

Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang.

Teil II.

Weitere Erfolge mit der intermittierenden Reizung.

Von

Hans Fitting.

Abschnitt X.

Das Abklingen geotropischer Erregungen und die Relaxationszeit.

Bei einer eingehenden Analyse der geotropischen Reizerscheinungen drängen sich einem noch eine ganze Anzahl wichtiger Fragestellungen auf, deren Bearbeitung, von anderer Seite z. T. noch garnicht, z. T. nur lückenhaft begonnen, für eine weitere Vertiefung unserer Einsicht in den Reizvorgang wünschenswert erscheint. Bekanntlich bleibt eine Erregung, die sich als Folge einer geotropischen Reizung einstellt, nicht dauernd bestehen, sondern klingt nach einer gewissen Zeit wieder völlig aus. Es wäre von hohem Interesse, für eine Anzahl verschieden großer Erregungen zu ermitteln, wie groß diese „Abklangszeit“ ist, und welches Verhältnis besteht zwischen ihr und der Zeitdauer, während deren der Reizanlaß wirksam war. Es fehlt uns aber vorläufig jedes Mittel, um auch nur mit einiger Exaktheit diese Zeitdauer des völligen Abklingens von Erregungen zu bestimmen, da wir einen direkten Indikator für eine Erregung nicht besitzen.

Freilich könnte man meinen, daß man in der autotropischen Ausgleichsbewegung einer Krümmung ein Maß besäße, um das Ausklingen der Erregungen zu beurteilen. Demgegenüber ist aber hervorzuheben, daß wir garnichts darüber wissen, ob der autotrope Ausgleich dem Abklingen der Erregung entspricht. Es ist sehr wohl möglich, daß die durch den Reizanlaß ausgelöste Erregung schon vor dem Beginne der autotropischen Ausgleichsbewegung

wieder völlig ausgeklungen ist; ebenso ist es denkbar, daß sie zwar erst während dieser Bewegung, aber schon vor deren Beendigung abklingt, oder schließlich, daß sie, wenigstens in geringem Maße, länger dauert als der Ausgleich der Krümmung. Denn die Ausgleichsbewegung, die durch Rektipetalität oder Autotropismus bedingt wird, ist zunächst die Folge der Reaktion und könnte sehr wohl ganz unabhängig von dem Abklingen der Erregung einsetzen und ablaufen. Ob freilich die Rückkrümmung tatsächlich so unabhängig ist von dem Verlöschen der Erregung, ist eine Frage, die sich vorläufig nicht entscheiden läßt.

Ebensowenig aber läßt sich bei solchen Reizungen, die länger gedauert haben als die Präsentationszeit, aus der Dauer der Befähigung zu einer Nachkrümmung ein Schluß ziehen auf das Abklingen der Erregung. Bekanntlich hat ein Pflanzenorgan, wenn es längere Zeit mechanisch an der Ausführung einer Reizkrümmung gehindert wird, die Befähigung, während einer je nach der Dauer der Reizung verschieden langen Zeit eine Nachwirkungskrümmung auszuführen, wenn man das mechanische Hemmnis entfernt. Die Länge der Zeit, innerhalb deren eine solche Nachwirkung möglich ist, hängt zum Teil ab von der Intensität der Erregung, kann deshalb innerhalb gewisser Grenzen als Maß derselben benutzt werden. Dagegen darf sie nicht ohne weiteres, wie es von Czapek (898, p. 182) geschieht, als Maß für die Abklangszeit der Erregung verwendet werden, aus ganz ähnlichen Gründen, wie diejenigen, die vorhin schon vorgebracht wurden. Bei einem Pflanzenorgane, das an der Ausführung einer Krümmung mechanisch gehindert wird, unterbleibt nämlich die Reizreaktion nicht: sie macht sich, da die Krümmung nicht ausgeführt werden kann, geltend in dem Auftreten eines Krümmungsbestrebens, das sofort durch eine Schnellbewegung in eine Krümmung umgesetzt wird, wenn man das Hemmnis entfernt. Für den Geotropismus hatte dies schon Hofmeister (860, p. 183) nachgewiesen. Wenn also nach Beseitigung der Hemmung eine Nachwirkung eintritt, so ist das zunächst nur ein Beweis dafür, daß durch Autotropismus das Krümmungsbestreben noch nicht wieder völlig ausgeglichen ist, aber nicht dafür, daß die Erregung noch nicht ausgeklungen ist. In der Tat könnte ebenso wie bei einer reell ausgeführten Reizkrümmung, so auch bei der Ausbildung des Krümmungsbestrebens die Erregung schon längst völlig ausgeklungen sein, ehe die autotrope Ausgleichsbewegung abgelaufen ist, die doch eben möglicherweise von den

durch die Reizreaktion bewirkten Veränderungen des Organs abhängt. Wissen wir doch, daß die autotrope Bewegung nicht von dem Ausgleiche einer tropistischen Erregung direkt abhängig zu sein braucht, da sie sich auch bei mechanisch aufgezwungenen Krümmungen einstellt! Daß die Nachwirkungskrümmung nicht einfach die Folge des schon vorhandenen Krümmungsbestrebens sei, sondern eine erst nach der Befreiung aus der Zwangslage auftretende und von dem bestehenden Krümmungsbestreben völlig unabhängige neue Reaktion, die bewirkt werde durch eine noch bestehende geotropische Erregung, dafür fehlt jede Spur eines Beweises. Diese Annahme ist nach meinen Ausführungen jedenfalls sehr unwahrscheinlich. Aus allen diesen Gründen kann aus der Impressionszeit Czapeks, d. h. derjenigen Zeit, während deren „nach Aufhören der Thätigkeit des physikalischen Reizes jeder Zeit noch eine nachträglich erfolgende Reizreaction auf denselben früheren Reiz beliebig ausgelöst werden kann“ (898, p. 182), nichts für das Abklingen der Erregung entnommen werden.

Auch aus den Ergebnissen anderer Versuche wird man vorläufig kaum imstande sein, sichere Schlüsse auf die Zeit zu ziehen, die zum Abklingen der Erregung nötig ist. Man könnte sich nämlich die Frage vorlegen: Wie lange Zeit dauert es, bis eine geotropische Erregung, die als Folge einer Reizung von kürzerer als Präsentationszeitdauer erfolgt, so weit ausklingt, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt? oder richtiger: Wie schnell müssen intermittierende, geotropische Reizungen, die kürzere Zeit als die Präsentationszeit dauern, aufeinander folgen, damit durch Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt? Die zweite Fassung ist richtiger, weil aus der Summation der auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge nicht ohne weiteres auf eine Summation der Erregungen geschlossen werden darf. Denn eine solche Summation der Reaktionsvorgänge ist auch möglich, wenn in den Ruhepausen die Erregungen wieder völlig verlöschen. Das ist für solche Einzelreizungen, die länger dauern als die Präsentationszeit, leicht einzusehen. Nehmen wir einmal an, daß die Erregungen früher als der autotropische Ausgleich der geotropischen Reaktionen ausklingen. Nehmen wir weiter an, daß die Reizung in der optimalen Reizlage erfolgt ist und daß die Pflanze nach dem Erlöschen der Erregung, aber ehe die Rückkrümmung völlig beendet ist, nochmals in derselben Lage und ebenso lange wie das erste

Mal gereizt wird, so kann die zweite Reaktion die erste an Intensität übertreffen, eine entsprechende dritte die zweite usw., und zwar deshalb, weil, wie ich in den Abschnitten II und VIII gezeigt habe, die Reaktion selbst dann noch annähernd mit gleicher Intensität ausgelöst wird, wenn die Stellungen, in denen gereizt wird und von denen die eine die optimale Reizlage sein soll, um 45° von einander abweichen. Wird aber bei der zweiten Reizung wieder die gleiche Reaktion ausgelöst wie bei der ersten, so wird sich die neue Krümmung zu dem von der ersten Reaktion noch bestehenden Rest addieren, also stärker werden können als die erste. Was hier für Reizungen ausgeführt wurde, die länger dauern als die Präsentationszeit, gilt aber möglicherweise auch für solche, die kürzer dauern. Denn ich werde in einem späteren Abschnitte meiner Arbeit zeigen, daß offenbar schon durch die kürzesten Reizungen die auf die Reaktionen hinzielenden Vorgänge ausgelöst werden. Die eben erörterten Möglichkeiten müssen aber umso mehr berücksichtigt werden, als durchs Experiment eine Entscheidung vor der Hand unmöglich ist. Eine solche ist auch nicht mit Hilfe von Analogieschlüssen nach anderen Reizvorgängen möglich, da das Verhältnis zwischen Abklingen der Erregung und Abklingen der Reaktion bei den verschiedenen Reizerscheinungen ganz verschieden sein könnte. Die Annahme, daß die Ausgleichsvorgänge selbst das Abklingen der Erregung darstellen, ist natürlich auch nur eine von vielen Möglichkeiten, deren Richtigkeit sich vorläufig nicht mit Sicherheit beweisen läßt.

Ist sonach vor der Hand eine Einsicht in das Abklingen der geotropischen Erregungen durchaus unmöglich, so wird doch vielleicht eine solche dadurch gefördert werden können, daß man die Zeitdauer ermittelt, die nötig ist, bis die durch eine Reizung von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelösten und auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge nach Beseitigung des Reizanlasses gerade so weit ausklingen, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt. Ich will diese Zeit als die Relaxationszeit¹⁾ der Reizung bezeichnen. Ihre Kenntnis wird auch bei der Analyse anderer Teile des Reizvorganges von Wichtigkeit sein.

1) Dieser Terminus scheint mir zur Kürzung der Darstellung geboten, so wenig zweckmäßig auch sonst eine Bereicherung unseres terminologischen Wortschatzes in der Reizphysiologie sein mag. Der Begriff „Relaxationszeit“ hat manche Ähnlichkeit mit Czapeks „Impressiouszeit“. Da Czapek, wenn ich ihn recht verstehe, das Adjektivum

In der Literatur liegen nur wenige Angaben vor, die sich zu einer Beurteilung der Relaxationszeit verwenden lassen. Czapek, der sich mit dem Ausgleiche geotropischer Reizvorgänge beschäftigt hat (895, p. 308 ff.), sagt nur über die Impressionszeit von Erregungen, die durch Reizungen von längerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelöst sind, folgendes (898, p. 188): „Je länger wir reizen, desto längere Zeit nimmt die Krümmung an den befreiten Wurzeln auf dem Klinostaten zu, erreicht immer größere Winkel und wird immer schwieriger ausgeglichen. Es muß nach diesen Ergebnissen die Erregungsintensität mit zunehmender Reizdauer sich außerdem in einem Wachsen der Impressionszeit, d. h. einem vermehrten Nachhalten der Erregung äußern. Das Maximum der Impressionszeit wird bei Lupinenwurzeln bereits durch 4stündige Reizung erreicht.“ Wachtel erhielt, wie ich aus dem Referate Rotherts (899, p. 231 ff.) ersehe, noch geotropische Krümmungen, als er Wurzeln (welcher Pflanze?) in folgenden Kombinationen abwechselnd am Klinostaten rotieren und in horizontaler Lage ruhen ließ: I. 30 Minuten Drehung, 30 Minuten Ruhe; II. 15 und 15 Minuten; III. $7\frac{1}{2}$ und $7\frac{1}{2}$ Minuten; IV. $7\frac{1}{2}$ Minuten Drehung, $3\frac{1}{2}$ Minuten Ruhe; V. $7\frac{1}{2}$ Minuten und 2 Minuten; VI. 30 Minuten und 5 Minuten. Noll (900, p. 462 ff.) beobachtete geotropische Krümmungen nach 2— $2\frac{1}{2}$ Stunden, als er Senfkeimlinge abwechselnd je 10 Minuten horizontal legte und je 30 Minuten in die normale Ruhelage brachte; nach 3 Stunden, wenn er die Keimlinge je 5 Minuten umlegte und je 25 Minuten aufrichtete. Jost (902, p. 175) erzielte positive Ergebnisse bei

Reizung	Ruhe	Pflanze
3' 30"	3' 30"	Linsenwurzel, Kresse-Keimstengel,
6'	12'	Linsenwurzel,
5'	15'	Linsenwurzel,
5'	15'	<i>Avena</i> , Kotyledonen,
2'	6'	Linsenwurzel,
50"	2' 30"	Linsenwurzel.

„impressibel“ in ganz anderem Sinne gebraucht (898, p. 203) (impressibel = „durch seine Eigenschaft im Stande sein, die Reizung wahrzunehmen“), so kann ich den Ausdruck „Impressionszeit“ für nicht sehr glücklich halten. Die Zeit, die nötig ist, bis eine Erregung völlig abklingt, könnte man als die Extinktionszeit der Erregung bezeichnen, in Anlehnung an den Ausdruck „Extinktionsvorgänge“, dessen sich Noll (902, p. 409) bedient.

Der zuletzt angeführte Versuch gelang nicht immer und blieb „nach noch kürzerer Exposition immer ohne Erfolg“. Josts Methode war die gleiche wie die Nolls. Über weitere Versuche Josts berichtet Noll (902, p. 408 ff.): „Prof. Jost hatte die Güte mir brieflich mitzuteilen, daß bei seinen Versuchen mit Linsenwurzeln (50 Sekunden Horizontalreizung, 150 Sekunden Verticalruhe, oder 2 Minuten Reizung und 6 Minuten Ruhe) gute Krümmungen in 3 Stunden eingetreten waren. Er machte mich bei dieser Gelegenheit noch darauf aufmerksam, daß er bei wiederholten Versuchen mit 5 Minuten Reizung und 25 Minuten Ruhe, abweichend von einem meiner diesbezüglichen Versuchsergebnisse, keine Krümmung erzielen konnte. Als Ergebnis seiner bisherigen, noch nicht abgeschlossenen Erfahrungen glaubt er annehmen zu sollen, daß das Verhältnis von Reizdauer und Ruhedauer bei den Versuchen nicht 1:2 oder 1:3 überschreiten dürfte. Bei 1:4 oder 1:5 seien ihm keine Versuche gelungen. Seiner Meinung nach käme übrigens die Anzahl der Wiederholungen und die Dauer der Ruhezeiten dabei sehr in Betracht.“ Noll fügt p. 409 hinzu: „Dies ist . . . durchaus zutreffend.“ —

Mein intermittierender Klinostat erlaubt es, mit großer Genauigkeit den Zeitraum zu ermitteln, der bei den verschiedensten Objekten zwischen den aufeinander folgenden Einzelreizungen liegen muß, damit sich die Impulse gerade noch zu einer geotropischen Krümmung summieren. Daß die Relaxationszeit bei verschiedenen Objekten verschieden sein wird, ist von vornherein anzunehmen. Da es mir auf eine solche, extensive, Behandlung des Problems aber nicht ankam, so habe ich mich zunächst wieder auf die drei Versuchsobjekte beschränkt, mit denen ich durch meine sonstigen Versuche am meisten vertraut geworden war, nämlich auf die Epikotyle von *Vicia Faba* und *Phaseolus*, sowie auf die Hypokotyle von *Helianthus annuus*. Zuerst habe ich in der Weise gearbeitet, daß die Pflanzen in der Horizontalstellung gereizt wurden und daß sie zwischen je zwei Reizungen in der normalen Ruhelage verweilten. Diese Methode, deren sich auch Noll und Jost bedient haben, ist für manche Zwecke, namentlich zur Bestimmung der endgültigen Reaktionsgröße, ungeeignet, weil nach dem Beginne der geotropischen Reaktion durch die Entfernung der Sproß- oder Wurzelspitze aus der normalen Ruhelage eine Ausgleichung der geotropischen Krümmung durch eine neue geotropische Reizung der Gegenseite angestrebt wird. Weitaus zweckmäßiger ist es deshalb,

die Pflanzen zwischen den Einzelreizungen am Klinostaten rotieren zu lassen, wie es zB. schon Wachtel getan hat. Die erstere Methode hatte den Vorzug, daß ich mit ihr ohne Schwierigkeiten an meinem intermittierenden Klinostaten arbeiten konnte. Doch habe ich an diesem Apparate auch eine Anzahl Versuche nach der letzteren Methode in der Weise angestellt, daß während der entsprechenden Zeiten die intermittierende in die gleichmäßige Rotation umgewandelt wurde. Ich habe mich davon überzeugt, daß es auf die Relaxationszeit keinerlei Einfluß hat, ob die erstere oder die letztere Methode verwendet wird. So habe ich mich denn bei den weiteren Versuchen der ersteren Methode bedient. Die Versuchspflanzen verhielten sich dabei folgendermaßen: Nach einiger Zeit begann die Krümmung (falls die Relaxationszeit noch nicht erreicht war). Sie schritt mehr oder weniger schnell bis zu einem gewissen Grade fort. Dann setzte als Folge der geotropischen Reizung der Gegenseite eine Gegenreaktion ein, welche die Krümmung, namentlich an den Spitzen der Versuchsobjekte, wieder etwas verringerte. Wurde die intermittierende Reizung lange Zeit fortgesetzt, so verschob sich das Maximum der geotropischen Krümmung nach der Basis der Versuchspflanzen bis zu den ausgewachsenen Stengelteilen, während sich in den übrigen Teilen des Sprosses die Krümmung ausglich. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in den folgenden Tabellen zusammengestellt. + bedeutet, daß eine geotropische Krümmung eintrat, —, daß eine Krümmung nicht erfolgte. Die Zeitangabe in Klammern deutet den Zeitraum an, der zwischen Reizungsbeginn und Anfang der Krümmung verstrich, die Zeitangabe daneben die Umdrehungszeit des Klinostaten. Die Temperatur betrug bei allen Versuchen 22—26°. Die Einzelreizungen in der optimalen Reizlage waren bei den gewählten Umdrehungsgeschwindigkeiten des intermittierenden Klinostaten stets kürzer als die Präsentationszeiten bei kontinuierlicher Reizung.

Tabelle 14. Epikotyle von *Vicia Faba*, 3—6 cm lang.

Versuche 246—262.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
246. + (1 h 20') 12'	249. + (3 h) 12'	251. + (6 h 30') 12' (ganz schwache Krümmung!)	256. — (13 h) 24'	261. — (14 h) 24'
247. + (1 h 30') 12'	250. + (3 h) 12'		257. — (13 h) 24'	262. — (16 h) 24'

(Fortsetzung der Tabelle.)

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
248. + (1 h 15') 12'		252. + (3 h 30') 12' (Krümmung bleibt dauernd sehr gering!) 253. + (5 h) 12' (ganz geringe Krümmung!) 254. + (?) 24' 255. + (?) 24' (ganz geringe Krümmung!)	258. — (12 h) 24' dann — (10 h) 12' 259. — (16 h) 24' 260. — (24 h) 24'	

Tabelle 15. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*, 3—6 cm lang.

Versuche 263—282.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
263. + (1 h 15') 12'	269. + (1 h 15') 12'	273. + (3 h) 12' (ganz geringe Krümmung!)	276. — (13 h) 24'	280. — (14 h) 24'
264. — (4 h) 12'	270. + (3 h) 12'	274. + (5 h) 12' (ganz geringe Krümmung!)	277. — (14 h) 24'	281. — (16 h) 24'
265. + (1 h 30') 12	271. + (2 h) 12'	275. + (4 h) 12' (ganz geringe Krümmung!)	278. — (16 h) 24'	282. — (12 h) 12'
266. + (1 h 15') 12'	272. + (3 h) 12'		279. — (12 h) erst 12', dann 24'	
267. — (12 h) 24'				
268. + (1 h 20') 24'				

Tabelle 16. Hypokotyle von *Helianthus annuus*, 2—5 cm lang.

Versuche 283—301.

Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit				
1 : 5	1 : 7	1 : 11	1 : 16	1 : 23
283. + (1 h 05') 12'	287. + (2 h) 24'	291. — (6 h) 12'	295. — (13 h) 24'	299. — (24 h) erst 12', dann 24'
284. + (1 h 15') 12'	288. + (2 h) 12'	292. + (2 h 30') 12'	296. — (13 h) 24'	300. — (14 h) 24'
285. + (1 h 05') 12'	289. + (1 h 45') 12'	293. + (?) 24', dann 12'	297. — (14 h) 24'	301. — (12 h) 24'
286. + (1 h) 12'	290. + (2 h 15') 12'	294. + (4 h) 12'	298. — (16 h) 24'	

Man sieht aus diesen Tabellen, daß meine Versuche bei allen drei Versuchspflanzen wesentlich dieselben Ergebnisse gehabt haben. Eine bleibende geotropische Krümmung war noch nachweisbar, wenn sich das Verhältnis zwischen Ruhepausen und Reizdauer schon sehr weit zuungunsten der Reizdauer verschoben hatte. Verhielt sich die Ruhezeit zur Reizdauer wie 5 : 1, so begann die Reaktion sogar noch annähernd so zeitig wie bei kontinuierlicher Reizung; erst wenn die Ruhepausen noch weiter zuungunsten der Reizdauer vergrößert wurden, trat allmählich eine ausgesprochene Verzögerung des Krümmungsbeginns ein. Diese Beobachtungen stehen übrigens durchaus im Einklang mit anderen, über die ich in einem späteren Abschnitte berichten werde. Eine geotropische Nachwirkung war selbst dann noch zu erzielen, wenn das Verhältnis zwischen Ruhezeit und Reizzeit 11 : 1 betrug; freilich blieb die Krümmung alsdann dauernd außerordentlich gering. Daraus wie auch aus dem späten Eintritte der Reaktion wird man schließen können, daß das Verhältnis 11 : 1 mit großer Annäherung dasjenige ist, bei dem die geotropische Nachwirkung bei meinen Versuchspflanzen eben beginnt. Dementsprechend habe ich bei dem Verhältnisse 16 : 1 niemals mehr einen Erfolg beobachtet. Mit großer Wahrscheinlichkeit wird man sonach als das eigentliche Grenzverhältnis 12 : 1 oder 13 : 1 bezeichnen dürfen, wenn es mir auch mit meinem — älteren — Modelle des intermittierenden Klinostaten, das mir allein zur Verfügung stand, nicht möglich war, diese Annahme exakt zu beweisen. Daß sich nicht alle Kulturen, die ich geprüft habe, völlig gleich verhielten, kann nicht wundernehmen. Namentlich bei *Phaseolus* habe ich mehrfach solche beobachtet, bei denen die Pflanzen schon dann keine geotropische Nachwirkung mehr zeigten, wenn sich die Reizzeiten zu den Ruhezeiten wie 1 : 5 verhielten. Es ist mir nicht gelungen, die Ursachen dieser Abweichungen festzustellen. Lediglich in dem verschiedenen Alter der Keimlinge können sie jedenfalls nicht gesucht werden, obwohl sich leicht nachweisen läßt, daß auch das Alter einen großen Einfluß darauf hat, bei welcher Länge der Ruhepausen eine Nachwirkung nicht mehr eintritt. Sehr kleine, junge Keimlinge lassen bei der Vergrößerung der Ruhezeiten früher keine solche mehr erkennen als etwas ältere.

Vergleicht man nun meine Beobachtungen mit denen von Jost und Noll, so sieht man, daß ich an meinen Versuchspflanzen das Verhältnis zwischen Ruhepausen und Reizzeiten noch viel weiter zuungunsten der Reizzeiten habe verändern können, ohne daß die

geotropische Krümmung ausblieb, als es diesen Forschern bei den ihrigen gelungen ist. Jost erhielt bei Linsenwurzeln keine Krümmung mehr, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten wie 5 : 1, Noll bei Senfkeimlingen, wenn sie sich wie 7 : 1 verhielten. Um mir ein eigenes Urteil zu bilden, habe ich einige Versuche mit Epikotylen und Wurzeln der Linse, sowie mit Keimlingen von *Sinapis alba* und *arvensis* angestellt. Ich erhielt stets geotropische Krümmungen, wenn sich die Reizzeiten zu den Ruhepausen verhielten wie 1 : 2,5. Verhielten sie sich wie 1 : 3, so konnte ich in vielen Kulturen keine Reaktionen mehr erzielen. Bei einigen wenigen Senfkeimlingen (*S. alba* und *arvensis*) beobachtete ich noch Krümmungen bei einem Verhältnisse von 1 : 5 und 1 : 7, bei einigen wenigen Linsenkeimlingen und -wurzeln bei einem solchen von 1 : 5. Die individuellen Verschiedenheiten und die Differenzen im geotropischen Verhalten zwischen den einzelnen Kulturen sind also bei diesen Pflanzen weit größer als bei *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus*. Man sieht aus diesen Versuchen, daß die Relaxationszeit bei verschiedenen Pflanzenspezies verschieden ist. Dies kann nicht wundernehmen, da wir ja wissen, daß auch die Präsentationszeiten und die Reaktionszeiten recht verschieden sein können. Es ist freilich nicht leicht zu ermitteln, ob die beobachteten Verschiedenheiten in der Größe der Relaxationszeiten auf Verschiedenheiten in der spezifischen Befähigung zurückgeführt werden müssen, oder ob sie darauf beruhen, daß die Kulturbedingungen für die einen Pflanzenarten zuträglicher sind als für die anderen. So könnten zB. die Laboratoriumsluft infolge Verunreinigung mit Leuchtgas und auch andere Einflüsse auf die geotropische Empfindlichkeit von *Sinapis* und *Lens* in höherem Maße einwirken als auf *Vicia* und *Helianthus*. Nicht unmöglich ist es auch, daß für die Empfindlichkeit der Keimlinge solche Einflüsse von Bedeutung sind, die auf die Mutterpflanze eingewirkt haben. Bei den Wurzeln ist außerdem wohl zu beachten, daß die Versuche mit ihnen nicht in ihrem natürlichen Medium, sondern in feuchter Luft, die erfahrungsgemäß mit der Zeit nachteilig auf ihre geotropische Reaktionsfähigkeit einwirkt, ausgeführt wurden. Mit solchen Schädigungen mag es denn auch zusammenhängen, daß ich an Wurzeln von *Vicia Faba*-Keimlingen im Gegensatze zu den Epikotylen keine geotropischen Krümmungen mehr beobachten konnte, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten verhielten wie 5 : 1 und daß auch bei einem Verhältnisse von 3 : 1 nur wenige Wurzeln ausgesprochen geotropisch reagierten.

Vielleicht gelingt es später, wenn erst der Einfluß der Außenbedingungen auf die geotropische Sensibilität und auf die Relaxationszeit näher untersucht ist, die Relaxationszeit auch bei *Sinapis*, *Lens* und *Vicia Faba*-Wurzeln zu verlängern. —

Viel wichtiger als die Frage, wie groß die Relaxationszeit der Reizungen sei, scheint mir nun aber eine andere Frage, die bisher so gut wie garnicht untersucht worden ist: Welchen Einfluß hat die Zeitdauer der Einzelreizungen auf die Relaxationszeit? Ist die Relaxationszeit bei langer Zeitdauer der Einzelexpositionen nicht vielleicht verhältnismäßig wesentlich länger als bei kurzer Einzelreizung? Wir wissen bisher nur, daß mit der Vergrößerung der Erregungsintensität, d. h. mit zunehmender Reizdauer über die Präsentationszeit hinaus, der autotropische Ausgleich der Krümmung verzögert und immer später beendet wird.

Ich habe, um die aufgeworfene Frage zu untersuchen, eine größere Anzahl von Versuchen, wiederum mit *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus*, angestellt. Die Rotationsgeschwindigkeit der Achse meines intermittierenden Klinostaten wurde dabei von 50 Sekunden bis 12 Minuten variiert und zwar in der Weise, daß ein- und dieselben Pflanzen zunächst bei langsamer, dann bei sehr schneller Rotation untersucht wurden. Irgend eine, auch nur geringe Veränderung der Relaxationszeiten habe ich bei allen diesen Versuchen niemals beobachten können: So sehr auch die Dauer der Einzelexpositionen verändert werden mochte, so blieb das Verhältnis der Ruhepausen zu der Reizdauer, bei dem gerade noch eine geotropische Nachwirkung eintrat, stets gleich.

Man kann nun den Begriff der Relaxationszeit, der ja zunächst nur für Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit gebildet war, auch auf solche Einzelreizungen ausdehnen, die ebenso lange oder länger dauern als die Präsentationszeit. Man wird alsdann nach meinen früheren Ausführungen (vgl. p. 334) die Relaxationszeit zu definieren haben als die Zeitdauer, die nötig ist, bis die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge, bezw. die Reaktionsvorgänge selbst, die durch eine Reizung von gleicher oder längerer Dauer als die Präsentationszeit ausgelöst werden, so weit ausklingen, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen die geotropische Krümmung nicht dauernd verstärkt wird. Ebenso wie man die Relaxationszeiten bei Reizungen von kürzerer und bei Reizungen von längerer Dauer, als die Präsentationszeit beträgt, miteinander vergleichen kann, so kann man auch die Intensitäten

der Krümmungen miteinander vergleichen, die bei anderen Verhältnissen zwischen Ruhepausen und Einzelexpositionen sich einstellen, wenn die Einzelreizungen einmal kürzer, dann länger dauern als die Präsentationszeit. Leider konnte ich alle diese Fragestellungen nicht in dem gewünschten Maße experimentell erledigen, da mein intermittierender Klinostat nicht mit der „6 Stundenachse“ (vgl. p. 239) ausgestattet war, sondern nur eine Verlangsamung der Rotationsgeschwindigkeit bis zu 28—30 Minuten zuließ. Die Versuche, die ich anstellen konnte, haben daher nur orientierenden Wert und müßten an dem intermittierenden Apparate, der an dem 3achsigen Pfefferschen Klinostaten anzubringen wäre, weiter fortgesetzt werden. Bei einigen Keimlingen von *Phaseolus*, *Vicia*, *Sinapis* und *Lens* schienen bei ein- und demselben Verhältnisse der Ruhepausen zu den Einzelreizungen die Krümmungen völlig unverändert zu bleiben, mochten die Einzelexpositionen nun kürzer oder wenig länger dauern als die Präsentationszeit. Ob ähnliches für die Relaxationszeit gilt, bleibt zunächst ungewiß¹⁾.

1) Nachträgl. Anmerkung. In der vorläufigen Mitteilung über meine Untersuchungen (904) sagte ich auf p. 370: Das „Verhältnis der Relaxationszeit zur Reizzeit bleibt bei jeder beliebigen Dauer der Einzelexpositionen unverändert“. Dieser Satz findet seine Stütze nur in jenen Beobachtungen, die von mir bei Einzelexpositionen von kürzerer als Präsentationszeitdauer über die Relaxationszeiten gemacht worden sind. Die folgende Angabe: „Es ist nun bemerkenswert, daß es nach meinen Beobachtungen mit großer Annäherung das gleiche ist, wie das zwischen der Reizzeit und der autotropischen Ausgleichszeit einer Krümmung, die durch eine kontinuierliche Reizung von der Dauer der Präsentationszeit ausgelöst wird“ beruht auf einem Irrtume, der in erster Linie durch einen falschen Ansatz der Berechnung entstanden ist. Diese Angabe läßt sich nach neueren Beobachtungen nicht aufrecht erhalten, ebenso verliert der an jener Stelle aus ihr gezogene Schluß an Bedeutung. Die „autotropische Ausgleichszeit“, als welche bei diesen Versuchen nur die Zeit zwischen Beendigung der Reizung und Beendigung des Krümmungsausgleiches in Betracht kommen kann, ist wesentlich länger, als sie sein dürfte, wenn ihr Verhältnis zur Reizzeit demjenigen zwischen Relaxationszeit und Reizzeit entsprechen sollte. Falls die Relaxationszeit bei Einzelexpositionen von kürzerer als Präsentationszeitdauer das Ausklingen der unsichtbaren, auf die Krümmung hinzielenden reaktiven Prozesse angibt, was ich nach wie vor als das wahrscheinlichste glaube ansehen zu müssen, so ist jenes Mißverhältnis durchaus begreiflich: Denn die eintretende Krümmung ist ein neues Glied der reaktiven Prozesse, das zu seinem Ausgleich sehr wohl längere Zeit brauchen kann als jene unsichtbaren reaktiven Vorgänge, die auf die Krümmung hinzielen. Diese Möglichkeit wird schon durch den Hinweis einleuchten, daß eine geotropische Krümmung dauernd bestehen bleiben kann, während die Vorgänge, welche die Krümmung einleiteten, wieder völlig ausklingen. Aus diesen Gründen ist es mir auch ungewiß, ob eine eingehendere Untersuchung der Relaxationszeiten, als sie mit meinen Hilfsmitteln möglich war, lehren wird, daß das Verhältnis zwischen Relaxations-

Bei den bisherigen Versuchen wurde immer nur die optimale Reizlage berücksichtigt. Es fragt sich nun, wie groß die Relaxationszeit bei Reizung in anderen Ablenkungswinkeln ist. Eine Anzahl von Pflanzen wurde zunächst bei einem bestimmten Verhältnisse zwischen Ruhepausen und Reizzeiten in der optimalen Reizlage intermittierend gereizt, hierauf, nachdem die Krümmung ihren Maximalwert angenommen hatte, nach Verkleinerung des Ablenkungswinkels in einer anderen Stellung, schließlich wiederum in der Horizontallage intermittierend gereizt. Der Erfolg war stets der, daß mit der Verkleinerung des Ablenkungswinkels die Krümmung abnahm, eventuell bis zur völligen Geradestreckung der Pflanzen. Diese Abnahme der Reaktion ist bei der Verkleinerung des Winkels bis zu 45° Ablenkung kaum merklich, wird aber dann mit seiner weiteren Verkleinerung immer bedeutender. Dasselbe gilt auch für die Verkleinerung der Relaxationszeit. —

Aus den Mitteilungen dieses Abschnittes ist zu ersehen, daß uns vorläufig kaum Methoden zugänglich sind, um verfolgen zu können, in was für einer Kurve die Erregungsgröße abklingt und wann die Erregung völlig erloschen ist. Es ist nun die Frage aufzuwerfen, ob wir nicht wenigstens ein anderes Problem zu lösen vermögen, das bisher nicht gestellt worden ist, nämlich, wann das Abklingen der Erregung beginnt. Es könnte damit vielleicht auch ein Licht fallen auf die übrigen, angedeuteten Probleme. Die aufgeworfene Frage wird nur dann gelöst werden können, wenn es gelingt, nicht Reaktionen, sondern Erregungen miteinander zu vergleichen. Ich habe im vorigen Abschnitte gezeigt, daß dies möglich ist, wenn man Pflanzen auf entgegengesetzten Seiten reizt. Es wurde dort darauf hingewiesen, daß bei abwechselnder intermittierender Reizung in den Lagen $\pm 0^{\circ}$ und $\pm 45^{\circ}$ eine Krümmung zustande kommt, obwohl die in beiden Stellungen ausgelösten Reaktionen gleich sind. Der Erfolg dieser Versuche wird nur durch die Annahme verständlich, daß nicht die Reaktionen, sondern schon die Erregungen miteinander verglichen worden sind.

zeit und Reizzeit das gleiche ist, mögen nun die Einzelexpositionen kürzer oder länger dauern als die Präsentationszeit. Da mir die experimentellen Erfahrungen fehlen, so kann ich auch noch nicht übersehen, ob der Begriff der Relaxationszeit nicht vielleicht für Einzelreizungen von längerer als Präsentationszeitdauer seine Bedeutung verliert. Hier gibt es noch viel zu tun, ehe Klarheit geschaffen ist. Zur Beurteilung des Wesens der Relaxationszeit wird ein Vergleich dieser Zeit mit der Zeit des autotropischen Ausgleiches einer geotropischen Krümmung immer von Wichtigkeit sein.

Ich habe nun zunächst versucht, der Frage durch folgende Methode beizukommen: Pflanzen wurden in der Horizontallage eine bestimmte Zeit, länger als die Präsentationszeit (20—30 Min.), gereizt, darauf verschiedene Zeit lang am Klinostaten rotiert, schließlich ebenso lange wie vorher in der Horizontallage von der Gegenseite geotropisch gereizt. Es wurde dabei darauf geachtet, wie stark die zweite Induktion die erste Krümmung hemmte und wie groß die zweite Krümmung im Verhältnisse zur ersten ausfiel. Die Ergebnisse, die dem subjektiven Ermessen sehr großen Spielraum ließen, ermutigten nicht zur Fortführung dieser Versuche. Auch andere Versuche zeitigten keine ganz einwandfreien Ergebnisse. Vielleicht gelingt ein Einblick in das Problem, wenn durch eingehende Versuche der Fehler bestimmt ist, der sich bei meiner Methode zur Ermittlung des Verhältnisses der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln wenigstens etwas störend bemerkbar machte.

Abschnitt XI.

Die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung und die geotropische Präsentationszeit bei intermittierender Reizung.

In den bisherigen Abschnitten meiner Arbeit ist die Frage nach der geotropischen Wirkung der intermittierenden Reizung nicht aufgeworfen worden. Wirkt die intermittierende Reizung stärker oder schwächer geotropisch als die kontinuierliche Reizung? Wird durch sie die Präsentationszeit verkleinert oder vergrößert? Alle diese Fragen ließen sich im Zusammenhange erledigen und sollen auch hier zusammen besprochen werden.

Zunächst freilich wird es notwendig sein, zu sagen, was ich unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung verstehe. Der Begriff der Präsentationszeit überhaupt ist in der Literatur in verschiedener Weise bestimmt worden. Um volle Klarheit zu schaffen, scheint es mir durchaus notwendig, zwischen Perzeptionszeit und Präsentationszeit zu unterscheiden.

Die Perzeptionszeit ist diejenige minimale Zeitdauer, die dazu erforderlich ist, damit die Pflanze einen Reizanlaß perzipiert (vgl. p. 285). Sie kann nur indirekt erschlossen werden (siehe Abschnitt V).

Die Präsentationszeit dagegen ist diejenige minimale Zeitdauer, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit eine sichtbare Reaktion als Nachwirkung erfolgt. Sie kann direkt ermittelt werden. In diesem Sinne ist der Begriff der Präsentationszeit zB. auch von Czapek (901, p. 128)¹⁾ und von Noll bestimmt worden.

Die Präsentationszeit wird je nach der Reaktion, die man untersucht, für ein und dieselbe Reizursache verschieden sein können, auch bei der nämlichen Pflanze. So ist möglicherweise eine andere Zeitdauer der Reizung dazu nötig, damit eine geotropische Krümmung eintritt, als sie erforderlich sein würde, um die Änderung des Homogentisinsäuregehaltes hervorzurufen oder um eine „geonastische“ usw. Reaktion einzuleiten. Dementsprechend wird man von einer geotropischen, geonastischen usw. Präsentationszeit reden können. Während also bei ein- und derselben Pflanze die Präsentationszeiten recht verschieden sein können, dürfte die Perzeptionszeit einer Reizursache für viele, wenn auch möglicherweise nicht für alle durch den äußeren Reizanlaß eingeleiteten Reizvorgänge wohl gleich sein. Die Präsentationszeiten hängen eben von sehr vielen Gliedern des ganzen Reizvorganges ab, die für die Perzeption, das Anfangsglied des Reizprozesses, völlig bedeutungslos sind. Doch wissen wir von allen diesen Dingen noch sehr wenig. Für manche Reaktionen, die sich unserer Einsicht vorläufig freilich entziehen, dürfte übrigens die Präsentationszeit annähernd der Perzeptionszeit entsprechen, da ja die Perzeption selbst von Änderungen des Plasmazustandes begleitet sein wird, die man in gewissem Sinne auch als „Reaktionen“ bezeichnen könnte. Im übrigen wissen wir aber, daß die Präsentationszeiten für die eigentlichen Reizreaktionen meist sehr viel größer sind als die Perzeptionszeiten.

Nach dem Vorstehenden ist es klar, was ich unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung verstehe: nämlich diejenige minimale Zeitdauer, während deren intermittierende Reizanlässe, die durch kürzere Zeiträume getrennt sind, als ihre Relaxationszeit (vgl. über diesen Begriff p. 334) beträgt, wirksam sein müssen, damit eine sichtbare Reaktion als Nachwirkung erfolgt, oder mit anderen Worten: diejenige Zeitsumme der Einzelreizungen, bei der gerade noch eine geotropische Krümmung als

1) Im Gegensatz zu seiner früheren Definition, die gleichlautend war wie die meininge für die Perzeptionszeit (vgl. zB. 898, p. 183).

Nachwirkung eintritt¹⁾. Bei dieser Begriffsbestimmung werden also in die Präsentationszeit nicht eingeschlossen die Zeitabschnitte, welche die Einzelreizungen bei der intermittierenden Reizung trennen. Dies scheint mir aber zweckmäßig, um die Präsentationszeiten bei kontinuierlicher und bei intermittierender Reizung jederzeit schnell und leicht vergleichen zu können. Ich will mich hier natürlich nur mit der geotropischen Präsentationszeit für intermittierende Reizung beschäftigen. In der Literatur sind über sie irgend welche Angaben nicht zu finden.

Voraussetzung für die Ermittlung der geotropischen Präsentationszeit bei intermittierender Reizung ist natürlich die Kenntnis der entsprechenden Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Darüber hat u. a. Czapek (898, p. 183 ff.), neuerdings auch Haberlandt (903, p. 487 ff.) Mitteilungen gemacht. Nach Czapek beträgt diese Zeit bei 25° Temperatur: „15 Minuten für die Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, für die Keimscheide von *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, für das Hypokotyl von *Beta vulgaris*. 20 Minuten für die Keimwurzeln von *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea Mays*, *Cucurbita Pepo*, für das Hypokotyl von *Helianthus annuus*. 50 Minuten für die Keimwurzeln von *Vicia Faba* (großsamig) und das erste epikotyle Stengelglied von *Phaseolus multiflorus*. Kleiner als 15 Minuten fand ich die geotropische Präsentationszeit niemals, und es dürfte daher der Schluß berechtigt sein, wenn man als überhaupt zu beobachtende minimale geotropische Präsentationszeit approximativ 15 Minuten ansetzt.“ —

Die Methodik meiner Versuche war sehr einfach. Die Versuchspflanzen wurden an der horizontalen Achse des intermittierenden Klinostaten so befestigt, daß die Rotation in senkrechter Ebene erfolgte, und die Stellungsscheiben so gestellt, daß bei der intermittierenden Rotation die normale Ruhelage und die Horizontal-lage kombiniert waren. Das Verhältnis der Expositionszeiten konnte ich nach Belieben verändern. Nachdem die intermittierende Reizung die gewünschte Zeit gedauert hatte, wurde die intermittierende Rotation in die gleichmäßige verwandelt. Dies ließ

1) Der Begriff „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung“ wurde schon von Jost (902, p. 175) angewendet, aber in ganz anderem Sinne. Er verstand nämlich darunter diejenige Zeit, die zwischen zwei intermittierenden Reizungen liegen darf, sodaß durch Summation gerade noch eine Reaktion möglich ist. Die untere Grenze dieser Zeit wäre also meine Relaxationszeit (= Impressionszeit Czapeks). Doch scheint mir eine solche Begriffsbestimmung, in Anbetracht der sonstigen Bedeutung des Begriffes „Präsentationszeit“, nicht zweckmäßig.

sich an meinem intermittierenden Klinostaten durch Zurückklappen der Federn und Verschiebung des Riegels in die entsprechende Nute (vgl. p. 238) leicht erreichen. Neben diesen intermittierenden Klinostaten wurden Pflanzen der gleichen Anzucht und von gleicher Größe in derselben Weise an die Achse eines gleichmäßig rotierenden Apparates genau zentriert befestigt. Gleichzeitig mit dem Beginne der intermittierenden Reizung (in dem Augenblicke also, in dem die Versuchspflanzen zum ersten Male in die horizontale Stellung kamen) wurden diese Vergleichspflanzen ebenfalls, aber kontinuierlich, in die horizontale Lage gebracht. Mit der Rotation dieser Vergleichspflanzen konnte also ebenfalls jederzeit sogleich begonnen werden. Da frühere Erfahrungen mich gelehrt hatten, daß sich die ausgewählten Kulturen der gleichen Anzucht trotz gleicher Größe hinsichtlich ihres Reaktionsvermögens unterscheiden können, so mußten nach Beendigung der Versuche, nachdem die geotropischen Erregungen und die Krümmungen wieder vollständig ausgeklungen waren, Versuchspflanzen und Vergleichspflanzen vertauscht und die Versuche wiederholt werden. Auch war es durch oftmalige Wiederholung der Versuche mit verschiedenem Materiale möglich, diese Fehlerquelle auszuschließen. Bei allen Versuchen, die in diesem Abschnitte mitgeteilt sind, habe ich die Pflanzen nur in der optimalen Reizlage der Schwerewirkung ausgesetzt. Reizung in anderen Ablenkungswinkeln aus der normalen Ruhelage würde aller Voraussicht nach ein analoges Ergebnis gehabt haben. Eine Auswahl meiner Versuche, die in erster Linie wieder mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und von *Phaseolus multiflorus* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* angestellt wurden, habe ich in den folgenden Tabellen zusammengestellt. In der ersten Kolumne ist neben der Temperatur, die während der Versuche herrschte, die Länge der Pflanzen beim Beginne der Versuche angegeben. Die Pflanzengruppen, deren Verhalten bei intermittierender und kontinuierlicher Reizung nebeneinander verglichen wurde, sind mit A und B bezeichnet. In der zweiten Kolumne ist neben der Gesamtdauer der intermittierenden Reizung in Klammern die Zeit vermerkt, während deren die Pflanzen im ganzen in der horizontalen Lage verweilten. Die in der nächsten Spalte verzeichnete Dauer der Einzelreizungen gibt zugleich die halbe Umlaufszeit der Achse des intermittierenden Klinostaten an. Die Zeitangaben sind sämtlich, soweit nichts anderes vermerkt ist, Stundenzeit. Alles andere ist ohne Erläuterung verständlich.

In den zunächst mitzuteilenden Versuchen wurde in der Weise intermittierend gereizt, daß die Pflanzen abwechselnd gleiche Zeiten lang in der optimalen Reizlage und in der normalen Ruhelage verweilten.

Tabelle 17. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Die intermittierende Reizung dauerte bei den Versuchen ebenso lange Zeit wie die kontinuierliche Reizung.

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 302. Temp. 20°. Epik. 5—7 cm.	A	054 (030)	006		140	} B stärker gekrümmt als A.
	B			054	140	
	B	054 (030)	006		200	} A stärker als B.
	A			054	200	
Versuch 303. Temp. 25°. Epik. 3—5 cm.	A	105 (035)	005		120	} B stärker als A.
	B			105	120	
	B	105 (035)	005		120	} A stärker als B.
	A			105	120	
Versuch 304. Temp. 21°. Epik. 4—5 cm.	A	105 (036)	012		140	} B viel stärker als A.
	B			105	140	
	B	105 (036)	012		130	} A viel stärker als B.
	A			105	130	
	A	100 (030)	2' 30"		140	} B viel stärker als A.
	B			100	140	
Versuch 305. Temp. 21°. Epik. 2—3 cm.	A	045 (022)	50"		105	} B sehr viel stärker als A gekrümmt.
	B			045	105	
	B	045 (022)	50"		105	} A sehr viel stärker als B gekrümmt.
	A			045	105	
	A	045 (024)	012		110	} B sehr viel stärker als A gekr., Unterschied etwas groß wie zuvor.
	B			045	110	
Versuch 306. Temp. 22°. Epik. 4—5 cm.	A	100 (030)	50"		110	} B sehr viel stärker als A gekrümmt.
	B			100	110	
	A	100 (036)	012		120	} B stärker als A.
	B			100	120	
	B	100 (030)	2' 30"		100	} A viel stärker als B.
	A			100	100	
Versuch 307. Temp. 21°. Epik. 6—8 cm.	A	100 (036)	012		115	} A viel stärker als B, etwa wie vorher.
	B			100	115	
	A	100 (030)	2' 30"		130	} B stärker als A.
	B			100	130	
	B	100 (030)	2' 30"		140	} A stärker als B.
	A			100	140	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 308. Temp. 20°. Epik. 2—3 cm.	A	0 ²⁰ (0 ¹⁰)	2' 30''		130	B stärker als A.
	B			0 ²⁰	130	
	B	0 ²⁰ (0 ¹⁰)	2' 30''		140	A stärker als B.
	A			0 ²⁰	140	
Versuch 309. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm.	A	0 ⁰⁸ (0 ⁰⁴)	2' 30''		—	A gerade! B ganz schwache Krümmung.
	B			0 ⁰⁸	150	
	B	0 ⁰⁸ (0 ⁰⁴)	2' 30''		—	B gerade! A ganz schwache Krümmung.
	A			0 ⁰⁸	150	
Versuch 310. Temp. 22°. Epik. 3 cm.	A	0 ⁰⁶ (3' 30'')	2' 30''		—	A B gerade!
	B			0 ⁰⁶	—	
	B	0 ⁰⁵ (3')	2'		—	B A gerade!
	A			0 ⁰⁶	—	

Tabelle 18. Epikotyle von *Vicia Faba*.

Die intermittierende Reizung dauerte bei den folgenden Versuchen doppelt so lange Zeit wie die kontinuierliche Reizung.

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufszeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 311. Temp. 21°. Epik. 4—6 cm.	A	1 ⁰⁶ (0 ³⁶)	0 ⁰⁶		135	A B gleich gekrümmt!
	B			0 ³⁶	135	
	B	0 ⁵⁴ (0 ³⁰)	0 ⁰⁶		130	A B annähernd gleich gekrümmt.
	A			0 ³⁰	130	
Versuch 312. Temp. 21°.	A	0 ³⁰ (0 ¹⁵)	2' 30''		0 ⁵⁵	A B annähernd gleich gekrümmt.
	B			0 ¹⁵	0 ⁵⁵	
	B	0 ³⁰ (0 ¹⁵)	2' 30''		1 ⁰⁰	A B annähernd gleich!
	A			0 ¹⁵	1 ⁰⁰	
Versuch 313. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	A	0 ²⁰ (0 ¹⁰)	2' 30''		1 ²⁰	A B annähernd gleich, eher B etwas stärker.
	B			0 ¹⁰	1 ²⁰	
	B	0 ²⁰ (0 ¹⁰)	2' 30''		1 ³⁰	A B annähernd gleich, eher A etwas stärker als B.
	A			0 ¹⁰	1 ³⁰	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 314. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm.	A	018 (009)	2' 30''	009	—	} B ein wenig, A nicht gekrümmt.
	B				200	
	B	018 (009)	2' 30''	009	—	} A B gerade!
	A				—	
Versuch 315. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	A	030 (015)	2' 30''	015	110	} B etwas stärker als A!
	B				110	
	A	020 (010)	2' 30''	010	130	} A B gleich gekrümmt.
	B				130	
Versuch 316. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	B	010 (005)	2' 30''	005	—	} A B gerade!
	A				—	
	A	016 (008)	2' 30''	008	115	} B ganz wenig stärker als A gekrümmt.
	B				120	
Versuch 317. Temp. 21°. Epik. 4—6 cm.	B	014 (007)	2' 30''	007	130	} A B gleich gekrümmt (sehr wenig!)
	A				130	
	A	014 (007)	2' 30''	007	130	} A B gleich gekrümmt (sehr wenig!)
	B				130	
Versuch 318. Temp. 21°. Epik. 3—4 cm.	B	014 (007)	2' 30''	007	145	} A B gleich gekrümmt.
	A				145	
	A	016 (008)	2' 30''	008	—	} A B gerade!
	B				—	
Versuch 319. Temp. 22°. Epik. 3 cm.	B	018 (009)	2' 30''	009	—	} B gerade! A ganz schwach gekrümmt.
	A				140	
	A	010 (005)	6''	005	—	} A B gerade!
	B				—	
	B	010 (005)	6''	005	—	} A B gerade!
	A				—	
	A	020 (010)	2' 30''	010	130	} A B schwach, annähernd gleich gekrümmt.
	B				130	

Aus diesen beiden Tabellen kann man eine Reihe wichtiger Tatsachen entnehmen. Zunächst sieht man sofort, daß die intermittierende Reizung eine geringere geotropische Wirkung hat als die kontinuierliche: Denn wenn die intermittierende Reizung ebenso lange dauert wie die kontinuierliche, sodaß die Gesamtdauer der bei der intermittierenden Reizung geotropisch wirksamen Einzelreizungen nur halb so groß ist, wie die Dauer der kontinuierlichen Reizung, wie es in den Versuchen der Tabelle 17 der Fall ist, so wird die Krümmung bei den intermittierend gereizten Pflanzen nicht

ebenso stark wie bei den kontinuierlich horizontal gelegten, sondern bleibt wesentlich hinter ihnen zurück. Völlig gleichgültig ist es für diesen Erfolg, ob die intermittierende Reizung eine Stunde währte oder ob sie beliebig kürzere Zeit dauerte. Keinen irgendwie bemerkbaren Einfluß auf die Intensität der Krümmung hat die Dauer und damit die Zahl der Einzelreizungen. Ob sie 12, 6, 2 Minuten oder schließlich nur 50 Sekunden währen, ist für den Endeffekt völlig ohne Belang (vgl. zB. die Versuche 304 und 305, obwohl in Versuch 305 zB. bei einer Reizdauer von 12 Minuten nur zwei Reizungen nötig waren, bei einer solchen von 50'' dagegen ungefähr 28—30!). Gleichgültig für den Erfolg ist es nach meinen reichen Erfahrungen auch, in welcher der beiden möglichen Horizontalagen am intermittierenden Klinostaten intermittierend gereizt wird, ob der Übergang aus der normalen Ruhelage in die Horizontalstellung auf dem langen oder auf dem kurzen Wege bei der Rotation stattfindet, und ob sich der, übrigens sehr geringe, Stoß, der mit dem Übergange aus der einen Stellung in die andere verbunden ist, im gleichen oder im entgegengesetzten Sinne wie die geotropische Aktion geltend macht.

Die verhältnismäßig geringere geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung spricht sich nicht nur in der geringeren Intensität der schließlich erzielten Reaktion aus, sondern auch in der Größe der Präsentationszeit: Wird im ganzen ungefähr so lange Zeit intermittierend gereizt wie die Präsentationszeit beträgt (vgl. Versuch 309), so tritt zwar begreiflicherweise noch bei den kontinuierlich gereizten Vergleichspflanzen, nicht mehr aber bei den Versuchspflanzen eine geringe geotropische Krümmung ein.

Dagegen macht sich bei allen diesen Versuchen, in denen ebenso lange Zeit intermittierend wie kontinuierlich gereizt wurde, ein Unterschied in der Größe der Reaktionszeit bei beiden Pflanzengruppen nicht bemerkbar, ein neuer Beweis dafür, daß gleiche Reaktionszeiten möglich sind trotz ganz verschiedener Intensität der Krümmungen und damit der Erregungen. Auch der Ausgleich der Aktionen findet bei beiden Pflanzengruppen annähernd gleichzeitig statt.

War somit erwiesen, daß die intermittierende Reizung, mögen die Einzelreizungen noch so verschieden an Dauer und Zahl sein, bei gleicher Dauer hinter der kontinuierlichen Reizung in ihrer krümmenden Wirkung zurückbleibt, so war nun weiter die Frage zu entscheiden, wie weit sie hinter ihr zurückbleibt. Im Hinblick

auf diese Frage sind die in Tabelle 18 zusammengestellten Versuche durchgeführt worden. Bei ihnen wurde die intermittierende Reizung doppelt so lange Zeit fortgesetzt wie die kontinuierliche, sodaß also die bei der intermittierenden Reizung geotropisch wirksamen Einzelreizungen in Summa möglichst genau der Dauer der kontinuierlichen Reizung entsprachen.

Man sieht aus Tabelle 18, daß nun die geotropischen Krümmungen bei den intermittierend und bei den kontinuierlich gereizten Pflanzen annähernd mit gleicher Intensität erfolgten. War ein geringer Unterschied in der Stärke der Reaktion zu beobachten, so fand er sich bemerkenswerterweise stets wieder zugunsten der dauernd horizontal gelegten Pflanzen. Man wird aus diesen Versuchsergebnissen den Schluß ziehen können, daß es für die geotropische Wirkung sowohl bei der intermittierenden, wie bei der kontinuierlichen Reizung im wesentlichen auf die Summe der Zeit ankommt, während deren die Versuchspflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt sind. Die geotropischen Effekte sind bei meiner Versuchsanordnung an beiden Pflanzengruppen gleich, weil diese Zeitsumme gleich ist, obwohl für die intermittierende Reizung die doppelte Zeit in Anspruch genommen wurde wie für die kontinuierliche Reizung. Dagegen ist für die Reaktion ohne Bedeutung die Zeit, über die die Reizungen verteilt sind, wenigstens in denjenigen Versuchen, in denen die Pflanzen bei der intermittierenden Reizung ebenso lange in der Horizontallage wie in der normalen Ruhelage verweilen.

Auch in diesen Versuchen, die in Tabelle 18 zusammengestellt sind, war die Reaktionszeit bei beiden Pflanzengruppen gleich und trat der Ausgleich der Krümmungen annähernd in gleichen Zeitpunkten ein. Gleichgültig war für den Effekt wieder die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen, sowie in welcher der beiden möglichen Horizontalstellungen die Reizung vorgenommen wurde.

Die Gleichheit der geotropischen Wirkungen, wie sie bei den in Tabelle 18 mitgeteilten Versuchen zu Tage trat, äußerte sich nicht nur in der Gleichheit der Krümmungen, sondern auch in der Gleichheit der Präsentationszeiten. Wie für die Intensität der geotropischen Reaktionen, so kommt also bei der intermittierenden Reizung auch für die Präsentationszeiten wesentlich nur die Summe der Zeit in Betracht, während deren die Versuchspflanzen aus der normalen Ruhelage abgelenkt werden; nicht aber die Zeit, über die sich die Einzelreizungen verteilen. Das sieht man sehr gut aus den

Versuchen 314, 315, 318 und 319: Währte die intermittierende Reizung im ganzen beinahe doppelt so lange wie die Präsentationszeit, so trat keine Krümmung ein; wurden hierauf dieselben Pflanzen nach eintägiger Ruhe so lange kontinuierlich gereizt wie die Präsentationszeit beträgt, so erfolgte stets eine geotropische Krümmung. Wie für die Intensität der geotropischen Reaktionen, so ist auch für die Präsentationszeit Dauer und Zahl der intermittierenden Einzelreizungen völlig gleichgültig: Sie ist annähernd gleich groß, ob die Einzelreizungen bei 2' 30" Dauer 2—3mal oder bei 6 Sekunden Dauer 50—75mal wiederkehren.

Es war nun vor allen Dingen zu prüfen, ob diese Tatsachen nur für die Epikotyle von *Vicia Faba* oder auch für andere Pflanzen Gültigkeit haben. Zu dem Zwecke habe ich eine größere Anzahl von Versuchen mit den Hypokotylen von *Helianthus* und mit den Epikotylen von *Phaseolus* ausgeführt. Die letzteren wählte ich deshalb, weil Czapek für sie eine sehr große Präsentationszeit angibt, und weil es mir wünschenswert erschien, neben Pflanzen mit sehr kurzer, auch solche mit sehr langer Präsentationszeit zu untersuchen. Meine Erfahrungen haben mich dann freilich gelehrt, daß meine Wahl keine günstige war, da sich, worauf ich späterhin noch einzugehen habe, die Präsentationszeit bei eingehenden Versuchen wesentlich kleiner erwies, als Czapek angibt. Die Ergebnisse meiner Versuche will ich wieder in Tabellenform mitteilen.

Tabelle 19. Hypokotyle von *Helianthus annuus*.

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 320.	A	1 ⁰⁶ (0 ³⁶)	0 ⁰⁶		1 ²⁵	B etwas stärker als A gekrümmt.
Temp. 22°.	B			1 ⁰⁰	1 ²⁵	
Hypok. 3-4 cm.	B	1 ⁰⁶ (0 ³⁶)	0 ⁰⁶		1 ¹⁵	A etwas stärker als B.
	A			1 ⁰⁰	1 ¹⁵	
Versuch 321.	A	0 ⁴⁵ (0 ²⁵)	0 ⁰⁵		1 ¹⁵	B weit stärker als A gekrümmt.
Temp. 21°.	B			0 ⁴⁵	1 ¹⁵	
Hypok. 2-4 cm.	B	1 ⁰⁵ (0 ³⁵)	0 ⁰⁵		1 ¹⁵	A weit stärker als B.
	A			1 ⁰⁰	1 ¹⁵	
Versuch 322.	A	0 ³⁰ (0 ¹⁵)	0 ⁰⁵		1 ¹⁰	B etwas stärker als A.
Temp. 21°.	B			0 ³⁰	1 ¹⁰	
Hypok. 2-3 cm.	B	0 ³⁰ (0 ¹⁵)	0 ⁰⁵		1 ¹⁵	A etwas stärker als B.
	A			0 ³⁰	1 ¹⁵	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 323.	A	014 (007)	2' 30''		130	} B viel stärker als A.
Temp. 22°.	B			014	130	
Hypok. 2-4 cm.	B	012 (006)	2' 30''		115	} A stärker als B, aber B auch noch etwas gekrümmt.
	A			012	115	
Versuch 324.	A	020 (010)	2' 30''		115	} A B gleich gekrümmt!
Temp. 22°.	B			010	115	
Hypok. 3 cm.	B	020 (010)	2' 30''		115	} A ein wenig stärker als B gekrümmt!
	A			010	115	
	A	014 (007)	2' 30''		140	} A B etwa $\frac{1}{3}$ aller Hypokotyle schwach gekrümmt.
	B			007	140	
Versuch 325.	A	012 (006)	2' 30''		—	} A nicht gekrümmt, B Mehrzahl „
Temp. 20°.	B			006	140	
Hypok. 4-5 cm.	B	012 (006)	2' 30''		140	} A B Mehrzahl der Hypokotyle schwach gekrümmt, gleich.
	A			006	140	
Versuch 326.	A	010 (005)	2' 30''		—	} A B gerade!
Temp. 22°.	B			005	—	
Hypok. 3 cm.	B	010 (005)	2' 30''		—	} B A gerade!
	A			005	—	
	A	020 (010)	2' 30''		115	} A B Mehrzahl, an- nähernd gleich, gekr.
	B			010	115	
Versuch 327.	A	010 (005)	2' 30''		—	} A B gerade!
Temp. 22°.	B			005	—	
Hypok. 3 cm.	B	010 (005)	2' 30''		—	} B gerade! A ganz schwach gekrümmt.
	A			005	120	
	A	020 (010)	2' 30''		110	} A B alle Hypokotyle annähernd gleich gekrümmt!
	B			010	110	

Tabelle 20. Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*.

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 328.	A	100 (030)	006		130	} B stärker als A gekrümmt.
Temp. 19°.	B			100	130	
Epik. 4—5 cm.	B	100 (030)	006		130	} A stärker als B.
	A			100	130	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittie- renden Reizung	Dauer der Einzel- reizungen (= halbe Umlaufzeit des Klinostaten)	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Die Krümmung wurde beobachtet nach	Intensität der Krümmungen
Versuch 329.	A	0 30 (015)	2' 30''		1 35	B stärker als A.
Temp. 21°.	B			0 30	1 35	
Epik. 3 cm.	B	0 30 (015)	2' 30''		1 35	A stärker als B.
	A			0 30	1 35	
Versuch 330.	A	0 07 (003)	2' 30''		—	B etwas gekrümmt, A gerade!
Temp. 22°.	B			0 07	0 45	
Epik. 4 cm.	B	0 07 (003)	2' 30''		—	A B gerade!
	A			0 07	—	
Versuch 331.	A	0 30 (015)	2' 30''		1 15	A B gleich gekrümmt!
Temp. 22°.	B			0 15	1 15	
Epik. 4 cm.	B	0 30 (015)	2' 30''		1 30	A etwas stärker als B.
	A			0 15	1 30	
Versuch 332.	A	0 30 (015)	2' 30''		1 10	A B gleich gekrümmt!
	B			0 15	1 10	
	B	0 30 (015)	2' 30''		1 10	A B gleich.
	A			0 15	1 10	
Epik. 3—4 cm.	A	0 20 (010)	2' 30''		1 10	A B gleich (schwach gekrümmt).
	B			0 10	1 10	
Versuch 333.	A	0 16 (008)	2' 30''		1 25	B ein wenig stärker als A!
	B			0 08	1 25	
Temp. 22°.	B	0 16 (008)	2' 30''		—	A etwas gekrümmt, B ungekrümmt.
Epik. 2—3 cm.	A			0 08	1 40	
	A	0 08 (004)	2' 30''		—	A ungekrümmt, B ein wenig gekrümmt.
	B			0 08	1 30	
Versuch 334.	A	0 10 (005)	2' 30''		—	A B gerade!
Temp. 22°.	B			0 05	—	
Epik. 4 cm.	B	0 10 (005)	2' 30''		—	B A gerade!
	A			0 05	—	
Versuch 335.	A	0 10 (005)	2' 30''		—	A B gerade.
	B			0 05	—	
Temp. 23°.	B	0 10 (005)	2' 30''		—	B A gerade.
Epik. 3 cm.	A			0 05	—	
	A	0 20 (010)	2' 30''		1 00	A B gleich gekrümmt.
	B			0 20	1 00	

Die Versuche mit *Helianthus* und *Phaseolus* haben, wie man sieht, dieselben Ergebnisse gehabt wie die mit *Vicia*. Man wird daraus also folgern können, daß auch andere parallelotrope Organe sich analog verhalten werden. —

Meine Beobachtung, daß die intermittierende Reizung keine intensivere geotropische Wirkung hat als die kontinuierliche, widerlegt eine Annahme, die gelegentlich für die intermittierende geotropische Reizung gemacht worden ist und zwar nicht auf Grund von geotropischen Versuchen, sondern auf Grund eines Analogieschlusses nach den bekannten Beobachtungen Wiesners an heliotropisch gereizten Pflanzen. Man sieht daraus wieder einmal, wie vorsichtig man damit sein muß, Erfahrungen, die an einem Reizprozeß gewonnen sind, auf einen anderen, ganz heterogenen zu übertragen. Wiesner (882, p. 23 ff.) zeigte an der Hand von Versuchen Stöhrs, daß eine heliotropische Krümmung dann noch eintritt, wenn die bei kontinuierlicher Reizung zur Hervorrufung der Reaktion nötige Belichtungsdauer (also die Präsentationszeit) bei der intermittierenden Reizung auf ein Drittel verkleinert wird, so daß auf eine Sekunde Licht zwei Sekunden Dunkel folgen. Etwas Ähnliches konnte ich bei meinen geotropischen Versuchen, wie gesagt, nicht beobachten. Freilich wäre es denkbar, daß sich verschiedene Objekte verschieden verhalten. Wiesner hat mit anderen Keimlingen wie ich, nämlich denen von *Vicia sativa* und *Lepidium sativum*, gearbeitet. Einige geotropische Versuche, die ich mit diesen Objekten angestellt habe, hatten dasselbe Ergebnis wie mit den anderen geprüften Pflanzen, woraus jedenfalls so viel hervorgeht, daß allein in spezifischen Differenzen das verschiedene Verhalten bei der geotropischen und bei der heliotropischen Reizung nicht beruhen kann. Jedoch läßt sich die Frage vorläufig nicht entscheiden, ob die Verschiedenheit in der Wirkung der intermittierenden Reizung beim heliotropischen und geotropischen Reizprozeß auf die offensichtlichen wichtigen Verschiedenheiten zurückgeführt werden darf, die zwischen beiden Arten von Reizvorgängen bestehen. Denn es sind vorläufig keine Versuche darüber angestellt worden, ob die von Wiesner aufgefundene Wirkung der intermittierenden Lichtreizung für alle Lichtintensitäten Gültigkeit hat. Auch wäre es denkbar, daß Objekte von sehr großer heliotropischer Empfindlichkeit sich anders verhalten wie solche von geringer Empfindlichkeit. Ferner ist bei den geringen Erfahrungen, über die wir vorläufig in dieser Hinsicht nur verfügen, die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß bei geringerer oder bei größerer Intensität der Massenbeschleunigung eine ähnliche Gesetzmäßigkeit für den Geotropismus sich geltend machen könnte, wie sie Wiesner für den Heliotropismus beobachtet hat. Das ließe sich durch eine

geeignete Versuchsanordnung an der Zentrifuge wohl ohne Schwierigkeiten entscheiden.

Mag dem sein wie ihm wolle, jedenfalls lehren meine Versuche, daß bei der Intensität des Schwerereizes auf unserer Erde an meinen Versuchsobjekten durch die intermittierende Reizung nicht der gleiche oder gar ein größerer Effekt erzielt werden kann wie durch gleichlange Zeit fortgesetzte kontinuierliche Reizung, und daß durch die intermittierende Reizung auch eine Verkürzung der Präsentationszeit nicht möglich ist. Aus diesen Tatsachen läßt sich so viel ersehen, daß bei der kontinuierlichen geotropischen Reizung nicht, wie Wiesner für den Heliotropismus glaubt schließen zu dürfen, ein bestimmter Teil der Wirkung des Reizanlasses verloren geht, und daß der Maximalwert der Schnelligkeit, mit der die Auslösungsvorgänge bei der kontinuierlichen Reizung ablaufen könnten, noch längst nicht erreicht ist. Vielmehr wird die ganze Zeit, während deren die kontinuierliche Reizung anhält, vollständig ausgenutzt; es ist kein Teil dieser Zeit bedeutungslos für die Intensität der Erregung. Dies geht mit Sicherheit daraus hervor, daß bei der intermittierenden Reizung erst dann die gleiche Reaktionsintensität wie bei der kontinuierlichen Reizung erzielt wird, wenn die Einzelreizungen, mögen sie noch so kurz währen, im ganzen mindestens ebensolange gedauert haben wie die kontinuierliche Reizung. Daraus wiederum sieht man aber, daß auch nicht die Verteilung der Reizungen über einen größeren Zeitraum imstande ist, die Erregung intensiver zu machen als bei kontinuierlicher Reizung. Auch kann man aus meinen Erfahrungen folgern, daß sich die Einzelanstöße nicht etwa durch eine ganz besondere Wirkung, etwa durch eine solche des Kontrastes zwischen Ruhepause und Reizung, von der kontinuierlichen Reizung unterscheiden. Auf der anderen Seite ist aber auch bemerkenswert, daß durch die intermittierende Reizung, falls nur die Summe der Einzelreize dem kontinuierlichen Reiz an Dauer gleichkommt, keine geringere Reaktion ausgelöst wird als durch die kontinuierliche Reizung. Doch lassen sich aus dieser Tatsache vorläufig irgend welche Schlüsse nicht ziehen.

In allen meinen bisherigen Versuchen wurde die intermittierende Reizung so vorgenommen, daß die Ruhepausen ebensolange dauerten wie die Reizzeiten. Es lag nun der Gedanke nahe, zu untersuchen, wie sich die Präsentationszeit verhält, wenn man die Reizzeiten wesentlich kürzer dauern läßt als die Ruhezeiten.

Ich habe eine Reihe solcher Versuche angestellt, und zwar mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus*, die wesentlich zu gleichen Ergebnissen geführt haben, so daß ich mich auf die Mitteilung von einigen der ersteren beschränken will. In allen diesen Versuchen wurde die Zeitsumme der intermittierenden Reizungen so gewählt, daß sie so groß war wie die Dauer der kontinuierlichen Reizung. Voraussetzung war natürlich, daß die Einzelreizungen wesentlich kürzere Zeit währten als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, weil sonst auch ohne die intermittierende Reizung eine Krümmung eingetreten wäre. Es schien mir in dieser Hinsicht eine Reizdauer von $\frac{1}{2}$ bis 2 Minuten zweckentsprechend zu sein. Da ich schon früher festgestellt hatte, daß die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen für den Effekt gleichgültig ist, so konnte ich mich auf eine Umdrehungsgeschwindigkeit meines intermittierenden Klinostaten beschränken. In der folgenden Tabelle, die mit den Angaben auf p. 347 verständlich ist, habe ich bei einem jeden Versuche das Verhältnis der Einzelexpositionen zu den Ruhepausen für die intermittierende Reizung vermerkt.

Tabelle 21. Epikotyle von *Vicia Faba*.

		Dauer der intermittieren- den Reizung	Dauer der Einzel- reizungen	Dauer der kontinuier- lichen Reizung	Reak- tions- zeit etwa	Intensität der Krümmungen
Versuch 336. Temp. 22°. Epik. 2—3 cm. 1 : 5	A	0 ⁴⁰ (0 ⁰⁵)	1' 35''	0 ⁰⁵	—	} A B gerade.
	B				—	
	B	1 ²⁰ (12' 40'')	1' 35''	12' 40''	1 ³⁰	} A B fast gleich gekrümmt.
	A				1 ³⁰	
Versuch 337. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm. 1 : 5	B	1 ⁰⁰ (0 ⁰⁹)	1' 35''	0 ⁰⁹	1 ⁵⁰	} A B fast gleich gekrümmt.
	A				1 ²⁰	
	A	0 ⁴¹ (6' 20'')	1' 35''	6' 20''	1 ³⁰	} A B annähernd gleich gekrümmt.
	B				1 ³⁰	
Versuch 338. Temp. 23°. Epik. 3 cm. 1 : 7	B	0 ⁴¹ (6' 20'')	1' 35''	6' 20''	1 ²⁵	} A B annähernd gleich gekrümmt.
	A				1 ²⁵	
	A	0 ⁵⁰ (5' 50'')	1' 10''	6'	—	} A B gerade.
	B				—	
	B	1 ⁴⁰ (11' 40'')	1' 10''	12'	1 ⁵⁰	} B wenig stärker als A, die Krümmung dauert länger und geht viel später zurück.
	A				1 ³⁰	

(Fortsetzung der Tabelle.)

		Dauer der intermittierenden Reizung	Dauer der Einzelreizungen	Dauer der kontinuierlichen Reizung	Reaktionszeit etwa	Intensität der Krümmungen
Versuch 339. Temp. 22°. Epik. 2—3 cm.	1:7	A 130 (10' 30'')	1' 10''		—	A B gerade.
		B		10' 30''	—	
		A 130 (10' 30'')	1' 10''		150	
	1:5	B		10' 30''	120	Die Krümmung von B beginnt wesentlich später als die von A und dauert länger.
		A 050 (8')	1' 35''		115	
		B		008	115	
Versuch 340. Temp. 22°. Epik. 2—3 cm. 1:7	1:7	A 130 (10' 30'')	1' 10''		230	A ziemlich stark gekrümmt, B gerade.
		B		11'	—	
	1:7	B 120 (9' 20'')	1' 10''		230	B schwächer als A, beginnt später und dauert länger.
		A		9' 20''	120	
Versuch 341. Temp. 22°. Epik. 3—4 cm.	1:7	A 110 (8' 10'')	1' 10''		110	B stärker als A, doch dauert die Krümmung bei A länger.
		B		8' 10''	145	
		A 100 (7')	1' 10''		—	
	1:11	B		7'	130	A ganz schwach gekrümmt, B gerade.
		A 200 (10')	50''		—	
		B		10'	115	
Versuch 342. Epik. 3—4 cm. 1:11	1:11	A 300 (15')	50''		230	A war schon nach 230 nach Beginn d. Reizg. ganz schwach gekrümmt!
		B		15'	115	
	1:11	B 225 (12')	50''		245	Die Krümmung von B ging sehr bald nach dem Beginne der Rotation zurück.
		A		12'	120	
Versuch 343. Epik. 3—4 cm. 1:11	1:11	A 300 (15')	50''		230	A schon nach 230 ganz schwach gekrümmt; bei Beginn der Rotation etwas verstärkt, geht sehr bald zurück.
		B		15'	115	
	1:11	B 225 (12')	50''		—	B gerade!
		A		12'	120	

Auch diese Versuche bieten mancherlei Interessantes. Was zunächst in die Augen fällt, ist die Tatsache, dass im allgemeinen bei jenen Versuchen, in denen die Reizdauer sich zur Ruhezeit verhält wie 1:5, die Krümmung annähernd ebenso zeitig beginnt, fortschreitet und ausklingt, wie bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Dem entspricht es denn auch, daß die Präsen-

tationszeit bei einer solchen intermittierenden Reizung annähernd derjenigen bei kontinuierlicher Reizung gleichkommt.

Verhalten sich dagegen die Reizzeiten zu den Ruhepausen wie 1 : 7, so tritt die Krümmung stets später ein als bei den kontinuierlich horizontal gelegten Vergleichspflanzen und klingt auch sehr viel später aus. Die Intensität dieser Reaktion ist meist etwas geringer als die der Vergleichspflanzen, wenigstens dann, wenn die Reizung die Präsentationszeit nur wenig überdauerte, während sie bei etwas längerer Reizdauer auch ebenso stark werden kann. Gegenüber diesen Unterschieden zwischen den in dieser Weise intermittierend und kontinuierlich horizontal gelegten Pflanzen sind die Präsentationszeiten auffallend wenig verschieden.

Wenn sich schließlich die Dauer der Einzelreizungen zu den Ruhepausen verhält wie 1 : 11, so erfolgt die Krümmung noch sehr viel später als bei den Vergleichspflanzen und dauert meist nur sehr kurze Zeit. Ihre Intensität ist stets sehr gering. Die Präsentationszeit ist ebenfalls größer als in den anderen Versuchen.

Unter den verschiedenen Versuchsbedingungen habe ich nun für die Präsentationszeiten bei den Epikotylen von *Vicia Faba* etwa folgende kleinste Werte erhalten¹⁾:

	bei kontinuierlicher Reizung	bei intermittierender Reizung	
		1 : 5	1 : 11
Präsentationszeit	6—7 Min.	6—7 Min.	7—8 Min. 12—15 Min.

Wie man sieht, sind diese Werte überraschend klein. —

Von Interesse ist bei den mitgeteilten Versuchen namentlich das Ergebnis, daß die Reaktion annähernd ebenso frühzeitig beginnt und annähernd ebenso intensiv wird, wenn man die Pflanzen eine bestimmte Zeit, zB. wenig länger als die Präsentationszeit, kontinuierlich, wie wenn man sie im ganzen ebensolange im Verhältnisse der Einzelreizungen zu den Ruhepausen von 1 : 5 intermittierend reizt. Daraus sieht man, daß sich im Gegensatze zu der Vermutung Czapeks (901, p. 128) die geotropische Wirkung der intermittierenden Reizung nicht erst nach längerer Dauer der

1) Je ungünstiger das Verhältnis der Reizdauer zur Ruhezeit für die erstere wurde, um so mehr Pflanzen fanden sich, bei denen die Präsentationszeit auch länger dauerte. Offenbar haben die individuellen Verschiedenheiten um so mehr Gelegenheit sich geltend zu machen, je schwächer die geotropischen Reizungen sind. Doch brauchte darauf keine Rücksicht genommen zu werden, wenn es sich darum handelte, zu ermitteln, wie klein die Präsentationszeiten überhaupt werden können.

intermittierenden Reizung äußert. Gegen diese Vermutung hatte sich übrigens auch schon Noll auf Grund einiger Versuche mit intermittierender Reizung ausgesprochen (900, p. 462 ff., 902, p. 406 ff.), ohne daß er die Frage gestellt und beantwortet hätte, in welcher Beziehung bei seinen Versuchen die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung zu der bei kontinuierlicher Reizung stünde. Gerade aus dem durch meine Versuche erbrachten Nachweise, daß die geotropische Wirkung bei der intermittierenden Reizung auch dann noch, wenn die Ruhezeiten die Reizzeiten schon an Dauer sehr weit, etwa um das fünffache, übertreffen, in fast ebensokurzer Zeit und mit fast eben derselben Intensität wie bei entsprechender kontinuierlicher Reizung eintritt, läßt sich ein Schluß ziehen, der für das Verständnis der Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung von Wichtigkeit ist. Man sieht aus dieser Tatsache nämlich, daß der Reaktionsvorgang bei intermittierender oder kontinuierlicher Einwirkung des Reizanlasses in seinen allerersten Anfängen nicht erst dann „ausgelöst“ wird, wenn die Reizdauer eine gewisse Größe erreicht hat, nämlich die Präsentationszeit, sondern daß die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge schon durch eine schwache Reizung von ganz kurzer, weit unter der Präsentationszeit liegender Dauer eingeleitet werden. Vom Beginne der Reizung an ist bekanntlich eine bestimmte Zeitdauer dazu nötig, bis die Reaktion eintritt, die sog. Reaktionszeit. Die Dauer dieser Zeit ist in erster Linie abhängig von den inneren Eigenschaften der Pflanze und kann auch durch eine noch so intensive Erregung nicht über eine bestimmte Grenze gesteigert werden. Würden nun die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge erst dann ausgelöst werden, wenn der Reiz die sog. Präsentationszeit überdauert hat, dann wäre nicht zu verstehen, wie die Reaktionszeiten annähernd gleich sein können, wenn die Präsentationszeit in einem Falle, bei kontinuierlicher Reizung, schon nach ca. 6 Minuten, im zweiten Falle, bei intermittierender Reizung, aber erst nach ca. 35 Minuten erreicht wird. Das Verhalten der Pflanze wird vielmehr nur verständlich, wenn man annimmt, daß schon durch die kürzesten Einzelreizungen die auf die sichtbare Reaktion hinarbeitenden Vorgänge beginnen, und daß diese Vorgänge, ehe die Erregung wieder völlig ausgeklungen ist, durch jede neue Reizung so lange eine gewisse Verstärkung erfahren, bis die Krümmung schließlich für uns sichtbar zutage tritt. Natürlich ist es nicht auffallend, daß die Krümmung allmählich immer langsamer erfolgt und geringer bleibt, je mehr sich das

Verhältnis der Reizzeit zur Ruhezeit zu ungunsten der Reizdauer verändert.

Daß die Gleichheit der Reaktionszeiten bei kontinuierlicher und bei intermittierender Reizung nicht etwa auf die, wenn auch geringen, Stöße zurückgeführt werden kann, die beim Umschlagen von einer Stellung in die andere eintreten, und ebenso wenig allein auf die Auflösung der kontinuierlichen Reizung in eine Anzahl von Einzelreizungen, sondern nur auf die Verteilung der kurzen Einzelreizungen über einen langen Zeitraum, bedarf eigentlich keines Beweises: Der Erfolg tritt tatsächlich in derselben Weise ein, wenn die intermittierende Reizung nur aus zwei durch eine entsprechend lange Zeit getrennten Einzelreizungen, wobei nur 3 kleine Stöße in Betracht kommen, wie wenn sie aus sehr vielen und entsprechend viel kürzeren Einzelreizungen mit sehr vielen Stößen besteht. Daß es in der Tat nur auf die Verteilung dieser Einzelreizungen ankommt, kann man auch daraus ersehen, daß die Krümmung nicht schon wie in obigen Versuchen 30 Minuten nach Beendigung der Präsentationszeit eintritt, wenn man innerhalb der Präsentationszeit für kontinuierliche Reizung die kontinuierliche Reizung in eine größere Zahl sehr schnell aufeinander folgender Einzelreizungen auflöst, die von einer entsprechenden Zahl von kleinen Stößen begleitet sind.

Abschnitt XII.

Das Wesen der Präsentationszeit.

Wenn also die Präsentationszeit nach dem eben gesagten nicht als diejenige Zeit definiert werden darf, während deren der Reizanlaß auf die Pflanze einwirken muß, um die auf die Reaktion hinielenden Vorgänge (oder, wie man vielfach sagt, die Reaktion) auszulösen, worin ist dann das Wesen der Präsentationszeit zu suchen? Diese Frage ist bisher niemals hinreichend beantwortet worden. Ehe ich auf sie eingehe, möchte ich zunächst darauf hinweisen, daß in meinen Versuchen, die ich im vorigen Abschnitte mitgeteilt habe, die Präsentationszeiten für sämtliche Versuchspflanzen wesentlich kürzer gefunden wurden, als von anderer Seite angegeben ist. So beträgt die geotropische Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung nach meinen Beobachtungen für die Epikotyle von *Vicia Faba* 6–7 Minuten, für die Hypokotyle von *Helianthus annuus*

5—6 Minuten (Czapek: 20 Minuten) und für die Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* 6—7 Minuten (Czapek: 50 Minuten), sonach weniger als die Hälfte der Zeit, die Czapek annäherungsweise als die überhaupt zu beobachtende minimale geotropische Präsentationszeit angesetzt hatte (vgl. 898, p. 183 ff.). Nicht unerwähnt will ich lassen, daß nach meinen Beobachtungen bei allen drei Pflanzen die Dauer der Präsentationszeit genügt, damit die Stärkekörner teilweise von der unteren Querwand auf die untere Seitenwand hinüber wandern. Größer ist die Präsentationszeit nach meinen (allerdings nur wenigen) Versuchen bei den Keimlingen von *Sinapis arvensis*, *S. alba* und *Lens*, nämlich 20—25 Minuten.

Bei der Beurteilung des Wesens der Präsentationszeit läßt sich ganz allgemein sagen, daß die Präsentationszeit abhängig sein kann von sehr verschiedenen Größen, nämlich erstens von der Perzeptionszeit, zweitens von der Intensität der Perzeption und der Erregung in der ersten und in den weiteren aufeinander folgenden Zeiteinheiten der Reizung, drittens von dem Abklingen der Erregung und von dem Abklingen der Reaktion (Relaxationszeit) und viertens von der Reaktionszeit. Es ist nun zu erwägen, von welchen dieser Größen die Abhängigkeit besonders innig ist.

Wenn man zunächst einmal die geotropischen Präsentationszeiten bei verschiedenen Pflanzenarten miteinander vergleicht, gleiche Außenbedingungen und gleiche Größe des Reizanlasses vorausgesetzt, so kann, worauf bisher nicht hingewiesen wurde, keine Frage sein, daß die Präsentationszeit in erster Linie und in besonders hohem Maße von der Reaktionszeit und von der Relaxationszeit (sowie von dem Abklingen der Erregung) abhängig ist. Denn nach den Erfahrungen, die ich in diesem Abschnitte mitgeteilt habe, kann offenbar nur eine Reizung von so langer Zeitdauer eine Krümmung auslösen, daß die Erregung und die unsichtbaren Reaktionsvorgänge nicht vor dem Ablaufe der Reaktionszeit für die Krümmung ausklingen. Die Reaktionszeit ist nun eine Funktion der spezifischen Befähigung der Pflanze, somit zunächst von ihr abhängig. Dagegen hat auf die Reaktionszeit die Größe der Perzeptionszeit, wie ich noch im nächsten Abschnitte zeigen werde, so gut wie gar keinen, die Intensität der Perzeption und der Erregung nur einen sekundären Einfluß. Denn es liegt zB. durchaus kein Grund vor, anzunehmen, daß die Wurzeln und die Koleoptilen der Gräser den Schwerereiz in der Zeiteinheit intensiver perzipieren als die ausgewachsenen Halme. Die verschiedene

Dauer der Reaktionszeit bei den Halmen einerseits, bei den Wurzeln und Koleoptilen andererseits ist vielmehr offensichtlich in erster Linie abhängig von einer verschiedenen Reaktionsbefähigung. Ebenso wie die Reaktionszeit, so dürfte auch die Relaxationszeit in erster Linie von der spezifischen Befähigung der Pflanze abhängen. Wenn dies zunächst auch unentschieden bleiben muß, so ist doch aus meinen Überlegungen zu ersehen, daß die Präsentationszeit bei verschiedenen Pflanzen zunächst eine Funktion der verschiedenen Reaktions- und Relaxationsbefähigung ist. Beträgt also die Reaktionszeit 65 Minuten, und verhält sich die Relaxationszeit zur Reizdauer wie 12 : 1, Bedingungen, wie sie zB. bei *Vicia Faba* annäherungsweise erfüllt sind, so müßte mindestens etwas länger als 5 Minuten gereizt werden, damit eine Krümmung entstände. Beträgt (wie zB. bei den Keimlingen von *Sinapis alba*) die Reaktionszeit etwa 45–60 Minuten, und verhält sich die Relaxationszeit zur Reizdauer wie 2,5 : 1 oder 3 : 1, so muß die Präsentationszeit mindestens etwas größer sein als 11–17 Minuten. Ganz allgemein läßt sich obiger Satz so formulieren: Ist die Reaktionszeit gleich y Minuten, das Verhältnis der Relaxationszeit zur Expositionszeit gleich $x : 1$, so muß nach einer einfachen Rechnung¹⁾

$$\text{die Präsentationszeit} > \frac{y}{x + 1}$$

sein. Je kleiner also die Relaxationszeit ist im Verhältnisse zur Reaktionszeit, um so größer muß die Präsentationszeit sein und umgekehrt. Das wird denn auch durch die Erfahrung völlig bestätigt. Sie lehrt, daß die empirisch ermittelten Präsentationszeiten stets etwas größer sind als der theoretisch ermittelte

Mindestwert $\frac{y}{x + 1}$. Sie scheinen nur ganz wenig größer zu sein als dieser Wert, wenn die Relaxationszeiten im Verhältnisse zu den Reaktionszeiten sehr groß sind (*Phaseolus*, *Vicia*, *Helianthus*); der Unterschied scheint dagegen bedeutender, wenn die Relaxationszeiten im Verhältnis zu den Reaktionszeiten sehr klein sind (*Sinapis*, *Lens*). Dies wäre auch sehr wohl zu verstehen. Es

1) $y > \text{Präsentationszeit} + \text{Relaxationszeit}$,
 $\text{Präsentationszeit} : \text{Relaxationszeit} = 1 : x$.

Aus beidem folgt $\text{Präsentationszeit} > \frac{y}{x + 1}$.

scheint also, als ob die Präsentationszeit auch eine Funktion sei der Geschwindigkeit des Abklingens der motorischen Vorgänge. —

Man muß nun nicht nur die Präsentationszeiten bei verschiedenen Pflanzenspezies, gleiche Außenbedingungen vorausgesetzt, miteinander vergleichen, sondern auch die Präsentationszeiten bei ein und derselben Spezies, wenn die Außenbedingungen, die Größe des Reizanlasses und die innere Befähigung sich ändern, und untersuchen, in Abhängigkeit von welchen Variablen alsdann die Präsentationszeit vornehmlich an Größe abnimmt oder zunimmt. Daß die Präsentationszeit bei ein- und derselben Pflanze verschieden sein kann, ist ja durch verschiedene Versuche und Beobachtungen sicher erwiesen. Wenn auch ein entscheidendes Urteil erst nach sorgfältiger Ermittlung der einzelnen in Betracht kommenden Größen möglich sein wird, so ist es doch nach den bisherigen Erörterungen selbstverständlich, daß die Präsentationszeit auch bei ein- und derselben Pflanze beeinflußt werden muß durch die Veränderungen in der Größe der Reaktionszeit und der Relaxationszeit,

da ja der Wert $\frac{y}{x+1}$ als Mindestwert für die Präsentationszeit

bestehen bleibt. Sonach muß, je kleiner die Reaktionszeit wird im Verhältnisse zur Relaxationszeit, um so kleiner auch die Präsentationszeit werden, und umgekehrt. Vielfach scheint nun tatsächlich nach meinen Beobachtungen die Reaktionszeit in umgekehrtem Sinne wie die Relaxationszeit verändert zu werden: je kleiner die Reaktionszeit wird, um so größer wird vielfach (ob immer?) die Relaxationszeit. Durch diese Einflüsse wird, wie es ja sein muß, die Präsentationszeit verkleinert, und zwar nach meinen Beobachtungen in der Weise, daß sie immer etwas größer bleibt

als der Minimalwert $\frac{y}{x+1}$. So haben beispielsweise 1—2 cm lange

Epikotyle von *Vicia Faba* eine größere Reaktionszeit als solche von 3—5 cm Länge; dementsprechend ist die Relaxationszeit kleiner, die Präsentationszeit aber größer als bei den größeren Keimlingen. Was hier durch die Jugend der Keimlinge bedingt wird, kommt in anderen Fällen, so zB., wie ich früher gezeigt habe, bei *Phaseolus*-Epikotylen, durch Einflüsse zustande, die sich vorläufig jeder Einsicht entziehen. Da also die Präsentationszeit eine Funktion der Reaktionszeit und der Relaxationszeit ist, so kann offenbar ein konstantes Verhältnis zwischen ihr und der Re-

aktionszeit, oder zwischen ihr und der Relaxationszeit nicht bestehen.

Erfahrungsgemäß hängt nun aber bei ein- und derselben Pflanze die Größe der Reaktionszeit auch ab von der Größe des Reizanlasses und von der Intensität der Erregung. Je intensiver die Erregung ist, um so kleiner ist die Reaktionszeit, aber um so größer die Relaxationszeit. Nach meinen Beobachtungen, die in dieser Arbeit mitgeteilt sind, scheint es, als ob das Verhältnis dieser beiden Zeiten, abgesehen von der spezifischen Befähigung, im wesentlichen durch die Intensität der Erregung bestimmt werde. Da also die Reaktions- und die Relaxationszeiten von der Größe des Reizanlasses und von der Größe der Erregung abhängen, so muß mit der Veränderung des Wertes $\frac{y}{x+1}$ notwendigerweise auch die Präsentationszeit indirekt von der Größe der Erregung abhängen.

Sehr wenig wahrscheinlich ist es, daß die Perzeptionszeit irgend einen Einfluß auf die Präsentationszeit hat, da jene Zeit ja, wie ich gezeigt habe, verschwindend klein ist. Dagegen muß die wichtige Frage aufgeworfen werden, ob nicht die Präsentationszeit vielleicht auch direkt von der Größe der Erregung in der Zeiteinheit abhängt. Es ist zu erwägen, ob nicht sie es ist, die zuerst durch die Variation der Erregungsintensität beeinflusst wird, und ob nicht erst durch die Veränderung der Präsentationszeit sekundär die Reaktionszeit sich ändert. Denn ebenso wie die Präsentationszeit eine Funktion ist von der Reaktions- und der Relaxationszeit, so könnte auch die Reaktionszeit als eine Funktion der Präsentationszeit und der Relaxationszeit aufgefaßt werden. Bisher hat man, soweit man sich überhaupt mit dem Wesen der Präsentationszeit beschäftigt hat, stets, wie mir scheint in durchaus einseitiger Weise, angenommen, daß die Präsentationszeit bei der Änderung der Erregungsintensität das primär beeinflusste sei, und hat sich damit, glaube ich, eine Einsicht in das Wesen der Präsentationszeit verschlossen. Diese Annahme ging von der Ansicht aus, daß die Präsentationszeit diejenige Reizdauer sei, die notwendig ist, um die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge auszulösen¹⁾. Man nahm

1) Die Definition von Czapek (901, p. 128): „diejenige Reizungsdauer, welche eben noch Reizreaktionen hervorrufen kann“, wie auch die entsprechende von Haberlandt (903, p. 487) „die minimale Reizungsdauer, die eben noch zur erfolgreichen Perzeption des Reizes führt“ sagt, wie hier ganz nebenbei bemerkt sei, natürlich über das Wesen der Präsentationszeit nichts aus.

bei dieser Begriffsbestimmung keinerlei Rücksicht auf die Relaxationszeit. Der von mir erbrachte Nachweis, daß schon durch eine Reizung von weit kürzerer als Präsentationszeitdauer die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge ausgelöst werden, zeigte mir, daß die bisherige Auffassung der Präsentationszeit nicht richtig sein kann. Die nunmehr vorliegenden Tatsachen zwingen einen bei umfassenderer Beurteilung von dem meinerseits gewählten Ausgangspunkte aus, das Wesen der Präsentationszeit in der angegebenen Richtung zu suchen, wenn man nicht auf eine Einsicht in diese Zeit gänzlich verzichten will. Und deshalb glaube ich auch annehmen zu müssen, daß die Präsentationszeit bei der Änderung der Erregungsintensitäten das sekundär beeinflusste, die Reaktionszeit aber und die Relaxationszeit das primär beeinflusste sind.

Aber selbst wenn diese Auffassung sich nicht allgemein als richtig erweisen sollte, so wäre es doch in keinem Falle angängig, allein aus der Tatsache, daß durch irgend einen äußeren Einfluß die Präsentationszeit und die Reaktionszeit verkürzt wird, den Schluß zu ziehen, dieser Einfluß müsse das Perzeptionsvermögen oder die Erregung gesteigert haben. Denn diese Tatsache läßt nicht erkennen, ob nicht der Einfluß nur das Reaktionsvermögen, und dadurch indirekt die Präsentationszeit, oder auch das Reaktionsvermögen und die Erregung verändert hat. Wissen wir doch durch Czapeks Untersuchungen (895), daß das Perzeptions- und das Reaktionsvermögen in hohem Maße unabhängig von einander durch Änderung der Außenbedingungen beeinflusst werden können. Dies alles hat Haberlandt bei der Interpretation seiner Schüttel- und Stoßversuche nicht genügend beachtet (903, p. 489 ff.). Dieser Forscher hat bekanntlich die interessante Tatsache festgestellt, daß durch Schütteln und Stoßen während der geotropischen Reizung die Präsentationszeit und die Reaktionszeit wesentlich abgekürzt werden können. Er erklärt diesen Erfolg ohne zwingenden Grund mit der Annahme, daß die Erregung in den geschüttelten Pflanzen intensiver war, weil die Stärkekörnchen „gewaltsam in die sensiblen Plasmahäute hineingetrieben“ wurden. Der Gedanke, daß durch das Schütteln und Stoßen vielleicht nur das Reaktionsvermögen beeinflusst worden sein könnte, aber nicht die Erregung, ist nicht berücksichtigt. Eine Entscheidung darüber lassen auch die Schüttelversuche von F. Darwin (903a, p. 362 ff.) nicht zu. F. Darwin zeigte, daß durch Schütteln und Stoßen während der Reizung wohl die geotropische, nicht aber die heliotropische Krümmung verstärkt

wird gegenüber den nicht geschüttelten Pflanzen. Diese Versuche beweisen nur, daß die heliotropische Krümmung nicht beeinflußt wird, aber nicht, daß bei dem geotropischen Reizprozesse gerade nur die Erregung und nicht etwa der Ablauf der motorischen Vorgänge beschleunigt wird. Denn wir haben durchaus keinen Grund anzunehmen, daß vom Übergange der sensorischen zu den motorischen Vorgängen alle Glieder der Reaktionskette bei der geotropischen und heliotropischen Krümmung in gleicher Weise ablaufen. Eine Entscheidung darüber, ob Haberlandt und F. Darwin mit ihrer Auffassung Recht haben, wird erst durch neue Versuche möglich sein. Leider stand mir kein Apparat zur Verfügung, um sie selbst auszuführen. Auch stehen ja solche Versuche nur in lockerem Zusammenhange mit dem eigentlichen Thema meiner Arbeit. Denn wenn auch nachgewiesen wäre, daß durch das Schütteln die Erregung gesteigert werde, so ließe sich daraus doch noch nicht der Schluß ziehen, daß die Präsentationszeit direkt und die Reaktionszeit indirekt beeinflußt worden sei, da erfahrungsgemäß durch Steigerung der Erregung die Reaktionszeit verkürzt wird und damit auch indirekt die Präsentationszeit verkleinert werden muß. —

Wenn die Auffassung richtig ist, die ich in diesem Abschnitte über das Wesen der Präsentationszeit entwickelt habe, so ist die Präsentationszeit wohl am besten zu bestimmen als die Zeit, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit die ausgelösten reaktiven Vorgänge nicht innerhalb der Reaktionszeit für die Krümmung wieder so weit ausklingen, daß eine sichtbare Krümmung unterbleibt. Damit verliert diese Zeit natürlich nicht den Charakter eines Schwellenwertes für die Krümmung. Über das Wesen der Schwellenwerte wissen wir ja noch sehr wenig. Dasselbe dürfte, wie ich glaube, wenigstens in vielen Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit darin beruhen, daß eben die Reaktionen, in bezug auf welche die Reizungen Schwellenwerte sind, eine gewisse Zeit brauchen, bis sie eintreten, und daß die Reizung infolgedessen so lange dauern muß, daß die Erregung oder die auf die Reaktion hinarbeitenden Vorgänge nicht vor dem sichtbaren Eintritte der Reaktion wieder völlig ausklingen. Wäre dem so, dann müßten also auch Impulse, die unterhalb der Schwelle bleiben, wenigstens zum Teil noch perzipiert werden, wenn sie auch nicht mehr mit Auslösung einer — subjektiven oder objektiven — Reaktion empfunden werden. Diese letzte Folgerung zieht zB. auch neuerdings

Pfeffer (904, p. 621) gerade aus den Erfolgen der intermittierenden geotropischen Reizung mit Impulsen, die kürzer dauern als die Präsentationszeit. —

Die Erwägungen, die ich in diesem Abschnitte über die geotropische Präsentationszeit angestellt habe, und die sicherlich durch eine eingehende Untersuchung des Einflusses der Außenbedingungen auf die geotropische Empfindlichkeit noch manche wichtige Stütze finden würden, werden aller Voraussicht nach auch für die Präsentationszeiten bei anderen Reizprozessen Gültigkeit haben. Dies läßt sich freilich erst beurteilen, wenn diese Zeiten sowie die Reaktionszeiten und vor allem die Relaxationszeiten näher untersucht sind, als es bisher der Fall ist.

Abschnitt XIII.

Die geotropische Reaktionszeit bei der intermittierenden Reizung.

Die Versuche, die ich im vorvorigen Abschnitte mitgeteilt habe, geben nun auch Aufschluß über die Reaktionszeit bei der intermittierenden Reizung. Über sie lagen bisher nur spärliche, auf gelegentlichen Beobachtungen beruhende Angaben vor. Wachtel (vgl. das Referat von Rothert 899, p. 232) erhielt bei Wurzeln (welcher Spezies?) schon nach $3\frac{1}{2}$ Stunden „starke Krümmungen“, als er die Einzelreizungen je 5 Minuten, die Ruhepausen je 30 Minuten dauern ließ. Noll beobachtete bei Senfkeimlingen nach $2-2\frac{1}{2}$ Stunden ausgesprochene Krümmungen bei je 10 Minuten Reizung und je 30 Minuten Ruhe, Jost (vgl. Noll 902, p. 408) an Linsenwurzeln Krümmungen nach 3 Stunden bei je 50 Sekunden Reizung und je 150 Sekunden Vertikalruhe oder je 2 Minuten Reizung und je 6 Minuten Ruhe.

Eingehende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Reizkraftgröße, von dem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage und von der Reizdauer bei kontinuierlicher Reizung verdanken wir bekanntlich Czapek (895, p. 292 ff.; 898, p. 186 ff.). Er wies nach, daß die Reaktionszeit bei kontinuierlicher Reizung schon infolge von verhältnismäßig schwachen Impulsen ihre minimale Größe erreicht, mag nun die geringe Größe des Impulses bedingt sein durch eine kleine Reizkraftgröße der Massenbeschleunigung oder durch die Kleinheit des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage oder schließlich durch die kurze Reizdauer. Ich kann

Czapeks Angaben z. T. bestätigen, wenn ich auch glauben möchte, daß die minimale Größe der Reaktionszeit noch eher erreicht wird, als Czapek angibt. Dies bleibt noch genauer zu untersuchen.

Eine ähnliche Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Größe der Impulse kann man nach meinen Beobachtungen auch für die intermittierende Reizung feststellen.

Doch ist bei dieser Art der Reizung eine andere Frage von viel größerem Interesse, nämlich diejenige, in welcher Weise die Reaktionszeit abhängig ist von der Dauer der Einzelreizungen, von der Gesamtdauer der Reizungen und von der Dauer der Ruhezeiten. Die anderen Fragen nach der Abhängigkeit von der Reizkraftgröße und von der Größe der Ablenkungswinkel haben daneben nur eine sekundäre Bedeutung. Sie lassen sich, wenn nur jene Hauptfrage gelöst ist, nach den Ergebnissen der Versuche mit kontinuierlicher Reizung, wenigstens annäherungsweise, beantworten. Ich habe deshalb in dieser Richtung Versuche nicht angestellt.

Die Dauer der Einzelreizungen hat auf die Reaktionszeit fast gar keinen wesentlichen Einfluß. Von Bedeutung ist nur, ob sie kürzer oder länger dauern als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Es empfiehlt sich daher, wenn man die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Gesamtdauer der Einzelreizungen und von der Dauer der Ruhezeiten betrachten will, eine scharfe Scheidung vorzunehmen zwischen der intermittierenden Reizung mit solchen Einzelreizungen, die länger dauern als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, und mit solchen Reizungen, die kürzer dauern als diese Zeit.

Während die Einzelreizungen länger oder ebenso lange wie die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, so wird die Krümmung immer früher beginnen, als sie eintreten würde, wenn man die kontinuierliche Reizung nur während der Präsentationszeit dauern läßt, einfach deshalb, weil in diesem Falle natürlicherweise die Dauer der Reizung kürzer ist als die Gesamtdauer der Einzelreizungen in jenem. Im übrigen wird bei der intermittierenden Reizung die Reaktion um so eher beginnen — so weit überhaupt noch eine Abkürzung der Reaktionszeit möglich ist —, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen ist, und je kürzer die Ruhepausen sind. Jedoch ist es nicht gleichgültig für die Beeinflussbarkeit der Reaktionszeit durch die Einzelreizungen, in welchem Verhältnis die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung zur Reaktionszeit steht. Bei solchen Pflanzen, bei denen

die Präsentationszeit zB. 30 Minuten, die einer Reizung von Präsentationszeitdauer entsprechende Reaktionszeit 1 Stunde beträgt, wird die Reaktionszeit nur dann durch die Einzelreizungen beeinflusst werden können, wenn die Ruhezeiten zwischen den Reizungen weit kürzer sind als die Reizungen selbst, weil nur in diesem Falle die Gesamtdauer der Reizungen, von denen ja jede ebenso lange oder länger währen soll als die Präsentationszeit, die Einzelreizung an Größe übertreffen kann, und nur dadurch vor dem Ablaufe der Reaktionszeit zu der ersten Reizung überhaupt noch eine zweite hinzugefügt werden kann. Bei solchen Pflanzen dagegen, bei denen die Präsentationszeit zB. 5 Minuten beträgt, die entsprechende Reaktionszeit dagegen 1 Stunde, wird die Reaktionszeit auch dann durch die Einzelreizungen verkürzt werden können, wenn die Einzelreizungen durch Ruhezeiten von sehr viel längerer Dauer getrennt sind, weil die innerhalb der Reaktionszeit mögliche Gesamtdauer der Reizungen die Einzelreizungen nun an Größe weit übertreffen kann. Immerhin wird auch in diesem Falle die minimale Größe der Reaktionszeit um so eher erreicht, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen und je kürzer die Ruhezeiten sind. Da aber, wie die Erfahrung lehrt, die Reaktionszeit schon bei einer verhältnismäßig geringen Erregung ihren minimalen Betrag annimmt, so ist es, falls nur die Einzelreizungen größer sind als die Präsentationszeit, schon durch eine geringe Zahl solcher Reizungen möglich, die Reaktionszeit bis auf das Minimum zu verkleinern. Ich habe schon im Abschnitte XI gezeigt, daß für die Intensität und den zeitlichen Beginn der geotropischen Krümmungen die Gesamtdauer der Reizungen von weit größerer Bedeutung ist als der Zeitraum, über den sich die Einzelreizungen verteilen, wenigstens so lange die Ruhepausen den Reizzeiten an Dauer nicht allzu sehr überlegen sind. So konnte zB. für *Vicia Faba* und für *Helianthus* bei der intermittierenden Reizung das Verhältnis der Ruhepausen zu den Reizzeiten noch 5:1 sein, ohne daß sich gegenüber der kontinuierlichen Reizung ein wesentlicher Unterschied im Beginne der Reaktionen nachweisen ließ, falls nur die kontinuierliche Reizung der Summe der Einzelreizungen an Dauer gleichkam. Bei anderen Gewächsen wird dieses „Grenzverhältnis“ ein ganz anderes sein können. Es dürfte, worauf ich schon an anderer Stelle hingewiesen habe, abhängig sein von der Zeit, die nötig ist, bis eine Erregung oder die auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge wieder abklingen. Wenn sich die Ruhezeiten in ihrem Verhältnisse zu den Reizzeiten

innerhalb dieser Grenzen halten, so kommt es, wenn man die Reaktionszeit verkürzen will, also weniger darauf an, daß man die Ruhezeiten möglichst klein macht, als darauf, daß man die Gesamtdauer der Einzelreizungen entsprechend groß wählt. Man ist nicht berechtigt zu schließen, daß, je größer die Ruhepausen sind, um so größer auch die Gesamtdauer der Reizungen sein müsse, um die Reaktionszeit günstig zu beeinflussen.

Ich wende mich nun der zweiten Möglichkeit zu, daß die Einzelreizungen kürzer sind als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Von fundamentaler Wichtigkeit ist hier die von mir in Abschnitt XI erwiesene Tatsache, daß die Reaktion nicht erst dann ausgelöst wird, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen der Präsentationszeit gleich geworden ist, sondern daß die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge schon mit der kürzesten Einzelreizung, die überhaupt noch perzipiert wird, beginnen, und daß auch bei sehr kurz dauernden Einzelreizungen, falls nur für eine genügend oftmalige Wiederholung und für eine entsprechende Kleinheit der Ruhepausen gesorgt wird, die Reaktion fast ebenso oder ebenso frühzeitig beginnen kann wie bei kontinuierlicher Reizung. Daraus geht aber hervor, daß es für die Größe der Reaktionszeit gleichgültig ist, wie lange die Einzelreizungen dauern. Es kommt vielmehr alles an auf die Gesamtdauer der Reizungen und auf die Dauer der Ruhezeiten. Voraussetzung ist natürlich bei beiden, daß sie von vornherein mindestens so gewählt werden, daß überhaupt eine geotropische Krümmung möglich ist. Da ist zunächst auf die in Abschnitt XI ermittelte Tatsache hinzuweisen, daß nur dann eine Reaktion erfolgt — wenigstens bei den von mir geprüften Pflanzen, andere könnten sich möglicherweise anders verhalten —, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen der Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung entspricht. Aber auch in diesem Falle wie auch sonst bei beliebig größerer Gesamtdauer der Einzelreizungen tritt nur dann eine Krümmung ein, wenn die Ruhepausen kürzer sind als die Relaxationszeiten der Reizungen. Da nun die Relaxationszeiten sehr verschieden sind bei differenten Gewächsen, so wird auch das Verhältnis der Ruhepausen zu der Dauer der Einzelreizungen bei verschiedenen Pflanzen verschieden weit zu ungunsten der Reizungen verändert werden können, bis die Grenze der Reaktionsmöglichkeit erreicht wird. An manchen Pflanzen wird noch bei sehr langen Ruhepausen eine Krümmung eintreten. Dies ist der Fall bei

solchen Gewächsen, bei denen die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung im Verhältnis zur Reaktionszeit sehr kurz ist, da ich ja im Abschnitt XII gezeigt habe, daß eine enge Beziehung zwischen Relaxationszeit, Präsentationszeit und Reaktionszeit besteht. Wie in jenem Falle, wo die Einzelreizungen bei der intermittierenden Reizung längere Zeit dauern als die Präsentationszeit, so wird auch in demjenigen, wo sie kürzere Zeit währen, vor allem bei diesen Pflanzen die Reaktionszeit günstig beeinflusst werden können, weil die Möglichkeit bei ihnen größer ist als bei den übrigen, die Gesamtdauer der Reizungen innerhalb der Reaktionszeit zu vergrößern. Nach meinen früheren Ausführungen ist es begreiflich, daß die Krümmung um so eher eintritt, je größer die Gesamtdauer der Einzelreizungen ist, und je kürzer die Ruhepausen dauern. Wie weit die Reaktionszeit durch die Vergrößerung der Summe der Einzelreizungen verkleinert werden kann, das ist nun in erster Linie abhängig von der Dauer der Ruhepausen. Im Gegensatze zu der intermittierenden Reizung mit solchen Einzelreizungen, die länger währen als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, ist nämlich bei der intermittierenden Reizung mit kürzeren Einzelreizungen die Reaktionszeit nicht immer mindestens ebenso groß wie bei kontinuierlicher Reizung von Präsentationszeitdauer. Sie kann auch wesentlich länger sein. Ob sie ebenso groß oder größer ist wie bei einer solchen kontinuierlichen Reizung, das hängt vor allem oder allein ab von der Dauer der Ruhepausen, nicht aber von der Gesamtdauer der Reizungen, da ich ja gezeigt habe, daß — wenigstens bei den von mir untersuchten Pflanzen — die Gesamtdauer der Einzelreizungen nicht kleiner sein darf als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, wenn überhaupt eine Krümmung erfolgen soll. Ist sie aber so groß, so entscheidet die Dauer der Ruhepausen darüber, ob die Krümmung ebenso zeitig oder später eintritt wie nach entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Es läßt sich nun an der Hand meiner Versuche sagen, bis zu welcher Dauer der Ruhepausen die Reaktion ebenso zeitig beginnt, und von welcher Dauer ab sie später eintritt. Bei meinen Versuchspflanzen begann die Krümmung noch annähernd ebenso frühzeitig und schritt ungefähr im gleichen Maße fort wie bei der kontinuierlichen Reizung, wenn die Ruhepausen sich zu den Reizzeiten verhielten wie 5 : 1, falls nur die Gesamtdauer der Reizungen gleich gewählt wurde. Schon vorhin wurde darauf hingewiesen, daß bei anderen Pflanzen dieses Verhältnis ein anderes sein wird.

Denn es hängt offenbar ab von der Größe der Relaxationszeit. Bei *Vicia Faba* und *Helianthus* müssen die Ruhepausen in ihrem Verhältnis zu den Reizungen mindestens je etwas mehr als halb so groß sein wie die Relaxationszeiten, wenn die Reaktionszeit ebenso klein sein soll, wie nach entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Es ist nicht unmöglich, daß eine ähnliche Gesetzmäßigkeit für Reizungen, die kleiner sind als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, sich auch an Pflanzen mit wesentlich kleineren Relaxationszeiten wird nachweisen lassen. Je mehr die Ruhezeiten über dieses Grenzverhältnis hinaus zu Ungunsten der Reizzeiten verlängert werden, um so später tritt die Reaktion ein, und um so größer muß, wie ich in Abschnitt XI gezeigt habe, die Gesamtsumme der Einzelreizungen sein, damit überhaupt noch eine Krümmung erfolgt. Denn die Präsentationszeit bei der intermittierenden Reizung, die bei dem Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten von 5:1 noch annähernd ebenso klein war wie die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung, nimmt mit der weiteren Vergrößerung der Ruhezeiten zunächst langsam, dann immer schneller an Größe zu, bis sie den Wert Null erreicht, wenn die Ruhepausen die Größe der Relaxationszeit erreichen. Auch dies wird, wenn auch mit Variationen, trotz aller Verschiedenheiten der Relaxationszeiten bei allen Gewächsen zutreffen. Natürlich wird bei jedem beliebigen Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten die Reaktionszeit dann günstig beeinflußt werden, d. h. um etwas verkleinert werden, wenn die Gesamtdauer der Einzelreizungen größer gewählt wird, als die Präsentationszeit bei intermittierender Reizung beträgt. Übrigens tritt das überhaupt mögliche Minimum der Reaktionszeit bei einer kleineren Gesamtdauer der Einzelreizungen ein, wenn die Ruhepausen im Verhältnis zu den Reizungen kurz sind, als wenn sie lang sind.

Bei den bisherigen Erörterungen wurde die Annahme gemacht, daß die sämtlichen Außenbedingungen konstant gehalten werden. Selbstverständlich wird auch durch die Variation der Außenbedingungen die Reaktionszeit in weiten Grenzen veränderlich sein. Eine solche Variation habe ich bisher nicht vorgenommen, doch läßt sich ziemlich klar überblicken, in welcher Hinsicht sie sich geltend machen wird. Es wird nämlich, um ein Urteil zu gewinnen über die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung, im wesentlichen darauf ankommen, zu wissen, ob und inwieweit die Veränderung der Außenbedingungen die Reaktionszeit und die Relaxa-

tionszeit bei kontinuierlicher Reizung in hemmendem oder beschleunigendem Sinne beeinflußt, und zwar deshalb, weil die dritte noch in Betracht kommende Größe, die Präsentationszeit, in bestimmtem Verhältnisse steht zu der Relaxationszeit, wie auch zu der Reaktionszeit. Auch darauf habe ich schon früher hingewiesen. —

Wenn man alle die Tatsachen, die auf den letzten Seiten mitgeteilt sind, und die Folgerungen, die ich aus ihnen gezogen habe, in Betracht zieht, so ist es nicht schwer, für einen gegebenen Fall intermittierender Reizung die Größe der Reaktionszeit bei einer bestimmten Konstellation der Versuchsbedingungen vorauszusehen, falls man nur die Präsentationszeit, die Reaktionszeit und die Relaxationszeit bei kontinuierlicher Reizung kennt, und wenn man weiß, bei welchem Verhältnisse der Ruhepausen zu den Reizzeiten die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung anfängt länger zu dauern als die Reaktionszeit bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Auch kann es nach meinen Beobachtungen in keiner Hinsicht mehr wundernehmen, daß Wachtel, Jost und Noll bei ihren Versuchsanordnungen nach 2—4 Stunden „schon“ Krümmungen an ihren Versuchspflanzen bei intermittierender Reizung beobachtet haben. Aus der Verlängerung der Reaktionszeit gegenüber der kontinuierlichen Reizung läßt sich ersehen, daß bei ihrer Versuchsanordnung das Verhältnis der Ruhepausen zu den Reizzeiten schon ziemlich ungünstig für die letzteren gewesen ist, und daß die Ruhepausen sich schon ziemlich der Relaxationszeit genähert hatten. Das geht ja auch aus ihren Angaben, wenigstens denen Nolls und Josts, deutlich hervor.

Abschnitt XIV.

Die gegenseitige Beeinflussung zweier geotropischer Reizungen.

Die Methoden, mit denen ich in dieser Arbeit hauptsächlich gearbeitet habe, liefen im wesentlichen darauf hinaus, Pflanzen auf entgegengesetzten Seiten mit gleicher oder auch mit ungleicher Intensität geotropisch zu reizen. Ich zeigte, daß eine Krümmung völlig unterbleibt, wenn man eine Pflanze bei nicht zu langer Dauer der Einzelreizungen intermittierend gleich lange auf entgegengesetzten Seiten geotropisch reizt. Diese Tatsache gab noch zu einigen Fragestellungen Anlaß, die z. T. wenigstens einer experi-

mentellen Behandlung zugänglich waren. Vor allem nämlich war zu untersuchen, welche Glieder des Reizvorganges bei der Reizung opponierter Seiten so beeinflußt werden, daß eine Krümmung in dem einen oder in dem anderen Sinne unterbleibt. Sodann war die Frage zu beantworten, ob nur Reizungen auf genau entgegengesetzten Seiten sich so beeinflussen, daß eine Krümmung ausbleibt, oder ob auch andere Reizungen dies tun, etwa solche, die unter einem rechten Winkel an der Pflanze erteilt werden.

Ich werde mich zunächst zu einer Diskussion der ersten Frage. Ich gehe aus von zwei geotropischen Reizungen gleicher Dauer, die an einem parallelotropen Organe nacheinander auf genau entgegengesetzten Seiten erfolgen und zwar in ein und demselben Ablenkungswinkel. Während die Reizungen nur wenig länger als die Präsentationszeit, etwa 6—10 Minuten, so unterbleibt z. B. an den Epikotylen von *Vicia Faba* jede Krümmung, wenn die Pflanze nach Beendigung der zweiten Reizung auf dem Klinostaten gedreht wird. Dauern sie dagegen viel länger als die Präsentationszeit, etwa 30 bis 60 Minuten, so beginnt bei der Drehung auf dem Klinostaten die der ersten Reizung entsprechende Krümmung, schreitet aber längst nicht so weit fort wie bei alleiniger Reizung dieser Seite, sondern wird schon nach kurzer Zeit wieder ausgeglichen, worauf eine annähernd ebenso große Krümmung nach der Gegenseite (entsprechend der zweiten Reizung) eintritt. Aus diesen Beobachtungen, wie sie ähnlich auch schon Czapek, F. Darwin und Miß Pertz gemacht haben, geht hervor: erstens, daß die erste Reaktion durch die zweite Reizung dann völlig gehemmt wird, wenn die erste Reizung kurze Zeit dauert, daß sie nur teilweise gehemmt wird, wenn sie länger dauert, wobei die Hemmung sich umso später bemerkbar macht, je länger die erste Reizung währt; zweitens daß die zweite Induktion durch die erste nicht hemmend beeinflußt wird, denn sonst wäre es nicht möglich, daß sie die erste Reaktion ganz verhindern könnte; drittens, daß die erste Induktion die der zweiten entsprechende Reaktion ganz oder teilweise hemmt, und zwar umso vollständiger, je kürzer die Reizung währt; und viertens, daß eine gewisse Zeit verstreichen muß, bis die zweite Reizung die erste Induktion hemmend beeinflussen kann, denn im andern Falle würde ja bei einer Reizung von 30—60 Minuten Dauer keine Krümmung zustande kommen können.

Die Reizungen könnten einander nun beeinflussen in den Perzeptionsvorgängen, in den Reizleitungsvorgängen, in den Reaktions-

vorgängen oder auch in den Übergangsgliedern zwischen diesen Teilprozessen des Reizvorganges. Mit Sicherheit läßt sich nur soviel sagen, daß eine zweite geotropische Induktion nicht die Perzeption bei der ersten Reizung hemmend beeinflussen kann; denn sie beginnt ja erst, nachdem die erste Reizung schon vollzogen ist. Außerdem wissen wir aus meinen Versuchen, daß selbst eine äußerst kurze Einwirkung des Schwerereizes schon perzipiert wird. Ebensowenig aber kann die erste Reizung die zweite Perzeption hemmend beeinflussen, denn es wäre bei dieser Annahme nicht zu verstehen, warum die zweite Erregung die erste Reaktion völlig hemmen kann¹⁾. Das wäre in diesem Falle nur möglich, wenn unter dem Einflusse der ersten Induktion die zweite überhaupt gänzlich anders verlief, sodaß also eine ganz andere Erregung bei der zweiten Perzeption veranlaßt würde. Etwas dergartiges ist aber ausgeschlossen, da ja die zweite Perzeption sofort eine Krümmung zur Folge hat, wenn die erste Reizung lange genug gedauert hat, um sich auch ihrerseits durch eine Krümmung bemerkbar zu machen. Also muß die beobachtete Hemmung in einem anderen Teile des Reizvorganges gesucht werden. Pfeffer hat kürzlich (904, zB. p. 361, 555, 568) darauf hingewiesen, daß es beim Gegeneinanderwirken von Induktionen wohl vielfach nicht bis zu einem Gegeneinanderarbeiten der Reaktionen komme, sondern daß eine Hemmung wohl schon in den sensorischen Prozessen eintrete. In der Tat konnte ich dies ja für die allseits haptotropischen Ranken mit Sicherheit folgern (vergl. 903, p. 625ff.). Ob es sich bei den geotropischen Reizungen ebenso verhält, läßt sich ohne sehr eingehende Kenntnis des Wachstumsvorgänge bei der Krümmung nicht sicher entscheiden. Die Tatsache, daß eine geraume Zeit verstreichen muß, bis der perzipierte Reiz seine hemmende Wirkung geltend macht, ist selbstverständlich nicht zugunsten des Schlusses zu verwerten, daß die Hemmung durch Gegeneinanderwirken der Reaktionen erfolgen müsse. Daß die Hemmung in der Tat nicht allein in dem Antagonismus der Reaktionen zu suchen ist, sondern schon in früheren Teilen des Reizvorganges vor sich gehen muß, läßt sich aus einigen Versuchen von mir entnehmen. Ich habe in Abschnitt II gezeigt, daß die Krüm-

1) Es ist also nicht wohl möglich, aus den Versuchen, wie Czapek es tut, zu folgern (895b, p. 349), daß bei zwei aufeinander folgenden, im entgegengesetzten Sinne erteilten, gleichartigen Induktionen eine Hemmung der zweiten Reaktion niemals vorkomme.

mungen ganz gleich intensiv werden, wenn ich Pflanzen gleiche Zeiten lang in der Lage -45° und in der Lage $\pm 0^{\circ}$ geotropisch reize. Würde nun die Hemmung der Induktionen allein in den Reaktionen zu suchen sein, so müßte jede Krümmung ausbleiben, wenn ich eine Pflanze auf entgegengesetzten Seiten abwechselnd in den Stellungen $\pm 0^{\circ}$ und -45° intermittierend reize. Das ist aber wie ich gezeigt habe, durchaus nicht der Fall. In welchem früheren Gliede des Reizvorganges die Hemmung erfolgt, das läßt sich aber aus dieser Tatsache nicht ersehen. Andere, vielleicht noch lehrreichere Versuche werde ich im folgenden mitteilen. Ehe ich über sie berichte, möchte ich nur noch darauf hinweisen, daß die aufeinander folgenden Reizungen, abgesehen von der Hemmung der auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge, sich gegenseitig nicht weiter zu beeinflussen scheinen. Jedenfalls „ermüdet“ die erste Reizung die Pflanze nicht so, daß die zweite Reizung von entgegengesetzter Seite schwächer ausfällt. Die periodischen Hin- und Herkrümmungen, die F. Darwin bei intermittierender Reizung beobachtet hat, sprechen dafür, daß dies auch für die dritte, vierte u. s. f. Reizung gilt. Meine Ausführungen bleiben auch bestehen, wenn die entgegengesetzten Reizungen ungleich sind, sei es nun, daß der Schwerereiz verschieden lang oder unter verschiedenen Winkeln einwirkt: eine Hemmung der Krümmung tritt stets in dem Maße ein, wie der eine Reiz stärker ist als der andere. Selbstverständlich ist bei der Beurteilung des Ortes der Hemmung schon deshalb stets große Vorsicht geboten, weil die Möglichkeit besteht, daß die Hemmung in sehr verschiedenen Teilen des Reizvorganges eintritt, vielleicht sowohl im sensorischen, wie auch im duktorischen oder motorischen Teile, je nach der Zeitdauer der antagonistischen Einzelreizungen.

Daß die Hemmung vielfach nicht erst in den geotropischen Reaktionsvorgängen zu suchen ist, dafür sprechen auch meine Versuche über die Wirkung von Reizungen, die nicht genau auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze vorgenommen werden. Solche Versuche habe ich mit den Epikotylen von *Vicia Faba* und mit den Hypokotylen von *Helianthus annuus* ausgeführt. Die Pflanzen wurden in der Verlängerung der horizontalen Achse an meinem intermittierenden Klinostaten angebracht, also in der Weise, daß sie um ihre Längsachse rotierten. Durch Verstellung der „Stellungsscheiben“ gegeneinander war es leicht, die Reizungen nicht nur auf genau entgegengesetzten Seiten der Pflanzen, sondern auch recht-

winklig, sowie überhaupt in jedem beliebigen Winkel zueinander zu erteilen. Der Winkel, um den sich die Angriffsrichtungen der Schwerewirkung an der Pflanze unterscheiden, will ich als den Differenzwinkel der Reizungen bezeichnen. Die Krümmung trat bei allen meinen Versuchen stets mit großer Annäherung in der Richtung der Verlängerung der Halbierenden des Winkels über dessen Scheitel hinaus ein, mochte der Winkel nun klein sein, oder 90° oder bedeutend mehr Grade betragen, vorausgesetzt nur, daß eine gewisse maximale Größe nicht überschritten wurde. Die Dauer der Einzelreizungen, die meist kürzer als die Präsentationszeit gewählt wurde, hatte auf den Erfolg keinen erkennbaren Einfluß. Es bot sich hier eine gute Gelegenheit, meine Untersuchungen über die geotropische Unterschiedsempfindlichkeit zu vervollständigen. Es mußte nämlich die Frage aufgeworfen werden: Um welchen Betrag muß der Differenzwinkel der beiden Reizungen von 180° verschieden sein, damit die geotropische Krümmung nicht mehr ganz ausbleibt? Nach meinen früheren Beobachtungen über die geotropische Empfindlichkeit war in Verbindung mit den Ergebnissen der eben mitgeteilten Versuche von vornherein anzunehmen, daß dieser Betrag sehr klein sein werde. Es ist mir in der Tat nicht gelungen, ihn mit dem älteren Modelle meines intermittierenden Klinostaten exakt zu bestimmen. Ich erhielt nämlich auch dann noch ausgesprochene geotropische Krümmungen, wenn der Differenzwinkel nur um 5° von 180° abwich. Auch diese Krümmungen erfolgten in der Verlängerung der Halbierenden des Differenzwinkels, also mit großer Annäherung rechtwinklig zu den beiden Reizrichtungen. Bei *Helianthus* wichen einige Hypokotyle infolge von Nutationen immer etwas von dieser Richtung ab. Daß mit dieser Differenz um 5° noch längst nicht der Grenzwert erreicht wird, bei dem die entgegengerichteten Reizungen keine geotropische Krümmung mehr zur Folge haben, ist daraus zu ersehen, daß bei diesen Versuchen die Krümmung immer noch verhältnismäßig sehr schnell beginnt (bei *Helianthus* etwa nach $1\frac{1}{2}$ Stunden, bei *Vicia* nach $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden) und noch eine ziemlich große Intensität annimmt. Immerhin bleibt die Größe der Krümmung hinter derjenigen zurück, die man bei einem Differenzwinkel von 10 oder 15° erhält.

Man sieht aus diesen Versuchen, daß eine geotropische Krümmung schon dann ausgelöst wird, wenn der Differenzwinkel in der einen oder in der anderen Richtung auch nur um einen geringen

Betrag von 180° abweicht. Ob die minimale Differenz, die zur Hervorrufung einer Krümmung nötig ist, ebenso klein ist, wenn man die Reizung in der optimalen Reizlage vornimmt, wie wenn man die Reizung unter irgend einem andern Ablenkungswinkel aus der Ruhelage (durch Befestigung der Pflanzen in der Verlängerung der schräg gestellten Klinostatenachse) erteilt, habe ich nicht weiter untersucht.

Der Erfolg meiner Versuche läßt sich, wie leicht zu sehen ist, keinesfalls mit der Annahme erklären, daß die Krümmung die Folge der gegeneinander wirkenden Reaktionen sei. Er wird nur verständlich, wenn man annimmt, daß die Reizungen schon, ehe es zur Auslösung der Krümmung kommt, miteinander im sensorischen oder duktorischen Teile des Reizprozesses in irgend welcher Weise verglichen werden. Alles spricht dafür, daß beim Gegeneinanderwirken zweier geotropischer Reizungen ein einheitlicher Reizzustand geschaffen wird, der dann seinerseits die Qualität und Quantität der eintretenden Reaktion zu bestimmen hat. Diese schon an anderer Stelle ausgesprochene Vermutung (vergl. Fitting 903, p. 628) hat durch die mitgeteilten Versuche eine neue Stütze erhalten. Die Annahme eines solchen einheitlichen Reizzustandes schließt selbstverständlich nicht aus, daß bei quantitativer Verschiedenheit der Reizungen ein allerdings durch die Unterschiedsempfindlichkeit begrenzter Vergleich zwischen diesen Reizungen bewirkt wirkt.

Ob die mitgeteilten Beobachtungen nur für den Geotropismus Gültigkeit haben, oder auch für andere Tropismen, etwa den Heliotropismus, läßt sich ohne eingehende Versuche nicht entscheiden. Vor Analogieschlüssen kann nicht genügend gewarnt werden. Zu prüfen wäre auch noch, was es für einen Erfolg hat, wenn man eine Pflanze geotropisch gleiche Zeiten lang und unter demselben Ablenkungswinkel auf genau entgegengesetzten Seiten und außerdem mit gleicher Intensität von einer Seite her rechtwinklig zu der ersten und zweiten Reizrichtung reizt. Auch für solche Versuche würde sich mein intermittierender Klinostat mit einer kleinen Abänderung eignen.

Abschnitt XV.

Weitere Diskussion der Tatsachen.

Das Verdienst, zum ersten Male mit aller Schärfe und ganz allgemein die Reizerscheinungen als Auslösungsvorgänge erkannt zu haben, gebührt bekanntlich Pfeffer. Er hat auch schon sachgemäß erkannt, daß es einmal solche Reizvorgänge gibt, bei denen die Disproportionalität zwischen Reizanlaß und Reaktion sehr groß ist, so daß der Reizanlaß schon nach Überschreitung der Schwelle die denkbar größte Aktion auslöst, sodann solche, bei denen die Reaktionsgröße in höherem Grade von der Intensität des Reizanlasses, der Zeitdauer seiner Einwirkung und von seiner Angriffsrichtung abhängig ist. Um im einzelnen einen Einblick zu gewinnen in das Wesen jedes der so mannigfaltigen Reizvorgänge, ist aber eine möglichst eingehende Analyse derselben durchaus erforderlich. Auch werden wir nur dann den Versuch machen können, zu beurteilen, wie der Perzeptionsprozeß verläuft, in welchem Verhältnisse der äußere Reizanlaß zur Perception und zum ganzen Ablaufe des Reizvorganges steht, wenn wir durch exakte Versuche in alle Teile des Reizvorganges und in ihre Beziehungen zu einander eine möglichst tiefe Einsicht gewonnen haben. Ich habe in meiner Arbeit den Versuch gemacht, den geotropischen Reizprozeß nach verschiedenen Richtungen weiter zu analysieren, als es in den bisherigen Arbeiten geschehen war. Es erübrigt nun, noch einige Folgerungen aus den Ergebnissen zu ziehen.

Die erste Frage, die eine Behandlung durch exakte Versuche dringend erforderte, war die nach der optimalen Reizlage. Ich habe nachgewiesen, daß bei sehr zahlreichen parallelotropen Pflanzen verschiedener morphologischer und systematischer Dignität ohne jede Ausnahme die Horizontale die optimale Reizlage ist und daß die Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage bei ein und derselben Reizdauer sich annähernd verhalten wie die Sinus dieser Winkel. Zweifellos besteht weiterhin zunächst die Möglichkeit, daß vielleicht noch einmal eine Ausnahme gefunden wird, da ja bei der Natur der geotropischen Erscheinungen jede beliebige Disproportionalität zwischen Reizanlaß und Erfolg bestehen könnte. Gleichwohl wird man nach meinen Beobachtungen schon jetzt die Frage aufwerfen müssen, ob nicht bei den parallelotropen Organen die strenge Abhängigkeit der Reaktionsintensität von der

Größe des Ablenkungswinkels aus der normalen oder der inversen Ruhelage als eine notwendige Folge des Wesens der geotropischen Reizerscheinungen angesehen werden muß. Ob diese Vermutung richtig ist, werden künftige Untersuchungen zu entscheiden haben.

Auch wird man sich fragen müssen, wie es kommt, daß die Erregungen annähernd den Sinuswerten der Winkel entsprechen. Sachs, der seinerzeit schon, freilich ohne die nötigen experimentellen Grundlagen, diese Vermutung geäußert hatte, nahm eine einfache Annahme zu Hilfe. Er glaubte annehmen zu dürfen, „um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, daß es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Komponente der Schwere ist, welche hier als wirksam in Betracht kommt.“ Ich sehe nicht, wie diese Auffassung uns zu einer Einsicht helfen soll, da ja doch eine einfache Überlegung zeigt, daß die Schwere auf die Pflanze immer mit durchaus gleicher Intensität wirkt, in welcher Stellung zum Horizonte sie sich auch befinden mag, und daß also nicht nur eine Komponente bei der Auslösung des Reizzustandes in Betracht kommen kann. Schon diese Erwägungen weisen darauf hin, daß lediglich in den Beziehungen der Reizzustände, die in den verschiedenen Neigungswinkeln geschaffen werden, zu einander eine Erklärung für die mitgeteilte Erscheinung gesucht werden kann. Von vornherein gibt es da zwei Möglichkeiten, zwischen denen sich eine sichere Entscheidung zurzeit nicht treffen läßt: entweder sind die Reizzustände, die durch die Reizung in verschiedenen Ablenkungswinkeln bei gleicher Reizdauer ausgelöst werden, nur quantitativ verschieden oder sie sind auch qualitativ verschieden. Manches spricht dafür, daß das letztere der Fall ist. Wären sie nur quantitativ verschieden, so müßte man erwarten, daß bei genügend langer Fortsetzung der Reizung in einem kleinen Ablenkungswinkel endlich eine ebenso große Reaktion einträte wie in einem größeren Neigungswinkel, da ja bei genügend langer Reizdauer schließlich eine maximale, nicht weiter steigerungsfähige Intensität der Reaktion, die „Reaktionshöhe“ (vgl. p. 322), erzielt wird. Nun habe ich aber in Abschnitt VIII gezeigt, daß bei sehr langer Reizdauer die Reizzustände in verschiedenen Ablenkungswinkeln nicht gleich werden. Auch habe ich aus einer Reihe von Versuchen mit Epikotylen von *Vicia Faba* gesehen, daß bei noch so langer Reizung in kleinen Neigungswinkeln ($10-20^\circ$), wobei die Pflanzen natürlich an der Ausführung einer Krümmung gehindert wurden, schließlich niemals eine so große Nachwirkung eintritt, wie bei entsprechend

langer Reizung in der Horizontalen. Sind also, wie es nach diesen Beobachtungen scheint, die Reizzustände qualitativ verschieden, so würde eine schwache geotropische Krümmung bei geringer Ablenkung aus der Ruhelage nicht deshalb eintreten, weil der geschaffene Reizzustand quantitativ sehr klein ist, sondern deshalb, weil er sich qualitativ verhältnismäßig wenig von dem Reizzustande der Normallage unterscheidet, und würde also die Größe der geotropischen Aktion von der Intensität abhängen, mit der die qualitativ ungleichen Reizzustände durch Vergleichung mit dem Reizzustande der Normallage als verschieden empfunden werden. Freilich würden sich die vorhin mitgeteilten Tatsachen auch mit der Ansicht vertragen, daß die Reizzustände nur quantitativ verschieden sind und deshalb dauernd verschieden bleiben, weil die autotropen Ausgleichsvorgänge bei geringer Neigung stärker tätig sein könnten als bei größerer Ablenkung. Dies ist indessen wenig wahrscheinlich. Bei beiden Annahmen würde es im übrigen nur einem allgemeinen, für viele Reizerscheinungen gültigen Gesetze entsprechen, wenn die Unterschiedsempfindlichkeit mit der Größe des Ablenkungswinkels nicht gleichmäßig, sondern von der normalen Ruhelage an zunächst rasch, dann langsamer und langsamer bis zur Horizontalen wächst. Zudem muß betont werden, daß die Erregungen nicht völlig genau den Sinus der Ablenkungswinkel entsprechen. Es könnte auch sein, daß die Kurve mehr einer logarithmischen gleicht. In diesem Falle würden sich die Tatsachen noch besser dem Gesetze unterordnen. Ob die Erregungen sich nur beim Geotropismus oder auch bei den anderen Tropismen annähernd wie die Sinus der Neigungswinkel verhalten, läßt sich ohne besondere Beobachtungen nicht entscheiden. Solche wären namentlich von Interesse für den heliotropischen Reizvorgang, weil mit der Neigung der Pflanzen gegen die Lichtstrahlen ein Teil derselben durch Reflektion unwirksam werden dürfte. Auch wären Untersuchungen über die optimale heliotropische Reizlage sehr erwünscht. Die kurzen Mitteilungen von F. Darwin und Miß Pertz (903) sind nicht einwandfrei. Zu allen diesen Versuchen würden sich die in meiner Arbeit beschriebenen Methoden mit Vorteil verwenden lassen.

Des weiteren habe ich versucht, mir in die Größe der geotropischen Empfindlichkeit eine Einsicht zu verschaffen. Zur Beurteilung der Größe der Empfindlichkeit gegen einen Reizanlaß muß man unterrichtet sein erstens über die minimale Reizgröße,

die eben noch eine bemerkbare Empfindung auslöst, die Reizschwelle, zweitens über die minimale Zeit, die zur Perzeption des Reizes nötig ist, die Perzeptionszeit oder die Zeitschwelle des Reizes, und drittens über die Unterschiedsempfindlichkeiten. Und zwar hat man bei den Tropismen drei Arten von Unterschiedsempfindlichkeiten zu unterscheiden: einmal nämlich die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Intensitäten des Reizes, die sog. Unterschiedsschwelle für den Reiz, sodann die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedene Reizdauer bei ein und demselben Ablenkungswinkel aus der Ruhelage, die „zeitliche Unterschiedsschwelle“, schließlich auch die Unterschiedsempfindlichkeit für die verschiedenen Winkel, unter denen ein Reizanlaß von bestimmter Dauer einwirkt, „die Richtungsunterschiedsschwelle“. Von diesen Unterschiedsschwellen wurde bisher nur die erste für eine Anzahl von Reizanlässen bestimmt. Für den Schwerereiz läßt sie sich vorläufig wegen methodischer Schwierigkeiten nicht ermitteln. Über die Reizschwelle des Schwerereizes liegen Angaben von Czapek vor. Die übrigen Unterschiedsschwellen waren bisher nicht ermittelt worden. Wenn man alle meine Versuche in dieser Richtung überblickt, so scheint mir ihr Hauptergebnis der Nachweis, daß die Empfindlichkeit sowie die Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanzen für den Schwerereiz außerordentlich groß ist, weit größer, als man nach den bisherigen Beobachtungen vermuten konnte, und daß sie nicht hinter derjenigen für den Lichtreiz zurücksteht. Ein weiteres Ergebnis meiner Versuche besteht in dem Nachweise, daß die geotropische Krümmung der Pflanzen entsprechend der großen Unterschiedsempfindlichkeit überaus innig von der Intensität, von der Angriffsrichtung und von der Zeitdauer des Reizanlasses abhängig ist, und daß schon äußerst kleine Änderungen in der Größe des Ablenkungswinkels und in der Zeitdauer der Reizwirkung die Erregung und die Reaktion wesentlich verändern. Daraus aber ist zu ersehen, daß der Reizanlaß nicht nur die Qualitäten der Erregung und der Reaktion, sondern auch je nach seiner Größe, seiner Angriffsrichtung und seiner Zeitdauer die Intensitäten der Erregung und der Reaktion genau bestimmt. Dabei bleibt es vorläufig gänzlich unmöglich, festzustellen, ob und in welcher Weise die Schwereenergie in den Ablauf des Reizvorganges eingreift.

Meine Beobachtungen lehren ferner, daß sich die Schwerewirkung schon bei äußerst kurzer Dauer und bei sehr geringer

Ablenkung (um $1\frac{1}{2}$ — 1°) aus der Ruhelage durch eine Erregung geltend macht. Es wird also jeder Windstoß, der auch nur für ganz kurze Zeit einen Pflanzenteil um einen kleinen Betrag aus der normalen Ruhelage ablenkt, den Reizzustand des Organes verändern müssen: Die Pflanzen sind, soweit sie vom Winde bewegt werden, fortwährenden Änderungen ihres Reizzustandes unterworfen. Freilich bleibt es zunächst unentschieden, ob es erlaubt ist, aus meinen Versuchen einen solchen Schluß auf alle Pflanzenteile zu ziehen, ob also auch verholzte Zweige der Bäume, die erfahrungsgemäß geotropisch reagieren können, und die Blätter ihren Reizzustand verändern, wenn sie für einen kurzen Augenblick vom Winde aus ihrer Ruhelage abgelenkt werden. Das Verhalten der Grasknoten macht diese Annahme immerhin recht wahrscheinlich. Diese hohe Empfindlichkeit für den Schwerereiz, die in der Reaktion auf eine kontinuierliche Schwerkraftwirkung nicht ihren Ausdruck findet, dürfte, wie die Empfindlichkeit überhaupt, in den Eigenschaften des Plasmas tief begründet sein.

Selbstverständlich wäre es für die Pflanze eine unnötige Kraftverschwendung und deshalb nicht zweckmäßig, wenn sie auf eine jede geringe Änderung des Gleichgewichtszustandes, wie sie etwa durch einen Windstoß bedingt wird, mit einer Reizkrümmung antworten würde. Es ist also vom Standpunkte der Zweckmäßigkeit, von dem aus die hohe Empfindlichkeit für den Schwerereiz nicht verständlich ist, wohl begreiflich, daß die Pflanze sich darauf eingerichtet hat, erst nach einer gewissen Dauer der Ablenkung aus der Ruhelage, der Präsentationszeit, durch eine Krümmung in die alte Lage zurückzustreben. Die Reaktion auf eine kleine Erregung wird dadurch verhütet, daß im Verhältnis zur Perzeptionszeit des Reizes sehr lange Zeit dazu nötig ist, bis der Reaktionsvorgang sichtbar wird. Infolgedessen können kleine Erregungen innerhalb dieser sogenannten Reaktionszeit wieder völlig ausklingen. Die Präsentationszeit also hat mit der Perzeptionszeit gar nichts zu tun. Ihr Wesen beruht in dem Antagonismus zwischen Reaktions- und Relaxationsvorgängen.

Diese eben entwickelte Auffassung über das Verhältnis der geotropischen Empfindlichkeit zu der Reaktionsfähigkeit: das in den Eigenschaften des Plasmas begründete hohe Empfindungsvermögen für eine minimal kurze Einwirkungszeit des Reizanlasses, dagegen eine sehr lange Reaktionszeit (und von ihr abhängig eine mehr oder weniger lange Präsentationszeit), vielleicht entstanden zu denken als An-

passung, um unnütze Krümmungen nach vorübergehenden Änderungen des Gleichgewichtszustandes zu vermeiden oder weil eine schnellere Ausführung der Reaktion für die Pflanze nicht nötig ist, dürfte beim weiteren Studium der verschiedensten Reizerscheinungen von heuristischem Werte sein. Für die heliotropischen Reizvorgänge wurde schon von Pfeffer (904, p. 621) durch Versuche mit intermittierender Reizung nachgewiesen, daß die Perzeptionszeit für den Lichtreiz minimal ist. Zukünftige Forschung wird wohl ganz allgemein mit Hilfe der intermittierenden Reizung lehren, daß die Schnelligkeit des Eintrittes der Reaktion und die Größe der Präsentationszeit durchaus kein Maß sein kann zur Beurteilung der Größe der Empfindlichkeiten gegen die Reizanlässe, wie heute noch fast überall angenommen wird. Sie wird dann wohl zeigen, wie eine bei Pflanzen und Tieren in den Eigenschaften des Plasmas begründete hohe Empfindlichkeit (Labilität) für die verschiedensten Reizanlässe (Einflüsse) von den Organismen benutzt wurde, um als Anpassungserscheinungen Reizreaktionen auszubilden, die je nach den Bedürfnissen mit größerer oder geringerer Schnelligkeit nach der Reizung beginnen und ablaufen. Und erst diese Auffassung von der Unabhängigkeit des Reaktionsvermögens von dem Empfindungsvermögen wird uns die nötigen Grundlagen zur Erforschung der Perzeptionsvorgänge in die Hände geben.

Aus allen meinen Erfahrungen über die geotropische Empfindlichkeit ergibt sich für die Zukunft die praktische Folgerung, daß man bei geotropischen Versuchen mit den Versuchspflanzen sehr behutsam umgehen und vor dem Versuchsbeginne jede Ablenkung aus der Ruhelage nach Möglichkeit vermeiden muß, falls man nicht Störungen gewärtigen will. Ferner ist es bei Klinostatenversuchen äußerst wichtig, daß man die Achse so genau wie irgend möglich horizontal stellt und sie möglichst genau zentriert, wenn man die geotropischen Krümmungen gänzlich ausschließen will.

Ob ähnlich enge Beziehungen auch bei den übrigen Tropismen zwischen den Reizanlässen und den tropistischen Erregungen und Reaktionen bestehen, läßt sich vorläufig nicht beurteilen, da andere Reizerscheinungen bisher nicht entsprechend weit analysiert worden sind. Sehr interessant und wichtig wären eingehende Versuche über das Ausklingen der heliotropischen Reaktion (bzw. Erregungen). Die Relaxationszeit scheint hier weit größer zu sein als beim Geotropismus. —

Des weiteren konnte ich auch die Klinostatenfrage durch exakte Versuche lösen. Aus ihnen ist nun wohl endgültig zu ersehen, daß Sachs mit seiner Auffassung dieses Problems Recht hatte. Und zwar gilt seine Auffassung für alle denkbaren Umdrehungsgeschwindigkeiten. Daraus ist aber der notwendige Schluß abzuleiten, daß auch die dorsiventralen Organe am Klinostaten durch den Schwerereiz gereizt werden und daß geotropische Krümmungen bei der Rotation möglich sind. Der Klinostat in seiner gewöhnlichen Anwendung taugt also nicht dazu, die Wirkung der Schwerkraft bei dorsiventralen Organen auszuschließen. Jedoch wird im einzelnen Falle nicht immer leicht zu entscheiden sein, was als geotropische Krümmung zu deuten ist. Eine solche Krümmung wird zB. dann möglich sein, wenn die verschiedenen Seiten eines dorsiventralen Organes nicht in gleicher Weise empfindlich sind, oder wenn bei einseitig ausgebildetem Reaktionsvermögen nicht wie bei den Ranken die Reizung der Gegenseite diese Reaktion völlig zu hemmen vermag. Ob eine geotropische Krümmung vorliegt oder eine lediglich auf Innenbedingungen zurückzuführende epi- oder hyponastische oder schließlich eine geonastische Reaktion, hervorgerufen durch die Aufhebung der einseitigen Schwerewirkung, das kann nur durch eingehende Versuche festgestellt werden. Ich sehe keine Veranlassung, darauf hier näher einzugehen, da kürzlich Pfeffer (904, p. 568ff.) diese Frage schon eingehend beleuchtet hat.

Meine Beobachtungen über die Perzeptionszeit des Schwereizes, über die Schwerewirkung am Klinostaten bei Schrägstellung der Achse, über die Unterschiedsempfindlichkeiten für die verschiedene Zeitdauer der Reizungen und für verschiedene Ablenkungswinkel, über das Verhalten der Pflanzen bei sehr schneller Rotation an der schräg gestellten Klinostatenachse, wobei neben der Schwerewirkung auch die Zentrifugalkraftwirkung zur Geltung kam, über die Wirkung der intermittierenden Reizung, schließlich auch die über die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung und über die Präsentationszeit, zeigen, daß die Ansammlung der Stärkekörnchen auf den „empfindlichen Hautschichten“ für eine in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgende Geoperzeption nicht nötig ist. Bei vielen dieser Versuche, in denen ich eine geotropische Krümmung erhielt, beobachtete ich nämlich nach Ablauf der Präsentationszeit keine Ansammlung der Stärkekörnchen an einer der entsprechenden Hautschichten, teils wohl deshalb, weil die Rotation viel zu

schnell erfolgte, teils deshalb, weil die bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse kombinierten Winkel, die noch eine Krümmung zur Folge haben, viel zu wenig differieren, teils aus beiden Gründen, teils deshalb — bei intermittierender Reizung —, weil die Dauer der Einzelreizungen viel zu kurz war, um eine Wanderung der Stärkekörnchen auf die Seitenwand zu gestatten, und die Ruhepausen zu lang, um den Beginn einer solchen Wanderung nicht wieder rückgängig zu machen. Natürlich wurden bei diesen Untersuchungen sofort nach Unterbrechung der Versuche Längsschnitte angefertigt und betrachtet, da man sonst durch nachträgliche Verlagerung der Körnchen Täuschungen verfallen kann. Übrigens erhielt schon Jost (902, p. 176) bei Rotationsversuchen mit kleinen Zentrifugalkräften (0,02—0,03 g) an Linsenwurzeln und *Panicumkoleoptilen* „die schönsten Krümmungen“, „obwohl die mikroskopische Untersuchung ausnahmslos die Stärke in solchen Objekten gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilt zeigte, nicht anders, als wenn die Pflanzen am Klinostat gedreht worden wären.“

Einige meiner Versuche lehren ferner aufs augenscheinlichste, daß die Geoperzeption auch durch die Ansammlung der Stärkekörnchen in keiner Weise intensiver wird als ohne eine solche Ansammlung. Als ich intermittierend geotropisch reizte, trat die geotropische Krümmung auch dann noch ebenso oder fast ebenso zeitig ein wie bei der kontinuierlichen Reizung, wenn sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten wie 5 : 1 verhielten und die Dauer der Einzelreizungen so kurz gewählt wurde, daß die Stärkekörnchen nicht auf die Seitenwände überwandern konnten. Wenn Haberlandt Recht hätte mit folgenden Sätzen (903, p. 489): „In dem Momente, als das orthotrope Organ, Stengel oder Wurzel, horizontal gelegt wird, beginnt mit dem einseitigen Druck der Stärkekörner die Perzeption. Der anfänglich ganz schwache Reiz wird immer stärker, je mehr Stärkekörner von den Querwänden auf die Längswände hinüber wandern. Sind alle Stärkekörner auf den Längswänden angesammelt, so ist die Reizung am stärksten, sie hat aber in diesem Zeitpunkte die Reizschwelle für den Reaktionsvorgang noch nicht erreicht. Die Stärkekörner müssen noch eine Zeit lang auf die Plasmahaut drücken, resp. in diese einsinken¹⁾, bis

1) Diese Worte sämtlich von mir gesperrt!

die dadurch erzielten Deformationen so groß geworden sind, daß die Reizkrümmung ausgelöst wird“, so müßte doch offenbar in allen diesen Versuchen die Krümmung sehr viel später eintreten als nach kontinuierlicher Reizung.

Ist aber, wie meine Beobachtungen lehren, die Ansammlung der Stärkekörner für die Geoperzeption und für die Einleitung der Reaktion bedeutungslos, so ist natürlich auch ihre Beweglichkeit dafür ohne Bedeutung. Daß die spezifisch schwereren Stärkekörner sich in dünnflüssigem Plasma an den Zellwänden sammeln, ist nur eine mechanische Notwendigkeit. Warum in den stärkehaltigen Zellen das Plasma so dünnflüssig ist, wissen wir nicht, ebensowenig, ob nur in diesen Zellen das Plasma sich durch besondere Dünflüssigkeit auszeichnet, da ja eben in den anderen Zellen die zur Beurteilung nötigen schwereren Körperchen fehlen!

Selbstverständlich darf man in allen diesen Versuchen keinen Beweis gegen die ganze Statolithenhypothese erblicken, da sie keine direkte Entscheidung darüber erlauben, ob nicht der Druck, bzw. die Druckrichtung der Stärkekörner für die Geoperzeption von Bedeutung ist¹⁾. Daß die Beweglichkeit der Stärkekörnchen nicht das wesentliche zu sein brauche für die Geoperzeption, sondern vielleicht nur die Verlegung der Druckrichtung, darauf haben ja die Begründer der Statolithenhypothese wiederholt ausdrücklich hingewiesen. Gleichwohl haben sie diese Möglichkeit bei der Fassung, die sie ihrer Hypothese gegeben haben (man vergleiche namentlich Haberlandt, 903, 904), wie mir scheint, nicht genügend berücksichtigt.

Der Nachweis, daß die Ansammlung und die Beweglichkeit der Stärkekörner für die Geoperzeption nicht wesentlich ist, hat nun eine Reihe wichtiger Konsequenzen. Erstens nämlich hat es künftighin keinen Zweck mehr, nach unbeweglichen Stärkekörnchen zu suchen, um die Hypothese zu widerlegen. Zweitens scheint es mir nunmehr völlig zwecklos und nicht der Sache ent-

1) Němec hat gelegentlich (901, p. 163) die Ansicht ausgesprochen, daß auch die Aufhebung des Druckes der Körnchen auf die untere Hautschicht von Bedeutung für die Geoperzeption sei. Doch kann diese Meinung nicht richtig sein: Ich erhielt bei meinen geotropischen Versuchen in der gleichen Zeit Krümmungen, mochte ich nun Pflanzen dazu verwenden, die in der Normallage verweilt hatten, oder solche, die ich so lange Zeit in die inverse Ruhelage gebracht hatte, bis die Stärkekörnchen von der unteren Wand weggewandert waren, oder solche, die einige Zeit bei 3—6 Minuten Umdrehungsgeschwindigkeit in gewöhnlicher Weise am Klinostaten rotiert und bei denen sich die Stärkekörner regellos im Zellinnern verteilt hatten.

sprechend, wenn man in Lehrbüchern und Spezialarbeiten immer wieder Abbildungen mit angesammelten Stärkekörnchen in den Zellen veröffentlicht, um damit ihre Bedeutung als Statolithen zu demonstrieren; denn die Ansammlung als solche beweist ja gar nichts für die Statolithennatur. Drittens versteht man nun nicht mehr, warum bei den höheren Pflanzen, wie die Vertreter der Statolithenhypothese es wollen, nur die Zellen in der Columella der Wurzelspitze und die in der Stärkescheide, also diejenigen, in denen große Stärkekörnchen vorhanden sind, nicht aber auch sämtliche andere Zellen, die unbewegliche Stärke oder keine Stärke enthalten, instande sein sollen, den Schwerereiz zu perzipieren und warum zum Verständnis der Geoperzeption erst die Stärkekörner herangezogen werden müssen; man versteht dies umso weniger, als nach Aussage der Verteidiger der Hypothese eine Geoperzeption bei manchen Pflanzen, nämlich da, wo Stärkekörner fehlen, durch andere schwerere oder auch leichtere Körperchen soll zustande kommen können¹⁾. Und viertens — und dies ist vielleicht die wichtigste Konsequenz! — ist nun ein exakter Nachweis der Richtigkeit der „Statolithentheorie“ aufs äußerste erschwert worden, wodurch diese „Theorie“ vorläufig mehr als je zuvor den Charakter einer geistreichen Hypothese erhält²⁾.

Selbstverständlich liegt es nahe und ist sogar recht wahrscheinlich, daß die weitgehende Übereinstimmung der Krümmungen, die unter dem Einflusse der Schwerkraft und unter demjenigen der Zentrifugalkraft zustande kommen, auf eine bei aller sonstigen großen Verschiedenheit der bei diesen Versuchen physikalisch wirkenden Kräfte gleiche Bedingung, nämlich eine Massene Wirkung, zurückgeführt werden muß. Fraglich ist es aber, ob das Plasma nur für so grobe Massen, wie zB. die Stärkekörnchen es sind, empfindlich ist, oder ob es nicht in viel feinerer Weise durch seine eigene Masse oder durch kleine spezifisch nur wenig schwerere, also viel leichtere Körnchen als die Stärkekörnchen es sind (die übrigens selbstverständlich bei der Reizung nicht ohne Bedeutung zu sein brauchen) oder durch den Druck des Zellsaftes in den Reizzustand versetzt werden kann. Mit dieser Frage steht und fällt aber die

1) Noch dazu, da die Lokalisation der Empfindlichkeit auf die Columella der Wurzelspitze durch keine Tatsache auch nur wahrscheinlich gemacht ist!

2) Nachträgliche Anmerkung. Ganz ähnlich hat sich jüngst Jost anlässlich eines Referates in der Botanischen Zeitung, Bd. 62, 1904, p. 277 über die Statolithenhypothese geäußert.

ganze Statolithenhypothese im Sinne Haberlands und Nömees; denn die Auffassung, die übrigens noch keineswegs bewiesen ist, daß die geotropischen Krümmungen auf einer Massenwirkung beruhen, ist so alt wie die Zentrifugalversuche und die Ansicht, daß eine Massenwirkung im Zellplasma das wesentliche bei der Auslösung sei, ist nicht durch die Statolithenhypothese angebahnt worden.

Wenn die Begründer der Statolithenhypothese bei dem Ausbau ihrer Hypothese die Möglichkeit, daß allein die Druckrichtung der Stärkekörner für die Geoperzeption in Betracht komme, eigentlich nur in Parenthese berücksichtigt haben, so hat das seinen guten Grund darin, daß sie annehmen, der Druck der Stärkekörnchen oder sonstiger Körperchen müsse auf die Hautschichten der Zellen ausgeübt werden, damit eine Geoperzeption stattfinden könne. Das Plasma als solches vermag die Verschiebung der Druckrichtung nicht wahrzunehmen, sondern nur die Hautschicht; denn sie ist das „Sinnesorgan“, die „Sinnesschicht“ der Zelle. Dieser Gedanke, der sich überhaupt bei vielen Physiologen heutzutage einer gewissen Beliebtheit zu erfreuen scheint, liegt offenbar ursprünglich der ganzen Statolithenhypothese zugrunde. Er hat offensichtlich auch in den neueren Arbeiten von Haberlandt (903, 904) den Gedankengang dieses Forschers stark beeinflusst und damit eine Fassung der Hypothese veranlaßt, die eine genügend weitgehende Berücksichtigung der bereits erwähnten Möglichkeit vermissen läßt. Das heißt aber doch Hypothesen auf Hypothesen bauen; denn daß die Hautschicht die Sinnesschicht ist, dafür ist bisher ein stichhaltiger Beweis nicht erbracht worden. Die Bewegungen und Strömungen des Plasmas in den Zellen sind als solcher nicht anzusehen, wie Noll (zB. 903b) meint. Und daß jemals ein Stärkekörnchen in Berührung mit dieser Hautschicht kommt, hat bisher auch niemand gesehen. Sicherlich hat die Hautschicht viele wichtige Funktionen: so zB. die Regulation des Wachstums der Zellmembranen und die Entscheidung über den Turgor der Zelle, und damit einen wichtigen Einfluß auf viele Reizreaktionen; und ebenso sicher ist es, daß sie von vielen Reizanlässen zuerst getroffen wird. Daß aber auch das Innenplasma gereizt werden kann, scheint mir schon daraus hervorzugehen, daß ja doch das ganze Zellenleben in Abhängigkeit von der Außenwelt aus einem harmonischen Zusammenwirken sehr vieler solcher Teile besteht, die sicher niemals mit der Hautschicht direkt in Berührung kommen. Über die Vorgänge im Plasma wissen wir zu-

nächst doch nichts und so können wir denn auch nicht überschauen, welche Verschiebungen bei der Plasmabewegung statthaben, und ob nicht auch das bewegte Plasma, etwa durch die Veränderung der Druckrichtung in ihm fortgeschleppter Stärkekörnchen, den Schwerereiz erfolgreich zu perzipieren vermag und damit den Anstoß geben kann zu einer Orientierungsbewegung der ganzen Pflanze. Denn wir haben bisher keinen Beweis dafür, daß bei den Bewegungen des Plasmas die Plasmateilchen ganz wirr und regellos durcheinander gewirbelt werden. Es schien mir nicht unzweckmäßig, darauf noch einmal ausdrücklich hinzuweisen, obwohl schon Pfeffer sich kürzlich in ähnlichem Sinne gegen die alleinige Befähigung der Hautschicht zur Reizperzeption ausgesprochen hat (904, p. 636). —

Nachdem in meiner Arbeit die parallelotropen Organe mit meinen Untersuchungsmethoden in den beabsichtigten Richtungen näher analysiert worden sind, würde sich nun die Notwendigkeit ergeben, mit gleichen und anderen Methoden auch die radiär-plagiotropen und die dorsiventral-plagiotropen Organe genauer zu untersuchen. Dabei müßten auch die auf dem Klinostaten an ihnen sich einstellenden Krümmungen einer eingehenden Analyse unterzogen werden. Vielleicht wird es dabei möglich sein, die Richtungsursachen der plagiotropen Organe näher festzustellen, als es bisher geschehen ist, bekanntlich ein Problem, dessen weitere Lösung äußerst wünschenswert wäre. Ich glaube, daß sich mein intermittierender Apparat und meine Methode der Klinostatendrehung mit schräg gestellter Achse bei diesen Fragen als brauchbar erweisen wird. Ich beabsichtige, Studien in dieser Richtung zu machen, und hoffe, später einmal über deren Ergebnisse berichten zu können. Auch wird es voraussichtlich keine Schwierigkeiten machen, mit meinen Methoden den Einfluß der Außenbedingungen auf die geotropische Empfindlichkeit näher zu untersuchen.

Abschnitt XVI.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

IX.

Es ist zurzeit unmöglich, festzustellen, wie lange Zeit es dauert, bis eine geotropische Erregung wieder völlig ausgeklungen ist. Der Ablauf der autotropischen Ausgleichsbewegung gibt nur das Verlöschen der geotropischen Reaktion an.

Die Dauer der Zeitintervalle, mit denen Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit aufeinander folgen müssen, damit durch ihre Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt, nenne ich die Relaxationszeit. Das Verhältnis der Relaxationszeit zur Dauer der Einzelreizungen bleibt unverändert, wenn die Einzelexpositionen kürzer sind als die Präsentationszeit. Es beträgt für die optimale Reizlage bei den Keimlingen von *Phaseolus*, *Vicia* und *Helianthus* etwa 12:1. Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß die Relaxationszeit nichts anderes angibt wie die Zeit, welche die reaktiven Vorgänge, die durch Reizungen von kürzerer als Präsentationszeitdauer ausgelöst werden, brauchen, um durch Autotropismus ausgelöscht zu werden. Die Größe der Relaxationszeit ist abhängig von der Größe der Ablenkungswinkel: je kleiner der Winkel, um so kürzer ist die Relaxationszeit.

X.

Die intermittierende geotropische Reizung hat im Gegensatz zu der entsprechenden heliotropischen keine intensivere, sondern vielmehr eine verhältnismäßig geringere Wirkung als die kontinuierliche Reizung. Bei der intermittierenden geotropischen Reizung kommt es nämlich, falls die Ruhepausen im Verhältnis zu den Reizzeiten nicht zu lange währen, für die Reaktion im wesentlichen auf die Summe derjenigen Zeit an, während deren der Schwerereiz einwirkt. Keinen irgendwie bemerkbaren Einfluß auf den Erfolg hat dagegen die Dauer und die Zahl der Einzelreizungen, sowie die Zeit, über die sich die Einzelreizungen verteilen. Infolgedessen werden die Krümmungen annähernd gleich intensiv, wenn man, gleiche Dauer der Ruhe- und Reizzeiten vorausgesetzt, doppelt so lange intermittierend wie kontinuierlich reizt.

Unter der Präsentationszeit bei intermittierender Reizung habe ich diejenige Gesamtdauer der Einzelreizungen verstanden, bei der gerade noch eine geotropische Krümmung als Nachwirkung eintritt. Diese Zeit ist niemals kleiner als die Präsentationszeit bei kontinuierlicher Reizung. Beide Zeiten sind vielmehr annähernd gleich, und zwar nicht nur dann, wenn die Ruhepausen und Reizzeiten gleich lang sind, sondern auch noch dann, wenn sich bei der intermittierenden Reizung die Reizdauer zur Ruhezeit verhält wie 1:5. Aus diesen Tatsachen muß man den Schluß ziehen, daß der Reaktionsvorgang in seinen ersten Anfängen nicht

erst dann beginnt „ausgelöst“ zu werden, wenn der Reiz die Präsentationszeit über eingewirkt hat, sondern daß die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge schon durch eine Reizung von weit kürzerer Dauer eingeleitet werden.

XI.

Die Präsentationszeit beträgt für *Faba*-Epikotyle 6—7 Minuten, für die Epikotyle von *Phaseolus* 6—7 Minuten, für die Hypokotyle von *Helianthus* 5—6 Minuten, also wesentlich kürzere Zeit, als von anderer Seite angegeben wurde. Die Präsentationszeit hängt in erster Linie und in besonders hohem Maße ab von der Reaktionszeit und von der Relaxationszeit. Da von mir der Nachweis erbracht wurde, daß schon durch eine Reizung von weit kürzerer als Präsentationszeitdauer die reaktiven Vorgänge ausgelöst werden, so ist die bisher übliche Begriffsbestimmung der Präsentationszeit als diejenige Reizdauer, die notwendig ist, um die Reaktion auszulösen, aufzugeben. Meiner Auffassung nach würde man das Wesen der Präsentationszeit am richtigsten treffen, wenn man die Präsentationszeit definieren würde als diejenige Zeit, während deren ein Reizanlaß wirksam sein muß, damit die ausgelösten reaktiven Vorgänge nicht vor dem Ablaufe der Reaktionszeit für die Krümmung wieder so weit ausklingen, daß eine sichtbare Krümmung unterbleibt.

XII.

Auf die geotropische Reaktionszeit bei intermittierender Reizung ist die Dauer der Einzelreizungen fast ohne Einfluß. Von großer Wichtigkeit ist für sie dagegen vor allem die Gesamtdauer der Reizungen, weit weniger die Dauer der Ruhezeiten: so lange sich die Ruhepausen zu den Reizzeiten verhalten wie 5 : 1, tritt die Reaktion an den Keimpflanzen von *Vicia*, *Helianthus* und *Phaseolus* bei der intermittierenden Reizung annähernd ebenso frühzeitig ein wie bei entsprechend langer kontinuierlicher Reizung. Werden die Ruhepausen verhältnismäßig länger, so tritt die Krümmung später ein als nach entsprechender kontinuierlicher Reizung. Die Krümmung bleibt ganz aus, wenn die Ruhezeiten länger dauern als die Relaxationszeit. Es wurde eingehend erörtert, in welcher Weise die Relaxationszeit abhängig ist von der Dauer der Einzelreizungen, von der Gesamtdauer der Reizung und von der Dauer der Ruhepausen.

XIII.

Zwei geotropische Reizungen, die an einem parallelotropen Organe auf entgegengesetzten Seiten nacheinander erfolgen, können sich, wie der Erfolg lehrt, nicht im perzeptorischen Teile des Reizvorganges hemmend beeinflussen. Einige Versuche von mir lehren ferner, daß die Hemmung nicht allein in dem Antagonismus der Reaktionen zu suchen ist, sondern schon in früheren Teilen des Reizvorganges vor sich gehen muß. Lehrreich sind in dieser Hinsicht namentlich meine Versuche über die Wirkung von Reizungen, die nicht genau auf entgegengesetzten Seiten der Pflanze bewirkt werden. Rechtwinklig zu einander erfolgende Reizungen heben einander hinsichtlich der Reaktion nicht auf, vielmehr kommt es zu einer resultierenden Krümmung. Eine solche Krümmung, in Richtung der Verlängerung der Halbierenden des Differenzwinkels, den die Reizungen miteinander bilden, trat bei allen meinen Versuchen ein, mochte der Winkel nun klein sein oder 90° oder mehr Grade betragen, so auch dann noch, als der Differenzwinkel nur um 5° von 180° abwich! Die Krümmung erfolgte in diesem Falle annähernd rechtwinklig zu den beiden Reizrichtungen.

XIV.

Aus der Tatsache, daß die geotropischen Erregungen sich annähernd verhalten wie die Sinus der Ablenkungswinkel, darf man nicht den Schluß ziehen, daß nur die auf der Längsachse des Sprosses rechtwinklige Komponente für die Krümmung in Betracht kommt. Diese Tatsache dürfte vielmehr nur aus den Beziehungen zwischen den Reizzuständen, die in verschiedenen Ablenkungswinkeln geschaffen werden, erklärt werden können. Manches spricht dafür, daß diese Reizzustände nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind.

Das Hauptergebnis meiner Versuche über die Größe der geotropischen Empfindlichkeit scheint mir der Nachweis zu sein, daß die Empfindlichkeit ebenso wie auch die Unterschiedsempfindlichkeit außerordentlich groß ist, weit größer, als aus den bisherigen Beobachtungen zu ersehen war, und daß sie nicht hinter derjenigen für den Lichtreiz zurücksteht. Die geotropische Krümmung der Pflanzen hängt überaus innig von der Intensität, von der Angriffsrichtung und von der Zeitdauer des Reizanlasses ab. Die noch fast überall herrschende Auffassung, daß man aus der Größe der

Reaktionszeit oder der Präsentationszeit einen Schluß ziehen könne auf die Größe des Empfindungsvermögens einer Pflanze, muß auf Grund der vorliegenden Tatsachen aufgegeben werden. Ein hohes Empfindungsvermögen für sehr verschiedene Reizanlässe dürfte jedem Plasma zukommen; die Reizreaktionen sind als Anpassungserscheinungen nur der Ausdruck der spezifischen Bedürfnisse der Organismen. Diese Gesichtspunkte sind bei der Beurteilung der Perzeptionsvorgänge nicht außer acht zu lassen.

Bei vielen meiner Versuche, in denen eine Geoperzeption und eine geotropische Krümmung eintrat, konnte ich eine Ansammlung der Stärkekörnchen auf den entsprechenden Hautschichten nicht beobachten. Meine Versuche zeigen also, daß für eine in verhältnismäßig kurzer Zeit erfolgreiche Geoperzeption eine solche Ansammlung nicht nötig ist. Dagegen erlauben meine Versuche keine Entscheidung darüber, ob der Druck oder besser die Druckrichtung der Stärkekörnchen für die Geoperzeption, die eine geotropische Krümmung zur Folge hat, allein von Bedeutung ist.

Die der Statolithenhypothese zugrunde liegende Hypothese, daß die Plasmahaut der Zelle die „Hautsinnesschicht“ der Zelle ist, ist bisher nicht hinreichend begründet. Daß das Innenplasma wegen seiner Bewegungen und Strömungen an der Geoperzeption nicht beteiligt sein könne, läßt sich bei der heutigen völligen Unkenntnis der Vorgänge im Plasma nicht beweisen.

Tübingen, Botanisches Institut, 20. September 1904.

Literatur-Verzeichnis

zu Teil II.

895. Czapek, F. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXVII, 1895, p. 243 ff.).
- 895 b. —. Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 104, Abt. I, 1895, p. 337 ff.).
898. —. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 175 ff.).
901. —. Über den Vorgang der geotropischen Reizperzeption in der Wurzelspitze (Berichte d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, Generalversammlungsheft, p. 116 ff.).
892. Darwin, F., und Pertz, D. F. M. On the artificial production of rhythm in plants (Annals of Botany, Bd. VI, 1892, p. 245 ff.).
903. — und —. On the artificial production of rhythm in plants (ebda. Bd. XVII, 1903, p. 93 ff.).
- 903 a. Darwin, F. The statolith-theory of geotropism (Proceedings of the royal society of London, Bd. 71, 1903, p. 362 ff.).
903. Fitting, H. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 545 ff.).
904. —. Geotropische Untersuchungen. Vorläufige Mitteilung (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 361 ff.).
903. Haberlandt, G. Zur Statolithentheorie des Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII, 1903, p. 447 ff.).
904. —. Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904.
860. Hofmeister, W. Über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzenteilen (Ber. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., math. nat. Kl., Bd. XII, 1860, p. 175 ff.).
902. Jost, L. Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze (Biolog. Centralblatt, Bd. XXII, 1902, p. 161 ff.).
901. Němec, B. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVI, 1901, p. 80 ff.).
900. Noll, F. Über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIV, p. 457 ff.).
902. —. Zur Kontroverse über den Geotropismus (Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XX, 1902, p. 403 ff.).
- 903 b. —. Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Centralblatt, Bd. XXIII, 1903, p. 281 ff.).
904. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II.
899. Rothert, W. Referat über Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (Botan. Ztg., Bd. LVII, 1899, p. 227 ff.).

879. Sachs, J. Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile (Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg, Bd. II, p. 226 ff.).
- 879b. —. Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachstums (ebda. Bd. II, 1882, p. 209 ff.).
899. Wachtel, M. Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln (russisch, vergl. Rothert, 899).
882. Wiesner, J. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Teil II (Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Bd. 43, 1882, p. 1 ff.).
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Fitting Hans Theodor Gustav Ernst [Johannes]

Artikel/Article: [Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Teil II. Weitere Erfolge mit der intermittierenden Reizung. 331-398](#)