Beitrag zum Problem der Perzeption von Licht- und Schwerereiz durch die Pflanze.

Von

Rose Stoppel.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Bekanntlich stehen sich bezüglich des Wesens der photo- und geotropischen Krümmungen zwei Anschauungen gegenüber, die in der Hauptsache auf die Ansichten von de Candolle (7) und Sachs (24 u. 25) zurückgehen.

Nach de Candolle beeinflußt das Licht zunächst die Atmungs- und Assimilationsvorgänge, und diese wieder lösen einen verschiedenen Grad des Etiolements aus. Bei einseitiger Beleuchtung „etioliert" die Organseite, die einen geringeren Lichtgenuß hat, stärker, und durch ihr beschleunigteres Wachstum kommt eine positive phototropische Krümmung zustande. Das Licht würde demnach also primär auslösend oder beschleunigend auf die chemischen Reaktionen in der Pflanze wirken.

Ganz anders steht Sachs der Frage der tropistischen Krümmungen gegenüber. Ausgehend von der Schwerkraft, bei der die Angriffsrichtung derselben das Entscheidende für die Krümmungsrichtung des gereizten Organes ist, sieht er überhaupt das Wesentliche bei allen Reizen in der Richtung, in der diese die Pflanzen treffen. Hieraus ergibt sich, daß sich Sachs physikalische Vorgänge als die ersten bei der Perzeption gedacht haben muß.

In Übereinstimmung mit dem Tierreich nimmt Sachs weiter an, daß die lebende Plasmasubstanz innerhalb der Zellen derartig differenziert und mit spezifischen Energien ausgerüstet ist, daß nur bestimmte Teile des Organs oder selbst der Zelle und diese auf

ganz bestimmte Weise durch die jeweiligen äußeren Einflüsse angeregt werden. Das Innere jeder Zelle soll demnach ein nach einem festen Plan strukturiertes Gebilde sein. Wie ein Tier auf verschiedenartige Reize durch Muskelzuckungen reagiert, so führen bei der Pflanze verschiedenartige Reizanlässe zu Krümmungen.

Einige Arbeiten der letzten Jahre haben sehr dazu beigetragen, daß die Ansichten de Candolles mehr Zuspruch erhielten und weiter ausgebaut wurden. Ganz besonders ist hier der Untersuchungen von Blaauw (3) zu gedenken. Blaauw sieht die Wachstumsreaktionen nach Lichtveränderungen als das Primäre, den Phototropismus als sekundär an, und dadurch wird ihm das ganze Problem des Phototropismus leer.

Die Wachstumsmessungen von Blaauw (3), Zollikofer (31), Koningsberger (16) und ihre anschließenden Beobachtungen über den Krümmungsverlauf lassen jetzt nicht mehr daran zweifeln, daß die Krümmung der Organe Hand in Hand geht mit einer Veränderung der Wachstumsintensität. An sich wäre dies nichts Merkwürdiges, denn da eine tropistische Krümmung nur die Folge des verschiedenen Wachstums der beiden Organhälften ist, so beobachtet man eben nur dies verschiedene Wachstum der entgegengesetzten Organseiten und nicht den Phototropismus. Aber daß die gleichen Außenfaktoren zu Schwankungen in der Wachstumsintensität führen bei allseitigem Reiz, bei Belichtung von oben, bei Vertikalstellung nach vorheriger Horizontalrotation im Dunkeln, und daß diese durch allseitigen Reiz verursachten Wachstumsschwankungen zeitlich zusammenfallen mit einer Krümmung bei einseitigem Reiz von gleicher Intensität, das führt dazu, sich die Frage vorzulegen, wie weit überhaupt der Begriff des Tropismus zu fassen ist.

Wie Pfeffer in seiner Physiologie betont, müssen wir sowohl die sensorischen als auch die motorischen Prozesse als zu einem tropistischen Vorgang gehörig rechnen, und der Begriff des Phototropismus darf nur dann als überwunden angesehen werden, wenn es eine spezifische Photoperzeption überhaupt nicht gibt, wenn jeder tropistisch wirkende Reiz, der die Pflanze trifft, welcher Art er auch sei, gleich zu Wachstumsänderungen führen würde, ohne vorher „spezifisch“ von dem getroffenen Organ perzipiert zu werden. — Daß Blaauw selbst eine spezifische Perzeption annimmt, beweisen seine Ausführungen auf S. 202. Für ihn kann also das Problem des Phototropismus nur dadurch leer geworden sein, daß er den sensorischen Teil der Reizkette — den Perzeptionsvorgang —

nicht zu dem Tropismus, sondern zu diesem nur den motorischen Teil rechnet.

Es wird von der Weltanschauung jedes Einzelnen abhängen, ob er in den Perzeptionsvorgang bei der Pflanze etwas Psychisches hineingeheimnissen will oder ob er darin nur ein physikalisch-chemisches Geschehen sieht. Aufgabe des Physiologen ist es, sich auf den letzteren Standpunkt zu stellen, und dies physikalisch-chemische Geschehen erkennen zu lernen. Wir wissen von diesen Vorgängen bei den Pflanzen noch so gut wie gar nichts, und die folgenden Untersuchungen führen am Schlusse auch nur zu Hypothesen. — Es wurde versucht, durch die Beeinflussung eines einseitigen geotropischen Reizes durch einen vorhergehenden allseits gleich wirkenden geo- und phototropischen und umgekehrt eines einseitigen phototropischen durch einen vorhergehenden allseitig wirkenden Schwere- oder Lichtreiz einen Einblick zu gewinnen in die Unterschiede bei der Geo- und Photoperzeption.

Die Frage ist nicht neu, und eine Antwort auf verschiedenem Wege besonders von Czapek (10), Guttenberg (12, 13), Sperlich (27), Krones (17), Bremekamp (4 u. 6), Arisz (2) gesucht worden. Ich gehe auf diese Arbeiten im letzten Teil genauer ein, sie werden dazu beitragen, mit den vorliegenden Resultaten ein einheitlicheres Bild der Vorgänge zu geben.

Abschnitt I.

Methodik.

Als Versuchsmaterial diente eine *Moravia*-Gerste, die ich durch die Freundlichkeit des Saatzüchters, Herrn Rohweder, aus der Saatzuchtstation von Herrn v. Sethe in Schlötenitz erhielt. Teilweise waren die Körner der einzelnen Pflanzen getrennt geerntet, so daß zu einem Versuch nur die Nachkommen einer Pflanze verwendet wurden. Diese Vorsicht erwies sich jedoch als überflüssig, da das Saatgut so ausgeglichen war, daß auch die aus gemischten Körnern hervorgegangenen Kulturen ebenso gleichmäßig wuchsen.

Die Gerste wurde einen Tag eingequollen, dann in Laubholz-Sägemehl in Blechkästchen von 14 cm Länge, $3^1/_2$ cm Breite und 4 cm Höhe gesteckt. Die Kästchen waren aus alten Konservendosen hergestellt nur durch Biegen und Falten, ohne Verwendung von Lötzinn. Sie bewährten sich sehr gut. Die Körner wurden in diesen Kästchen in zwei Reihen zu je 9—10 Stück gesteckt, und

mit Hilfe einer feinen Blumenspritze alles gleichmäßig angefeuchtet. Zu einem Versuch wurden meist 16 Kästchen verwendet. Zur Anzucht standen sie schon in dem Arbeitsdunkelraum. Nach 5 Tagen hatten die Koleoptilen meist die gewünschte Länge von $1^1/_4$—$1^1/_2$ cm.

Als Versuchsräume dienten zwei mit einer Verbindungstür versehene Kellerräume des Botan. Institutes, die beide völlig verdunkelt waren. Ein dicker schwarzer Vorhang vor der Verbindungstür erlaubte es, bei parallelen Licht- und Dunkelversuchen zur Kontrolle derselben von dem einen Raum in den andern zu gehen. In dem vorderen Zimmer stand außerdem noch ein Dunkelschrank, in den die Versuchspflanzen in den Zwischenzeiten bei Lichtversuchen gestellt wurden. Während der Aufzucht standen die Pflanzen jedoch frei im Raum, wobei ich bessere Resultate erhielt als im Dunkelschrank. Obgleich die Tür zwischen den beiden Räumen nur während der Versuchszeiten geschlossen war, herrschte doch fast immer ein Unterschied der Temperatur von etwa 1^0, die in Raum 2 stets etwas höher war als in Raum 1. Im übrigen hielten sich aber die Temperaturen recht konstant, meist zwischen 17^0 und 19^0, sanken nur in den kältesten Zeiten, als im Hause nicht mehr geheizt wurde, auf 15^0 bezw. $14^1/_2{}^0$.

Die Untersuchungen gründen sich auf eine so einfache und gleichmäßige Versuchsanstellung wie nur möglich, da die quantitativen Fragen der Perzeptionsvorgänge zunächst gegenüber den qualitativen zurückgestellt wurden. Ich ging von dem Gedanken aus, durch einen Vergleich bezw. durch die gegenseitige Beeinflussung der geo- und phototropischen Perzeptionsvorgänge etwas über das Wesen derselben zu ergründen. Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen in verschiedener Weise vorbehandelt und in verschiedenen Zeitabständen danach einseitig geo- oder phototropisch gereizt.

Die Vorbehandlung bestand in 1. Rotation im Dunkeln an der horizontalen Klinostatenachse, oder 2. Belichtung von oben in normaler Vertikalstellung ruhig stehend oder während einer Rotation auf der vertikalen Klinostatenachse, oder 3. Belichtung mit gleicher Intensität und aus gleicher Entfernung wie bei 2. von vorne während einer Rotation an der Horizontalachse. — Von diesen drei Vorbehandlungsmöglichkeiten wurden je zwei zu je einem Versuch in verschiedener Weise kombiniert.

Die Dauer der Vorbehandlung erstreckt sich mit wenigen Ausnahmen auf je 1 Std. Es kam aber als variierendes Moment das

Zeitintervall hinzu, das zwischen der Vorbehandlung und der einseitigen Reizung der Pflanzen verstrich.

Die Intensität des einseitigen folgenden Reizes paßte sich völlig dem des vorangehenden allseitigen an, d. h. bei den geotropischen Versuchen wurde nur mit 1 g gereizt, bei den phototropischen mit der gleichen Lampe in der gleichen Entfernung wie bei der Vorbehandlung.

Bezüglich der Dauer der einseitigen Reize erwies es sich als praktisch, dieselben konstant einwirken zu lassen.

Die Versuche verliefen demnach nach folgendem Schema: In Raum 1 wurden im Dunkeln an horizontaler Achse rotiert:

Zeit	Kastenbezeichnung	
9—10	A u. A′	
10—11	B u. B′	
11—12	C u. C′	
	D u. D′	blieben als Kontrollen während der Zeit im Dunkelschrank.
	E u. E′	

Gleichzeitig wurden in Raum 2 von oben belichtet:

9—10	F u. F′
10—11	G u. G′
11—12	H u. H′.

Nach 12 Uhr wurde von jeder Serie je ein Kasten für einen geotropischen Versuch genommen, der zweite für einen phototropischen. Alle nicht ganz geraden Koleoptilen wurden vorher entfernt. Die acht für den Geotropismus bestimmten Kästen wurden in Raum 2 auf die schmale Kastenkante gestellt. Dies ließ sich durch Umkippen der ganzen Serie gleichzeitig bei allen Kästen machen, so daß diese Versuchsanstellung nur einen Augenblick in Anspruch nahm. Dann wurden die Kästen der phototropischen Serie in Raum 1 einer auf dem Tisch markierten Kreisperipherie entlang aufgestellt. Im Mittelpunkt des Kreises stand in gleicher Höhe mit den Keimlingen die Lampe, die auch zu der Vorbehandlung gedient hatte. Natürlich brannte während des Aufstellens bei der Vorbehandlung und bei dem späteren Umstellen nur eine dunkle Rubinglasbirne[1]).

1) Die Birne aus hellem Glas hatte nach einer von Herrn cand. rer. nat. W. Denecke freundlichst ausgeführten Eichung die Kerzenstärke 27 in 1 m Entfernung. Bei den Versuchen, sowohl während der Vorration als auch bei der einseitigen Reizung war sie 65 cm von den Objekten entfernt.

Es erwies sich als erforderlich, die Versuche sehr häufig zu kontrollieren. In vielen Fällen geschah dies alle 5 Minuten, d. h. ich begann mit der Kontrolle des ersten Kastens sogleich wieder, nachdem die Resultate des letzten protokolliert waren. Die erste Kontrolle nach dem Aufstellen setzte bei den geotropischen Versuchen etwa 20—30 Minuten nach dem Aufstellen je nach der Temperatur ein. Bei den phototropischen Versuchen konnten 30—40 Minuten verstreichen, ohne daß eine Veränderung zu bemerken gewesen wäre.

Eine große Schwierigkeit lag darin, ein Maß für die Krümmung zu bekommen. Ich habe leider hierfür keine ganz befriedigende Methode gefunden, denn auch die in der Literatur angegebenen erwiesen sich als unpraktisch. Vielfach ist die Horizontalabweichung der Spitze von der normalen Geradestellung als Maß benutzt worden. Diese Methode kam für mich nicht in Betracht, da es sich bald zeigte, daß durch die Vorbehandlung die Art der Krümmung verändert wurde, was aus einer Angabe der Horizontalabweichung der Spitze nicht zu ersehen ist. Zudem arbeitete ich bei jedem Versuch mit 16 Kästchen, in denen je nach Entfernung der ungeeigneten Pflanzen durchschnittlich 15 zum Versuch verblieben. Das Messen dieser 240 Pflanzen hätte viel zu viel Zeit in Anspruch genommen, und das unvermeidliche wiederholte Berühren der Spitzen beim Messen hätte wahrscheinlich zu irreführenden haptotropischen Krümmungen geführt. Die von Arisz (2) angewandte optische Meßmethode der Horizotalabweichung verbot sich wegen der dabei erforderlichen Belichtung. — Die auch vielfach benutzte Methode des Photographierens ist zu kostspielig, außerdem wird dann nur das Bild eines bestimmten Augenblickes festgehalten. Die erstere Schwierigkeit ließ sich vermeiden durch Anwendung von Blaudruckpapier statt der photographischen Platte. Die Keimlinge wurden abgeschnitten, auf das Glas eines Kopierrahmens reihenweise aufgelegt und mit Hilfe starken Sonnenlichtes die Schattenbilder auf dem Blaudruckpapier abgebildet und nachher durch Wässern fixiert. Leider fehlte nur meist im gegebenen Augenblick der erforderliche Sonnenschein, auch nahm das Abschneiden und Einlegen viel zu viel Zeit in Anspruch, so daß die Bilder untereinander nicht gut vergleichbar waren.

So entschloß ich mich denn, in der Hauptserie der Versuche nur die Anzahl der +- bezw. —-Krümmungen bei jeder Kontrolle zu notieren. Das so gewonnene Zahlenmaterial gibt schon ein

ganz gutes Bild über den zeitlichen Beginn der Krümmungen. Am Schluß des Versuches wurde die Intensität der Krümmung der einzelnen Kästchen miteinander verglichen. So bedeutet A > B > C, daß die Spitzenabweichung bei A größer war als bei B und hier als bei C. Die Art der Krümmung ergaben kurze Bezeichnungen wie apikal und basal gekrümmt.

Bei den letzten Versuchen, als ich der Resultate ganz gewiß war, wurden dann die im Text wiedergegebenen Schattenbilder hergestellt. Die Kästchen wurden dazu in den Auszug eines mikrophotographischen Apparates dicht an die Milchglasscheibe gestellt. Auf einem über der Mattscheibe an den Ecken befestigten feinen transparenten Zeichenpapier traten bei Belichtung von hinten die Schattenbilder scharf hervor. Die konvexe Seite derselben wurde mit einem spitzen Bleistift nachgezogen. Diese Methode hatte den Vorteil, daß sie sich recht schnell ausführen ließ.

Ein Umstand der Versuchsanstellung muß noch besonders erwähnt werden. Die Samen wurden in allen Kästchen stets in der gleichen Richtung gesteckt. Da die Koleoptile aber nicht rund ist, so mußten die Keimlinge bei den phototropischen Versuchen die Krümmung in einer Ebene ausführen, die gerade senkrecht stand zu der Krümmungsebene bei den geotropischen Versuchen. Dieser Umstand kommt aber bei den folgenden Versuchen nicht als Fehlerquelle in Betracht; denn der Schwerpunkt der Arbeit liegt darin, die verschieden vorbehandelten Pflanzen nach folgendem gleichartigem Reiz miteinander zu vergleichen, und nicht so sehr die gleich vorbehandelten nach einem verschiedenartigen, folgenden, einseitigen Reiz. — Außerdem waren die Resultate die gleichen, als für einen Kontrollversuch die Körner in den für den phototropischen Versuch bestimmten Kästchen um 90° gedreht gesteckt wurden gegenüber denen für den geotropischen Versuch angesetzten.

Ein wesentlicher Faktor bei der ganzen vorliegenden Arbeit liegt in der häufigen Kontrolle der Versuche und in einer guten Schulung des Auges, die Abweichungen in der Krümmung erkennen läßt.

Abschnitt II.

Die Versuchsresultate.

Nach dem im methodischen Teil Vorangeschickten kann der experimentelle kurz gefaßt werden, da die Zeitverhältnisse eine weitgehende Veröffentlichung der Protokolle verbieten. Es werden nur

Proben davon gegeben. Im ganzen liegen 59 Versuchsprotokolle vor, denen noch eine Anzahl nichtprotokollierter Vorversuche vorangingen.

Die Vorversuche hatten ergeben, daß eine Vorrotation im Dunkeln die Reaktion auf einen folgenden einseitigen geotropischen Reiz verändert. Es sollten nun zunächst die zeitlichen Grenzen dieses Einflusses festgestellt werden. Dies Ziel wurde nicht erreicht, da es sich zeigte, daß diese Grenzen sehr weit liegen, und eine genaue Bestimmung derselben für den Schwerpunkt der Arbeit ohne Belang ist. Immerhin sollen die Versuche mitgeteilt werden, die am weitesten ausholen.

Als eine Grenze kam die Verkürzung der Dauer der Vorrotation in Betracht. Hierin wurde bis zu 5 Minuten heruntergegangen. Auch dann war der Einfluß dieser Vorrotation bei einem folgenden geotropischen Reiz noch bemerkbar, selbst wenn die Pflanzen 1 bezw. 2 Stunden lang zwischen den beiden Reizperioden im Dunkeln vertikal gestanden hatten (Prot. 20). Der Einfluß der Vorrotation schien sich sogar innerhalb gewisser Grenzen mit der Dauer dieser Zwischenzeit zu verstärken, indem die Krümmungen bei den zuerst rotierten Pflanzen früher und kräftiger einsetzten als bei denjenigen, bei denen der einseitige Reiz der Vorrotation gleich folgte.

Als zweiter Grenzfall war zu untersuchen, nach wie langer Zeit der Einfluß der Vorrotation noch bemerkbar ist, wenn für die Dauer derselben stets eine bestimmte Zeit zugrundegelegt wurde. Diese Untersuchungen waren besonders wichtig, weil wir durch Konings-berger genau über den Einfluß einer Rotation auf das Wachstum bei folgender Vertikalstellung unterrichtet worden sind. Seine Untersuchungen beziehen sich freilich auf *Avena*. War die Vorrotation nur kurzfristig, so machte sich nach Vertikalstellung zunächst eine Wachstumshemmung bemerkbar, der eine Beschleunigung folgte. Wurde die Dauer der Rotation bis zu 1 Std. verlängert, so war nur die Wachstumsförderung bemerkbar, die nach 1 Std. etwa ihr Maximum erreicht. — In den Versuchen mit *Hordeum* wurde stets 1 Std. vorrotiert, aber die Zeit zwischen dem allseitigen und dem einseitigen Reiz innerhalb einer Versuchsserie verschieden lang gewählt. — Bestände der Einfluß der Vorrotation nur in einer Veränderung der Wachstumsintensität, und verhält sich *Hordeum* ähnlich wie *Avena*, so müßte sich die Vorrotation nur bei einem sehr beschränkten Zeitintervall zwischen den

beiden Reizen noch bemerkbar machen. Das war jedoch nicht der Fall wie aus Prot. 16 ersichtlich ist. Hier war die Zwischenzeit bis zu 4 Std. verlängert. Es wurden im Dunkeln am Klinostaten vorrotiert:

von 9—10 Uhr	Kasten	A u. B,
„ 10^h 50′—11^h 50′	„	C u. D,
„ 11^h 5′—12^h 5′	„	E u. F.

Der einseitige geotropische Reiz setzte erst 2^h 5′ ein und wirkte nur beschränkt während 15 Minuten bis 2^h 20′. Von da ab standen die Pflanzen wieder vertikal. 2^h 35′ war bei allen Kästen gleichzeitig eine schwache negative Aufkrümmung zu beobachten, 2^h 50′ wurde jedoch ein Unterschied wahrnehmbar, indem sich die Krümmung bei A und B auf eine Zone erstreckte, die viel weiter zur Basis des Keimlings übergriff als bei C und D. Bei E und F war die Krümmung am meisten auf die Spitze beschränkt. 3^h 5′ hatten die Pflanzen von A und B eine völlige Schrägstellung angenommen, während E und F nur die Spitzenkrümmung zeigten. Der Unterschied in der Art dieser Krümmung zeigte sich auch bei einem Vergleich der in Frage kommenden Skizzen in Fig. 1 und 3. Die obere Reihe bringt die Bilder von einem geotropischen Versuch und zwar A, B und C nach Vorrotation im Dunkeln. Bei A lagen 2 Stdn. zwischen allseitigem und einseitigem Reiz, bei B 1 Std., bei C folgten sich beide ohne Intervall. D stellt in allen Fällen die Kontrollen dar. Während bei Fig. 1 und 3 schon deutlich die Schrägstellung der A-Pflanzen hervortritt, läßt sich bei Fig. 2 nur erkennen, daß die Krümmungszone um so weiter nach der Basis übergreift, je länger die Vorrotation zurück liegt. In einem späteren Stadium wäre auch von den Pflanzen A der Fig. 2 die Schrägstellung erreicht worden. Aus den Zeichnungen ist ferner zu ersehen, daß die Angabe der Horizontalabweichung der Spitze von der Vertikalen kein rechtes Bild der Krümmung geben würde, da u. U. diese Horizontalabweichung bei A gerade so groß ausfallen würde wie bei C, und doch ist die Krümmung eine völlig andere.

Da bei den A-Kästen die Krümmung auch zunächst an der Spitze einsetzte, nur sehr viel schneller auf die Basis überging als bei B und besonders bei C und der Kontrolle D, während die Spitze sich zeitig wieder gerade streckte, so wäre es immerhin denkbar, daß die Verteilung der Wachstumsintensität in den einzelnen Zonen der Keimlinge der Grund für diesen verschiedenen

Krümmungstyp ist. Über diese Verteilung der Wachstumsintensität sagt die Koningsbergersche Arbeit natürlich nichts aus. Es ist auch schwer vorstellbar, wie man sich dies Fortschreiten der Krümmung in Verbindung mit Wachstumsunterschieden der einzelnen Zonen zu denken hat. — In den meisten Fällen war die Krümmung bei den A-Kästen am ehesten zu bemerken; es muß aber dahingestellt bleiben, ob sie tatsächlich bei diesen Pflanzen zuerst einsetzte oder ob sie nur zuerst bemerkbar wurde, weil eine größere Zone in ihren Bereich gezogen wurde.

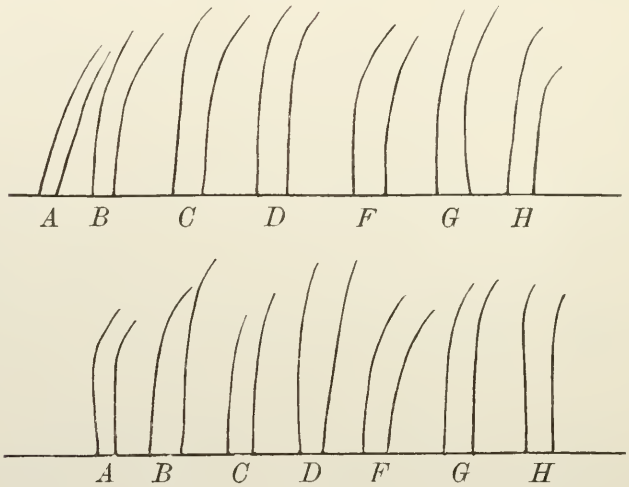

Fig. 1. Protokoll 59. Versuch vom 11. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:	Senkrecht von oben belichtet ohne Rotation:
$10^1/_2$—$11^1/_2$ Uhr *A A*,	$9^1/_2$—$10^1/_2$ Uhr *F F*,
$11^1/_2$—$12^1/_2$ „ *B B*,	$10^1/_2$—$11^1/_2$ „ *G G*,
$12^1/_2$—$1^1/_2$ „ *C C*,	$12^1/_2$—$1^1/_2$ „ *H H*,

D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.

Obere Serie von $1^h\,40'$ an dauernd einseitig mit 1 g geotropisch gereizt. Gezeichnet $3^h\,45'$.

Untere Serie von $1^h\,40'$ an dauernd einseitig phototropisch gereizt. Gezeichnet $4^h\,25'$.

War nach diesen Ergebnissen schon stark daran zu zweifeln, daß die durch die Vorrotation bewirkte Umstimmung der Pflanzen nur in einer Veränderung ihrer Wachstumsintensität zu suchen sei, so zeigten mir die folgenden Versuche mit Gewißheit, daß hier viel verwickeltere Vorgänge zugrunde liegen.

Sind die Vorgänge, die infolge von Licht- oder Schwerkraftwirkung zu einer Reaktion führen, die gleichen, handelt es sich also nur um eine Veränderung der Wachstumsintensität durch den äußeren Reiz, so muß eine Vorrotation im Dunkeln auf einen nachfolgenden einseitigen Lichtreiz ebenso wirken, wie auf einen folgenden einseitigen Schwerereiz. Die Resultate dieser Versuche sind in den unteren Reihen der Fig. 1 und 2 unter den gleichen Buchstaben wie oben wiedergegeben. Wir sehen, daß durch die Vorrotation im Dunkeln die gleichen Veränderungen in der Reaktions-

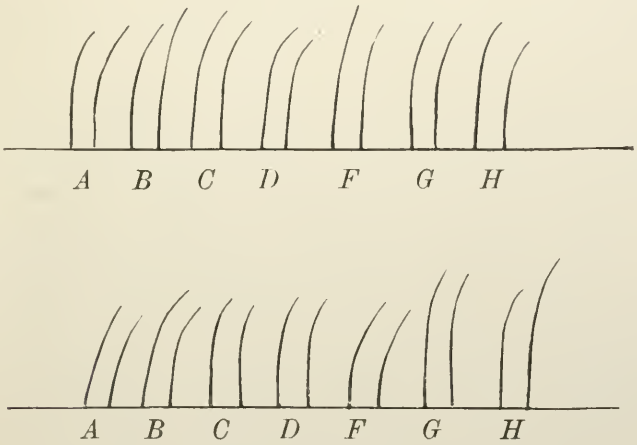

Fig. 2. Protokoll 58. Versuch vom 12. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:	Senkrecht von oben belichtet ohne Rotation:
$11^1/_2$—$12^1/_2$ Uhr *A A*,	$11^1/_2$—$12^1/_2$ Uhr *F F*,
$12^1/_2$—$1^1/_2$ „ *B B*,	$12^1/_2$—$1^1/_2$ „ *G G*,
$1^1/_2$—$2^1/_2$ „ *C C*,	$1^1/_2$—$2^1/_2$ „ *H H*,

D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.

Obere Serie von 2^h 35′ an dauernd einseitig mit 1 g geotropisch gereizt.
Untere Serie von 2^h 35′ an dauernd einseitig phototropisch gereizt.
Gezeichnet ca. 5 Uhr.

weise nach einem Lichtreiz zu beobachten sind wie nach einem Schwerereiz, d. h. die Reaktion greift um so weiter auf die basalen Zonen über, je länger die Vorbehandlung zurück liegt. Der Einfluß scheint jedoch nicht ganz so stark wie auf eine geotropische Reaktion zu sein. In Fig. 2 haben die A-Pflanzen allerdings auch schon eine Schrägstellung angenommen; bei Fig. 1, die in einem

etwas früheren Krümmungsstadium gezeichnet ist, ist der untere Teil der Keimlinge noch ganz gerade, es ist nur bei A eine größere Zone in den Krümmungsbereich hineingekommen, als bei B und C. Gegenüber den Kontrollen D war bei den A-Pflanzen sehr ausgesprochen, stark vermindert bei B und C ein zeitigerer Beginn der Krümmung zu beobachten. Dies kommt besonders stark in Fig. 3 AB verglichen mit D zum Ausdruck.

Im ganzen gelangt man zu dem Resultat, daß eine Vorrotation im Dunkeln die Krümmung nach einem Lichtreiz in ähnlicher Art verändert wie die nach einem Schwerereiz.

Wären die durch Licht und Schwerkraft in der Pflanze ausgelösten Vorgänge die gleichen, so müßte nun auch eine vorangehende allseitige Belichtung sich gleichartig in der Reaktion nach einem einseitigen Licht- und Schwerereiz zu erkennen geben.

Durch die Untersuchungen von Pringsheim (20) ist bekannt, daß eine allseitige Vorbelichtung die Reaktion auf einen folgenden, einseitigen Lichtreiz von gleicher Intensität beschleunigt. Die eigenen Untersuchungen bestätigten diese Beobachtung Pringsheims, sie zeigten ferner, daß die Beschleunigung der positiven phototropischen Reaktion um so größer war, ein je größeres Zeitintervall zwischen der allseitigen Belichtung und dem einseitigen Lichtreiz lag. Dies gilt zunächst natürlich nur innerhalb der bei den Versuchen eingehaltenen Zeiten. Die Resultate sind dargestellt in den unteren Reihen der Fig. 1 und 2 durch die Zeichnungen F, G und H und dazu D als Kontrolle. In Fig. 1 lagen bei F 3 Std., in Fig. 2 bei F nur 2 Std. zwischen dem allseitigen und dem Beginn des einseitigen Reizes. Die Kästen G und H zeigen besonders in Fig. 2 keine verstärkte Krümmung gegenüber den Kontrollen D. Dies hat seinen Grund wahrscheinlich darin, daß bei diesen Pflanzen, und besonders bei H, bei denen der einseitige Reiz dem allseitigen nach einer Verdunkelung von wenigen Minuten schon folgte, zunächst eine starke Neigung zu negativen Krümmungen zu bemerken war. Diese Krümmungen waren niemals bei allen Pflanzen deutlich erkennbar, wurden aber entschieden bei allen angestrebt, was aus dem zögernden Beginn der positiven zu folgern ist. Es schien, als müßte erst ein Bestreben zu negativen Krümmungen überwunden werden, ehe die positiven einsetzen konnten. Die dadurch entstehende Verspätung konnte so stark sein, daß bei den Kontrollen die Krümmung sogar früher bemerkbar war, als bei den zuletzt vorrotierten.

Übrigens muß dahingestellt bleiben, ob nicht an dem untersuchten Material auch bei den Kontrollen eine Neigung zu negativen Krümmungen zuerst nach der einseitigen Belichtung vorhanden war, die nur bei diesen Pflanzen viel leichter zu überwinden war als bei den unlängst vorrotierten und sich gar nicht bemerkbar machte bei den Pflanzen, bei denen eine wenigstens 2stündige Dunkelperiode zwischen allseitigem und einseitigem Reiz lag.

Wie wirkt nun eine Vorbelichtung auf die Reaktion nach einem folgenden einseitigen geotropischen Reiz? Die Resultate dieser Versuche waren am eindeutigsten, wenn sie auch in den F-G-H-Bildern der oberen Reihe von Fig. 1 nicht ordentlich zum Ausdruck kommen. F G H der oberen Reihe von Fig. 2 dagegen geben ein typisches Bild. Es zeigte sich nämlich immer wieder, daß infolge der Vorbelichtung die geotropische Aufkrümmung verzögert wurde, und zwar gerade in umgekehrter Reihenfolge wie die positive Lichtreaktion. Je länger die Zeit der Vorbelichtung zurücklag (F-Pflanzen), desto zögernder trat die Krümmung ein (Fig. 2 F G H).

Im übrigen schien es, als ob die Vorbelichtung eine ähnliche Wirkung hat wie die Vorrotation im Dunkeln: mit der Dauer der Zwischenzeit verlängert sich die Krümmungszone basalwärts. Es kommt jedoch nicht zu einer Schrägstellung der Keimlinge wie nach einer Vorrotation. Ein Protokoll möge als Ergänzung zu dem Gesagten folgen. Bei diesem Versuch weichen nur die H-Pflanzen im phototropischen Versuch darin von der Regel ab, daß eine negative Krümmung gar nicht und die positive dafür sehr zeitig auftrat. Die fett gedruckte Zahl bedeutet, daß alle Keimlinge im Kasten gekrümmt waren.

Protokoll vom 24. April 1923. Nr. 54.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert. Temperatur: $17^1/_2{}^0$.

Zeit	Kasten	
$9^1/_4$—$10^1/_4$ Uhr	A A	
$10^1/_4$—$11^1/_4$ „	B B	
$11^1/_4$—$12^1/_4$ „	C C	
	D D E E	Kontrollen weder rotiert noch belichtet.

Im Licht auf vertikaler Achse rotiert. Temperatur: $18^1/_2{}^0$.

$9^1/_4$—$10^1/_4$ Uhr	F F
$10^1/_4$—$11^1/_4$ „	G G
$11^1/_4$—$12^1/_4$ „	H H.

Von 12 h 30′ an dauernd geotropisch gereizt. Temperatur: $18^1/_2{}^0$.

	1 h 5′	1 h 15′	1 h 25′	1 h 35′	1 h 45′	
A	1 + 2 —	4 —	6 —	**10** —		A am meisten an der Basis, C am meisten an der Spitze gekrümmt, ebenso wie D und E.
B	2 + 1 —	2 —	3 —	12 —	**14** —	
C	5 —	9 —	**14** —			
D	1 + 5 —	8 —	14 —	**15** —		
E	5 —	10 —	**15** —			
F	4 +	2 + 2 —	1 + 5 —	6 —	**10** —	Krümmungen bei F G H schwächer als bei A—D.
G	3 + 1 —	1 + 2 —	5 —	7 —	**12** —	
H	2 + 2 —	1 + 6 —	12 —	13 —	16 —	

Von 12 h 30′ an dauernd phototropisch gereizt. Temperatur: $17^1/_2{}^0$.

						2 h	2 h 15′	
A	1 +	2 +	3 +	4 +	11 +	**15** +		
B	2 +	4 +	4 +	5 +	12 +	13 +	**14** +	
C	4 —	3 —	2 + 1 —	3 +	7 +	**11** +		
D	1 + 4 —	1 + 3 —	3 +	4 +	9 +	13 +	**15** +	
E	1 + 1 —	3 + 1 —	3 +	5 +	9 +	12 +	**14** +	
F	3 —	3 —	2 + 1 —	3 +	9 +	**12** +		Krümmungen bei F G H stärker als bei A—D.
G	1 + 2 —	2 + 3 —	5 +	8 +	16 +	**17** +		
H	1 +	8 +	8 +	12 +	**18** +			

Das Protokoll zeigt, daß die Kontrollen D und E im geotropischen Versuch zuerst, im phototropischen als letzte reagieren, und daß die vorbelichteten Pflanzen F G H beim geotropischen Versuch sich besonders zögernd, im phototropischen dagegen zeitig krümmen. Die durch die Vorrotation im Dunkeln bewirkte Veränderung in der Krümmungsart bei A B C ergibt sich nur aus der Bemerkung beim geotropischen Versuch.

Wie sich im phototropischen Versuch zunächst eine Neigung zu negativen Krümmungen zu erkennen gab, so zeigte sich bei dem geotropischen meist zuerst eine positive Reaktion. Dies tritt bei dem vorliegenden Protokoll nicht so scharf hervor, wahrscheinlich weil die erste Beobachtung erst 35 Minuten nach Reizbeginn stattfand. Die Erscheinung war so regelmäßig, wenn sie sich auch nie auf alle Pflanzen erstreckte, daß eine Erklärung durch zufällige Nutationen in der Reizebene kaum in Frage kommen kann.

Bei den bisher besprochenen Versuchen war die Wirkung einer Vorrotation im Dunkeln verglichen worden mit derjenigen einer Vorbelichtung in Vertikalstellung.

In Fig. 3 sind die Reaktionen von solchen Pflanzen wiedergegeben, die teils im Dunkeln vorrotiert (A B C), teils während der Rotation von vorn belichtet worden waren (F G H). Bei diesen Pflanzen müßte sich also der kombinierte Einfluß von Vorrotation im Dunkeln und von Belichtung in Vertikalstellung bemerkbar machen. Das ist auch der Fall besonders in der unteren Reihe,

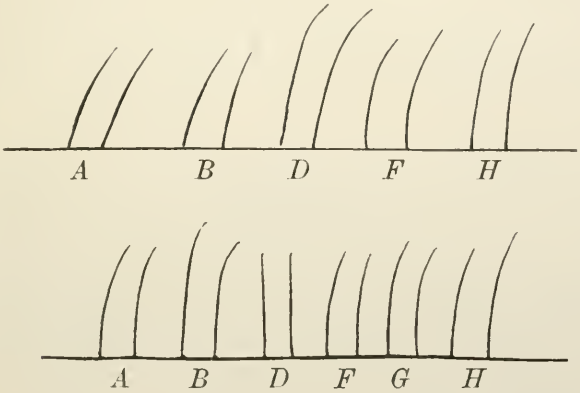

Fig. 3. Protokoll 57. Versuch vom 8. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:	Während der Rotation an der horizontalen Achse von vorne belichtet:
12—1 Uhr *A A*,	12—1 Uhr *F F*,
1—2 „ *B B*,	1—2 „ *G G*,
	2—3 „ *H H*.

D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.

Obere Serie von 3 h 15′ an dauernd mit 1 g einseitig geotropisch gereizt.
Untere Serie von 3 h 15′ an dauernd einseitig phototropisch gereizt.
Gezeichnet ca. 5 Uhr.

den phototropisch gereizten Keimlingen. Während die Kontrollen noch gerade sind, sind F G H schon gekrümmt, da sowohl Vorrotation als Vorbelichtung eine phototropische Krümmung beschleunigt. Die Krümmungszone erstreckt sich als Folge der Vorrotation um so weiter nach unten, je weiter die Vorrotation zeitlich zurückliegt (A und F). Bei dem geotropischen Versuch (obere Bildreihe) ist ebenfalls der die Krümmungszone verlagernde Einfluß der Vorrotation bemerkbar (A und F). Daneben zeigt sich eine Beeinträchtigung der Krümmung durch die gleichzeitige Vorbelichtung,

so daß in diesem Fall die Kontrollen D stärker gekrümmt erscheinen als F und H. (Von G waren versehentlich keine Zeichnungen gemacht worden, die Krümmungen lagen zwischen denen von F und H.)

Aus den Versuchen gewann ich stets den Eindruck, daß durch die Vorbelichtung eine tiefgreifendere Veränderung in den Pflanzen bewirkt wurde, als durch die Vorrotation. Dies zeigte sich auch in anderer Weise. Blieben die Kästen nach beendetem Versuch in Normalstellung bis zum folgenden Morgen im Dunkelzimmer, so hatten die geotropisch gereizten Pflanzen wieder völlig die Lotrichtung eingenommen, bei den phototropisch gereizten blieb die Basis in Schrägstellung und nur die Spitze ging langsam wieder in die Lotlinie über.

Abschnitt III.

Theoretisches.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten den Zweck, durch wechselseitige Beeinflussung von geo- und phototropischen Reizvorgängen ein Licht zu werfen auf die zu den Krümmungen führenden Perzeptionsvorgänge, und etwaige Gleichartigkeit oder Unterschiede derselben erkennbar zu machen.

Die Ergebnisse führten zu dem Schluß, daß die beiden sensorischen Prozesse, die schließlich durch Wachstumsverschiebungen zu Richtungskrümmungen führen, ungleichartig sein müssen. Die durch das Licht bewirkte Veränderung in der Pflanze hält lange an, die durch die Schwerkraft verursachte geht schneller vorüber. Eine durch einseitige Schwerkraftwirkung ausgelöste Krümmung läßt sich durch allseitige Lichtwirkung nicht in eine dauernde überführen. Daraus ergibt sich, daß völlig verschiedenartige Prozesse bei Licht- und Schwerereiz zu dem gleichen Resultat, der einseitigen Wachstumsförderung, führen.

Geht eine allseitige Belichtung einem einseitigen Schwerereiz voran, so ist die Reaktion auf letzteren verändert. Aus diesem Resultat geht jedoch keineswegs hervor, daß die Perzeptionsvorgänge an irgendeiner Stelle identisch sind und sich deshalb summieren können. Man muß sich vergegenwärtigen, daß sich die beiden Prozesse in dem gleichen Medium abspielen, wodurch der zweite Vorgang in Abhängigkeit gerät von dem ersten; trotzdem können jedoch beide Vorgänge ganz verschiedenartig sein.

Eine Antwort auf die Frage nach der gegenseitigen Beeinflussung der geotropischen und der phototropischen Reizkette ist in verschiedenster Richtung schon früher gesucht worden. Es ist nicht überflüssig, die Resultate dieser früheren Arbeiten durchzusehen. Sie werden durch die vorliegenden Untersuchungen teils nur bestätigt, teils erweitert und Lücken bei ihnen ausgefüllt.

Bei einigen der in Betracht zu ziehenden Arbeiten wurde der Schwerpunkt in der Fragestellung mehr auf die gegenseitige Beeinflussung der Perzeptionsvorgänge gelegt, bei andern nur auf ein Ineinandergreifen der Reaktionen. Da sich aber eine Veränderung der Perzeptionsvorgänge nur an den Reaktionen beobachten läßt, so ist in den meisten Arbeiten keine scharfe Trennung bei der Fragestellung gemacht.

Krones (17) und Bremekamp (4 u. 6) verlegen das Problem am schärfsten in den sensorischen Teil der Reizkette. Krones untersuchte den Einfluß von Dauerbeleuchtung auf die Präsentationszeit beim Schwerkraftreiz und fand, daß dieselbe durch Belichtung verlängert wird. Das entspricht wahrscheinlich den Resultaten der vorliegenden Arbeit, nach der eine vorangehende allseitige Belichtung die Reaktion auf einen folgenden einseitigen Schwerereiz verzögert. Krones nimmt eine Veränderung des Geotonus durch das Licht an, da nach seinen etwas rohen Wachstumsmessungen die Längenzunahme der Lichtkeimlinge derjenigen der Dunkelkeimlinge nicht nachstand.

Bremekamp (4) knüpfte an die Untersuchungen von Rutten-Pekelharing (23) an, die bei gleichzeitigem unterschwelligem Licht- und Schwerereiz oder bei gleich aufeinanderfolgenden keine Reaktionen fand und dadurch zu der Ansicht gelangte (S. 322): „Die Perzeption von Licht- und Schwerereiz sind nicht identisch“. Bei starken Reizdosen fand jedoch eine Beeinflussung der einen Reaktion durch die andere statt. Bremekamp (4) ließ die Reize nicht gleichzeitig oder gleich nacheinander einwirken, sondern, da die geotropische Reaktion stets erheblich früher bemerkbar wird als die phototropische, so wurde die Pflanze erst so lange nach dem Lichtreiz geotropisch gereizt, daß die Reaktionen zeitlich zusammenfallen mußten. Es stellte sich heraus, daß unter diesen Umständen tatsächlich eine Summation der heterogenen, unterschwelligen Reize zu beobachten war. Damit war also die Ansicht von Rutten-Pekelharing widerlegt, daß die Perzeption von Licht- und Schwerereiz einander unähnlich sei.

Die weiteren Untersuchungen Bremekamps (4 u. 6) schließen sich den in dieser Arbeit vorliegenden insofern mehr an, als er den Einfluß allseitiger Belichtung mit einem einseitigen geotropischen Reiz kombinierte. Sie unterscheiden sich jedoch von den vorliegenden Untersuchungen dadurch, daß Bremekamp das Verhältnis der beiden Reizintensitäten zueinander möglichst variierte, während ich stets möglichst gleiche Intensitäten verwendete. Auch leiden die Bremekampschen Untersuchungen an einem großen Mangel, nämlich einer viel zu sparsamen Kontrolle der Reaktionen. Auf diesen Punkt ist im methodischen Teil bereits Bezug genommen worden. Bei seiner photographischen Registriermethode fehlen die Angaben über die Reaktionen vor der Aufnahme und leider natürlich auch die in einem späteren Stadium. Da nun die photographischen Aufnahmen meist erst nach mehreren Stunden gemacht wurden, so ist aus der Arbeit nichts über den zeitlichen Beginn der Reaktionen zu ersehen. Wir erfahren aber durch seine Arbeit, daß eine Belichtung von obenher die Reaktion auf einen folgenden geotropischen Reiz beeinflußt, und zwar hängt dieser Einfluß ab von der Dauer der Belichtung, von der Zeit, die zwischen dem allseitigen und dem einseitigen Reiz verstreicht und von der Dauer des einseitigen Reizes.

Weitere Untersuchungen, die den Einfluß allseitiger Belichtung auf einen einseitigen, geotropischen Reiz zum Gegenstand haben, stammen von Czapek (10) und Guttenberg (12). Nach Czapek wird bei *Avena* und *Phycomyces* die Reaktion auf einen einseitigen Schwerereiz verzögert, auch wenn die Vorbelichtung nur 10 Minuten währte. Bei *Helianthus* trat diese Verzögerung nicht ein. Wurden die Pflanzen während der Horizontallage von vorne beleuchtet, so war zwar keine Verzögerung des Reaktionsbeginns, was später von v. Guttenberg (12) und Sperlich (27) bestätigt wurde, wohl aber ein gehemmter Ablauf der Reaktionen zu beobachten.

Die gegenteilige Wirkung einer Vorbelichtung auf einen folgenden phototropischen Reiz, d. h. eine Beschleunigung der Reaktion ist zuerst von Pringsheim (20) beobachtet worden. Nach seiner Ansicht wird die Präsentationszeit durch Vorbelichtung verlängert, die Reaktionszeit abgekürzt je nach der Menge der Lichtenergie, die den Pflanzen vor dem einseitigen Reiz zugeführt worden ist. Pringsheim führt diese Beobachtungen darauf zurück, daß die „Lichtstimmung“ der Pflanze erst der jeweiligen Intensität angepaßt werden muß, ehe die tropistische Wirkung einsetzt. Die

von Pringsheim beobachtete Verlängerung der Präsentationszeit wurde aber später von Clark (8) anders gedeutet.

Weit genauere Beobachtungen über die Wirkung einer allseitigen Vorbelichtung auf einen einseitig folgenden Lichtreiz sind später von Arisz (2) gemacht worden. Die Reaktionsart verändert sich zufolge seiner Versuchsergebnisse mit der Dauer der Vorbelichtung. Beträgt diese nur 100 Sekunden bei 5,5 MK, so tritt schon eine Verzögerung in der Reaktion auf einen gleichfolgenden einseitigen Lichtreiz ein. Diese Verzögerung nimmt zu mit der Dauer der Vorbelichtung und der angewendeten Intensität, und führt bei 3600 MK-S zunächst zu einer völligen Unterdrückung der ersten positiven Reaktion. Bei einer einseitigen Nachbelichtung von 4500 MK-S und mehr tritt gleich eine negative Krümmung auf.

Der Einfluß einer allseitigen Vorbelichtung klingt nach Arisz in einer folgenden Dunkelperiode schnell ab. So war nach einer Vorbelichtung von 100 Sekunden mit 25 MK bei einer Stunde Zwischenzeit gar kein Unterschied mehr gegenüber den Kontrollen, bei 20 Minuten mit 25 MK ebenfalls nach 1 Stunde fast gar kein Unterschied mehr.

Arisz (2), S. 150 gibt die Erklärung für seine Resultate mit folgenden Worten: „Die Abnahme der Empfindlichkeit für die positive Reaktion und die Zunahme der Empfindlichkeit für die negative als Folge einer Vorbeleuchtung sind also zwei Prozesse, welche leicht erklärt werden können, wenn die allseitige Vorbeleuchtung als ein Aufeinanderfolgen von einseitigen betrachtet wird und die Nachbeleuchtung als eine Fortsetzung der Reizung einer der vorbeleuchteten Seiten“. Die Auffassung ist m. E. nicht vereinbar mit der Tatsache, daß eine allseitige Nachbelichtung anders wirkt als eine allseitige Vorbelichtung. Wäre die Deutung von Arisz richtig, so müßten die Pflanzen bei gleichen Intensitäten gleichreagieren mit bezug auf die kürzer bezw. länger belichtete Organhälfte.

Die Zunahme der Empfindlichkeit für positive Krümmungen bei Zunahme einer Dunkelperiode zwischen all- und einseitiger Belichtung, die Arisz gleichfalls beobachtete, erklärt er mit der Rückkehr des Krümmungsbestrebens nicht vorbelichteter Keimlinge. Meine eigenen Versuche zeigten jedoch, daß bei Verlängerung der eingeschobenen Dunkelperiode die positiven Krümmungen viel schneller und intensiver auftreten als bei den Kontrollen. Danach

müssen durch die Vorbelichtung tiefgreifendere Vorgänge in den Pflanzen eingeleitet sein. Nur um eine Rückkehr zu dem Reaktionsvermögen der Kontrollen handelt es sich nicht.

Die Angaben in der Literatur über den Einfluß einer Horizontalrotation auf einen gleichzeitigen oder folgenden einseitigen Schwere- oder Lichtreiz sind spärlicher und lauten meist negativ.

So fand M. M. Riß (22) keinen Einfluß eines allseitigen Schwerereizes auf einen einseitigen gleichzeitig oder nachfolgend einwirkenden bei Wurzeln.

Auch auf einen phototropischen Reiz ist nach einer Fußnote bei Pringsheim (20, S. 286) eine Vorrotation im Dunkeln ohne Wirkung. Nach Sperlich (27) jedoch reagierten die an der Horizontalachse rotierten und gleichzeitig einseitig belichteten Keimlinge 15—20 Minuten früher als die in Vertikalstellung verbliebenen Kontrollen bei gleich starkem Lichtreiz.

Diese Untersuchungen, die methodisch der vorliegenden Arbeit nahestehen und zu dem Schluß berechtigen, daß die Perzeptionsvorgänge beim Licht- und Schwerereiz völlig verschieden sind, werden noch ergänzt durch Arbeiten, bei denen andere Methoden zur Anwendung kamen.

So reizte Guttenberg (12) die Pflanzen gleichzeitig geo- und phototropisch und wählte für den letzteren Reiz eine solche Intensität, daß das beiderseitige, entgegengesetzt gerichtete Krümmungsbestreben sich gerade das Gleichgewicht hielt. Es trat zunächst stets eine geotropische Aufkrümmung ein, diese ging aber in der Folge zurück, und die Pflanzen wuchsen alsdann in der Horizontalen gerade weiter. Wurden diese Pflanzen, nachdem sie den Gleichgewichtszustand erreicht hatten, um 180° gedreht, so daß die vorher erdwärts gerichtete, phototropisch gereizte Organseite nach oben zu liegen kam, so trat von neuem eine geotropische Aufkrümmung ein. Die Wirkung der Massenanziehung läßt sich also mit der des Lichtes bei gleicher Reaktionsstärke nicht ohne weiteres vertauschen. Da ferner die erste geotropische Aufkrümmung gleichzeitig bei den von unten belichteten und bei dunkel gehaltenen Kontrollpflanzen eintrat, so muß die geotropische Reizkette schneller ablaufen als die phototropische, und zwar muß dieser zeitliche Unterschied hauptsächlich in den perzeptorischen Vorgängen liegen, da die Krümmung selbst — hat sie erst begonnen — beim Phototropismus nicht langsamer zustande kommt als beim Geotropismus. Daher kann ein Lichtreiz die Reaktion auf

einen Schwerereiz nur dann beeinflussen, wenn ersterer entsprechend früher einsetzt wie letzterer. Gleiches gilt für die Summation unterschwelliger Licht- und Schwerereize. Da der Schwellenwert aber ein durchaus subjektiver ist, so muß es offen bleiben, ob bei den Untersuchungen von Bremekamp (4 u. 6) tatsächlich eine Summation unterschwelliger Reize stattgefunden hat, oder ob nicht die Reaktion nach jedem einzelnen der beiden Reize so gering war, daß sie sich der Beobachtung entzog und nur durch Summation dieser beiden unmerklichen Reaktionen wahrnehmbar wurde. Nach den vorliegenden Untersuchungen ist aber anzunehmen, daß der Schwerereiz, weil er auf ein durch die Lichtwirkung verändertes Plasma einwirkte, zu einer Reaktion führte, die nicht gleichzustellen ist mit derjenigen einer nicht vorgereizten Kontrollpflanze.

Durch die Untersuchungen von Sperlich (27) ist alsdann unsere Kenntnis über die gegenseitige Kompensation geo- und phototropischer Reize wesentlich erweitert worden. Sperlich, der hauptsächlich quantitative Untersuchungen machte, fand, daß ein Massenimpuls von 8,2 bezw. 16,5 g 60 Sekunden lang einwirkend dem eines Lichtreizes von 307 bezw. 400 Meterkerzen, während 3,94 oder 15,79 Sekunden entspricht. Danach kann also ein Massenimpuls von bestimmter Stärke durch verschiedene Lichtmengen kompensiert werden. In dieser Erscheinung gibt sich vielleicht die wellenartige Natur der Lichtwirkung, die durch die verschiedenen positiven und negativen Krümmungen bei wachsenden Lichtenergien bekannt ist, zu erkennen. Bei zeitlicher Zunahme der Massenwirkung wächst die gleich stark wirkende Lichtmenge nicht in dem gleichen Verhältnis. Denn es wird ein Massenimpuls von 8,2 bezw. 16,5 g durch 3 Minuten kompensiert durch 307 bezw. 400 MK, während 15,94 Sekunden; dagegen 8,2 bezw. 16,5 g durch 4 Minuten kompensiert durch 307 bezw. 400 MK, während 25,65 Sekunden.

Schließlich weise ich noch auf weitere Untersuchungen von Guttenberg (13) und solchen von Correns (9) hin, aus denen der Schluß gezogen werden muß, daß die geotropische und phototropische Reizkette verschiedenartiger Natur ist. — Nach Guttenberg wird die geotropische Perzeption in weit höherem Maße durch Laboratoriumsluft gehemmt als die phototropische, und Correns zeigte, daß eine geotropische Krümmung noch bei einem Sauerstoffpartiärdruck ausgeführt wird, bei dem die phototropische bereits unterbunden ist.

Die Beobachtungen von Correns wurden von Kenkel (15) nachgeprüft und bestätigt, van Ameijden (1) fand dagegen keine Unterschiede in dem Sauerstoffbedürfnis der Pflanzen beim Geo- und Phototropismus. Er wendete eine andere Methode an als Correns und Kenkel. Abgesehen davon, daß er die Pflanzen nicht in eine Wasserstoff-, sondern in eine Stickstoffatmosphäre brachte, ließ er auch die Reize nicht dauernd einwirken, wie Correns es tat, sondern nur begrenzt. Außerdem arbeitete er mit ganz festgelegten Konzentrationen, entweder mit O-freier Atmosphäre oder einer Konzentration von 4,7 %. In beiden Fällen fand er keinen Unterschied im Verhalten gegenüber einem geotropischen oder phototropischen Reiz. Es besteht daher die Möglichkeit, daß der Unterschied im O-Bedürfnis bei diesen beiden Reizvorgängen oberhalb oder zwischen den gewählten Konzentrationen liegt.

In seinen Studien über die Einwirkung der Temperatur auf tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge fand Torsten Nybergh (19) einen Unterschied bei phototropisch und geotropisch gereizten Pflanzen. Erstere sollen bei sehr niedrigen Temperaturen weit weniger empfindlich sein, als die geotropisch gereizten. Aus den Angaben in Nybergh s Arbeit ersehe ich jedoch, daß die Keimlinge sofort nach der Entfernung aus dem Kältezimmer photisch gereizt wurden, während bei dem geotropischen Versuch die Pflanzen während der Reizperiode in der Kälte blieben. Es darf also kaum der Schluß gezogen werden, daß die Sensibilität für den geotropischen Reiz durch Kälte mehr herabgesetzt wird, als die für den phototropischen Reiz. Auch ist nach de Vries die Empfindlichkeit gegenüber Kälte bei *Avena* im phototropischen Versuch ausgesprochener, als Nybergh sie fand.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß C. Zollikofer (32) bei entstärkten *Helianthus*-Keimlingen eine Reaktion auf einen geotropischen Reiz oft nicht mehr wahrnehmen konnte, während dieselben einseitig belichtet noch reagierten.

Diese Angaben dürften genügen, um zu zeigen, daß das Problem des Geo- und Phototropismus nicht so einfach zu erledigen ist, wie Blaauw (3) es wenigstens für den Phototropismus wollte. Die von Blaauw beobachtete Photowachstumsreaktion, ihr gleichzeitiges Auftreten mit einer Krümmung, entsprechende Verhältnisse für die Schwerkraft, wie sie von Zollikofer (31) und Koningsberger (16) festgestellt wurden, behalten natürlich ihren vollen wissenschaftlichen Wert. Es ist wichtig, zu wissen, daß ein allseitiger Reiz ent-

sprechende allseitige Wachstumsreaktionen auslöst, wie ein einseitiger mehr einseitig orientierte. Voraussichtlich ist überhaupt die Wirkung von Licht, Schwerkraft usw. auf die Pflanze prinzipiell die gleiche, ob der Reiz allseitig oder einseitig angreift, und es läßt sich daher die Frage aufwerfen, ob es nicht richtiger wäre, in einem physiologischen Lehrbuch diese durch äußere Faktoren ausgelösten Wirkungen zunächst zu besprechen, und dann erst die Tropismen als einseitige Wachstumsreaktionen einheitlich zu behandeln. Freilich wäre alsdann der sensorische Teil der Reizkette aus der engeren Lehre der Tropismen herausgenommen, und die Ansicht von Blaauw (3), daß durch die Kenntnis der Lichtwachstumsreaktion das Problem des Phototropismus jegliches Interesse verloren habe, wäre berechtigt.

Aber was spielt sich zunächst bei den all- oder einseitig angreifenden Reizen in der Pflanze ab? Was erfahren wir aus der Literatur über die erste Wirkung des Lichtes auf das Plasma? Blaauw (3) nimmt auf Grund seiner Versuche photochemische Prozesse an. Bremekamp (5) stellt sich in der Pflanze unabhängig voneinander reagierende lichtempfindliche Teilchen vor, die Phototroponen. Diese sollen durch Licht zerstört und im Dunkeln wieder gebildet werden. Durch ihre relativen Mengenverhältnisse soll die Intensität der Reaktion bedingt sein. Diese Theorie ist ein Bild, das eine Unbekannte an die Stelle einer anderen setzt, und die Übertragung dieses Bildes auf den Geotropismus, also die Bildung von Geotroponen macht schon Schwierigkeit, führt aber zu einem unübersehbaren Gewirre bei gleichzeitiger Einwirkung von Licht und Schwerkraft.

Auch der bei allseitiger Lichtwirkung gebrauchte Ausdruck der Stimmungsänderung besagt natürlich nichts und führt durch seinen psychologischen Beigeschmack leicht zu Vorstellungen, die besser vermieden wären, so lange als wir der Pflanze keine Psyche zuerkennen. Im übrigen ist aber die Unbestimmtheit des Ausdruckes treffend, sobald wir uns unter der Stimmung einer Pflanze den jeweiligen physikalisch-chemischen Gleichgewichtszustand ihres Plasmas denken.

Obige Untersuchungen und Angaben berechtigen zu dem Schluß, daß die ersten, durch das Licht und die Schwerkraft ausgelösten Prozesse verschiedenartig sein müssen, also in verschiedener Weise den physikalisch-chemischen Gleichgewichtszustand des Plasmas ändern. Das Medium, in dem sich die beiden Prozesse abspielen,

ist aber das gleiche, und darum wird eine durch einen Reiz bewirkte Veränderung der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Plasmas sich in der Reaktion auf einen zweiten gleich- oder andersartigen Reiz bemerkbar machen.

Was wissen wir aber über die physikalisch-chemische Beschaffenheit dieses Mediums, also des Plasmas? Es gehört zu der großen heute wissenschaftlich noch wenig erforschten Gruppe der Kolloide, und zwar ist es nicht ein homogenes, sondern ein sowohl physikalisch als auch chemisch heterogenes System. Wir müssen nach Freundlich (11) den Zellinhalt ansehen als ein Sol, das kurz vor dem Gelatinieren steht, das Struktur hat, und in dem einzelne chemisch verschiedene Teile möglicherweise so festgelagert sind, daß es zu verschiedenen voneinander ziemlich unabhängigen chemischen Reaktionen in den einzelnen Teilen der Zelle kommen kann. Wie diese Reaktionsfähigkeit örtlich verschieden sein kann, so wird sie sich fraglos auch mit der Zeit — mit dem Altern der Zelle — verändern. Diese Umstände steigern natürlich die Schwierigkeiten einer Erforschung der ersten durch einen Reiz verursachten Veränderungen des Plasmas sehr. — Aber auch wenn wir ein einheitliches konstanteres kolloides System zugrunde legen, so sind unsere Kenntnisse über die Wirkung von Licht und Schwerkraft auf ein solches System verschwindend gering.

Über den Einfluß der Schwerkraft auf ein Kolloid ist, soweit ich festzustellen vermochte, überhaupt nichts bekannt. Nur bei Suspensoiden sind Konzentrations- und damit Ladungsverschiebungen bei Veränderung der Schwerkraftrichtung beobachtet worden. Ähnliche Vorgänge können wir in der Zelle nur beschränkt annehmen wegen des hohen Reibungswiderstandes des Plasmas. Es stützt sich zwar die Statholitentheorie auf Lageveränderungen von Zellbestandteilen, die durch ihren Druck die sensible Plasmahaut erregen sollen. Diese sensible Plasmahaut ist nur ein neues Fragezeichen. Nimmt man aber mit der Lageveränderung auch Ladungsverschiebungen, also Potentialveränderungen in der Zelle an, so wäre die Voraussetzung einer sensiblen Plasmahaut nicht nötig, um eine Perzeption der Schwerkraftrichtung durch die Pflanze verständlich zu machen. Solange wir noch nichts über die Wirkung der Schwerkraft auf ein Kolloid in vitro wissen, läßt sich über die Vorgänge bei der Perzeption des Schwerereizes durch das lebende Plasma noch weniger etwas Bestimmtes aussagen.

Eine Möglichkeit für die Empfindung der Massenanziehung durch die Pflanze wäre gegeben in den durch die Untersuchungen von Hansteen-Cranner (14) bekannt gewordenen feinen Ausläufern der protoplasmatischen Grenzschicht, die die Zellwände durchsetzen. Da bei einer Lageveränderung des Organs es zu einer Verschiebung der Zugspannung dieser Plasmastränge kommen muß, so könnte man sich vorstellen, daß diese Plasmafädchen als Perzeptionsorgane funktionieren, wozu sie wegen ihrer Feinheit und der großen Menge, in der sie den Plasmakörper mit der Zellwand verbinden, besonders geeignet sein dürften.

Mit unseren Kenntnissen über die Wirkung des Lichtes auf einfache kolloide Systeme steht es kaum besser. Einige Angaben neben einer kritischen Besprechung früherer Beobachtungen bringt Stintzing (28) in seiner Arbeit: „Über den Einfluß des Lichtes auf kolloide Systeme". Es sind Veränderungen des Dispersitätsgrades im positiven wie im negativen Sinne, Adsorptionserscheinungen an den Gefäßwänden sowohl als auch der verschiedenen Phasen untereinander als Wirkung von Belichtung beobachtet worden. Stintzing kommt zu dem Resultat, daß sich alle diese Reaktionen auf photochemische Prozesse zurückführen lassen, eine spezifische physikalische Wirkung des Lichts auf ein Kolloid gibt es nicht. Bei partieller Belichtung konnte der Verfasser bei fast allen Wellenlängen Stoffanreicherungen in den bestrahlten Teilen des Systems feststellen. Diese Stoffanreicherung war unabhängig von der chemischen und physikalischen Natur des Kolloids, sie zeigte sich sowohl bei Solen als auch bei Gelen. Der Verfasser glaubt dieselbe durch einen Verdampfungsprozeß an den bestrahlten Stellen erklären zu können. Sie trat jedoch nur in kolloiden, nicht in molekulardispersen Lösungen auf.

Da es somit nach Stintzing keine spezifischen photophysikalischen Prozesse in kolloidalen Medien gibt, und die in denselben durch das Licht bewirkten Veränderungen sich auf photochemische Prozesse zurückführen lassen, so ist die schon von Blaauw stark befürwortete Annahme nicht unberechtigt, daß die Primärwirkung des Lichtes in der Zelle wohl ein photochemischer Prozeß ist, der dann freilich sekundär andere auch physikalische auslösen wird.

Bei der Schwerkraft dagegen ist es von vorne herein viel wahrscheinlicher, daß sofort physikalische Prozesse einsetzen. Man könnte sogar glauben, daß die tiefgreifendere chemische Wirkung des Lichtes die Ursache dafür ist, daß die Reaktion auf einen

Lichtreiz soviel langsamer erfolgt als auf einen Schwerereiz, und daß Vorbelichtung sich soviel nachdrücklicher und spezifischer bemerklich macht, als eine Vorrotation.

Die Beobachtungen von Pringsheim hatten gezeigt, daß der tropistischen Wirkung des Lichtes eine Stimmung verändernde vorangeht. Van der Wolk (30) zeigte weiter, daß diese Veränderung des Phototonus sowohl von der belichteten Basis nach der verdunkelten Spitze als auch basalwärts geleitet wird, während die tropistische Lichtwirkung nur abwärts geht. Er nimmt deshalb an, daß die Stimmungsänderung auf einer Ionenverschiebung innerhalb des Pflanzenkörpers beruht.

Auf die Beobachtungen von Blaauw über die Lichtwachstumsreaktion aufbauend hat van de Sande-Bakhuyzen (26) versucht, dem Begriff der Stimmung eine einfachere Deutung zu geben. Er versteht unter der Stimmung einer Pflanze nur ihren jeweiligen Wachstumszustand. Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß diese „Erklärung“ der Stimmung keinesfalls weit genug gefaßt ist. Gewiß spricht der jeweilige Wachstumszustand bei dem Zustandekommen einer Reaktion sehr mit, indem ein Organ, das nicht mehr wächst, auch nicht mehr tropistisch reagieren kann, und andererseits wird bei besonders starkem Wachstum auch eine beschleunigtere Reaktion erfolgen. Aber die „Stimmung“ verändernde Wirkung des Lichtes auf die Zellen kann noch deutlich beobachtet werden, wenn die Lichtwachstumsreaktion schon ausgeklungen ist. Der Begriff der Stimmung ist also kein einfacher, der nur Bezug hat auf das Wachstum. Er umfaßt nach der Definition von Pfeffer die jeweils herrschende innere Konstellation. Diese innere Konstellation, die sich mit dem physikalisch-chemischen Zustand der Zellen decken dürfte, muß natürlich für die Art der Perzeptionsvorgänge beim Auftreffen irgendeines Reizes bedingend sein. Denn die Perzeption selbst ist doch aller Wahrscheinlichkeit nach nichts weiter als eine Verschiebung dieser Konstellation, dieses bis dahin herrschenden inneren Gleichgewichtszustandes. Zu einer ähnlichen Ansicht gelangt schon Noll (18) in seiner „Heterogenen Induktion“: „Die geotropische Struktur scheint unter dem Einfluß des Lichtes verhältnismäßig leicht eine Veränderung erfahren zu können“.

Abschnitt IV.

Zusammenfassung der Resultate.

Dunkelkeimlinge von *Hordeum* wurden zuerst durch Rotation an der schnellen Klinostatenachse im Dunkeln allseitig geotropisch oder durch Belichtung von oben allseits phototropisch gereizt, danach einseitig geo- oder phototropisch mit den gleichen Intensitäten.

1. Bei einer Vorrotation im Dunkeln von 5 Minuten Dauer und folgendem einseitigem geotropischem Reiz zeigt sich eine Beschleunigung der Reaktion, besonders wenn zwischen allseitigem und einseitigem Reiz ein Intervall von 1—2 Std. lag, während dessen die Pflanzen in Normalstellung im Dunkeln verblieben.

2. Dauert die Vorrotation 1 Std., so bewirkt sie eine mit der Länge des Intervalles wachsende Veränderung der Reaktion, indem die Krümmungszone sich weiter nach der Basis hin ausbreitet, so daß schließlich eine Schrägstellung des ganzen Keimlings erfolgt. Die Untersuchungen erstreckten sich bis zu einer Zwischenzeit von 4 Std.

Meist ist die Krümmung bei den zuerst rotierten Keimlingen am ehesten wahrnehmbar, erscheint aber später bei den zuletzt rotierten oder den Kontrollen stärker infolge der ausgesprochenen Spitzenkrümmung.

Infolge dieser Unterschiede in der Krümmungsweise nach Vorrotation ist die Angabe der Spitzenabweichung von der Vertikalen als Maß für die Intensität der Krümmung nicht geeignet.

3. Werden die Keimlinge, die je 1 Std. im Dunkeln vorrotiert worden waren, nach verschieden langen Zwischenzeiten phototropisch gereizt, so zeigt sich dasselbe Bild wie oben, nur kommt nie eine so ausgesprochene Schrägstellung zustande.

Die Krümmung ist um so viel früher bemerkbar, je länger die Zeit war, die zwischen allseitigem und einseitigem Reiz lag, während derer die Keimlinge dunkel in Normalstellung verblieben.

4. Geht dem einseitigen Schwere- oder Lichtreiz nicht ein allseitig geotropischer sondern phototropischer voran, in der Weise, daß die Pflanzen unter einer Lichtquelle standen oder auf der Vertikalachse rotierten, so wurde die Reaktion nach einem folgenden einseitigen geotropischen Reiz gerade entgegengesetzt beeinflußt wie die nach einem phototropischen Reiz.

Die geotropisch gereizten Pflanzen reagierten im allgemeinen sehr viel langsamer als die Kontrollen, die phototropisch gereizten

schneller. Betrug bei letzteren die Zeit zwischen all- und einseitigem Reiz nur 1 Std. oder weniger, so war eine starke Neigung zu negativen Krümmungen zunächst nach der Belichtung wahrnehmbar. Diese negativen Krümmungen wurden bald ausgeglichen, doch hatten diese Pflanzen dadurch keinen Vorsprung mehr gegenüber den Kontrollen hinsichtlich der Krümmungsstärke. Meist jedoch überholten sie die Kontrollen in einem späteren Stadium erheblich.

5. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei den Versuchen, in denen die Pflanzen einseitig geotropisch gereizt wurden, die Kontrollen sich früher oder ebenso zeitig krümmten wie die vorbehandelten Pflanzen, bei den einseitig phototropisch gereizten dagegen merkbar später, meist zuletzt.

6. Werden die Keimlinge während der Vorrotation an der Horizontalachse gleichzeitig von vorne belichtet, so zeigt sich bei den folgenden Reaktionen der kombinierte Einfluß von allseitiger Licht- und Schwerewirkung.

Nach geotropischer Reizung wird die Krümmungszone verlängert, die Krümmung selbst verringert.

Nach phototropischer Reizung wird die Krümmung gegenüber den Kontrollen stark beschleunigt.

7. Im ersten Stadium der geotropischen Krümmung war besonders bei den im Dunkeln vorrotierten Pflanzen eine starke Neigung zunächst zu einer positiven Krümmung zu bemerken, die aber schnell ausgeglichen wurde und in die negative überging.

8. Keimlinge, die stark phototropisch reagiert haben, gleichen die Krümmung in der Vertikallage völlig aus und stellen sich wieder in die Lotlinie ein.

Keimlinge, die stark phototropisch reagiert haben, gleichen die Krümmung nur im apikalen Ende aus, die Basis ist auch am folgenden Tage noch in Schrägstellung.

9. Keimlinge, die allseits vorbelichtet worden waren, dann einseitig geotropisch reagiert hatten, gleichen in einer folgenden Dunkelperiode in Normalstellung ihre Krümmung auch völlig aus. Das Licht wirkt demnach nachhaltiger auf die Pflanzen ein als die Schwerkraft, und außerdem andersartig, da eine durch die Schwerkraft ausgelöste Reaktion durch allseitige Belichtung nicht so nachhaltig wird, wie eine durch einseitiges Licht ausgelöste.

Institut für allgemeine Botanik Hamburg, Juni 1923.

P. S. Nach Abschluß des Manuskriptes kommen mir noch zwei Arbeiten in die Hand, die zu erwähnen sind, da sie die oben besprochenen Probleme gleichfalls berühren. In einer Abhandlung von Janse unter dem Titel: „On stimulation in auxotonic movements“ in den Proceedings XXVI der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam 1923, S. 171—187 will der Verf. die verschiedenen geotropischen und auch phototropischen Reaktionen erklären durch die Annahme eines statischen Apparates, der zwischen Protoplast und Zellwand liegen soll. Dieser Apparat soll je nach Bedarf an der organisch unteren Zellhälfte festsitzen oder infolge äußerer oder innerer Einflüsse sich verlagern oder z. B. bei Windepflanzen dauernd in der Zelle kreisen. Dieser statische Apparat soll das sensible Organ sein. Der Verf. versucht also die Theorien von Noll (Heterogene Induktion) und Haberlandt (sensible Plasmahaut) miteinander zu verquicken. — Diese „Erklärung“ erklärt aber tatsächlich nichts, denn man kann sich kein genaues Bild machen von einem derartigen sensiblen statischen Apparat. Auch gehört zu der „Erklärung“ des Verf. die Voraussetzung, daß die Pflanze immer bestrebt sein soll, diejenige Lage einzunehmen, in der der statische Apparat am meisten erregt wird. Es fehlt jedoch jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer solchen Zielstrebigkeit. — Die zweite Arbeit von Petry: Zur Kenntnis der biologischen Wirkung der Röntgenstrahlen III. Mitteilung, Biochem. Zeitschr. 135, 1923, S. 353—383 dürfte vielleicht unsre Erkenntnis der Vorgänge auch bei der Perzeption des sichtbaren Lichtes wesentlich fördern. Der Verfasser diskutiert selbst die Möglichkeit entsprechender Vorgänge in der Pflanze unter dem Einfluß von Röntgen- und sichtbaren Strahlen. Er gelangt durch seine Versuche mit ruhenden und gequollenen Samen, mit wachsenden Pflänzchen im normalen Zustand, sowie nach vorangehender Einwirkung von Cyan und H_2O_2, endlich mit Pflanzen in verminderter O-Spannung zu dem Resultat, daß sich wahrscheinlich bei der Atmung eine Substanz in der Pflanze bildet, die für die Röntgenstrahlen empfindlich macht. Diese Substanz fehlt bei intramolekularer Atmung. Der Verf. glaubt infolge der Resultate seiner Versuche mit H_2O_2, daß es sich um die Bildung eines physiologischen Gewebeperoxyds handelt. Es würde also zu einer photochemischen Oxydation eines lichtempfindlichen Gewebebestandteils auf Kosten des Peroxydsauerstoffes kommen. Diese Resultate Petrys bestärken die Annahme eines photochemischen

Prozesses, durch den der Gleichgewichtszustand der Pflanze verschoben wird.

Literatur.

1. Ameijden, van, Geotropie en Phototropie bij Afwezigheid van vrije Zuurstoff. Amsterdam 1917.
2. Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 373—439.
3. Blaauw, A. H., Licht und Wachstum. III. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, XV, Wageningen 1918, S. 98—204.
4. Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in Plants. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Proceed. of the section of science, XVII, 1913, S. 1278—1291.
5. — —, Theorie des Phototropismus. Rec. des travaux bot. néerlandais, XV, 1918, S. 123—184.
6. — —, Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Rec. des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 373—439.
7. de Candolle, A. P., Cours de Botanique. Seconde partie. Physiologie végétale, 1832, Bd. 2, S. 830; Bd. 3, S. 1082.
8. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot., V, 1913, S. 737—770.
9. Correns, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora, 75, 1892, S. 87—151.
10. Czapek, F., Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. k. k. Akademie d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., CIX, 1895, S. 337—375.
11. Freundlich, H., Kapillarchemie, II. Aufl. Leipzig 1922.
12. v. Guttenberg, H., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 45, 1908, S. 193—231.
13. — —, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Ebenda, 47, 1910, S. 462—492.
14. Hansteen Cranner, Prof. B., Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbrukshoiskole, Bd. 2, 1922, S. 1—160.
15. Kenkel, Josef, Über den Einfluß der Wasserinjektion auf Geotropismus und Heliotropismus. Diss. Münster 1913.
16. Koningsberger, V., Tropismus und Wachstum, Utrecht 1922, S. 1—136.
17. Krones, F., Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., CXXIII, Abt. I, 1917, S. 801—835.
18. Noll, F., Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.
19. Nybergh, Torsten, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 30, 1912, S. 542—552.
20. Pringsheim, E., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. I. Mitteilung. Cohns Beitr., IX, 1909, S. 263—305.

21. Pringsheim, E., Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. II. Mitteilung. Ebenda, S. 415—478.

22. Riß, M. M., Über den Einfluß allseitiger und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 53, 1914, S. 157—209.

23. Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerereizes. Rec. des travaux bot. néerlandais, VII, 1910, S. 241—344.

24. Sachs, J., Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, II, 1882, S. 282.

25. — —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1887, S. 622.

26. Sande-Bakhuyzen, H. L. van de, Analyse der Fototropische Stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.

27. Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse Jahrb. f. wiss. Bot., 46, 1915, S. 155—196.

28. Stintzing, H., Der Einfluß des Lichtes auf kolloide Systeme. Diss. Gießen 1909 und Kolloidchem. Beihefte, VI, Heft 7 u. 8.

29. Vries, M. S. de, The influence of temperature on phototropism in seedlings of *Avena sativa*. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1913, S. 1170—1174.

30. Wolk, P. C. van der, Transmission of light stimuli. Koninglijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1911, S. 327—342.

31. Zollikofer, C., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 237—322.

32. — —, Untersuchungen zur Statholitentheorie. Teil I: Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen. Beitr. z. Allgem. Bot, Bd. I, 1918, S. 399—448.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Stoppel Rose

Artikel/Article: Beitrag zum Problem der Perzeption von Licht- und Schwerereiz durch die Pflanze. 563-593