

Gesetzmäßigkeiten

im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse.

Von

Adolf Sperlich.

Mit 7 Textfiguren.

Nachdem v. Guttenberg sich in Leipzig und Graz mit der Frage des Zusammenwirkens von Geo- und Phototropismus in parallelotropen Organen beschäftigt und gezeigt hatte¹⁾, daß bei äußerst geringen Lichtintensitäten eine schließliche Kompensation in der tropistischen Wirkung von Schwerkraft und Licht derart eintritt, daß ein parallel und gegensinnig von den zwei Faktoren beeinflusstes Organ in der resultierenden Horizontalen geradlinig weiterwächst, wurde die Frage trotz der vielen ungelösten Probleme, die sich an die genannten Versuchsergebnisse knüpfen, nicht mehr experimentell in Angriff genommen. Oder vielleicht gerade wegen dieser Probleme. Denn bei Verfolgung der neueren und neuesten Arbeiten, die sich die Vertiefung unserer Einsicht in den Mechanismus der photo- und geotropischen Reizbewegungen zum Ziele setzen, gewinnt man den Eindruck, daß wir bisher allein im Reizmengengesetze, sofern es sich auf die erste sichtbare Ablenkung eines radiären Organs von der geraden Wachstumsrichtung bezieht, eine relativ gesicherte, wenig umstrittene Tatsache²⁾ besitzen, während

1) v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 45, 1908. — Derselbe, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 47, 1910.

2) Doch machen sich auch Stimmen gegen die absolute Sicherheit von Schwellenbestimmungen und deren Verwendbarkeit zur Beurteilung der Empfindlichkeit geltend;

die Meinungen über alle Vorgänge vor und nach Überschreitung der Schwelle noch sehr des klärenden Ausgleiches bedürfen. Dies gilt in ganz besonderem Maße für die tropistische Wirkung des Lichtes, zu der sich bald mehr bald weniger offenbar eine tonische Wirkung gesellt, deren Gesetzmäßigkeiten und Beziehungen zum tropistischen Effekt noch nicht feststehen. Denn die Bemühungen der Forscher nach Pringsheim¹⁾, dem wir eine gewissermaßen immer noch befriedigende Theorie des phototropischen Verhaltens verdanken²⁾, machten uns bloß mit der Tatsache bekannt, daß der Stimmungswechsel im motorischen Effekte viel häufiger und mannigfaltiger zum Ausdrucke gebracht werden kann, als es seit den Versuchen Oltmanns³⁾ den Anschein hatte.

Von allen Bedenken möglichst frei, stellte ich mir vor einem Jahre die Frage: gibt es eine Lichtmenge, einer Massenwirkung von bestimmter Intensität und Dauer der Richtung nach parallel und gegensinnig angreifend, die jede Krümmungstätigkeit eines parallelotropen Organs verhindert. Wenn ja, wie muß ich die Lichtmenge bei Steigerung von Dauer oder Intensität der Massenwirkung, wie diese Faktoren bei Steigerung jener verändern, um immer wieder Kompensation zu erhalten. Mein Ziel war also die vollkommene Kompensation im motorischen Effekte zweier heterogener, parallel, gegensinnig und gleichzeitig wirkender Reize von bestimmter Intensität und Dauer und die Aufdeckung einer möglichen Gesetzmäßigkeit in deren wechselseitigen Beziehungen. Es sollten sich demnach meine Versuche von denen Guttenbergs und früherer Forscher⁴⁾, die sich mit dem Probleme befaßt haben, fürs erste dadurch unterscheiden, daß ich nicht eine Gleichgewichts-

vgl. die Zusammenstellung bei Noack, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, 1914, S. 5—7.

1) E. Pringsheim jun., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. z. Biolog. der Pflanzen, Bd. 9, 1909. — Derselbe, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Ebenda. — Derselbe, Heliotropische Studien. Ebenda, Bd. 10, 1911. — Blaauw, Die Perzeption des Lichtes. Rec. des travaux bot. néerl., Bd. 5, 1909. — Arisz, On the connection between stimulus and effect in phototropic curvatures of seedlings of *Avena sativa*. Sitzungsber. der Amsterdamer Akademie, 1911. — O. L. Clark, Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, 1913. — Arisz, Positive and negative phototropy of the apex and base in oat-seedlings. Ref. in Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, 1914, S. 454.

2) Pringsheim, 1909, a. a. O., S. 453 ff.

3) Oltmanns, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora, Bd. 83, 1897.

4) Vgl. die Literaturangaben bei Guttenberg, 1908, a. a. O., S. 193 ff.

lage suchte, die sich erst nach einiger Krümmungstätigkeit einstellt, sondern von allem Anfange an jeden tropistischen Effekt ausgeschaltet haben wollte. Sie unterscheiden sich auch dadurch, daß auf Grund der neuen Erkenntnisse nicht nur die Intensität des Reizes, sondern auch die Reizdauer berücksichtigt ist.

Über die bisherigen Ergebnisse meiner Untersuchung, die das in Frage gestellte Problem lange nicht restlos lösen, soll in den folgenden Zeilen berichtet werden; sie sind als bescheidener Beitrag für die Ehrung Pfeffers gedacht, dessen im Handbuche niedergelegte Gedanken wohl den Großteil der Forschung über die Reizerscheinungen im Pflanzenreiche angeregt und befruchtet haben.

Methode.

Soll es sich um das Studium der gemeinsamen Wirkung zweier bestimmter Faktoren handeln, so ist vor allem darauf zu achten, daß alle übrigen übersehbaren Faktoren möglichst konstant sind. Dies gilt, wie bekannt, für Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Alter und Beschaffenheit des Versuchsmaterials und in ganz besonderer Weise für die stoffliche Zusammensetzung der Atmosphäre. Spuren gasförmiger Verunreinigungen der Luft beeinflussen das geo- und phototropische Verhalten, wie uns O. Richter in einer Reihe von Arbeiten gezeigt hat¹⁾. Bezüglich des Phototropismus hat Richter erst jüngst gezeigt, daß die Reizschwelle in unreiner Luft bedeutend tiefer liegt als in reiner Luft²⁾, so daß hier wohl von einer Erhöhung der Empfindlichkeit und nicht bloß von einer Änderung im verfolgbaren tropistischen Gesamtverhalten gesprochen werden darf. Es ist erinnerlich, daß v. Guttenbergs Angaben über die Unbeeinflussbarkeit des Heliotropismus durch Laboratoriumslicht³⁾ Richter zu erneuten Untersuchungen über diese Frage veranlaßt haben.

Meine Versuche wurden im Dunkelzimmer des neuen Innsbrucker Institutes ausgeführt. Die Luft ist hier wie in allen angrenzenden Räumen vollkommen frei von Leuchtgasspuren⁴⁾. Die

1) Diese sind in der letzten Veröffentlichung durchwegs berücksichtigt: O. Richter, Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1912, Bd. 121, Abt. I, S. 1225 und 1226.

2) A. a. O., S. 1208.

3) v. Guttenberg, 1910, a. a. O., S. 482 ff.

4) Über die Lage des Raumes und des ganzen Institutes vgl. Heinricher, Das neue botanische Institut der Universität Innsbruck, G. Fischer, Jena 1914.

Beheizung erfolgt durch Wasserdampf. Durch einen sehr kräftigen, elektrisch betriebenen Ventilator kann jederzeit ohne Lichtzutritt sowohl Luft aus dem Freien eingesogen als auch die Luft aus dem Raume entfernt werden. Die einzige Möglichkeit zu gasförmigen Verunreinigungen könnte der Anstrich der Möbel, Türen, Fenster und Heizkörper bieten. Das Dunkelzimmer stand jedoch vor der Benützung durch ein ganzes Jahr, Winter und Sommer — während des Winters in geheiztem Zustande — offen, so daß sich der Geruch, den frisch gestrichene Gegenstände aussenden, vollständig verloren hatte. In dieser Hinsicht dürften auch in einem Gewächshause mit seinen vielen gestrichenen Eisenbestandteilen kaum andere Verhältnisse anzutreffen sein. Die Temperatur ließ sich durch Regulation der Heizung zwischen $17\frac{1}{2}$ und $19\frac{1}{2}^{\circ}$ C erhalten, die Feuchtigkeit um 60%. Zur Einhaltung dieses Feuchtigkeitsgrades wurde der ganze Boden des Raumes täglich je nach Bedarf mit einer Brause befeuchtet. Der aus Terrazzo hergestellte Boden verträgt dies ohne Schaden.

Gearbeitet wurde ausschließlich mit 0,8 bis 1,2 cm langen Koleoptilen von *Avena sativa*, über deren Verwendbarkeit jedes Wort überflüssig ist. Das Samenmaterial wurde auf einmal am Orte bezogen, nachdem eine Probe gezeigt hatte, daß bei Auswahl von Samen möglichst gleicher Größe die daraus erwachsenden Keimpflanzen sich in bezug auf Keimung, Wachstum und Krümmungsfähigkeit befriedigend und gut übereinstimmend verhielten.

Die Auslese des Versuchsmaterials war eine dreimalige. Zunächst wurden von den durchaus entspelzten Früchten, wie schon gesagt, nur möglichst gleiche gewählt. Die Früchte kamen sodann wurzelrecht in mit mäßig feuchtem Sägemehl gefüllte Keimschalen und erwachsen hier in drei Tagen zu Keimlingen, deren Koleoptile beiläufig die Höhe der Frucht erreicht hatte. In diesem Zustande fand die zweite Auslese statt. Nur Keimlinge mit gleichmäßig und gerade gewachsener Koleoptile wurden weiter verwendet. Nach vorsichtiger Abspülung der Würzelchen wand ich um Frucht, Koleoptile und Wurzelansatz einen entsprechend breiten Wattenstreifen, welcher zusammengerollt als Befestigung des Pflänzchens in der Öffnung des Kulturgefäßes diente. Aus Gründen, auf die gleich eingegangen werden wird, mußte jedes Pflänzchen sein eigenes Kulturgefäß haben. Die nebenstehende Fig. 1 a zeigt eines. Es ist aus einem 1 cm weiten Glasrohre hergestellt, 3 cm hoch, von $2\frac{1}{2}$ ccm Inhalt. Am zugeschmolzenen Ende trägt es ein 1 cm

langes Glasstäbchen, welches in eine entsprechende Bohrung eines Korkes (Fig. 1*b*) gesteckt wird, womit das Röhrechen seinen Halt gewinnt. Gewöhnlich wurden für jeden Versuch 50 solche mit Brunnenwasser gefüllte Röhrechen beschickt. Sie staken in 1 cm hohen Korken, die auf Holzbrettchen festgemacht waren.

Die Fig. 1*a* zeigt, bis zu welcher Größe die Koleoptile in weiteren 18—24 Stunden nach der Überpflanzung in das Röhrechen heranwuchs, und Vergleiche mit Sämlingen, die in Sägemehl belassen oder in Erde pikiert wurden, zeigten, daß das Wachstum in jedem Falle gleichen Schritt hielt. Im dargestellten Stadium, also 18—24 Stunden nach der Verpflanzung in die Röhrechen kamen die Keimlinge in Gebrauch und zwar höchstens für weitere 8 Stunden. Es zeigten übrigens die in den Röhrechen wachsenden Pflanzen auch in den nächstfolgenden Tagen keine Wachstums- hemmung gegenüber den Keimlingen in anderem Substrate. Nach Erreichung einer Länge von 2 cm oder etwas später begannen alle mit recht ansehnlichen einfachen Nutationen und Zirkumnutationen, Erscheinungen, die nach den Erfahrungen Richters in reiner Luft stets eintreten. Das vorzeitige Auswachsen der Hypokotyle, das Noack nach seinen Erfahrungen als Folge ungenügender Feuchtigkeit betrachtet¹⁾, konnte bei Keimung und Kultur in nicht allzuhoher Temperatur (um 17°C) stets

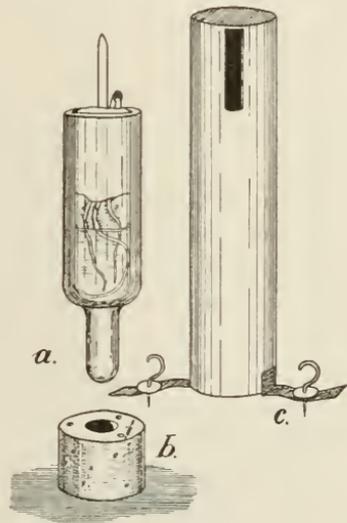


Fig. 1.

vermieden werden. Vor jedem Versuche fand die dritte Auslese statt, indem von den jeweiligen 50 Röhrechen meist nur 18 mit den gleichmäßigsten Pflänzchen in Verwendung kamen. Die Manipulation mit den Röhrechen ist eine sehr angenehme, es wird hierbei jede Berührung des Keimlings, dessen Kontaktempfindlichkeit erst jüngst wieder Wilschke gezeigt hat²⁾, ausgeschaltet.

1) Noack, a. a. O., S. 16 und 17.

2) Wilschke, Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Sitzungsber. der Wiener Akademie. 1913, Bd. 122, Ab. I, S. 101 ff.

Ich hatte gleich die Absicht, die Wirkung der Erdschwere durch den zentripetalen Trägheitswiderstand bei kreisförmiger Bewegung („Fliehkraft“) zu ersetzen und hierbei Wirkungen von 7—20 g in Anwendung zu bringen. Es sollte hierdurch eine kürzere Reizdauer und ein rascheres Verstärken der Krümmung ermöglicht werden und so der Unterschied bei Einwirkung variierter antagonistischer Lichtimpulse besser hervortreten.

Als Zentrifuge benutzte ich einen Apparat, den ich in Innsbruck unter Zugrundelegung der Einrichtung der elektrisch betriebenen Klinostaten des Leipziger Institutes vom Mechaniker Karl Graß ausführen ließ. Unter Hinweis auf die Abbildung S. 511 in Bd. 50 dieser Jahrbücher möchte ich bemerken, daß sich die Klinostatenachse durch direkte Verbindung mit der Achse des Motors oder mit einer der ersten daran angeschlossenen, etwas verlangsamten Achsen leicht zu einer Zentrifugenachse umgestalten läßt, wenn nur das Lagergestell genügend fest und zitterfrei gebaut ist. Dem wurde bei der Konstruktion Rechnung getragen¹⁾. Auf das eine Ende der horizontalen Rotationsachse kam eine exakt zentrisch gebaute Scheibe, auf welcher in 6 Kreisen 36 gebohrte Korke festgemacht waren. In diese wurden die vorhin beschriebenen Gläschen mit den Keimlingen gesteckt. Die angeschmolzenen Glasstäbchen mußten freilich bei öfterer Versuchswiederholung wegen der Erweiterung der Korkbohrung nach Bedarf mit Watte umwickelt werden. Ich will gleich bemerken, daß diese Fixierung auch viel stärkeren Schleuderkräften, als sie bei meinen Versuchen in Anwendung kamen, tadellos standhält. Die Verteilung der Gläschen auf der Rotations-scheibe wird aus Fig. 2 bei *R* ersichtlich. Die gebohrten Korke sind zu je 6 in Entfernungen von 4, 6, 8, 10, 12 und 14 cm vom Mittelpunkte angebracht und zwar so, daß kein Gläschen ein anderes in radialer Richtung deckt.

Die Wirkung der zugeführten Reizmengen wurde stets bei langsamer Rotation um die horizontale Klinostatenachse verfolgt, wobei die Pflanzen dieser parallel orientiert waren. Um nun den Übergang von der schnellen zur langsamen Klinostatendrehung möglichst geschwind und ohne Verlagerung der Versuchspflanzen durchzuführen, stellte ich neben den als Zentrifuge dienenden Klinto-

1) Eine genaue Beschreibung dieses in seiner mannigfaltigen Verwendbarkeit besonders für kleine Institute recht empfehlenswerten, vom genannten Mechaniker sehr exakt ausgeführten Apparates wird an anderer Stelle erfolgen.

statten einen zweiten ähnlichen, doch nicht so vielseitig verwendbaren Klinostaten (K in der Figur) auf, dessen langsam rotierendes großes Transmissionsrad T mit der Zentrifugenachse verbunden werden konnte. Die Anfeinanderfolge der Handgriffe war bei diesen Versuchen folgende: Einsetzen der Gläschen mit den Keimlingen auf die zunächst horizontal auf dem Tische liegende Scheibe, Anlassen des Motors M_1 , Anstecken der Scheibe an die langsam rotierende Achse, Stoppen des Motors M_1 und gleichzeitige Lockerung des Riemens r_1 , Anlassen des Motors M_2 , wobei zu möglichst prompter Erzielung der gewünschten Rotationsgeschwindigkeit zu-

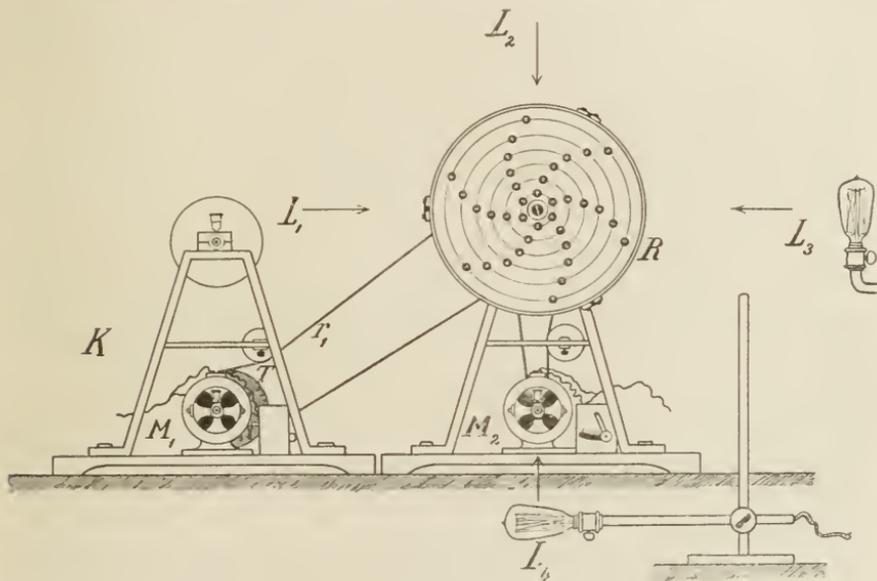


Fig. 2.

nächst mehr Strom durchgelassen wurde, Regulierung durch Einschaltung des entsprechenden Widerstandes, nach Ablauf der festgesetzten Reizdauer Stoppen des Motors M_2 und gleichzeitig starkes Bremsen der Achse, neuerliche Spannung des Riemens r_1 unter gleichzeitiger Einschaltung des Motors M_1 (Beginn der langsamen Drehung). Die Zeitmessung erfolgte mittels Stoppuhr, die stets gleichzeitig mit dem Anlassen von Motor M_2 in Gang gesetzt wurde. Den Übergang von rascher zu langsamer Drehung konnte ich nach einiger Übung in 5—10 Sekunden bewerkstelligen.

Geradeso wie die Massenwirkung für sich allein, mußten auch die Lichtmengen, die beim Zusammenarbeiten der beiden Reize in

Anwendung kamen, in ihrer spezifischen Wirkung auf das Versuchsobjekt geprüft werden. Hierzu wurden die Keimlinge in ihren Gläschen senkrecht zur horizontalen Achse des Klinostaten *K* orientiert und rotierten, während Licht von entsprechender Intensität und Dauer einseitig und rechtwinklig auf sie fiel. Die Korke zur Aufnahme der Gläschen waren bei diesen Versuchen in Reihen zu 6 auf dickeren Korkleisten befestigt, diese wiederum in gewöhnlichen Tongefäßen entsprechend eingegipst. Die Tongefäße kamen in bekannter Weise¹⁾ in die mit rechtwinklig gebogenem Halter ausgestatteten Klinostatenringe.

Für das gleichzeitige Zusammenwirken beider Reize war an folgende Versuchsanordnung zu denken: Einstecken der Gläschen nicht senkrecht auf die Rotationsscheibe, sondern unter einem bestimmten Winkel und zwar stets in der Ebene des Scheibenradius und rasche Drehung unter gleichzeitiger senkrechter Beleuchtung der Rotationsscheibe. Von dieser allerdings sehr einfachen Versuchsanordnung wurde jedoch zunächst deshalb abgesehen, weil hierbei sowohl die Massen- als auch die Lichteinwirkung nur unter Winkeln erfolgen konnte, für welche die entsprechenden Reizmomente jedes Agens wieder durch eigene Versuche hätten festgestellt werden müssen. Um bei der Verfolgung des Kompensationsproblems nicht neue Unbekannte zu den ohnedies reichlich vorhandenen hinzuzuführen, mußte eine Versuchsanordnung gefunden werden, die eine parallele, in bezug auf das Organ orthogonale und gegensinnige Reizrichtung ermöglichte. Dies wurde dadurch erreicht, daß jeder Keimling während der raschen Drehung auf der Zentrifuge in einer phototropischen Kammer stak, in welcher er von den rings um die Scheibe angeordneten Lampen (Fig. 2, L_1 L_2 L_3 L_4) einseitig und stets in der Richtung des Radius Licht empfing. Fig. 1c zeigt die Einrichtung dieser Kammern: ein 7 cm hohes und innen 15,25 mm weites, an einem Ende gut verschlossenes Röhrchen aus mattschwarzer Pappe, welches an einer Seite unter dem geschlossenen Ende einen 3 mm breiten und 25 mm langen Spalt für den Lichtzutritt trägt. Die Dimensionen des Pappröhrchens sind so gewählt, daß es gerade über das in der Korkbohrung steckende Gläschen und über den Kork selbst paßt und daß hierbei der untere Rand des Spaltes etwas über

1) Vgl. Sperlich, Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, 1912, S. 512.

den oberen Gläschenrand zu liegen kommt. Derart wird bei guter Zentrierung des Keimlings und senkrechtem Lichteinfall die ganze Koleoptile und nur diese von einseitigem, normal gerichtetem Lichte getroffen. Um eine Lockerung und Verlagerung des dunklen Röhrchens während der raschen Drehung zu verhindern, sind am unteren offenen Rande zwei feste Laschen angebracht, durch die mit kleinen Haken versehene Reißnägeln gesteckt werden können. Diese befestigen das Röhrchen an der Korkplatte, mit der die ganze Rotationsscheibe gleichmäßig bedeckt ist. Die beschriebene Versuchsanordnung erklärt auch die Wahl der Glasröhrchen als Kulturgefäße, was zunächst dem Fernstehenden gewiß befremdlich erscheint.

Bei den Versuchen mit antagonistischer Reizung durch Licht und Masse vermehrten sich die vorhin aufgezählten Handgriffe um folgendes: 1. Nach Befestigung der Gläschen mit den wohlzentrierten Keimlingen auf der horizontal auf dem Tische liegenden Scheibe wurden die Pappröhrchen darübergestülpt und nach Bedarf mit Nägeln befestigt. Es wurde genau darauf geachtet, daß der Spalt jeweilig in die Richtung des Radius fiel, der Keimling demnach bei der folgenden Rotation ausschließlich in radialer Richtung voll beleuchtet wurde. 2. Gleich nach Ablauf der schnellen Drehung erfolgte vorsichtig und rasch die Entfernung der Pappröhrchen, um die Beobachtung der Reaktion zu ermöglichen. Dies Abheben geschah während der langsamen Klinostatendrehung und war nach einiger Übung in 5 Minuten zu bewältigen. Um ein gegenseitiges Anstoßen und Verschieben der Dunkelröhrchen beim Arbeiten zu verhindern, kamen bei den Versuchen mit zweifacher Reizung nicht alle 36 Plätze der Scheibe in Verwendung, sondern nur 18, wobei bald die Radien 4, 8 und 12 cm, bald die Radien 6, 10 und 14 cm benutzt wurden. Zu diesen Versuchen mußte eine Hilfsperson zugezogen werden, die auf ein gegebenes Kommando das Licht ein- und ausschaltete. Es ist leicht einzusehen, daß in jedem Versuche drei verschiedene Verhältnisse zwischen Licht- und Massenreiz hergestellt waren, indem die mit verschiedenem Radius kreisenden Keimlinge infolge der abweichenden Entfernung von den Lichtquellen auch von verschiedener Lichtintensität getroffen wurden. Daß diese Einrichtung die Auffindung eines Kompensationspunktes wesentlich erleichtern mußte, ist klar.

Es erübrigt noch, mit ein paar Worten auf die Beleuchtungsweise und -dauer bei der raschen Drehung einzugehen. Aus einer

Konstruktion, unter Zugrundelegung der gegebenen Verhältnisse in entsprechend vergrößertem Maßstabe ausgeführt, geht hervor, daß durch die Pappröhrchen kein von einer Lampe in bestimmter Entfernung direkt auf den Keimling fallendes Licht abgehalten wird. Es empfängt somit der Keimling im Röhrchen, solange die relative Stellung des Röhrchens zur Lichtquelle die Belichtung überhaupt zuläßt, dasselbe Licht wie ein in gleicher Entfernung in Ruhe und frei belichteter Keimling. Eine weitere Frage ist die nach der Dauer eines Lichtblitzes, nach der Dauer der Dunkelperioden zwischen zwei Belichtungen und schließlich die, ob es zulässig ist, die Lichtmengen, welche intermittierend auf den Keimling fallen, gleichwertig zu halten mit der Lichtmenge einer entsprechend kürzeren Dauerbelichtung. Nach Nathansohn-Pringsheim gilt das Talbotsche Gesetz bei Pflanzen innerhalb sehr weiter Grenzen und scheint besonders für kurze, rasch aufeinanderfolgende Perioden, um die es sich bei unseren Versuchen handelt, unbegrenzte Gültigkeit zu haben¹⁾. Trotzdem wollte ich besonders in Berücksichtigung der nicht ganz unberechtigten Zweifel an der allgemeinen Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei Belichtung über die Schwelle hinaus einen exakten Beweis für den vorliegenden Fall in Händen haben. An eine Verwendung dauernder Belichtung, die ja durch entsprechend befestigte mitrotierende Lampen hergestellt werden könnte, war infolge der Umständlichkeit und Kostspieligkeit einer entsprechenden Apparatur nicht zu denken. Wohl aber konnte geprüft werden, ob die Reduktion der Lampen auf die Hälfte (also auf zwei diametral gegenüberstehende) oder auf ein Viertel (also auf eine einzige) eine Verdoppelung, bzw. Vervierfachung der ganzen Belichtungszeit zur Erreichung des mit allen vier Lampen und einer bestimmten Gesamtbelichtungszeit erzielten Effektes bedinge. Dieser Effekt sollte bei meinen Versuchen die Sistierung jeder Krümmung, also vollständige Kompensation von Licht- und Massenwirkung sein. Wie ich vorwegnehmen möchte, entschieden die Versuche, von denen im späteren noch gesprochen werden wird, für die Richtigkeit der angegebenen Gleichung innerhalb der verwendeten Lichtmengen. Ich nahm daher keinen Anstand, die Belichtungsdauer stets so anzugeben, als handelte es sich um

1) Nathansohn und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, Bd. 45, 1908, S. 157.

Dauerbelichtung, wobei ich für die betreffenden Zeitangaben von der Zeit, da die Lampen tatsächlich brannten, nur die Summe der Lichtblitze in Rechnung zog.

Die Dauer eines Lichtblitzes und damit auch der darauf folgenden Dunkelperiode läßt sich auf Grund folgender Überlegung mit annähernder Genauigkeit berechnen. Wir denken uns die Koleoptile im Mittelpunkte O des Kreises, Fig. 3, der den Querschnitt durch das Pappröhrchen darstellt. Der Keimling wird auf bogenförmiger Bahn an den Lichtquellen vorbeigeführt. Der Einfachheit halber werde die Lichtquelle L in der Richtung des Pfeiles um den fixen Keimling geführt, was auf dasselbe hinauskommt. Es fällt nun auf diesen solange Licht, als die Lichtquelle Zeit

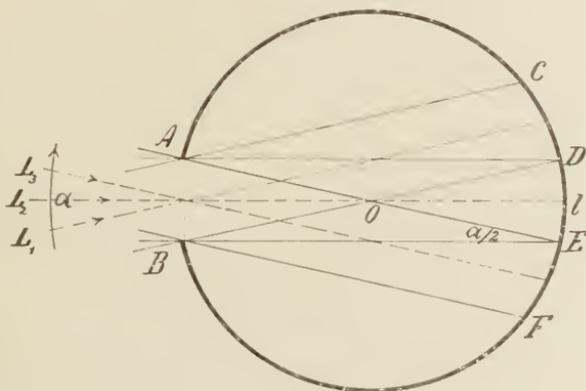


Fig. 3.

benötigt, um von L_1 über L_2 nach L_3 zu gelangen. Das bei entsprechender Entfernung der Lichtquelle nahezu parallel begrenzte Lichtbündel $ABCD$ tangiert nämlich, wie in der Figur ersichtlich, wenn sich die Lichtquelle in L_1 befindet, zum erstenmal den Keimling, dieser taucht nun in das Licht und verläßt es, wenn die Lichtquelle über L_2 nach L_3 gelangt ist¹⁾. Die Belichtung dauert somit während des Weges, der durch den Winkel α bestimmt wird. Dieser Winkel läßt sich nun, wie unter dem Striche²⁾ ausgeführt

1) Die an das Feld größter Helligkeit angrenzenden Halbschattenpartien können unberücksichtigt bleiben, da sie für die Dimensionen des Spaltes und für die relative Entfernung der Lichtquelle und des Gegenstandes vom Spalte außerordentlich schmal sind.

2) $\sin \frac{\alpha}{2} = \frac{\text{Spaltbreite}}{\text{Durchmesser}} = \frac{3,3}{15,25}$; $\frac{\alpha}{2} = 12^\circ 29' 50''$; $\alpha = 25^\circ$.

ist, leicht berechnen; er beträgt für die Dimensionen unserer Papp-
röhrchen 25° , das ist $360^{\circ} : 14,4$. Währt eine volle Umdrehung
eine Zeit τ , so dauert ein Lichtblitz demnach $\tau : 14,4$. Daraus
läßt sich, wie unter dem Striche ausgeführt ist ¹⁾, bei 4 gleichzeitig
leuchtenden Lichtern aus der Brenndauer t die eigentliche Be-
lichtungszeit nach $t : 3,8$ finden, wobei die Umdrehungsgeschwindig-
keit nicht in Betracht kommt. Es ist somit die Zeit, während
welcher die Koleoptile wirklich Licht empfängt, wenn sie an vier
gleich weit voneinander abstehenden Lampen im Kreise vorbeigeführt
wird, beiläufig der vierte Teil der Brennzeit dieser vier Lampen.
Da sich bei der Rotation das ganze System konzentrisch verlagert,
hat auch der Abstand des Keimlings vom Drehungsmittelpunkt auf
die Dauer der tatsächlichen Belichtung keinen Einfluß.

Es ist nun allerdings zu bedenken, daß die Koleoptile während
des Lichtblitzes τ nicht durchaus gleichgerichtetes Licht empfängt
— nur in der Stellung L_2 fällt das Licht genau in der Richtung
des Rotationsradius auf — doch ist bei der raschen Bewegung die
Aufeinanderfolge der Stellungen L_1, L_2, L_3 eine so plötzliche, daß
wir füglich annehmen können, daß alle Richtungen in ihrer Wirkung
eine Resultierende L_2 ergeben, wie das erst jüngst Wiesner für
die auf ein radiär parallelotropes Organ auffallenden Nebenstrahlen
eines Lichtpunktes auseinandergesetzt hat ²⁾.

Alle Handgriffe mit dem Versuchsmaterial mit Ausnahme des
Einsetzens der Früchte ins Keimbett erfolgten im Dunkeln unter
Anwendung einer Rubinglasbirne, deren dunkles Rot als völlig
einwandfrei gelten dürfte. Sie war an einer einfachen, handlichen
Lampe mit langer Schnur angebracht, wodurch die Bestreichung
des ganzen Dunkelzimmers ermöglicht wurde. Die jeweilige Ein-
stellung der Glühbirnen (Metallfaden, Tungstram, 32 HK) für die
Belichtung und die Aufstellung der Apparate erfolgte mit Wasser-

1) Tourenzahl in der Sekunde = n ; Dauer einer Umdrehung = $\frac{1}{n}$ Sek.; Dauer
eines Lichtblitzes = $\frac{1}{14,4 n}$ Sek.; Dauer der Belichtung während einer ganzen Umdrehung
(vier Lichtblitze) = $\frac{1}{3,8 n}$ Sek. — In t Sek. erfolgen tn Umdrehungen, daher empfängt
die Pflanze während t Sek. oder tn Umdrehungen durch $tn \times \frac{1}{3,8 n} = \frac{t}{3,8}$ Sek. Licht.

2) v. Wiesner, Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer
Organe im Vergleiche zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Sitzungsber. der
Wiener Akademie, Bd. 121, Abt. I, 1912, S. 317—320.

wage und Senkel. Besondere Aufmerksamkeit mußte der Zentrifuge geschenkt werden, deren Geschwindigkeit abgesehen von Stromschwankungen in hohem Maße von der Spannung der Transmissionssehnüre, von der Schmierung der Lager und schließlich vom Reinlichkeitszustande des Motors abhängt. Vor jedem Versuche wurden daher an den genannten Faktoren solange Veränderungen vorgenommen, bis der Tourenzähler die gewünschte Rotationsgeschwindigkeit ergab. Wo immer es anging, wurde die Tourenzahl auch während des Versuches gemessen. Stromschwankungen, wie sie bei direkt an ein weitausgebreitetes Stromnetz angeschlossenen Apparaten leider stets und überall auftreten, machten eine große Anzahl von Versuchen unbrauchbar, weil aus der Inkonstanz des Motorganges auf Inkonstanz der Lichtstärke geschlossen werden mußte.

Die Verfolgung der Kolcoptilenbewegung geschah zu Beginn des Versuches alle 5 Minuten, im weiteren Verlaufe viertelstündig. Zur Protokollierung bediente ich mich ähnlicher Zeichen wie Pringsheim¹⁾. Die Versuche mit antagonistischer Reizung, die den Hauptteil der Arbeit bilden, wurden größtenteils durch Kurven graphisch dargestellt, wobei die Bewegung jedes einzelnen Keimlings in einer eigenen Kurve zum Ausdruck kam. Jede Bewegung im Sinne des negativen Geotropismus (zentripetale Krümmung) wurde ihrer Größe entsprechend von der Abszisse nach aufwärts, jede Bewegung im Sinne des positiven Phototropismus (zentrifugale Krümmung) in entgegengesetzter Richtung eingetragen. Von Kompensation wurde dann gesprochen, wenn bei drei unter gleichen Bedingungen durchgeführten Versuchen jedesmal mindestens 4 von den 6 gleichmäßig gereizten Pflanzen²⁾ gerade oder annähernd gerade blieben. Da es sich bei der Kompensation um einen Grenzfall handelt, dem sich das Versuchsobjekt bei Reduktion der zwei entgegengesetzt gerichteten Krümmungsbestrebungen nähert, so konnten schwache Abweichungen von der Geraden, wie sie sich z. B. durch eintretende Asymmetrie der Spitze offenbaren, unberücksichtigt bleiben. Leider gestattet der Raum die Wiedergabe der vielen Kurven auch stark verkleinert nur in beschränkter Zahl.

1) Vgl. beispielsweise Pringsheim, 1909, a. a. O., S. 276 u. 277.

2) Vgl. die Angabe über die Versuchsanordnung auf S. 160.

Über die Reaktionsweise von *Arena* auf gesonderte Massen- und Lichtimpulse von Intensität und Dauer, wie sie in der Folge gegeneinander in Aktion treten sollten.

Über diese Versuche kann ich mich kurz fassen, da sie nicht in so großer Zahl ausgeführt wurden, um in den bekannten Fragen, die heute zur Diskussion stehen, entscheidend eingreifen zu können. Dies lag auch gar nicht im Plane der Arbeit. Mir handelte es sich darum, beiläufig festzustellen, wann auf eine bestimmte Induktion und bei folgender Ausschaltung jedes richtenden Reizes die erste Reaktion zu erwarten ist, wann sie das Maximum erreicht, wann und wie sie zurückgeht. Ich sah bald ein, daß eine allzugroße Variation in der Intensität und Dauer der einzelnen Reize mit Rücksicht auf die Länge und die notwendigen Wiederholungen jedes Versuches ausgeschlossen sei, wollte man überhaupt noch im Laufe des Jahres an die Inangriffnahme des eigentlichen Problems schreiten. Ich beschränkte mich daher auf die Verfolgung der Wirkung einer Rotation von 425—440 Touren in der Minute, die mit sechs verschiedenen Radien gleichzeitig erfolgend eine ganz annehmbare Variation der Intensität bot. Die Induktion dauerte $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, 1 Minute, dann von Minute zu Minute ansteigend bis zu 10 Minuten. Über die Intensität der Fliehkräfte, die bei den Versuchen zur Wirkung kamen, orientiert folgende Tabelle:

Tourenzahl in der Minute	r = 4 cm	r = 6 cm	r = 8 cm	r = 10 cm	r = 12 cm	r = 14 cm
425	8,07 g	12,11 g	16,15 g	20,19 g	24,23 g	28,27 g
428	8,19 „	12,29 „	16,38 „	20,48 „	24,57 „	28,67 „
429	8,23 „	12,35 „	16,46 „	20,57 „	24,69 „	28,80 „
430	8,27 „	12,40 „	16,54 „	20,67 „	24,80 „	28,94 „
436	8,50 „	12,75 „	16,99 „	21,25 „	25,50 „	29,75 „
440	8,66 „	12,99 „	17,31 „	21,64 „	25,97 „	30,30 „

Bei einer Präsentationszeit von 15 Sekunden fand sich für das Mittel der Keimlinge die Schwelle bei einer Einwirkung von 20,19—21,64 g ($r = 10$ cm); Intensität \times Zeit beträgt somit 302,85—324,60, Zahlen, die mit den Ergebnissen von Rutten-Pekelharing¹⁾ recht gut übereinstimmen. Bei einer Reizdauer

1) Rutten-Pekelharing, Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. Rec. des travaux bot. néerl., Bd. 7, 1910.

von 30 Sekunden hätte nach dem bekannten Produktgesetze die Schwelle für Keimlinge erreicht sein müssen, die mit $r = 5$ cm rotierten. Dieser Abstand war auf unserer Scheibe nicht vorgesehen, doch ließen die Zahlen der gekrümmten Koleoptilen mit $r = 4$ und 6 cm auf ein entsprechendes Zutreffen schließen. Bei einer Reizdauer von 1 Minute krümmten sich sämtliche Keimlinge, auch die mit dem kleinsten Radius rotierenden, ohne Ausnahme, so daß die Schwelle für alle Intensitäten als überschritten gelten durfte.

Die Reaktionszeit schwankte bei allen Versuchen um 30 Minuten. Eine Verkürzung zeigte sich nie. Die Unabhängigkeit der Reaktionszeit von der Intensität des Reizes bei Größen über g , die schon Bach¹⁾, dann Pekelharing²⁾ gezeigt hat, und die sich mit fortschreitender Intensitätszunahme auch nach der Tröndle'schen Theorie³⁾ im Experimente ergeben muß, ließ sich bei meinen Versuchen mit den 6 gleichzeitig und mit verschiedener Intensität wirkenden Impulsen sehr schön demonstrieren. Regellos setzte die Krümmung bald bei den innersten, bald bei den äußersten Keimlingen, bald irgendwo in der Mitte ein, worauf verhältnismäßig rasch die Erscheinung allgemein wurde. Nach Krümmungsbeginn machte sich hingegen der Unterschied im empfangenen Impulse sehr bemerkbar, besonders auffallend bei Reizungen von kürzerer Dauer, etwa bis zu 4 Minuten. Mit der Zunahme des Impulses und zwar sowohl durch Vergrößerung der Reizintensität bei gleicher Dauer als auch durch Verlängerung der Reizdauer bei gleich bleibenden Intensitäten, konnte bis zu einem gewissen Grade eine Beschleunigung in der Fortführung der Krümmung, eine stärkere maximale Krümmung und ein längeres Verweilen im gekrümmten Zustande festgestellt werden. Auf eine genaue Festsetzung der Abhängigkeit dieser Reaktionsgrößen von Reizintensität und -dauer mußte ich verzichten. Für meine Zwecke genügte es, gesehen zu haben, daß durch Verstärkung des Reizes und durch Verlängerung seiner Einwirkung auf jeden Fall innerhalb

1) Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 44, 1907, S. 83. Tab. 32.

2) Pekelharing, a. a. O. oder Utrechter Dissertation 1909, S. 55, Tab. XVII.

3) Tröndle, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 48, 1910, S. 225. — Fitting, *Tropismen*, Handwörterb. der Naturw., VIII, Fischer-Jena, 1913, S. 251. — Tröndle, Über die geotropische Reaktionszeit. (Vorl. Mitteilung.) *Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 31, 1913, S. 413.

der geprüften Grenzen eine Vergrößerung des motorischen Effektes zu erzielen ist.

Die Reaktion nahm nach Ablauf der Reaktionszeit (erste Halbstunde) etwa folgenden Gang: In der zweiten halben Stunde verstärkte sich die Krümmung zunächst ziemlich rasch, dann in der dritten halben Stunde etwas langsamer; beiläufig in $1\frac{1}{2}$ Stunden nach Versuchsbeginn war das Krümmungsmaximum erreicht. Nun blieb

2 Min.

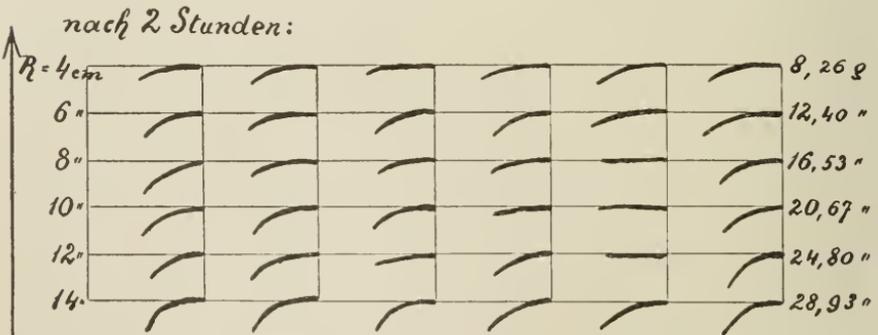
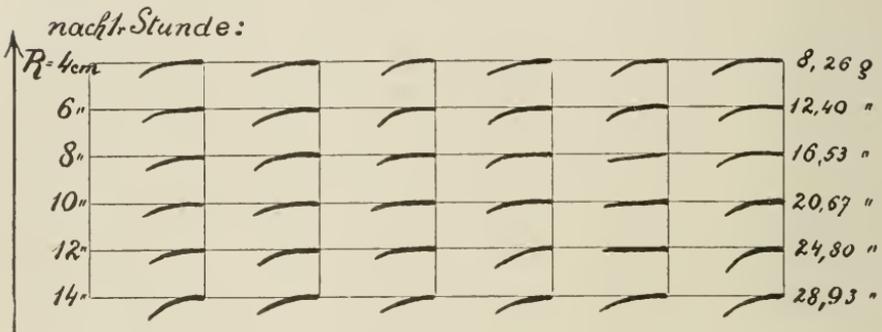


Fig. 4.

der Zustand längstens eine weitere halbe Stunde mehr oder weniger stationär, und nach Ablauf von 2 Stunden, bei schwächerer Reizung auch viel früher, setzten die Keimlinge stets mit lebhafter Zirkumnutationsbewegung ein. Ein Ausgleich der Krümmung erfolgte innerhalb der Beobachtungszeit nur bei schwächerer Reizung und dementsprechend schwacher Krümmung, bei der Mehrzahl der Versuche konnte selbst nach 8 Stunden wohl eine Veränderung der Keimlingskonturen, niemals jedoch ein recht ansehnlicher Aus-

gleich in der Krümmung nachgewiesen werden¹⁾. Eine Vorstellung vom Krümmungszustand der Keimlinge eine und zwei Stunden nach einer Exposition von 2 Minuten gibt Fig. 4. Die Darstellung erfolgte auf Grund von Schattenbildern, die bei rotem Licht direkt auf der langsam rotierenden Scheibe abgenommen wurden. Nach länger andauernden Reizen denke man sich die Keimlinge der kleineren Radien in einem Krümmungszustande, wie ihn in der Figur die Keimlinge mit größerem Rotationsradius zeigen, diese selbst aber etwa zu einem Viertel des Kreises gekrümmt. Eine stärkere Einkrümmung kam nicht zur Beobachtung.

Nicht so klar und eindeutig waren die Resultate, die mit den phototropischen Versuchen erzielt wurden. Es ist daher auch unmöglich, hier auf Fragen abschließend zu antworten, wie sie durch die Versuche Clarks²⁾ und neuerdings wieder durch die Arisz³⁾ angeschnitten wurden. Eines jedoch will ich bemerken: der motorische Effekt scheint mir in seinem Gesamtverhalten von der Menge des zugeführten Lichtes viel weitergehend abhängig, als es sich aus den Ergebnissen der bisherigen Forschung ergibt. Da meine Versuche mir ein sicheres Urteil weder über die Abhängigkeit der Reaktionszeit noch über die Pendulationsvorgänge gestatten, die häufig vor dem Auftreten der endgültig im eingeschlagenen Sinne verharrenden Krümmung zur Beobachtung gelangen, möchte ich mich darauf beschränken, über den Grad und die Dauer der endgültigen Krümmung etwas zu sagen.

Verlängert man in aufeinanderfolgenden Versuchen die Expositionszeit bei was immer für einer Lichtintensität, so wird in der Reaktion je nach dem gewählten Ausgangspunkte entweder ein

1) Weiter wurde der Vorgang nicht verfolgt. Über die Abhängigkeit der Ausgleichsbewegung von dem erreichten Krümmungsgrade vgl. auch Simon, Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzel; *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 51, 1912, S. 106 ff. Zum Studium autotropischer Ausgleichsbewegungen scheinen die *Avena*-Koleoptilen wegen der starken, im Dunkeln auftretenden Zirkumnutationen nicht sehr brauchbar. Auch das Baranetzky'sche Phänomen der Gegenkrümmung (Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen; *Flora*, Ergbd. 89, 1901), um dessen nähere Ergründung sich erst jüngst Harder vergeblich bemüht hat (Harder, Über den autotropischen Ausgleich mechanisch aufgezwungener Krümmungen des Sprosses; *Ber. der Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 32, 1914, S. 197), wurde mir durch entsprechende Drehung der ursprünglichen Krümmungsebene öfter vorgetäuscht.

2) Clark, 1913, a. a. O.

3) Arisz, 1914, a. a. O.

Fallen bis zur schließlichen motorischen Indifferenz oder ein Steigen bis zum motorischen Maximaleffekte offenbar. Fallen und Steigen ergeben sich aus dem Grade der erzielten Krümmung, aus der Zahl der gekrümmten Individuen einer Versuchsserie und schließlich, worauf noch niemals hingewiesen wurde, aus der Dauer des krümmenden Wachstums. Während gewisse Lichtmengen im Dunkeln eine nachträgliche Krümmung erzielen, auf welche schon nach 2—3 Stunden Zirkumnutationen und Ausgleichsbewegungen folgen, beeinflussen andere Lichtmengen die Koleoptile derart, daß sie noch nach 8—12 Stunden streng in der eingeschlagenen Richtung, die Krümmung verstärkend, weiterwächst. Wir können also durch Variation der Lichtmenge ähnliche Verschiedenheiten im motorischen Effekte erzielen, wie sie O. Richter bei ein und derselben Lichtinduktion durch reine und unreine Luft hervorrufen konnte¹⁾. Diese beiden Tatsachen zusammengenommen sind nebenbei ein Beweis für die Verschiebung der phototropischen Struktur durch Narkotika.

Der motorische Effekt pendelt also, wenn wir zunächst von der Umschaltung des Krümmungssinnes absehen, bei Steigerung der Lichtzufuhr um zwei Punkte: die motorische Indifferenz und das Krümmungsoptimum. Dazu kommt für gewisse Lichtmengen noch die Umschaltung des Krümmungssinnes. Dies Variieren des motorischen Effektes ist im Prinzipie seit Oltmanns' und ganz besonders seit Pringsheims Untersuchungen wohlbekannt. Blaauw trachtete für das Eintreten der Indifferenz und der negativen Reaktion schließlich für das erneute positive Krümmungsbestreben die Gültigkeit des Reizmengengesetzes zu erweisen, Clark entdeckte auch bei geringen Lichtintensitäten und kleinen Lichtmengen negativ phototropische Reaktionen, Arisz, wenn ich recht verstehe, ein Zunehmen und dann wieder Abnehmen des Krümmungsgrades bei Steigerung der Reizmenge bis zu 100 MKS, aus meinen Versuchen endlich, die bloß der Orientierung dienen, scheint hervorzugehen, daß fortschreitende Lichtmengen schon vor Erreichung der von Blaauw und innerhalb der von Clark angegebenen MKS eine mehrmalige wellenförmige Zu- und Abnahme im motorischen Effekte bedingen. Alle diese Tatsachen bringen uns in der Erklärung des Phänomens nicht weiter, als Pringsheim auf Grund seiner Versuche gelangt ist. Ihm ist der schließliche

1) O. Richter, 1912, a. a. O., S. 1203, Taf.-Fig. 8 u. 9.

Effekt bekanntlich die Resultierende aus der tropistischen Erregung und der Stimmung, welche durch das Licht an sich verändert wird. Es ist hier nicht der Platz, auf die Pringsheimsche Theorie im einzelnen und ihre Anwendbarkeit für alle gefundenen Tatsachen näher einzugehen, es sei nur bemerkt, daß eine Vertiefung unserer Einsicht vielleicht von Versuchen zu erhoffen wäre, welche uns exakt zeigten, wieviel sich des einseitig wirkenden Lichtes durch allseitiges Licht zur Erzielung bestimmter, scharf faßbarer motorischer Effekte ersetzen läßt. Was bis heute an entsprechenden Versuchen vorliegt, ist nicht ausreichend und birgt zudem in den Resultaten noch ungeklärte Widersprüche¹⁾.

Für unsere folgenden Kompensationsversuche war es wichtig, gesehen zu haben, daß, im Gegensatz zu dem stetig zunehmenden Effekte bei Steigerung der Massenwirkung, das Licht bei Steigerung seiner Menge, sei es durch Erhöhung der Intensität, sei es durch Verlängerung seiner Wirkung, einen wellenförmigen Wechsel des motorischen Effektes bedingt²⁾. Wenn wir von schwachen Schwingungen absehen, auf die schon vorhin aufmerksam gemacht wurde, und deren exakte Verfolgung sich gewiß lohnte, so kann der Zeitpunkt für den Eintritt der endlich bleibenden Krümmung für die verwendeten Lichtmengen³⁾ mit 30—60 Minuten angegeben werden. Eine Verstärkung der Krümmung bis zu einem Grade, wie er durch Massenwirkung erzielt wurde, konnte, wenn überhaupt, erst nach Ablauf von 2 Stunden oder noch viel später erreicht werden, oft zu einer Zeit, da der durch die Massenwirkung geschaffene Zustand offenbar schon im Ausklingen begriffen oder schon ganz ausgeklungen war.

Mit Rücksicht auf diese Ergebnisse war eine Möglichkeit der Kompensation ausgeschlossen: die Kompensation während

1) Clark, a. a. O., S. 750. Meines Erachtens ist die Äußerung des Verfassers, durch seine Versuche Pringsheims Theorie den Boden entzogen zu haben, zu weitgehend und solange verfrüht, als die Differenzen im Ausfalle der Pringsheimschen und seiner Versuche über Verlängerung bezw. Verkürzung der Präsentationszeit nicht geklärt sind.

2) Nach den Untersuchungen von M. M. Rib (Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln; *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 53, 1914) konnte in der Tat ein tonischer Einfluß diffuser Schwerkraft für Intensitäten von 0,6—20 g nicht gefunden werden.

3) Es wurde die Mehrzahl der Lichtmengen geprüft, die sich bei den folgenden Versuchen angeben finden, allerdings nicht intermittierend; vgl. übrigens die Bemerkung hierzu auf S. 164.

der von den beiden antagonistischen Impulsen veranlaßten Bewegung.

Die Versuche mit antagonistischen Licht- und Massenimpulsen.

I. Auf der Suche nach kompensierenden Reizmengen.

Die ersten Versuche mit antagonistischer Einwirkung der bezeichneten Reize in verschiedener Menge boten mehr oder weniger stets das gleiche Ergebnis: nach beiläufig einer halben Stunde Eintritt der zentripetalen Krümmung im Sinne des negativen Geotropismus, hierauf zunehmende Verstärkung dieser Krümmung, dann zwischen dreiviertel und einer Stunde Einsetzen der zentrifugalen Krümmungsbewegung im Sinne des positiven Phototropismus zunächst an der Spitze; auch diese Krümmung verstärkt sich, die Koleoptilen nehmen S-Form an und verbleiben entweder in dieser Lage oder erscheinen schließlich rein positiv phototropisch gekrümmt. Die soeben beschriebene Reaktion entspricht dem im vorhergehenden Abschnitte über den Verlauf der Einzelreaktionen Mitgeteilten vollkommen. Von kleinen, nicht scharf kontrollierbaren Schwankungen abgesehen, laufen die beiden Reizprozesse ohne jede wechselseitige Störung so ab, als handelte es sich um zwei voneinander völlig unabhängige Mechanismen; vorerst tritt der geotropische Effekt ein, dann der phototropische. Den rascheren Verlauf des geotropischen Prozesses bis zum Erregungsmaximum hat bekanntlich schon Guttenberg aus seinen Erfahrungen erschlossen¹⁾.

Die Hoffnung, zum Ziele zu gelangen, war auf Grund dieser ersten Versuche ziemlich gesunken, erst ein zufälliges Ergebnis gab neuen Ansporn. Als sich Impulse von 8,2, 16,5 und 24,8 g und Lichtintensitäten von 380,5, 512 und 725,6 MK durch 60 Sekunden, bzw. 15,79 Sekunden²⁾ gegenüberstanden, blieb bei den Keimlingen im innersten Kreise und zum Teil im mittleren Kreise die geotropische Reaktion völlig aus, und nach einer Stunde setzte die phototropische Reaktion, sich in der Folge verstärkend, ein. Durch diesen mit gleichem Erfolge wiederholten Versuch war bewiesen, daß eine wechselseitige Einflußnahme der Prozesse erzielbar ist, freilich zunächst nur im Sinne der Unterdrückung des geotropischen Effektes. Ich schritt nun bei gleicher

1) v. Guttenberg, 1908, a. a. O., S. 213.

2) Diese Zahl ergibt sich unserer Versuchsmethodik entsprechend aus 60 Sek. : 3,8; siehe die Erläuterung auf S. 166.

Massenwirkung und Reizdauer zu Veränderungen der Lichtintensität nach oben und nach unten und erreichte für die Keimlinge im innersten und mittleren Kreise tatsächlich reine Kompensation. Die Impulse, durch welche zum erstenmale die Unterdrückung jeder tropistischen Bewegung gelang, sind 8,2 und 16,5 g durch 60 Sekunden gegen 307,0 bzw. 400 MK durch 15,79 Sekunden.

Es galt nun weitere Kompensationspunkte zu suchen. Die nächstliegende Frage war die nach dem Verhalten der Pflanzen bei Verdoppelung der Dauer beider Reize; der Erfolg dieser Versuche war negativ. Weiter wurde daran gedacht, bei gleich bleibender Intensität von Licht und Massenwirkung und bei 2 Minuten während der Rotation die kompensierende Belichtungsdauer zu suchen. Sie wurde nach mehrmaligem Herumprobieren schließlich gefunden. Das Resultat kam allerdings unerwartet: bei Verdoppelung der Rotationszeit (2 Minuten) mußte, um Kompensation zu erhalten, die Dauer der Belichtung auf die Hälfte, das ist 7,89 Sekunden, reduziert worden; und wieder verhielten sich die Keimlinge im innersten Kreise gleich wie die des mittleren.

Es stand somit fest, daß Belichtungen von kürzerer Dauer kompensatorisch wirksamer sein können als länger andauernde Belichtungen, und diese Erkenntnis im Zusammenhange mit den vorhin gewonnenen Erfahrungen über Fallen und Steigen des motorischen Effektes bei allmählich fortschreitender Belichtung ließen die Vermutung zu, es könnten auf ein und denselben Massenimpuls verschiedene Lichtmengen kompensatorisch wirken. Die Versuche bestätigten diese Annahme. Zunächst wurde untersucht, ob sich eine Rotation von 60 Sekunden durch eine kürzere Belichtung kompensieren lasse (die betreffenden Intensitäten sollten stets gleich bleiben). Eine solche wurde, abwärts schreitend, bald gefunden: 3,94 Sekunden. Wieder entsprach dies nicht nur für den inneren, sondern auch für den mittleren Kreis der Versuchspflanzen. Eine Verlängerung der Belichtung über die Dauer der Rotation war, wie leicht einzusehen, bei der verwendeten Versuchsmethode ausgeschlossen, und so griff ich denn, um einen weiteren Kompensationspunkt nach oben zu finden, zur Erhöhung der Lichtintensität. Ich fand ihn für den mittleren Kreis mit 800 MK durch 15,79 Sekunden. Die bei den früheren Versuchen zutage getretene Gesetzmäßigkeit bezüglich der Reaktion der Keimlinge im inneren und mittleren Kreise findet demnach bei Veränderung der relativen Lichtintensitäten ihr Ende. Weitere Versuche wurden

in dieser Richtung nicht ausgeführt; das Mitgeteilte genügt wohl, um sagen zu dürfen: ein und derselbe Massenimpuls und verschiedene Lichtmengen können sich in ihrem tropistischen Effekte wechselseitig völlig aufheben.

Damit ist freilich nicht gesagt, die Kompensation lasse sich in jedem Falle auf dieselben uns unbekanntem Ursachen zurückführen, vielmehr könnte die Art des wechselseitigen Eingreifens für jede Lichtmenge eine andere sein. Wir kommen auf diesen Punkt noch später zurück. Immerhin ist das Steigen und Fallen der wechselseitigen Beeinflussung zunehmender Lichtmengen und desselben Massenimpulses zusammengenommen mit dem entsprechenden Verhalten zunehmender Lichtmengen in ihrem spezifischen motorischen Effekte ein Hinweis auf Beziehungen, die zwischen dem tropistischen und kompensatorischen Effekte des Lichtes bestehen dürften.

II. Über Kompensationen

länger andauernder Massenimpulse gleicher Intensität und über das Verhalten der Keimlinge bei Lichtmengen oberhalb und unterhalb der Kompensationspunkte.

Nachdem die im vorhergehenden Abschnitte mitgeteilten Tatsachen feststanden, lag ein weites Feld experimenteller Betätigung offen. Von den vielen Fragen, die sich von selbst an die Ergebnisse knüpften, wurde zunächst folgende in Angriff genommen: wie verhalten sich die Reizeiten für gleich bleibende Lichtintensitäten, wenn bei Verlängerung der gleichfalls konstanten Rotation von Minute zu Minute immer wieder vollkommene Kompensation eintreten soll.

Die Intensitäten für Licht und Massenwirkung waren die gleichen wie bei den vorhin beschriebenen Versuchen. Für Rotationen von ein und zwei Minuten Dauer bestätigten die wiederholten Versuche das bereits mitgeteilte Ergebnis; der Effekt einer drei Minuten langen Rotation von konstanter Geschwindigkeit konnte durch eine Lichtzufuhr von 15,79 Sekunden mit aller Exaktheit kompensiert werden. Wiederum verhielten sich die Keimlinge im innersten und mittleren Kreise gleich.

Vergegenwärtigen wir uns das bisher Gefundene, wobei wir von den Lichtmengen, die den Rotationseffekt einer Minute aus-

löschen, nur die kleinste in Betracht ziehen, so ergibt sich, daß für Massenimpulse von 8,2 bzw. 16,5 g und Lichtintensitäten von 307,0 bzw. 400 MK dann Kompensation eintritt, wenn die betreffenden Reizzeiten sich folgendermaßen verhalten (die erste Zahl gilt für den Massenreiz, die zweite für den Lichtreiz): 60 Sek. : 3,9 Sek. : 2×60 Sek. : 7,8 ($= 2 \times 3,9$) Sek.; 3×60 Sek. : 15,7 ($= 2 \times 7,8$) Sek. Das Licht muß also bei fortschreitender Massenwirkung zur Erzielung eines konstanten Effektes zunächst von Stufe zu Stufe in doppelter Menge zugeführt werden.

Schon auf der nächsten Stufe, also bei einer vier Minuten währenden Rotation, stimmt diese angenommene Gesetzmäßigkeit nicht mehr: eine Lichteinwirkung von $2 \times 15,7$ Sekunden erzielt die tropistische Indifferenz nicht. Ich übergehe die Schilderung der weiteren Bemühungen und will bemerken, daß sich schließlich auch für diese Stufe die Kompensation fand: 25,6 Sekunden. Will man diese Zahl zu den vorhergehenden in Beziehung bringen, so entspricht sie folgender Forderung: $t_n = 2 t_{n-1} - \frac{t_{n-2} + t_{n-3}}{2}$.

Die Lichtmenge, die eine 4 Minuten währende Rotation kompensiert, beträgt somit nicht das Doppelte der vorhergehenden Stufe, sondern dieses vermindert um das arithmetische Mittel der zwei weiter zurückliegenden Kompensationsmengen. Bevor wir auf die Versuche übergehen, welche die Auffindung des Kompensationspunktes für weiter fortschreitende Massenwirkungen auf Grund der angeführten Formel zum Ziele hatten, sei die Frage erörtert, ob es berechtigt ist, die für fortschreitende Massenwirkung gefundenen Kompensationen als auf gleiche Weise veranlaßte Erscheinungen anzusehen oder nicht. Die Annahme erscheint berechtigt, sofern es gelingt zu zeigen, daß die Kompensation auf jeder Stufe nach unten und oben, d. h. bei Verkleinerung und Vergrößerung des Lichtimpulses in äquivalente Reaktionserscheinungen übergeht. Dies ist nun, wie die folgende Tabelle (S. 178) zeigt, tatsächlich der Fall. In dieser Tabelle finden sich alle mit Rotationen von 1—4 Minuten Dauer ausgeführten Versuche kurz zusammengefaßt. Die vorhandenen Lücken auszufüllen, war mir vorderhand nicht möglich. Die Angaben beziehen sich stets auf die gleichen Intensitäten, also 8,2 g gegen 307,0 MK und 16,5 g gegen 400 MK. Auch bei den Versuchen mit 4 Minuten Rotation verhielten sich die Keimlinge des innersten Kreises genau so wie die des mittleren Kreises.

Belichtungsdauer mit 307,0 bzw. 400 MK	Rotation durch 4 Minuten	Rotation durch 3 Minuten	Rotation durch 2 Minuten	Rotation durch 1 Minute
63,157 Sek.	Starke geotropische Reaktion, darauf starke phototropische Reaktion, Rückkehr zur Ausgangslage.	—	—	—
47,368 "	Geotropische Reaktion schwächer, ebenso die folgende phototropische Reaktion, die Ausgangslage wird nicht durchaus erreicht.	Geotropische Reaktion kräftig, darauf ebenso eine phototropische Reaktion; die Ausgangslage wird z. T. erreicht, hin und wieder überschritten.	Geotropische Reaktion sich verstärkend und bleibend, phototropische Reaktion fehlend.	—
31,578 "	Wie oben.	—	—	—
27,631 "	Wie oben.	—	—	—
25,657 "	Kompensation.	—	—	—
23,684 "	Geotropische Reaktion ausbleibend oder sehr schwach, sehr starke phototropische Reaktion.	Schwache geotropische Reaktion, durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage bald erreicht, bald nicht, bald überschritten.	—	—
15,789 "	—	Kompensation.	Schwache geotropische Reaktion, durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage bald erreicht, bald nicht, bald überschritten.	(Kompensation)
7,894 "	—	Geotropische Reaktion ausbleibend oder schwach, sehr starke phototropische Reaktion.	Kompensation.	—
3,947 "	—	Wie oben, phototropische Reaktion teilweise schwächer.	Geotropische Reaktion ausbleibend oder sehr schwach, sehr starke phototropische Reaktion.	Kompensation.
1,973 "	—	—	Geotropische Reaktion wie oben, phototropische Reaktion noch stärker.	—
0,921 "	—	—	Geotropische Reaktion nach ansteigend, durch die phototropische Reaktion wird die Ausgangslage etwas überschritten.	—
0,263 "	—	Rasch ansteigende geotropische Reaktion, darauf starke phototropische Reaktion.	Wie links.	—
0,135 "	—	—	Sehr schwache geotropische und ebenso schwache phototropische Reaktion.	—
0,067 "	—	Geotropische Reaktion kräftig, durch die folgende phototropische Reaktion wird die Ausgangslage stark überschritten.	Die Reaktionen nähern sich der Kompensation.	—

Um wenigstens für eine Versuchsreihe einige Anschauung beizubringen, seien in Fig. 5a u. 5b (S. 180 u. 181) die entsprechenden Kurven für 3 Minuten Rotation wiedergegeben, wobei der äußerste Kreis von Keimlingen (24,8 g gegen 542,6 MK), der bei keinem Versuche zur Kompensation gelangt ist, trotz des mitunter recht interessanten Reaktionsverlaufes weggelassen wurde. Über die Art der Darstellung wurde schon einleitend (S. 167) gesprochen.

Wir sehen zunächst, daß der Kompensationspunkt auf jeder Stufe von ähnlichen Reaktionen sowohl bei Steigerung als auch bei Verminderung der Belichtung begrenzt wird. Bei Steigerung erscheint die bekannte Reaktion: zuerst die zentripetale Krümmung im Sinne des negativen Geotropismus, hierauf die zentrifugale Krümmung im Sinne des positiven Phototropismus, beide verhältnismäßig schwach: bei Verminderung der Belichtung hingegen wird die zentripetale Krümmung vollständig oder nahezu vollständig unterdrückt und es tritt mit großer Energie die zentrifugale Krümmung ein, deren weiterer Verlauf hier nicht interessiert. Mit Rücksicht auf dies Ergebnis ist es wohl berechtigt, die in Betracht kommenden Kompensationsprodukte als durch gleiche Ursachen erzielt anzusehen und nach einer Gesetzmäßigkeit ihres Eintreffens zu suchen. Was diese Ursachen des näheren sind, das bleibt nun einmal ganz außer Betracht.

Verfolgen wir die Reaktionen dort, wo dies durch Versuche belegt wurde, bei weiterer Reduktion der Belichtung, so sehen wir bei kleineren Lichtmengen neuerdings das bekannte Nacheinander des geotropischen und phototropischen Effektes und schließlich (siehe Rotation durch 2 Minuten) die abermalige Annäherung an einen Kompensationspunkt. Die kleinste geprüfte Belichtungsdauer 0,067 Sekunden ist aber noch aus einem anderen Grunde interessant. Es handelt sich hier um Lichtmengen ($0,067 \times 307,0 = 20,5$ MKS und $0,067 \times 400 = 26,8$ MKS), die sich den von anderen Autoren für die *Avena*-Koleoptile festgestellten phototropischen Schwellenwerten nähern¹⁾. Daraus geht hervor, daß auch größere Massenimpulse die Perzeption und den tropistischen Effekt kleinster Lichtmengen nicht unterdrücken.

1) Blaauw, 1909, a. a. O.: 20 MKS. — Nybergh, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge, Ber. der Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30, 1912: 15 MKS. — Noack, 1914, a. a. O.: 12,2 MKS.

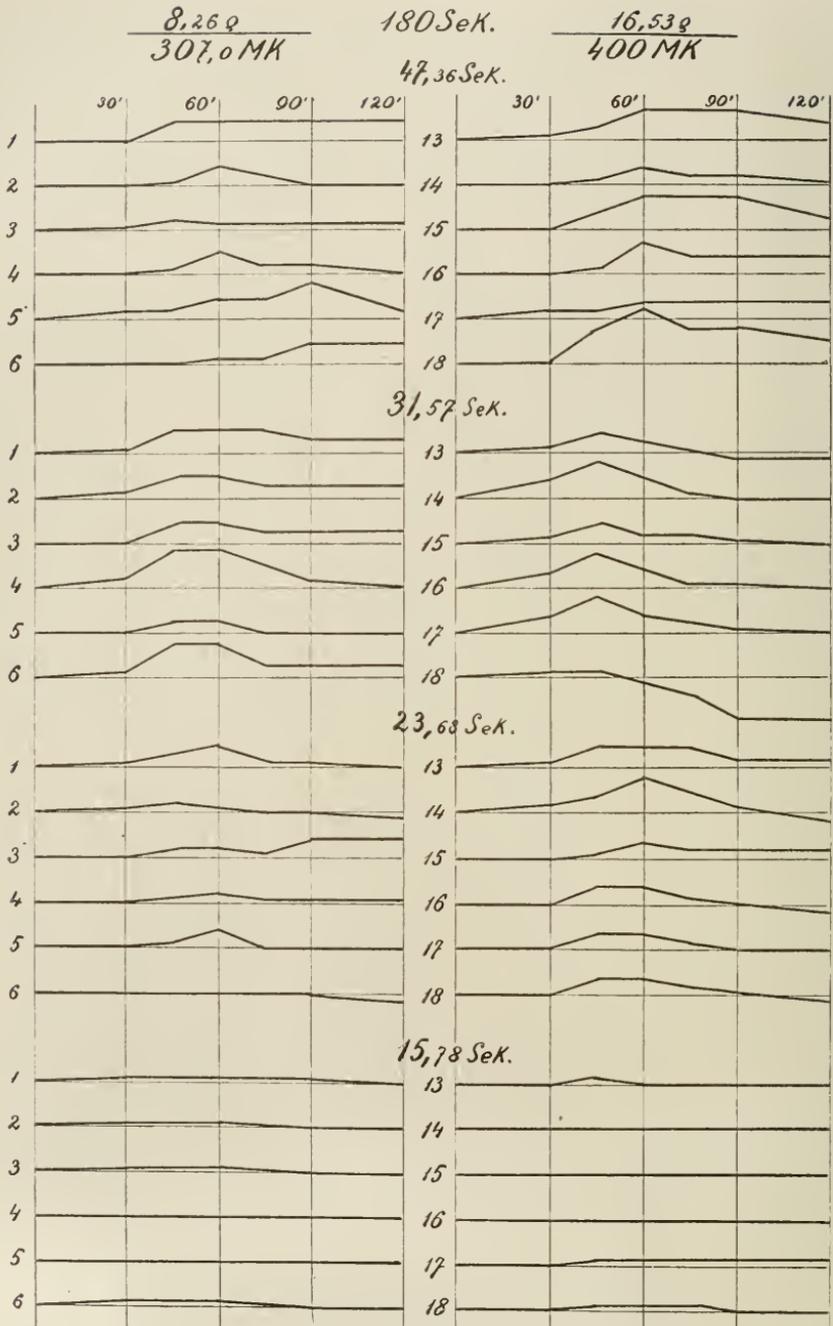


Fig. 5 a.

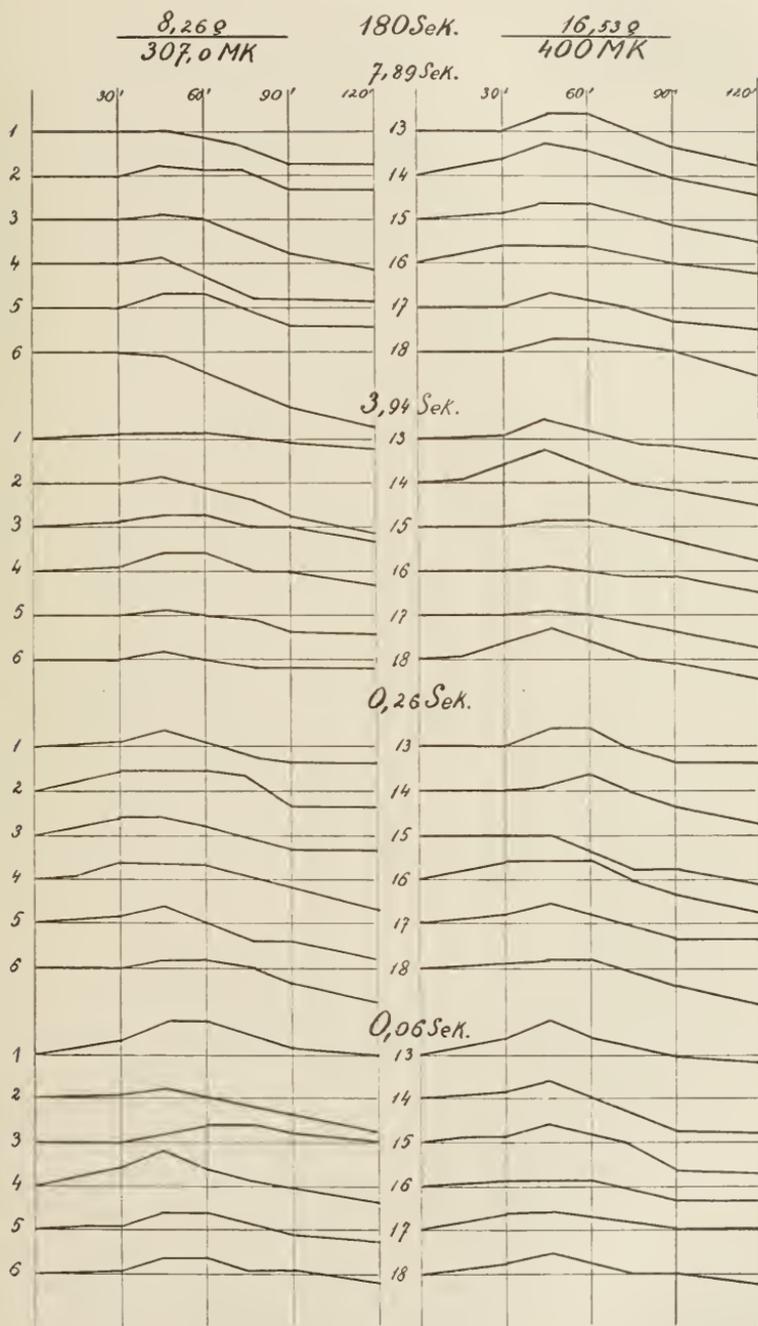


Fig. 5 b.

Es ergibt sich weiter die Frage, ob nicht neben dem Kompensationspunkte und dem Stadium völliger Unterdrückung des geotropischen Effektes auch eine Lichtmenge zu finden wäre, bei welcher der phototropische Effekt für sich allein ganz ausgeschaltet wird. Da muß bemerkt werden, daß diese Reaktion als solche nicht so scharf charakterisiert ist, wie die anderen zwei. Der phototropische Effekt tritt bekanntlich erst nach der geotropischen Krümmung in Erscheinung. Erfolgt dies längstens nach einer Stunde seit Versuchsbeginn, so ist an dem phototropischen Charakter der Bewegung nicht zu zweifeln; erfolgt die zentrifugale Veränderung jedoch erst viel später, so ist die Entscheidung, ob phototropische Bewegung oder autotropische Ausgleichsbewegung, nicht in jedem Falle ohne weiteres möglich. Trotzdem halte ich es für ziemlich sicher, daß es auch ein Stadium unter den Reaktionen bei antagonistischer Licht- und Massenwirkung gibt, da ein phototropischer Effekt gar nicht in Erscheinung tritt. Die Versuchsergebnisse mit 47,3 und 31,5 Sekunden Belichtung bei 3 bzw. 2 Minuten Rotation lassen diesen Schluß mit ziemlicher Sicherheit zu.

Überblicken wir die in der Tabelle zusammengefaßten Versuche noch einmal, so ergeben sich folgende zwei Tatsachen:

1. Die Wirkung zunehmender Belichtung ist für jede Stufe antagonistischer Massenimpulse eine gleichartige. Die Reaktionen pendeln um gut charakterisierte Punkte. Diese sind die völlige Kompensation und die Unterdrückung eines der beiden tropistischen Effekte.
2. Wird ein bestimmter, durch gleiche Grenzreaktionen charakterisierter Kompensationspunkt ins Auge gefaßt, so zeigt sich, daß bei Verlängerung der Massenwirkung eine entsprechende Verlängerung der Belichtung zur Erzielung äquivalenter Reaktionsfolge notwendig ist. Die Zunahme der Belichtung und die Zunahme der Massenwirkung bei gleich bleibenden Intensitäten beider Reize stehen in keinem einfachen Verhältnis.

Bevor wir zur weiteren Feststellung dieser Beziehung übergehen; seien jedoch noch einige sich anschließende Fragen berührt.

III. Der Kompensationspunkt ist ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen.

Es ist klar, daß, wie immer bei Experimentaluntersuchungen, auch bei diesen Versuchen individuelle Verschiedenheiten in den Reaktionen zutage traten. Diese mußten besonders bei einer so scharf charakterisierten Reaktion, wie es die Kompensation ist, auffallen. Schon bei den ersten Versuchen mit Kompensationserfolgen zeigte sich jedoch eine Erscheinung, die nach öfterer Wiederholung berechnigte Zweifel darüber aufkommen lassen mußte, ob man es wirklich mit individuellen Schwankungen zu tun habe. Es handelt sich um folgendes: die 6 Keimlinge eines Kreises gliederten sich bezüglich ihrer Reaktion in zwei Gruppen, die eine zu 3—4 Keimlingen war kompensiert, die andere zu 3—2 Keimlingen reagierte anders, die Individuen aber untereinander ziemlich gleichmäßig. Hierbei war die Verteilung dieser zwei Reaktionsweisen auf einem Kreise eine streng gesetzmäßige, beiderlei Individuen bildeten eine geschlossene, gleichmäßig reagierende Gruppe. Als sich diese Erscheinung immer wieder bald auf diesem bald auf jenem Kreise wiederholte, war an ein zufälliges Zusammentreffen von Keimlingen gleicher individueller Struktur nicht mehr zu denken und es mußten mögliche äußere Ursachen in Betracht gezogen werden. Vor allem galt es zu überlegen, ob nicht die Versuchsmethode selbst eine verschiedene Beeinflussung der Keimlinge eines Kreises derart zulasse, daß gesonderte Reaktionsfolge eintreten.

Hierzu finde ich ausschließlich folgende Möglichkeit: Vollkommen gleichlange Lichtzufuhr für alle Keimlinge der Scheibe erfolgt nur dann, wenn bei Beginn und am Ende der Belichtung stets dieselben Punkte der rotierenden Scheibe vor die gleichen Lampen zu stehen kommen, mit anderen Worten, wenn während der Belichtungszeit die Scheibe genau eine ganze Zahl von Umdrehungen macht. Dies trifft, wie leicht einzusehen, nur in seltenen Fällen zu; der gewöhnlichste Fall ist wohl der, daß zu einer bestimmten ganzen Umdrehungszahl noch ein Bruchteil einer Umdrehung hinzukommt. Damit ist aber eine ungleichmäßige Belichtung der Keimlinge eines Kreises gegeben. Je nach der Größe des hinzukommenden Bruchteils empfängt nämlich eine gewisse Zahl von Individuen, die bei der Rotation hintereinander an den

Lichtquellen vorbeifliegen, einen oder einige Lichtblitze mehr als die übrigen.

Ich will nicht alle hierbei möglichen Lichtmengen in Betracht ziehen, sondern mich auf den in Fig. 6 dargestellten Fall beschränken, der als Beispiel aus vielen anderen und ähnlichen gewählt ist. Wir sehen die Reaktionsweise von 6 Keimlingen eines Kreises, auf welche Licht und Masse in angegebener Intensität und Dauer wirkten, und erkennen den Zerfall in zwei Gruppen

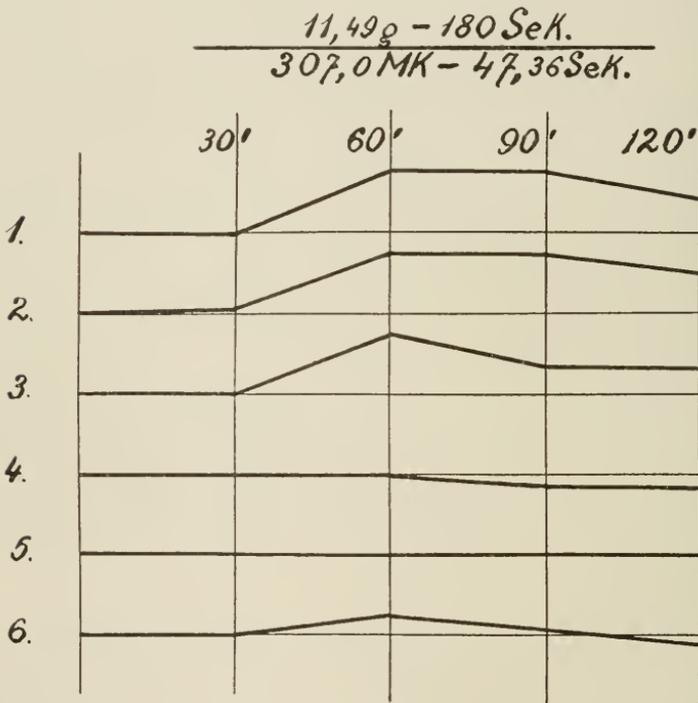


Fig. 6.

nahezu gleicher Reaktion. Überlegen wir, daß die Keimlinge $\frac{1}{6}$ der Kreisperipherie, die Lampen aber $\frac{1}{4}$ derselben voneinander abstehen, so wird sich das dargestellte Ergebnis am besten so erklären, daß zu der ganzen Umdrehungszahl noch eine halbe Umdrehung hinzukam, wobei 2 Keimlinge ein Plus von zwei Blitzen empfangen, ein Keimling ein Plus von einem Lichtblitz erhielt. Welche Gruppe dies Plus für sich in Anspruch nehmen konnte, läßt sich natürlich nicht entscheiden. Aus diesem und ähnlichen

Ergebnissen, die, will man dem Zufall nicht allen Einfluß einräumen, kaum anders deutbar sind, geht hervor, daß sich die Versuchspflanzen im Zustande der Kompensation in einem außerordentlich labilen Gleichgewicht befinden, aus welchem sie schon durch ein kleines Plus oder Minus in der Belichtung herausgebracht werden können, daß also die angewandte Methode antagonistischer Reizung, wenn auch im ganzen ziemlich umständlich, doch eine sehr feine Wage für Lichtmengen darstellt.

Die Lichtmengen, welche im herangezogenen Beispiele das Plus oder Minus ausmachen, sind $307,0 \times 0,01 = 3,07$ MKS oder höchstens $2 \times 3,07 = 6,14$ MKS. Das sind Lichtmengen, kleiner als die überaus tiefen Schwellenwerte, die Noack¹⁾ für schieb von oben auf die *Avena*-Koleoptile einfallendes Licht feststellen konnte²⁾.

IV. Hat auf die Kompensation die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr einen Einfluß oder kommt nur die Lichtmenge in Betracht?

Diese Frage mußte, wie einleitend erwähnt, schon deswegen experimentell entschieden werden, da bei der ganzen Versuchsanordnung nicht kontinuierliches, sondern intermittierendes Licht in Anwendung kam. Doch auch ein Zweites ist zu bedenken: Gegenüber einer Rotation von mehreren Minuten sind die entsprechenden kompensierenden Belichtungszeiten teilweise sehr kurz; es war daher zu prüfen, ob nicht die relative Lage der Lichtzeit innerhalb der Rotationszeit von Einfluß auf die Reaktion sei. Beides konnte auf Grund von Parallelversuchen mit kleinerer Lampenzahl, also mit größeren Belichtungspausen und entsprechend verlängerter Gesamtbrennzeit der Lampen geklärt werden. Hierzu eigneten sich besonders solche Fälle der Kompensation, die durch eine Belichtung während $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{2}$ der ganzen Rotationszeit erzielt wurden. In diesen Fällen war die Probe einfach so durchzuführen, daß man bei einer einzigen Lampe (d. i. $\frac{1}{4}$ der vorhandenen Lampen) bzw. bei zwei (d. i. $\frac{1}{2}$ der vorhandenen Lampen) die Brennzeit auf die ganze Rota-

1) Noack, 1914, a. a. O., S. 21 ff.

2) Ob sich die Unterschiedsempfindlichkeit dem Weber-Fechnerschen Gesetz entsprechend verhält, scheint mir mit Rücksicht darauf, daß die beschriebene Erscheinung bei Versuchen mit verschieden langer Gesamtbelichtung auftrat, zweifelhaft.

tionszeit ausdehnte. Offenbar ist die Lichtmenge, die von 4 Lampen während $\frac{1}{4}$ bzw. $\frac{1}{2}$ der Rotationszeit auf die Versuchspflanzen fällt, genau so groß wie die Lichtmenge, die von einer bzw. zwei Lampen während der ganzen Rotation die Keimlinge trifft. Trat demnach bei Ausdehnung der in der Summe gleichwertigen Lichtblitze über die ganze Rotationszeit dasselbe Resultat ein, wie bei deren Konzentration auf eine entsprechend kürzere Zeit, so war damit zweifellos dargetan, daß die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr für die Reaktion belanglos und nur die Lichtmenge hierfür in Betracht zu ziehen ist. Dies ergaben nun die durchgeführten Versuche in der Tat.

Sie wurden für folgende kompensierende Zeiten durchgeführt (die Intensitäten blieben stets die gleichen: siehe S. 180 u. 181):

- a) 60 Sek. Rotation und 3,947 Sek. Belichtung.
- b) 120 „ „ „ 7,894 „ „ „
- c) 300 „ „ „ 39,472 „ „ „

Bei a) brannten die 4 Lampen $3,9 \cdot 3,8 = 15$ Sek., d. i. $\frac{1}{4}$ Rotationszeit, bei b) $7,8 \cdot 3,8 = 30$ Sek., d. i. $\frac{1}{4}$ Rotationszeit, bei c) $39,4 \cdot 3,8 = 150$ Sek., d. i. $\frac{1}{2}$ Rotationszeit. Bei den Parallelversuchen zu a) und b) kam dementsprechend eine Lampe, bei den Parallelversuchen zu c) kamen zwei Lampen in Verwendung. Die Kompensation trat jedesmal nach Wunsch ein.

Es wurden ähnliche Parallelversuche mit gleichem Erfolge auch mit Rücksicht auf andere Reaktionsweisen (siehe Tabelle auf S. 178) durchgeführt. Da jedoch keine Reaktion der Kompensation an Schärfe der Charakterisierung gleichkommt und das Mitgeteilte zur Begründung der Sache genügt, sehe ich von einer näheren Darstellung der betreffenden Versuche ab.

V. Vergleich zwischen dem spezifischen tropistischen Effekte einiger Lichtmengen und deren Effekte bei antagonistischer Massenwirkung.

Aus den Vorversuchen über die Wirkung des Lichtreizes allein und aus den Versuchen mit antagonistischer Massenwirkung ergab sich, wie schon hervorgehoben, bei allmählicher Steigerung der Lichtmenge ein Zu- und Abnehmen des schließlichen Effektes. Da es sich in beiden Fällen um eine prinzipiell gleiche Erscheinung handelt, lag es nahe, nach den Beziehungen zwischen der

Lichtwirkung ohne und mit gleichzeitiger Massenbeeinflussung zu suchen. Daß diese Beziehung kein einfacher Parallelismus in dem Sinne sein konnte, daß dem phototropischen Optimum dort die völlige Unterdrückung des geotropischen Krümmungsbestrebens hier, der phototropischen Indifferenz dort das Ausbleiben phototropischer Krümmungen hier und schließlich irgend einem mittleren motorischen Effekte dort die Kompensation hier entsprechen sollte, war von vornherein klar. Denn die in der Tabelle zusammengestellten Versuche zeigen uns, wie die einzelnen Reaktionen nicht nur von der Lichtmenge, sondern eben auch von der Dauer des betreffenden Massenimpulses abhängen. Wie greifen nun diese beiden Faktoren ein? In vielen Fällen scheinbar überhaupt nicht: die Reaktionen laufen anscheinend nacheinander ab. Halten wir uns nur an das gut Charakterisierte: die Kompensation und die Unterdrückung der geotropischen Bewegung. — Die gleichfalls vorkommende Unterdrückung der phototropischen Bewegung bleibe wegen des Eingreifens unkontrollierbarer autotropischer Bestrebungen außer Betracht.

Es haben die kompensierenden Lichtmengen (siehe Tabelle) für sich allein folgende Krümmungseffekte:

- a) 3,9 Sek. für beide in Betracht kommenden Intensitäten gut;
- b) 7,8 Sek. für 307,0 MK gut, für 400 MK schlecht;
- c) 15,7 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK gut;
- d) 25,6 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK fast gar keinen Effekt.

Die Lichtmengen a) unterdrücken bei 2 Minuten langer Rotation die geotropische Krümmung vollkommen oder nahezu, Lichtmengen b) tun dies bei 3 Minuten während der Rotation, die Belichtung, welche den gleichen Erfolg bei 4 Minuten andauernder Rotation erzielt (23,6 Sek.), hat schließlich, allein wirkend, folgenden Effekt:

- e) 23,6 Sek. für 307,0 MK mittelmäßig, für 400 MK fast gar keinen Effekt.

Die Veränderungen des tropistischen Effektes bestimmter Lichtmengen durch antagonistische Massenwirkung gestatten nun in einer Beziehung einen neuen Einblick in das dunkle wechselseitige Getriebe der inneren Vorgänge: weniger der zur Unterdrückung jeder Bewegung führenden als solcher, welche neben der Verhinderung der geotropischen Krümmung eine Steige-

rung des phototropischen Effektes erzielen. Diese Erscheinung ergibt sich aus mehreren vergleichenden Überlegungen, in ganz auffälliger Weise jedoch aus dem Vergleiche des selbständigen Lichteffektes von $7,8 \times 400$ MKS und von $23,6 \times 400$ MKS mit der entsprechenden Reaktion bei gleichzeitiger Massenwirkung: dort fast vollkommene motorische Indifferenz, hier nach Unterdrückung der geotropischen Krümmung (demnach ohne jede Beeinflussung durch autotrope Bestrebungen) ganz bedeutendes und lang andauerndes positiv phototropisches Wachstum.

Aus diesem Verhalten ergibt sich die Tatsache, daß die durch Massenimpulse hervorgerufenen und einem entgegengesetzten Ziele zustrebenden Veränderungen nicht immer, wie bisher ziemlich allgemein angenommen wurde, hemmend in die tropistische Wirkung des Lichtimpulses eingreifen, sondern sie unter Umständen auch fördern können. Daraus ergibt sich aber die weitere Folge, daß bei jeder, auch einer optimalen phototropischen Krümmung Licht und Schwerewirkung in Betracht zu ziehen ist¹⁾ und von einer Unterdrückung des Geotropismus als Summe aller Vorgänge, die eine bestimmte Orientierung des Organs zur Richtung des Massenreizes zum Ziele haben, demnach niemals gesprochen werden kann²⁾.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, wie durch Verbrauch von Lichtenergie zum Zwecke der Neutralisation von Vorgängen, die durch den Massenimpuls veranlaßt sind, der motorische Effekt des Lichtes gesteigert wird: in gleicher Weise könnte durch Bindung von Lichtenergie der motorische Effekt des Lichtes auch herabgesetzt werden. Wir wissen, daß bei zunehmender Lichtmenge bald ein Steigen, bald ein Fallen im motorischen Effekte nachweisbar ist, und eine einfache Überlegung sagt uns, daß demnach das Verhältnis der zugeführten zur gebundenen Lichtmenge darüber entscheidet, ob sich der motorische Effekt durch die lichtbindende Wirkung des Massenimpulses in der Richtung vom Indifferenzpunkt gegen das Optimum oder in umgekehrter Richtung verändert. Durch Veränderung in umgekehrter Richtung bis zur

1) Dies dürfte mit Rücksicht auf die Ergebnisse von Ribß (1914, a. a. O.) und von Erik Richter, Vorl. Mitteilung eines Experimentes zur Statolithentheorie, Ber. der deutsch. bot. Ges., Bd. 32, 1914, selbst für die phototropischen Krümmungen bei der üblichen Klinostatendrehung (Organ senkrecht zur Achse) zu berücksichtigen sein.

2) In diesem Sinne entschieden seinerzeit die Versuche Guttenbergs (1908, a. a. O., S. 219).

motorischen Indifferenz ist aber auch eine mögliche Form des Kompensationsphänomens gegeben.

Das Ineinandergreifen der geo- und phototropischen Vorgänge wird, wie wir sahen, durch die völlige Kompensation oder durch die Unterdrückung einer der zwei angestrebten Bewegungen deutlich offenbar: dazwischen liegen die Reaktionen, die in ihrem bekannten Nacheinander jedenfalls zeigen, daß die gegenseitige Beeinflussung nicht in jedem Falle eine gleich tiefgehende zu sein braucht, wiewohl sie sich auch für viele dieser Fälle gewiß mannigfaltig, vor allem durch die gegenseitige Beeinflussung des Krümmungsgrades nachweisen ließe. Nach diesen Erörterungen kehren wir im nächsten Abschnitte zur Frage zurück, wie die Lichtmengen gesteigert werden müssen, um bei zeitlich fortschreitender gleichmäßiger Masseneinwirkung die Kompensation aufrecht zu erhalten.

VI. Die Gesetzmäßigkeit in der Kompensation länger andauernder Massenimpulse.

Wir erinnern uns, daß die Belichtungszeit zur Kompensation einer 4 Minuten währenden Rotation bei gleich bleibenden Reizintensitäten der Formel $t_n = 2t_{n-1} - \frac{t_{n-2} + t_{n-3}}{2}$ entsprach. Demnach wird diese Zeit gefunden, indem man von der verdoppelten Belichtungszeit, die zur Kompensation einer 3 Minuten währenden Rotation notwendig ist (t_{n-1}), das arithmetische Mittel der beiden Belichtungszeiten, die Rotationen von 2 (t_{n-2}) und 1 Minute Dauer (t_{n-3}) kompensieren, subtrahiert. Auf Grund dieser Formel wurde die Belichtungszeit für Rotationen von 5—9 Minuten Dauer ausgerechnet. Die betreffenden Zeiten sind:

5 × 60 Sek. Rotation :	39,472	Sek. Belichtung
6 × 60 " " :	58,222	" "
7 × 60 " " :	83,879	" "
8 × 60 " " :	118,026	" "
9 × 60 " " :	165,002	" "

Von diesen Zeiten ist die letzte mit gleich bleibender Apparatur nicht mehr nachweisbar, da eine Belichtung von $(165,0 \dots \times 3,8) = 627, \dots$ Sekunden über die Rotationsdauer (540 Sekunden) hinausreicht. Die übrigen Kompensationszeiten wurden experimentell nachgeprüft, und da stellte sich folgendes heraus:

Die kompensierende Belichtung für 5 Minuten Rotation entsprach der Forderung sehr vollkommen¹⁾, die entsprechende Belichtung für 6 Minuten Rotation konnte gerade noch befriedigen, die Belichtungszeiten für 7 und 8 Minuten Rotation waren mit Rücksicht auf den erzielten Reaktionscharakter zweifellos zu groß. Da sich bei länger wählender Rotation Stromschwankungen immer unangenehmer bemerkbar machten, ließ ich die Frage bezüglich der Kompensation der letzten zwei Rotationszeiten zunächst unentschieden.

Nimmt man die Gültigkeit der mitgeteilten Formel an, dann ergibt sich für die Rotationen von 1—8 Minuten kompensierenden Belichtungszeiten folgendes Verhältnis: $1 : 2 : 4 : 6\frac{1}{2} : 10 : 14\frac{3}{4} : 21\frac{1}{4} : 30$ oder $4 : 8 : 16 : 26 : 40 : 59 : 85 : 120$. In der untenstehenden Fig. 7 finden sich die Kompensationspunkte in ein recht-

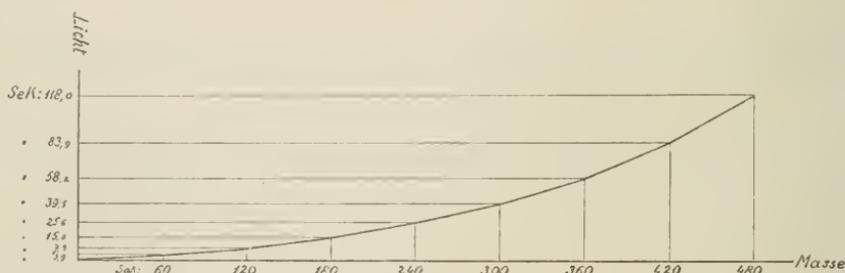


Fig. 7.

winkliges Koordinatensystem gebracht, wobei die Zeiten der Rotation in gleichen Abständen auf der Abszisse die Zeiten der kompensierenden Belichtung unter Zugrundelegung des angegebenen Verhältnisses auf die Ordinate derart aufgetragen wurden, daß im Original ein Millimeter einer Sekunde entsprach. Die sich ergebende Kurve der kompensierenden Zeiten hat nun besonders in der ersten Hälfte entweder die Gestalt einer Sinus- bzw. Kosinuskurve, deren Punkte durch $x = \alpha$, $y = 1 - \cos \alpha$ bestimmt sind, oder die anfänglich fast übereinstimmende Gestalt einer Parabel von der Gleichung $y^2 = kx$ oder hier $x^2 = ky$. Es war nun zu untersuchen, welchen Winkelwerten die Kompensationspunkte fortschreitend beiläufig entsprechen und ob sich für k der Parabel ein

1) Dieser Versuche wurde schon bei der Fragestellung im Abschnitt IV Erwähnung getan.

einheitlicher Wert ergibt, um hierdurch eine mögliche Gesetzmäßigkeit aufzudecken. Wählen wir für die erste kompensierende Belichtungszeit $\alpha = 2^\circ$, so ergibt sich $1 - \cos \alpha = 0,0006$. Multiplizieren wir diesen Betrag mit den Verhältniszahlen für die fortschreitende Belichtungsdauer, so erhalten wir folgende Werte:

Rotationsdauer :	1 Min.	2 Min.	3 Min.	4 Min.	5 Min.	6 Min.	7 Min.	8 Min.
Verhältnis der } Belichtungszeit }	1	2	4	$6\frac{1}{2}$	10	$14\frac{3}{4}$	$21\frac{1}{4}$	30
$1 - \cos \alpha$:	0,0006;	0,0012;	0,0024;	0,0039;	0,0060;	0,0088;	0,0127;	0,0180
α :	2° ;	$2,8^\circ$;	4° ;	5° ;	$6,3^\circ$;	$7,6^\circ$;	$9,2^\circ$;	$10,9^\circ$.

Wir sehen im Rahmen der exakt nachgewiesenen Kompensation, d. i. von 1—5 Minuten Rotation, die Belichtungszeiten fast genau so wachsen, wie es dem um je einen Grad vermehrten Winkel entspricht. Von 6 Minuten Rotation angefangen wird der Winkelabstand größer; wir erinnern uns aber, daß die entsprechenden Versuche keine Kompensation, sondern eine Reaktion ergaben, die auf zuviel Licht schließen ließ. Dasselbe gilt für die errechneten Werte von k der Parabel, die sich mit Ausnahme des ersten ziemlich konstant halten (um 2000), gegen Ende dem zu großen y (Lichtzeit) entsprechend jedoch stark sinken. Ich bemühte mich daher abermals, für die betreffenden Rotationszeiten die kompensierenden Lichtmengen zu finden. Wiewohl nun tatsächlich bei sehr vielen Versuchen Kompensation erzielt wurde, möchte ich mit Rücksicht auf die lästigen Stromschwankungen, die gerade in dieser Zeitperiode immer wieder den Versuchen den sicheren Boden entzogen, mit der Entscheidung noch zurückhalten, ob es sich in unserem Falle um eine Sinuskurve oder um eine Parabel handelt.

Tatsache ist jedoch, daß die Belichtungszeit Stufe für Stufe zur Erzielung der Kompensation zunächst **einer parabelähnlichen Kurve** entsprechend um ein Bedeutendes zunehmen muß.

Durch das in allen Versuchen nachweisbare gleiche Verhalten der Keimlinge des innersten und des mittleren Kreises ist zudem gezeigt, daß diese gesetzmäßige Zunahme der Belichtungsdauer unabhängig ist von der absoluten Größe der sich wechselseitig kompensierenden Reizintensitäten, daß das Gesetz demnach auch für Lichtintensitäten gelten muß, welche die normale Schwerewirkung (g) kompensieren. Liegen Intensitäten, die in bestimmter Dauer einander einmal kompensieren,

vor, so ist für die Fortdauer der Reizung das mitgeteilte Zeitgesetz zur Erzielung äquivalenter Reaktionen gültig.

Eine andere Frage ist, ob bei konstanter Reizdauer auch für die Reizintensitäten gesetzmäßige Beziehungen sich aufdecken ließen. Das zu entscheiden, bleibt weiterer Forschung vorbehalten. Doch scheint mir mit Rücksicht auf meine Versuche die Sache nicht unwahrscheinlich. Bekanntlich standen sich in den Kompensationsversuchen folgende Reizintensitäten gegenüber: 8,2 g und 307,0 MK; 16,5 g und 400,0 MK. Die Intensitäten der Massenwirkung verhielten sich demnach wie 1:2, die kompensierenden Lichtintensitäten wie 3:4¹⁾.

Welche möglichen Folgerungen ergeben sich nun rücksichtlich der Kompensation bei weiter fortschreitender Reizung?

Wenn das mitgeteilte Verhalten der Sinuskurve weiterhin folgte (was nicht sicher ist), so besagte das folgendes: Die zur Erzielung der Kompensation bei gleichzeitiger antagonistischer Massenwirkung nötige Belichtungszeit nimmt von Stufe zu Stufe in kleinerem Verhältnis zu, das Verhältnis der betreffenden Zeitdifferenzen nähert sich entsprechend den Werten von $1 - \cos \alpha$ dem Exponenten 1. Damit könnte aber der Zustand erreicht sein, in welchem zur Erhaltung des Gleichgewichtes Licht- und Massenreiz gleichmäßig weiterwirken müssen: die Kompensation bei Dauerreizung mit konstanten Intensitäten. Sie wurde bekanntlich von Guttenberg für die normale Schwerkraftwirkung und entsprechend kleine Lichtintensitäten nach einigen tropistischen Bewegungen erzielt; meine Versuche zeigen, wieso Kompensationen von allem Anfange an hierbei ausgeschlossen sind. Wollte man bei Dauerreizung jeden tropistischen Effekt unterdrücken, so müßte die Lichtmenge anfänglich dem aufgedeckten Gesetze entsprechend dosiert werden, was vorderhand technisch undurchführbar ist.

Die festgestellten Beziehungen zwischen der zeitlichen Dauer des Licht- und Massenreizes gelten nun selbstverständlich nicht für die Kompensation allein, sondern für jede andere resultierende Reaktion. Wir werfen einen Blick auf die Tabelle S. 178 und sehen, wie auch die an den Kompensationspunkt beiderseits grenzenden äquivalenten Reaktionen Stufe für Stufe gesetzmäßig ver-

1) Ich habe die vielen mit verschiedenem Radius und verschiedener Entfernung von der Lichtquelle durchgeführten Versuche eingehend, aber immer vergeblich auf eine weitere Gesetzmäßigkeit rücksichtlich des wechselseitigen Intensitätsverhältnisses geprüft.

schohen werden. Danach wäre jede endgültige Lage der *Avena*-Koleoptile bei andauernder Licht- und Massenwirkung erst nach mehreren Schwankungen erreichbar, und wir begreifen, wie andererseits jede Änderung in der relativen Intensität der Reize eine Verschiebung des Gleichgewichtes hervorrufen muß.

VII. Wie kommt die Kompensation zustande? — Weitere Fragestellungen.

Auf S. 189 findet sich eine Möglichkeit für die Sistierung jeder Krümmungsbewegung bei antagonistischer Licht- und Massenwirkung erörtert. Auf Grund der Ergebnisse, die in Abschnitt I dargelegt sind und die gezeigt haben, daß ein und derselbe Massenimpuls durch verschiedene Lichtmengen kompensierbar ist, erscheint es fraglich, ob jede Kompensation durch ein gleiches wechselseitiges Ineinandergreifen erzielt wird. Wenn wir das wellenförmige An- und Absteigen des tropistischen Effektes bei zunehmender Lichtmenge ins Auge fassen und uns vorstellen, daß ausschließlich jene inneren, durch Licht induzierten Vorgänge auf den tropistischen Massenimpuls wirken, die schließlich in der phototropischen Krümmung sich offenbaren, und für die der Grad der Krümmung als entsprechendes Maß angesehen werden könnte: so wäre stets die gleiche Kompensationsform allerdings möglich. Nun ist aber ein solches Verhalten der durch Licht induzierten Vorgänge schon deshalb ausgeschlossen, weil wir zeigen konnten, daß der tropistische Lichteffekt durch Absorption von Lichtenergie zur Unterdrückung geotropischer Krümmungen steigerbar ist. Das sagt uns, daß nicht nur die letzten, auf die schließliche Bewegung hinzielenden, durch Licht induzierten Vorgänge (nennen wir sie kurz „motorische“ Vorgänge) und die entsprechenden durch Massenimpuls induzierten Veränderungen wechselseitig wirken, sondern daß in gewissen, uns nicht näher bekannten Fällen vorhergehende Änderungen (prämotorische Vorgänge) beeinflussbar sind. Dazu kommt noch folgendes: Nicht nur ein und derselbe Massenimpuls kann durch verschiedene Lichtmengen, sondern auch umgekehrt ein und dieselbe Lichtmenge kann durch Massenimpulse von verschiedener Dauer kompensiert werden. 15,78 Sekunden Belichtung von bekannter Intensität kompensieren nicht nur eine Rotation von der Dauer einer Minute, sondern auch, wie die

Tabelle auf S. 178 zeigt, eine solche von 3 Minuten. Hier kommt mit Rücksicht auf die experimentell erwiesene stetige Zunahme des motorischen Effektes bei Ausdehnung des Massenreizes eine gleiche Kompensationsform ganz und gar nicht in Betracht.

Nach den bisherigen Erfahrungen scheint mir neben der schon einmal (S. 189) erörterten Kompensationsmöglichkeit (Reduktion des motorischen Lichteffectes auf θ durch entsprechende Lichtabsorption in der prämotorischen Phase) noch folgende Form der Kompensation möglich: Wechselseitige Beeinflussung während der prämotorischen Phase derart, daß parallele motorische Vorgänge resultieren, die zeitlich und dynamisch vollkommen gleichwertige und gegensinnige Effekte zum Ziele haben. Es wird die Aufgabe weiterer Forschung sein, nach einem Gesetze für den Eintritt der Kompensationspunkte bei gleich bleibender Massenwirkung und sich verändernder Lichtmenge zu suchen, die verschiedenen Kompensationspunkte durch Grenzreaktionen zu charakterisieren und ihre Verschiebung bei Zunahme der Massenwirkung festzustellen.

Wir wissen, daß der wellenförmige Verlauf des tropistischen Effektes zunehmender Lichtmengen nicht beim Nullpunkte stehen bleibt, sondern bei gewissen Lichtmengen in die negative Reaktion unschlägt. Versuche werden zu zeigen haben, ob auch die negative Reaktion durch Lichtabsorption, wie sie in Abschnitt V nachgewiesen wurde, verändert, vor allem in eine positive Reaktion umgewandelt werden kann. Schließlich muß noch geprüft werden, ob das Licht, das in unseren Versuchen durch seinen einseitigen Einfall als tropistisches Agens charakterisiert ist, zur Erzielung äquivalenter Reaktionen durch allseitiges Licht ersetzt werden kann und wieviel davon ersetzbar ist. Erst die Aufdeckung von Gesetzmäßigkeiten in den angeführten Beziehungen wird es gestatten, mit Erfolg zu den Theorien der Tropismen Stellung zu nehmen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Nicht nur Grad und Sinn der phototropischen Krümmung ist von der zugeführten Lichtmenge abhängig, sondern auch die Dauer der Nachwirkung. Sie wird mit steigender Lichtmenge bald verlängert, bald verkürzt. — Die näheren Beziehungen wurden nicht untersucht.

2. Ein Massenimpuls von bestimmter Intensität und Dauer läßt sich durch verschiedene, parallel und gegensinnig zugeführte Lichtmengen vollkommen kompensieren: so die Wirkung von 16,5 g durch 60 Sekunden von Lichtmengen, die sich verhalten wie 1 : 4 : 8.

3. Massenimpulse höherer Intensität unterdrücken die Perzeption und den tropistischen Effekt von Lichtmengen, die sich den bekannten phototropischen Schwellenwerten der *Avena*-Koleoptile nähern, nicht.

4. Die Wirkung zunehmender Belichtung ist für jede Stufe zeitlich wachsender antagonistischer Massenreize eine gleichartige. Die Reaktionen pendeln um scharf charakterisierte Punkte. Diese sind die völlige Kompensation und die Unterdrückung eines der beiden tropistischen Effekte.

5. Wird ein bestimmter durch gleiche Grenzreaktionen charakterisierter Kompensationspunkt ins Auge gefaßt, so zeigt sich, daß bei Verlängerung der Massenwirkung eine entsprechende Verlängerung der Belichtung zur Erzielung äquivalenter Reaktionsfolge notwendig ist.

6. Die Kompensation ist ein sehr empfindliches Maß für Lichtmengen: sie wurde durch 3,07 bis 6,14 MKS alteriert.

7. Innerhalb der geprüften Grenzen ist zur Erzielung äquivalenter Reaktionen die zeitliche Verteilung der Lichtzufuhr nicht maßgebend, es kommt bloß die Lichtsumme in Betracht.

8. Durch Verbrauch von Lichtenergie bei der Unterdrückung der auf Grund des Massenreizes angestrebten Bewegung wird in bestimmten Fällen der tropistische Lichteffect selbst erhöht. Auch bei optimalen phototropischen Krümmungen kann demnach der Geotropismus mitbeteiligt sein.

9. Liegen Reizintensitäten, die bei bestimmter kurzer Dauer einander kompensieren, vor, so ist für die Fortdauer der Reizung bei konstanter beiderseitiger Intensität folgendes Zeitgesetz gültig: Die Belichtungszeit, die zur Kompensation einer antagonistischen, von Stufe zu Stufe um eine Minute fortschreitenden Masseneinwirkung nötig ist, nimmt von Stufe zu Stufe um ein Bedeutendes zu. Die Kompensationspunkte liegen auf einer Parabel oder parabelähnlichen Kurve.

10. Das angeführte Gesetz ist unabhängig von der absoluten Größe der sich wechselseitig kompensierenden Reizintensitäten; es wurde für zwei Intensitätenpaare richtig befunden: hierbei verhielten sich die Intensitäten der Massenwirkung wie 1 : 2, die des Lichtes wie 3 : 4.

11. Die Kompensation eines bestimmten Massenimpulses durch verschiedene Lichtmengen kann unmöglich in jedem Falle auf gleichartige innere Vorgänge zurückgeführt werden.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität,
im August 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Sperlich Adolf

Artikel/Article: [Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. 155-196](#)