass die Chloroplasten in Gegenwart von Licht eine Substanz bilden, die eine verzögernde Wirkung auf das Wachstum hat. Weshalb gerade den Chloroplasten diese Eigenschaft zugesprochen wird, ist nicht ohne weiteres einzusehen. Aus unsern bisherigen Versuchen ging hervor, dass die Tätigkeit der Chloroplasten - äusserlich jedenfalls - in keiner Beziehung zum Etiollement steht. Andererseits muss zugegeben werden, dass den COUPINschen Angaben, wenngleich sie natürlich noch durchaus der Bestätigung bedürfen, vielleicht ein fruchtbarer Gedanke zugrunde liegt.

Vorläufig werden wir leider immer noch gezwungen sein, die von uns nicht übersehbare Kette von Reaktionen, die zwischen Beginn der Einwirkung des Lichtes und der endgültig sichtbaren Reaktion ablaufen mag, als eine "Reizerscheinung" im PFEFFERschen Sinne zu betrachten, ein Begriff, der allerdings unserer Phantasie genügend Spielraum lässt. Denn PFEFFER (1897, p. 11) definiert seinen Reizbegriff folgendermassen: "Alles, was im physiologischen Getriebe dem Charakter der Auslösung entspricht, sehen wir als Reizvorgang an, gleichviel ob es sich um Bewegungen oder um eine nicht auffällige chemische Reaktion handelt, und gleichviel, ob eine *Mimosa* plötzlich sich bewegt, oder ob der Erfolg erst nach Tagen oder Wochen bemerkbar wird".

E. PRINGSHEIM (1912, p. 308) macht sehr treffend den Zusatz, dass damit aber noch nicht gesagt sei, dass alle Auslösungsvorgänge, die im Organismus verlaufen, Reizvorgänge wären. "Denn wäre bei einem Geschehen klar der physikalisch-chemische Zusammenhang aufgedeckt, so würden wir nicht mehr von einem Reizvorgange sprechen".

Es dürfte daher zwecklos sein, noch weiter über den Begriff "Reiz" zu diskutieren, da es sich doch lediglich nur um einen Ausdruck handelt, der für eine Reihe von Erscheinungen Anwendung findet, die uns vorläufig unerklärlich sind.

Aus diesem Grunde lässt sich auch schwerlich etwas Bestimmtes aus den Ergebnissen der Versuche mit der Abkühlung und der Narkose inbezug auf das Wesen des Reizvorganges bei der Lichtperzeption schliessen. Aus der Tatsache, dass die Lichtenergie auch während des kältestarren sowie narkotisierten Zustandes der Pflanze gebunden wird, scheint mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass die Lichtperzeption keine typische Reizerscheinung ist, bei der das Licht nur "auslösend" wirkt, sondern es scheint vielmehr so zu sein, dass das Licht selbst mehr oder weniger die Energie für das Geschehen liefert. Denn für ein ganz bestimmtes Geschehen ist auch ein ganz bestimmtes Energie-Quantum erforderlich. Das Produktgesetz, das auch unter dem Namen "Reizmengesetz" bekannt ist, würde nach diesen Betrachtungen treffender als "Energienengesetz" bezeichnet werden müssen.

Versucht man endlich die Gesamtheit aller Erscheinungen, die beim Etiollement infrage kommen, unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen, so kann man nicht umhin, auf die biologische Bedeutung dieser Erscheinungen einzugehen. Die Pflanze ist eben von Natur aus begabt, dank gewissen Reaktionsfähigkeiten eine den Umweltbedingungen entsprechende Lage ein- und Gestalt anzunehmen. In die-

ser Hinsicht dürfte es auch nicht verwunderlich sein, dass die Blattausbildung in der rotgelben Hälfte des Spektrums sich besser vollzieht, als in der blauen. Das Blatt ist gewissermassen innerlich prädisponiert für die Perzeption jener Strahlen, die für seine Funktion die grösste Bedeutung haben. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass die Pflanze in der Hauptsache auf die Wirkung der rotgelben Strahlen angewiesen ist. Wahrscheinlich kommt jeder Strahlengattung eine ganz spezifische Wirkung und Bedeutung zu. Es lässt sich in diesem Fall schwerlich etwas verallgemeinern. Während bei den Bohnenpflanzen Strahlen verschiedener Wellenlänge auf verschiedene Organe verschieden wirken, wissen wir u. a., dass es für die Entwicklung einiger Pilze gleichgültig ist, ob sie im roten oder blauen Licht wachsen (GRANTZ 1898, p. 18). Ferner zeigte KLEBS (1917), dass bei Farnprothallien blaues Licht die Zellteilung erhöht, während rotes Licht nur eine Streckung der Zellen bewirkt. Jedenfalls scheint es bei den höhern Gewächsen, insbesondere bei den dikotylen Phanerogamen so zu sein, dass die langwelligen Strahlen des Spektrums das Blattwachstum ganz erheblich fördern, im Gegensatz zu den kurzwelligen einschliesslich des Ultravioletts.

In diesem Zusammenhang ist es von Wichtigkeit, noch eine neuere Arbeit zu erwähnen, die sich mit einer ähnlichen Frage beschäftigt. GARNER und ALLARD (1920) konnten feststellen, dass die relative Länge des Tages für das Wachstum, insbesondere für die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane von ausschlaggebender Bedeutung ist. Beim Fortfall der günstigen Tageslänge kommt es, wie geeignete Versuche zeigen konnten, zu einer mehr vegetativen Entwicklung der Pflanze, die zum Gigantismus führen kann. Andererseits kann unter dem Einfluss einer angemessenen Tageslänge frühzeitiges Blühen und Fruchten bewirkt werden. Dass es sich in diesem Falle im besonderen um die Wirkung der kurzwelligen Strahlen handelt, leuchtet ohne weiteres ein. Es konnte u. a. gezeigt werden, dass bei Bohnen, die am Tage von 10^h a. m. bis 2^h p. m. verdunkelt wurden, besonders die vegetativen Organe zur Entwicklung kamen, während Vergleichspflanzen, die während dieser Stunden belichtet wurden, gedrunken blieben und reichlich Früchte ansetzten. Gerade die Stunden der stärksten Insolation, wo die Wirkung des Ultravioletts ihr Maximum erreicht, scheinen für das normale Gedeihen dieser Pflanzen unentbehrlich zu sein.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

Die durch die vorliegende Arbeit gewonnenen Resultate lassen sich kurz in folgenden Leitsätzen zusammenfassen:

1. Die eigentliche Ursache des Etiollements ist der Lichtmangel; mangelnde Chlorophyllbildung sowie mangelnde Kohlensäure-Assimilation stehen in keinem kausalen Zusammenhang mit dem Etiollement.
2. Die Gestaltung der Pflanze zwischen den extremen Stadien des völligen Etiollements und des normalen Lichthabitus ist abhängig von der Zufuhr einer gewissen Lichtmenge. Dabei gilt die Produktregel (Intensität mal Zeit = constans); d. h. die Lichtperzeption erfolgt nach dem Grundsatz der Photochemie.
3. Wachstumsperiode und absolute Endlänge der Pflanze sind abhängig vom Licht und von der Temperatur.
4. Rotes und blaues Licht beeinflussen das Wachstum in entgegengesetztem Sinn. Rotes Licht wirkt auf die Blätter wie schwaches weisses Licht, auf Internodien annähernd wie Dunkelheit; blaues Licht wirkt auf Blätter annähernd wie Dunkelheit und auf Internodien wie schwaches weisses Licht; d. h. rotes Licht fördert das Wachstum aller Organe im Gegensatz zum blauen Licht.
5. Die für die Gestaltung massgebende Lichtperzeption ist keine typische Reizerscheinung; sie erfolgt auch während der Narkose und während der Abkühlung unterhalb des Wachstumsminimums.
6. Zwischen Internodienlänge und Blattgrösse besteht keine wesentliche Korrelation innerer Natur; beide Teile stehen in der Hauptsache für sich in physiologischer Abhängigkeit von äusseren Bedingungen.
7. Eine Übertragung des "Lichtreizes" von einem Organ zu einem anderen konnte

nicht festgestellt werden; dagegen scheint eine solche Übertragung von einem Teil eines Organs zu einem andern Teil desselben Organs zu erfolgen.

Zum Schlusse ist es mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. WINKLER, für die freundliche Leitung und Beaufsichtigung meiner Studien meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ausserdem bin ich Herrn Dr. SCHWARZE und Frl. Dr. STOPPEL für freundliche Unterstützung bei meiner Arbeit zu grossem Dank verpflichtet.

LITERATURVERZEICHNIS.

- ANDREWS, Fr. M., The effect of Gases on Nuclear Division, in Annals of Bot. XIX (1905). - BATALIN, A., Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter, in Bot. Ztg. 1871. - BECK, G. v., Monographie der Gattung Orobanche, Bibl. Bot. 1890. - BLAAUW, A. H., Die Perzeption des Lichtes; Rec. Trav. bot. Néerland. V (1909). - BRENNER, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen, Flora 1900. - BROTHERTON, W. Jr., and BARTLETT, H. H., Cell measurement as an aid in the analysis of quantitative variation, in Americ. Journ. Bot. V (1918). - BURGERSTEIN, A., Über die Wirkung anästhetisierender Substanzen auf einige Lebenserscheinungen der Pflanzen, in Verh. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien 1906. - CORRENS, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs, in Flora 1892. - COUPIN, H., Sur les causes de l'élongation de la tige des plantes étiolées, Comptes rend. 1920; vergl. Referat Bot. Abstr. VI. - CZAPEK, Fr., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotrop. Reizbewegungen, in Pringsh. Jahrb. XXXII (1898). - EDER, J. M., Ein neues Photometer, in Sitzungsber. Akad. Wien 1879. - ELFVING, Fr., Über die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanze, Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förl. XXVIII (1886). - FITTING, H., Lichtperzeption und photometrische Empfindlichkeit, in Pringsh. Jahrb. XXXIV (1907). - GARNER, W. H. and ALLARD, H. A., Effect of the relative length of day and night and other factors of environment on growth and reproduction in plants, Journ. Agricult. Res. Washington, XVIII (1920). - GODLEWSKY, E., Zur Kenntnis der Formveränderung etiolierter Pflanzen, Bot. Zeitg. 1879. - GODLEWSKY, Über die biologische Bedeutung d. Etiollementerscheinungen; Sep.-Abdr. Biol. Zentralbl. 1889. - GRANTZ, F., Über den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze, Diss. Leipzig 1898. - GROTTIAN, W., Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus, Bot. Zentralbl. Beih. XXIV (1909). - HAUPTFLEISCH, F., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behüteten Zellen, in Pringsh. Jahrb. XXIV (1892). - JÖNSSON, B., Jakttagseler öfver Tillväxten hos Orobanche-Arter; Lands Universitetes Ars-Skrift. 1895. - JOSING, E., Der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht; Pringsh. Jahrb. XXXVI (1901). - JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. ed. 1913. - KAUFFMANN, K., Über die Einwirkung d. Anästh. auf das Protoplasma und dessen biolog. physiolog. Eigenschaften, Diss. Erlangen 1899. - KLEBS, G., Zur Entwicklungs-Physiologie d. Farnprothallien, in Sitzungsber. Akad. Heidelb. 1917. - KLEBS, Über die Blütenbildung von Sempervivum, in Flora 1918. - KNIEP, H. und MINDER, F., Untersuchung über die Kohlensäureassimilation in verschiedenfarb. Licht, Zeitschr. f. Bot. 1909. - KÖRÖSY, K. v., Die Wirkung des Chloroforms auf die Chlorophyll-Assimilation, Zeitschr. f. physiol. Chem. XCIII (1914). - KRAUS, G., Über die Ursachen d. Formveränderungen etiolierter Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. VII (1869/70). - Mac DOUGAL, D. F., The influence of light and darkness upon growth and development, in Mem. N. York Bot. Gard. II (1903). - MASULLI, O., Influenza delle varie radiazioni luminose sulle piante; Bull. ort. bot. Napoli II (1909). - Ref. Ztschr. f. Bot. II (1910) p. 633 ff. - NOLL, Fr., Über das Etiollement der Pflanzen, in Sitzb. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn, 1901. - FALLADIN, W., Transpiration als Ursache der Formveränderung etiol. Pflanzen, in Ber. D. bot. Gesellsch. VIII (90). - PFEFFER, W., Pflanzenphysiologie, I und II, 1897 und 1904. - PRINGSHEIM, E., Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin 1912. - RAUENHOFF, P., Sur les causes des formes anormales des plantes; Ann. sc. nat. 6. ser. V (1878). - REITSMA, J. F.,

Correlative variabilität by Pflanzen; Diss. Rotterdam 1907. - SACHS, J., Einfluss der Temperatur auf d. Ergrünen d. Blätter, in Flora 1864. - SACHS, Die Keimung u. d. Wachst. im orangen und blauen Licht; Bot. Ztg. 1864. - SACHS, Über den Einfluss d. Lichtes auf Neubildung u. Entfaltung verschiedener Pflanzenorg. Bot. Ztg. Beil. 1865. - SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. ed. 1887. - SCHANZ, F., Der Gehalt des Lichtes an Ultraviolett; Arch. f. Ophthalmolog. CIII (1920). - SCHANZ, Wirkung des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Pflanzen, in Ber. D. bot. Ges. 1920. - SCHAUM, K., Photochemie und Photographie, I., Leipzig 1908. - SIERP, H., Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiol. Versuchen; Biol. Zentralbl. XXXVIII (1918). - SIERP, Unters. über d. grosse Wachstumsperiode, Biol. Zentralbl. XL (1920). - STEYER, K., Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*; Diss. Leipzig 1901. - Teodoresco, E., Influence des diff. radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes, Ann. sc. nat. 8, ser. X (1899). - TRÖNDLE, A., Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut, Pringsh. Jahrb. III (1910). - VÖCHTING, H., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit, Bot. Ztg. 1891. - VOGT, C., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit, Diss. Erlangen 1898. - VOGT, E., Über den Einfluss d. Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*; Zeitsch. f. Bot. 1915. - WIESNER, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich; Denkschr. Ak. Wien XLIII (1880). - WIESNER, Photometr. Unters. auf pflanzenphys. Gebiet, Ber. Akad. Wien 1893. - WIESNER, Der Lichtgemass der Pflanzen, Leipzig 1907. - ZOLLIKOFER, Cl., Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*, in Koninkl. Akad. Amsterdam 1920.

Ueber das Wachstum von Phaseolus-Keimlingen im Press-Saft normaler und etiolierter Pflanzen.

Von C. TRUMPF (Hamburg).

Im Jahre 1920 veröffentlichte COUPIN (1) die Ergebnisse einiger Versuche, aus denen hervorgehen sollte, dass sich unter dem Einfluss des Lichtes in den Pflanzen Stoffe bilden, die hemmend auf das Stengelwachstum wirken. Es gelang ihm, durch Zugabe von Press-Saft aus Lichtpflanzen zu dem Nährsubstrat (Wasser) von Dunkelpflanzen, die Wachstumsperiode und die Endlänge des Hypokotyls bei der weissen Lupine annähernd in die Bahn normaler Lichtpflanzen zu leiten. - In dem Gegenversuch, bei dem er den Press-Saft von etiolierten Pflanzen dem Wasser setzte, trat eine weit geringere Wachstumshemmung ein. COUPIN zieht aus diesen Ergebnissen den Schluss, dass die Chloroplasten in Gegenwart von Licht eine Substanz bilden, die eine verzögernde Wirkung auf das Wachstum ausübt.

Ein kurzes Referat der COUPINschen Arbeit in den Bot. Abstracts VI. erweckte den Eindruck, als ob den Angaben ein fruchtbarer Gedanke zugrunde läge. Die spätere Durchsicht der Originalarbeit liess jedoch Zweifel aufkommen an der Berechtigung der von COUPIN aus seinen Versuchsergebnissen gezogenen Schlüsse. Er nimmt an, dass die Grössenverhältnisse normaler Lichtpflanzen bedingt sind durch die in den Chloroplasten gebildete, wachstums-regulierende Substanz. Durch die Arbeit des Verf. (2) war jedoch eindeutig festgestellt worden, dass Pflanzen, die täglich eine kurze Zeit lang mit starken Intensitäten belichtet werden, normale Gestalt annehmen, ohne den geringsten Farbstoff auszubilden. - Ferner zeigt eine kritische Betrachtung der Tabellen, die COUPIN in seiner Arbeit anführt, dass nicht nur der Press-Saft von Lichtpflanzen wachstumshemmend auf Dunkelpflanzen wirkt, sondern auch der von Dunkelpflanzen, wenn auch in geringerem Grade.

Diese Tatsachen liessen ohne weiteres vermuten, dass es sich bei den Press-Säften nicht um das Vorhandensein oder Fehlen eines spezifischen Stoffes handelt, sondern dass die wachstumsverzögernde Wirkung derselben auf ihrem mehr oder weni-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Trumpf Christian

Artikel/Article: [Ueber den Einfluss intermittierender Belichtung auf das Etiolement der Pflanzen 381-410](#)