

Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität.

Von

Richard Harder.

Mit 6 Kurven im Text.

Einleitung.

§ 1. Es ist schon lange bekannt, daß die Bewegung freischwimmender oder kriechender Pflanzen durch das Licht beeinflußt wird. Schon gegen Ende des achtzehnten Jahrhunderts haben Colomb (1791) und Olivi (1793) (vgl. Pfeffer 1904, S. 774) wahrscheinlich phototaktische Ansammlungen gesehen und Treviranus (1817, S. 84 ff.) hat schon festgestellt, daß Schwärmer von Grünalgen sich vor direktem Sonnenlicht in den Schatten zurückziehen. Seitdem ist eine lange Reihe von Veröffentlichungen erschienen, in denen sich die Forscher planmäßig oder gelegentlich mit der Erscheinung befassen. Die einschlägige Literatur ist in den in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten von Oltmanns und Buder I, II zitiert, so daß eine historische Übersicht über dieselbe sich erübrigt (vgl. besonders Famintzin, Strasburger, Engelmann I—III, Oltmanns I, III, IV, Jennings, Buder I, II). Unsere exakte Kenntnis der Reaktionen der taktischen Organismen auf das Licht ist trotz dieser z. T. sehr gründlichen Arbeiten in manchen Punkten aber doch noch recht lückenhaft.

Niemand zweifelt, daß dieser Art der Lichtreaktion ein echter Reizvorgang zu Grunde liegt, und trotzdem wissen wir so gut wie nichts über den näheren Verlauf dieses Reizprozesses. Nicht einmal über die bei anderen Reizprozessen im allgemeinen ziemlich genau bekannte Präsentationszeit und Reaktionszeit sind wir orientiert. Ebensowenig wissen wir Genaueres über die

Gültigkeit des für die moderne Reizforschung so wichtigen Reizmengengesetzes und anderer Gesetze mehr.

Bei oberflächlicher Betrachtung liegt vielleicht die Vermutung nahe, daß der Gesamterscheinungskomplex der Phototaxis eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Phototropismus zeige und daher eine genauere Analyse kaum lohnend sei. Tatsächlich sind Phototaxis und Phototropismus aber in manchen Punkten sehr verschieden. Buder II hat für die alte, seit de Candolle besonders durch Sachs, Darwin, Oltmanns und Fitting behandelte Streitfrage, ob die Lichtrichtung oder Helligkeitsunterschiede der maßgebende Faktor für die Lichtreizbewegungen bei den Pflanzen sei, gezeigt, daß für die Phototaxis die Lichtrichtung von größter Bedeutung ist, für den Phototropismus nimmt dagegen die Mehrzahl der Autoren (vgl. Blaauw, Noack, Heilbronn, Nienburg II, Paal, Sierp IV, Guttenberg, Lundegårdh und besonders Buder III, IV) heute das Gegenteil an. Neben diesem Unterschied besteht ein weiterer, wohl noch wichtigerer, darin, daß sich die phototropischen und die phototaktischen Organismen in der motorischen Phase ihrer Reizkette ganz verschiedener Mittel bedienen — bei den einen Wachstum, bei den anderen freie Ortsveränderung durch Schwimmen oder Kriechen. Nach Blaauw, dem sich Paal und Bremekamp mit verwandten Ansichten zugesellen, ist der ganze Phototropismus nur eine Photowachstumsreaktion — ein Begriff den man niemals auf die Phototaxis wird anwenden können!

Der Hauptgrund, weshalb die einzelnen Glieder der phototaktischen Reizkette bisher nur einer sehr ungenügenden Untersuchung unterzogen wurden, liegt wohl darin, daß sich alle hierher gehörigen Prozesse im allgemeinen außerordentlich rasch abspielen. Eine Euglena oder ein Chromatium z. B. reagieren auf Lichtreize so schnell, daß es wohl unmöglich ist Präsentationszeit und Reaktionszeit exakt festzustellen. Will man sich einen Einblick in die fraglichen Größen verschaffen so muß man nach Organismen suchen, die sich durch relativ träge Bewegung und Reaktion auszeichnen.

Sehr geeignete Objekte dafür sind Cyanophyceen, wie Oscillarien und Hormogonien von Nostocaceen. Dadurch, daß

sie nicht schwimmen, sondern auf festem Substrat kriechen, lassen sich ihre Bewegungen leicht mit dem Mikroskop verfolgen. Ihre Geschwindigkeit ist ziemlich gering, sie »ziehen gemessen ihre Bahn«, man sieht sie nicht »tanzen«, »umeinanderwirbeln«, »trollen«, »trudeln« und »purzelbäumeschlagen«; von »beinahe schmerzhaften Einkrümmungen« oder von »fast verzweifelten Versuchen« aus dem Reizfeld in »irgend einer Weise herauszukommen« und anderen »netten Reaktionen«, wie sie sonst wohl anschaulich von phototaktischen Organismen beschrieben wurden, ist nichts zu erkennen. Die Pflänzchen lassen sich leicht auf verschiedenen Nährmedien kultivieren (vgl. besonders Pringsheim V, Harder I), so daß man sich unschwer Material von ihnen beschaffen kann. Sie reagieren gut auf Licht und zwar sowohl phobotaktisch wie topotaktisch.

Abgesehen von den Arbeiten, die sich in erster Linie mit der Mechanik der Bewegung beschäftigen (Literatur bei Fechner, Harder III, Schmid), liegen auch schon einige Beobachtungen über die Reizbewegungen der Cyanophyceen vor. Untersuchungen über Geotaxis (Stahl, Aderhold), Chemotaxis (Fechner), Reaktionen auf Temperaturreize (Harder III, Schmid) und anderes brauchen uns hier nicht zu interessieren, für uns sind nur die Beziehungen der Bewegungen der Cyanophyceen zum Lichte von Bedeutung.

Schon Cohn (1866) beschreibt, daß Oscillarien aus der Finsternis zum Licht kriechen und Famintzin stellte bereits fest, daß die Oscillarien das direkte Sonnenlicht ebenso wie die Dunkelheit vermeiden und fand auch schon Beziehungen zwischen der Geschwindigkeit der Bewegung und der Beleuchtungsstärke. Angaben von Belang findet man in der Literatur dann nicht wieder bis auf die neueste Zeit. In einer Arbeit von Schmid, die andere Ziele verfolgte, sind einige Beobachtungen über die Wirkung des Lichtes auf lokal beschränkte Zonen eines Oscillariafadens und über tropistische Krümmungen enthalten, vor allem sind aber 2 Arbeiten zu nennen, die auf Anregung von W. Magnus entstanden sind. Die eine derselben, von Pieper, beschäftigt sich mit der positiven und negativen Phototaxis der Oscillarien in weißem und farbigem Licht, in der anderen untersucht Nienburg (I) das Verhalten

von Oscillarien in einer Lichtfalle. Er beobachtete Umkehr der Bewegung bei Übergang vom hellen Felde ins Dunkle, auch finden sich bei ihm Angaben über den Ort der Perzeption des Lichtreizes, über Reizleitung und über Veränderung der Geschwindigkeit bei Beleuchtung mit verschiedenen Lichtintensitäten. Über die von Nienburg behandelten Punkte sind auch von mir (III) Beobachtungen an Nostocaceen veröffentlicht worden.

Seit ungefähr 6 Jahren bin ich mit Untersuchungen über die Reaktionen der Cyanophyceen auf Lichtreize beschäftigt. Sie wurden durch die ungünstigen Zeitverhältnisse sehr in die Länge gezogen und mußten schließlich wegen der außerordentlich großen Schwankungen, die die Spannung im städtischen Lichtstromnetz zur Zeit aufweist, ganz aufgegeben werden, ehe alle Fragen gelöst waren.

In der vorliegenden Arbeit soll über Untersuchungen berichtet werden, deren Ziel es war, eine Kenntnis der einleitend erwähnten, für die Lichtreizbewegungen noch unbekanntem Glieder der Reizkette zu erlangen. Dazu wurden die Reaktionen benutzt, welche die Cyanophyceen ausführen, wenn sie einem Lichtintensitätswechsel ausgesetzt werden. Unter normalen Bedingungen, wie sie in der Natur vorliegen, entsteht eine solche Reaktion dann, wenn eine Cyanophycee von einem beleuchteten Orte an einen dunklen gerät, sie wendet sich dann von der Dunkelheit ab, indem sie ihren Bewegungsapparat umschaltet und rückwärts wieder ins Licht kriecht, wie schon Nienburg es ausführlich geschildert hat. Im Experiment kann man diesen Übergang von einer Beleuchtungsintensität zur anderen rascher dadurch herbeiführen, daß man plötzlich das Gesichtsfeld verdunkelt. Auch dann kriecht der Faden rückwärts. Da in diesem Fall gar keine Beziehung mehr zwischen der Richtung der Bewegung und der des sie auslösenden Reizes besteht, könnte man die Erscheinung wohl als Photonastie bezeichnen (vgl. Jost II, III, Kniep II), mit Rücksicht darauf, daß die gleiche Reaktion aber auch beim Hinüberkriechen vom Hellfeld zum Dunkelfeld entsteht, wo sie zweifellos auf der »abstoßenden« Wirkung¹ der Dunkelheit beruht und »den Zweck«¹ hat, die Alge wieder zum hellen Felde zurückzuführen, kann

¹) Wenn ich so sagen darf.

man sie auch Phobophototaxis nennen. Da bei den Nastien die Reaktionsrichtung durch Dorsiventralität des Organes bestimmt wird, von der man bei den Cyanophyceen wenigstens nicht im üblichen Sinne reden kann, so ist in der vorliegenden Arbeit die Bezeichnung Phototaxis gebraucht, wenn sich auch die beobachteten Erscheinungen nicht völlig mit denen der Phototaxis decken. Tatsächlich stellen die Reaktionen wohl ein Mittelding zwischen den taktischen und nastischen dar — dafür einen neuen Fachausdruck einzuführen, schien mir jedoch nicht erforderlich.

Ich arbeitete fast ausschließlich mit *Nostoc punctiforme* (Kütz) Hariot¹, den ich von früheren Untersuchungen her in Reinkultur besaß. Die Pflanze bildet bekanntlich sowohl bei der Keimung der Sporen wie beim »Ausschwärmen« der Kolonien bewegliche Fäden: Hormogonien. Nur die direkt aus der Spore gebildeten Hormogonien (primäre) wurden zu den vorliegenden Untersuchungen verwendet, die »sekundären« waren häufig gegen Lichtreize ziemlich unempfindlich². Das entspricht meinen früheren Beobachtungen (Harder III), wonach die Bewegungsgeschwindigkeit der älteren Fäden meist nur unwesentlich oder gar nicht durch das Licht beeinflusst wird.

Methodik.

§ 2. Die Algen wurden in bakterienfreier Reinkultur auf Mineralsalz-Agar gezüchtet (1% Agar, 0,01% $MgSO_4$, 0,01% K_2HPO_4 , 0,05% $Ca[NO_3]_2$). Als Kulturschalen dienten kleine Esmarchsche Doppelschalen, in denen der Agar eine 5 mm hohe Schicht bildete. Da die Schälchen auch direkt zur mikro-

¹) Einige Versuche wurden auch gelegentlich mit *Cylindrospermum muscicola* und *Oscillatoria formosa* gemacht. Das Ergebnis war im Prinzip das gleiche wie bei *Nostoc*, die Reaktionen waren aber weniger präzise („autonome“ Umkehr! Vgl. Fechner, Nienburg).

²) Es liegt hier also eine physiologische Änderung des Organismus mit fortschreitendem Entwicklungsstadium vor, wie sie ja nicht selten vorkommt. Aus der Reihe der diesbezüglichen taktischen Erscheinungen sei nur an die Beobachtungen von Oltmanns (I) an *Volvox* erinnert, wonach sich zur Fortpflanzung anschickende, bzw. mit jungen Kolonien beladene Pflanzen verschieden auf Licht reagieren, und an Roberts Befund, daß *Saprolegnia*-Zoosporen nur im zweiten Schwärmstadium chemotaktisch sind.

skopischen Beobachtung dienten, wurden nur solche benutzt, die einen vollständig ebenen und schlierenfreien Boden hatten. Der Agar wurde stets sorgfältig filtriert, so daß er fast wasserklar war.

Die Oberfläche des Agars wurde in der Art und Weise, wie ich es früher geschildert habe (Harder II), mit Sporen besät, und zwar impfte ich jeden Tag 2 bis 3 Schälchen und stellte sie an ein helles Nordfenster. Je nach der Keimungsgeschwindigkeit der Sporen (die vom Alter derselben abhängt) und der Witterung (Temperatur, Helligkeit) treten in diesen Kulturen nach 1 bis 4 Wochen die ersten beweglichen Hormogonien auf und kriechen auf der Oberfläche des Agars umher. Impft man immer von derselben Stammkultur, so hat man bei diesem Verfahren fast täglich Hormogonien, die in Alter und Reaktionsfähigkeit den Versuchsanforderungen entsprechen.

6 Stunden vor Beginn des Versuches wurden die Schälchen stets in einem geräumigen, gleichmäßig temperierten und ventilierten, lichtdichten Kasten in 30 cm Entfernung von einer 25kerzigen Wotanlampe so aufgestellt, daß die Lichtstrahlen senkrecht auf die Oberfläche der Kultur trafen. Die Lichtquelle wirkte nicht ununterbrochen, sondern erlosch und leuchtete wieder auf im Rhythmus von zwei zu zwei Minuten¹.

Diese intermittierende Beleuchtung hatte den Zweck, das Versuchsmaterial in eine bestimmte Erregbarkeit zu versetzen. Wie wir später sehen werden, wird die Empfindlichkeit der Hormogonien gegen Lichtreize durch dauernd erneute Reizung stark erhöht.

Die Reizversuche selbst führte ich unter dem Mikroskop direkt in den Schälchen aus. Dazu wurde auf die Oberfläche des Agars ein steriles Deckgläschen gelegt. Da die Reaktionsfähigkeit der Hormogonien sich gelegentlich als gestört erwies, wenn die Kultur kurz vor Beginn des Versuches mit dem Deckglas bedeckt wurde², legte ich das Deckglas immer schon

¹) Das wurde durch regelmäßiges Öffnen und Schließen des elektrischen Stromes erreicht. Zu diesem Zweck stellte mir Herr Professor Kniep, dem ich auch an dieser Stelle dafür danke, die Auslösuhr seines intermittierenden Klinostatens zur Verfügung, die sich in sehr einfacher und bequemer Weise zum Unterbrechen elektrischer Ströme in den beliebigen Tempi verwenden läßt (K n i e p I).

²) Auch O l t m a n n s' (IV, S. 280) Volvox reagierte besser, wenn er einige Tage unter gleichmäßigen Bedingungen gelebt hatte.

mehrere Tage vor dem Versuch auf, bei rasch keimendem Material sogar schon direkt nach der Impfung. Eine schädliche Wirkung der Bedeckung habe ich niemals beobachtet, es sei denn, daß die Algen viele Wochen unter dem Gläschen verweilt hatten. Wahrscheinlich herrscht auch schon bei kürzerer Bedeckung ein gewisser Gas-, wohl vor allem Sauerstoffmangel. Das beeinträchtigte die Reaktionsfähigkeit der Hormogonien jedoch nicht, im Gegenteil schien die Sensibilität häufig höher und die Reaktion gleichmäßiger zu sein als in unbedeckten Schalen, die zur Kontrolle herangezogen wurden.

Das Schälchen wurde auf den Objektisch des Mikroskopes gestellt, wo es mit Hilfe des Zeißschen Kreuztisches befestigt und beliebig verschoben werden konnte. Beobachtet wurde mit starkem Trockensystem und Mikrometerokular. Die Kultur wurde in der beim Mikroskopieren üblichen Weise von unten beleuchtet, jedoch ohne Kondensator und Blenden und nur mit dem Planspiegel, weil es mir auf quantitative Kenntnis des zur Kultur gelangenden Lichtes ankam. Die Lichtstrahlen fielen genau senkrecht ein.

Bevor das Licht an die Versuchspflänzchen gelangte, mußte es den Schalenboden und die 5 mm dicke Agarschicht passieren. Dabei ging ein Teil verloren. Dieser Verlust ist aber einmal nicht sehr groß, weil der Agar stets sehr sorgfältig geklärt war, und andererseits ist er für die Versuchsergebnisse ohne Bedeutung, weil zusammenhängende Versuchsreihen immer nur am selben Algenfaden gemacht wurden. Bei allen Lichtangaben ist deshalb der nicht zu umgehende Verlust durch die leichte Trübung des Agars gänzlich unberücksichtigt geblieben.

Als Lichtquellen dienten elektrische Lampen, die an einer improvisierten, 3 m langen, mit Maßeinteilung versehenen optischen Bank vorwärts und rückwärts bewegt werden konnten. Das Mikroskop, dessen Spiegel in einem Winkel von genau 45° stand, war so aufgestellt, daß der Mittelpunkt des Spiegelbildes der Lampe bei Betrachten durch den von seinen Linsen befreiten Tubus des Mikroskops in jeder Stellung an der optischen Bank mit dem Mittelpunkt der Spiegelfläche selbst zusammenfiel. Alle Entfernungsangaben beziehen sich auf den Abstand zwischen der Oberfläche der Kultur und dem Mittel-

punkt des elektrischen Glühkörpers¹. — Die Lampen waren auf der Hinterseite mit großen, schwarzen Papptafeln verkleidet und ließen sich nicht nur vorwärts und rückwärts verschieben, sondern konnten auch durch Hebelvorrichtung senkrecht in die Höhe hinter schwarze Kulissen, wo sie sofort ausgeschaltet wurden, gehoben werden, so daß hinter ihnen stehende Lampen von anderer Intensität plötzlich zur Wirkung kamen. — Da sich die Leuchtkraft elektrischer Lampen im Laufe der Zeit wesentlich ändert, so ist, worauf von botanischer Seite besonders Sierp II hingewiesen hat, das vergleichsweise Arbeiten mit zwei verschiedenen Lampen nur mit ständiger Photometerkontrolle oder zu ganz groben Versuchen zulässig. Ich habe die gleichzeitige Anwendung mehrerer Lampen deshalb nur dann benutzt, wenn es sich um Herstellung so großer Lichtgefälle handelte, daß sie durch einfaches Näher- oder Fernerrücken einer Lampe auf der infolge der räumlichen Verhältnisse des Dunkelzimmers auf 3 m Länge beschränkten optischen Bank nicht mehr zu erzielen waren. In diesen Fällen kamen Ungenauigkeiten von einigen Kerzen nicht mehr in Betracht, weil sie bei den großen Intensitätsunterschieden innerhalb der übrigen Versuchsfehlergrenzen lagen. Wenn es sich um feinere Lichtabstufungen handelte, wurden sie stets nur durch entsprechendes Verschieben einer einzigen Lichtquelle hergestellt.

Als Lampen benutzte ich Wotanmetalldrahtlampen von verschiedener Kerzenstärke und zwei Wotanhalfwattlampen von 500 und 1500 MK. Die Lampen wurden, soweit sie nicht schon wie die Halbwattprojektionslampen eine in einer Ebene liegende Leuchtfläche haben, stets so montiert, daß die größte leuchtende Fläche der Kultur zugekehrt war.

Sollte völlige Dunkelheit erzeugt werden, so senkte ich einen Dunkelsturz über das Mikroskop, der durch ein Gegengewicht equilibriert, an einem galgenähnlichen Aufbau an einem Rollen- und Schnursystem über dem Mikroskop schwebte. Diese Dunkelvorrichtung ließ sich vom Platz des Experimentators aus leicht und exakt bedienen. Die Verschiebung der Lampen auf der optischen Bank wurde dagegen durch die Mithilfe einer zweiten Person sehr erleichtert. Bei einer großen Anzahl

¹) Selbstverständlich unter Einrechnung des Strahlenganges über dem Spiegel.

von Versuchen unterstützte mich meine Frau, die mich auch bei den im Maximum bis zu 19 Stunden dauernden mikroskopischen Beobachtungen ablöste, wofür ich ihr herzlich danke.

Die Temperatur wurde während eines Versuches möglichst konstant gehalten. Im Durchschnitt handelte es sich um Zimmertemperaturen von 20° C. In meinen Protokollen sind bei allen Versuchen die Temperaturen bei jeder einzelnen Schwellenbestimmung notiert, da die Schwankung aber meistens in mehreren Stunden nicht mehr als $\frac{1}{2}^{\circ}$ C beträgt, so glaube ich auf ihre jedesmalige Angabe in den folgenden Blättern aus Raumersparnis verzichten zu dürfen.

Die Ausführung der Versuche.

§ 3. Die für die Versuche erforderlichen plötzlichen Lichtveränderungen wurden entweder durch völlige Verdunkelung oder durch Belichtung mit schwächerem Licht erreicht. Beide sind im folgenden immer als »Lichtabschwächung« oder »Beschattung« bezeichnet. Das Licht, welches abgeschwächt wurde, also vor der Beschattung bzw. Verdunkelung auf die Pflanze wirkte, soll immer »Hauptlicht« genannt werden. Der plötzliche Übergang vom Hauptlicht zur Beschattung stellt also in unsern Versuchen den eigentlichen Reiz dar. Wenn die Reaktion eingetreten ist, kann man die Reizung am selben Objekt immer wieder von neuem mit Erfolg wiederholen. Dabei wird natürlich die nächste Reizung unter Umständen noch unter der Nachwirkung der voraufgehenden stehen; je nach der Stärke der ersten Reizung wird die Nachwirkung verschieden stark sein und dadurch auch die Reaktion der zweiten Reizung verschieden ausfallen. Um diese Fehlerquelle zu einer konstanten Größe zu machen und damit praktisch auszuschalten, wurde zwischen je zwei Versuchsreizungen eine konstante, starke, überschwellige Reizung eingeschaltet. Sie bestand in einer langen, starken Belichtung des Fadens und plötzlicher langer Verdunklung. Diese starke Belichtung nenne ich »Grundlicht«. Durch besondere Versuche habe ich mich davon überzeugt, daß nach Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls tatsächlich die Reizbeantwortung der Fäden — wenigstens innerhalb der für unsere Zwecke erforderlichen Grenzen — nicht mehr von der diesem Intervall voraufge-

gangenen Reizung beeinflusst wird. Da für das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall bei allen Reizungen eines Versuchs die gleichen Zeit- und Intensitätsverhältnisse angewendet wurden, so waren damit für jede neue Versuchsreizung gleichmäßige Vorbedingungen geschaffen.

Ein jeder Versuch verläuft also, wenn es nicht anders angegeben ist, folgendermaßen:

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. Belichtung mit dem Grundlicht von konstanter Intensität und Dauer. | } schaffen konstante Vorbedingungen. |
| 2. Verdunklung von konstanter Zeit. | |
| 3. Hauptlicht. | } eigentlicher Versuch. |
| 4. Beschattung (Verdunklung). | |

Intensität und Dauer des Hauptlichts wie der Beschattung wurden in verschiedenster Weise variiert und dadurch der Einblick in die im folgenden mitgeteilten Ergebnisse gewonnen.

Da die Reaktionen auf denselben Reiz bei verschiedenen Hormogonien auch unter für unsere Begriffe konstanten Außenbedingungen sehr verschieden ausfallen (vgl. Kapitel »Stimmung«), so war eine gleichzeitige Verwendung mehrerer Fäden oder gar einer ganzen Schar in einem Versuch ausgeschlossen. Alle Veränderungen des Hauptlichtes und der Beschattung mußten an einem Individuum durchgeführt werden. Gelang es nicht, die beabsichtigte Versuchsreihe zu Ende zu führen, weil der Faden, wie das oft der Fall war, seine Stimmung zu stark »autonom« änderte, also »launisch« war, oder unbeweglich wurde (die Beweglichkeit der Nostochormogonien ist je nach den Belichtungs- und anderen -verhältnissen auf wenige Tage bis Stunden (!) beschränkt¹⁾), so ließ sich der Versuch nicht mit einem anderen Hormogonium weiterführen, sondern mußte mit diesem von vorne begonnen werden.

A. Reaktionen auf plötzliche Lichtabschwächung.

I. Orientierende Versuche.

a) Einfluß der Hauptlichtzeit.

§ 4. Um einen klaren Einblick in die phobotaktischen Reizverhältnisse zu bekommen, schien es mir vor allem wichtig, fest-

¹⁾ Vgl. Harder III.

zustellen, in welcher Weise die Reaktion der Hormogonien auf Kontrastreize beeinflußt wird durch die voraufgehende Beleuchtung (Hauptlicht).

Dahin zielende Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt. Ein Faden wurde mit dem Grundlicht-Dunkelheit-Intervall behandelt und kam dann in das Hauptlicht. Diesem blieb er eine bestimmte Zeitlang exponiert und wurde dann plötzlich verdunkelt. Es galt nun festzustellen, ob der Faden auf die Verdunklung stets durch Umkehr reagiert, oder ob dafür eine bestimmte Mindestdauer des Hauptlichtes Vorbedingung ist.

In dem hier als Nr. 1¹ mitgeteilten Versuch kroch der Faden im Grundlicht vor der ersten Versuchsreizung in der Richtung von links nach rechts. Das Grundlicht war 200 MK stark. Es wirkte 120'' auf den Faden, dann wurde plötzlich verdunkelt. Als nach 180'' die Dunkelheit aufgehoben wurde, war der Faden in der Richtung von rechts nach links in Bewegung. Er war also umgekehrt. Aus der Tabelle 1 ist ersichtlich, daß diese Umkehr auch bei allen späteren Anwendungen des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls eintrat. — Es wurde nun während der Verdunklung, die sich an das Grundlicht anschloß, die Stellung der Lampe derart verändert, daß bei Abheben des Dunkelsturzes nur 100 MK auf die Kultur einwirkten. Für diese 100 MK sollte nun die minimale Wirkungszeit gesucht werden, bei der der plötzliche Übergang zur Dunkelheit noch gerade als Umkehrreiz wirkt. Bei der ersten Reizung ließ ich dieses Hauptlicht 60'' wirken und verdunkelte darauf. Nach 120'' wurde die Dunkelheit wieder beseitigt. Der Faden kroch jetzt von links nach rechts, war also umgekehrt. Während der Verdunklung war die Lampenstellung wieder verändert worden und zwar so, daß jetzt wieder 200 MK — also die Grundlichtintensität hergestellt war. Nach 120'' Beleuchtung mit dem Grundlicht wurde wieder 180'' verdunkelt, der Faden drehte infolgedessen um, und dann folgte wieder das Hauptlicht, das diesmal nur 40'' in Wirkung blieb.

¹) Diese Nummerierung gibt nicht etwa die Folge wieder, in der die Versuche bei der Ausführung der Arbeit angestellt wurden, sondern ist erst im Text geschaffen.

Tabelle 1.
Versuch 1.

Grundlicht 200 MK	Richtung vor der Verdunklung	Dunkel	Richtung nach der Verdunklung	Umkehr	Hauptlicht 100 MK	Dunkel	Richtung nach der Verdunklung	Umkehr
120''	→	180''	←	ja	60''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	40''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	30''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	20''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	15''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	10''	120''	→	ja
120''	→	180''	←	ja	5''	120''	←	nein
120''	←	180''	→	ja	10''	120''	←	ja
120''	←	180''	→	ja	5''	120''	→	nein

Auch bei dieser Hauptlichtzeit kehrte das Hormogonium um und ebenso trat bei noch weiter gehender Verminderung des Hauptlichtes während der anschließenden Verdunklung immer noch Umkehr ein (vgl. Tabelle 1). Erst als die Hauptlichtzeit auf 5'' verkürzt war, unterblieb die Umkehr. Daß das kein Zufall ist, geht daraus hervor, daß bei mehrmaliger Wiederholung der Belichtung mit 5'' und 10'' immer wieder bei 10' die Umkehr erfolgte, bei 5'' dagegen nicht.

Die minimale Zeit, während der der in diesem Versuch benutzte Faden mit einer Intensität von 100 MK belichtet werden muß, um bei einer plötzlichen Verdunklung, die 2' anhält, umzukehren, liegt also zwischen 5'' und 10''.

Während hier eine noch genauere Bestimmung der Schwelle nicht vorgenommen wurde, geschah das z. B. bei folgendem Versuch (Nr. 2), bei dem im übrigen eine andere Hauptlichtintensität (750 MK) und eine andere Dunkelzeit (60'') angewandt wurde. Bei 35'' bis 38'' Hauptlicht keine Umkehr, bei 40'' und 39'' trat sie jedoch ein. Es waren also 39'' Belichtung nötig, um dem Faden Umkehr zu ermöglichen¹.

¹) Das Grundlicht hatte in diesem Fall gleiche Stärke wie in Versuch 1; seine Wirkungszeit und auch die der anschließenden Dunkelheit war ebenfalls dieselbe. Bei andern Versuchen wurde aber auch stärkeres Grundlicht benutzt, und auch die Zeiten, sowohl für das Licht wie für die Verdunklung waren andere. Das ist für das Resultat der Versuche gleichgültig, da wesentlich ist, daß durch das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall einerseits stets Umkehr der Bewegung zustande kommt (daß es also überschwellig für die Umkehr ist), und daß anderer-

Da sich im Verlauf der weiteren Untersuchungen ähnliche Resultate immer wieder ergeben, begnüge ich mich damit, hier nur noch das Resultat von Versuch 2a anzuführen, bei dem die Hauptlichtintensität wesentlich niedriger war. Bei 25 MK Hauptlicht und 120" Verdunklung lag die Schwelle oberhalb 45" und unterhalb 50".

Es ergibt sich aus den mitgeteilten Versuchen also, daß unsere Pflanze eine plötzliche Verdunklung nur dann als Reiz empfindet, wenn die der Verdunklung vorausgegangene Belichtung eine gewisse Zeit gedauert hat. Diese Zeitschwelle ist in jedem Fall genau bestimmbar und fest fixiert.

Die drei mitgeteilten Versuche zeigen, daß die Zeitschwelle eine sehr verschiedene Höhe haben kann. Das ist einerseits auf die verschiedene Intensität des Hauptlichtes, und wie sich später zeigen wird, auch auf die Dauer der Verdunklung zurückzuführen, andererseits aber auch im individuellen Verhalten des einzelnen Hormogoniums begründet. Näheres darüber enthält § 14 und § 6.

b) Einfluß der Dunkelzeit.

§ 5. Nachdem festgestellt ist, daß die Dauer des Hauptlichtes eine wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der Umkehrreaktion hat, ist es umgekehrt von Interesse, zu prüfen, ob auch die Einwirkungsdauer des Kontrastreizes selbst von Wichtigkeit ist. Die Frage scheint ja zunächst zu verneinen zu sein, weil ein Helligkeitsgegensatz offenbar durch den augenblicklichen Kontrast wirkt; wir werden jedoch sehen, daß die Einwirkungsweise des Reizes nicht so einfach ist, wie es auf den ersten Blick wohl scheint.

Bei den bisher besprochenen Versuchen hatte die Verdunkelung stets eine ziemlich lange Zeit (1—2 Minuten) gewirkt.

seits die Bewegung des Fadens noch während der Verdunklung wieder beginnt. Wir werden später sehen (§ 23), daß zum Eintritt der Umkehrreaktion eine bestimmte Reaktionszeit gehört. Diese muß natürlich abgelaufen sein, wenn man nicht unkontrollierbare Zustände bei der Hauptlichtreizung haben will. Natürlich ist es auch selbstverständlich, daß während eines Versuches keine Änderung eines der Faktoren des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls vorgenommen werden darf.

Tabelle 2.

Versuch 3. Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 125 MK, 120" : 120" .

Hauptlicht 125 MK	Dunkel	Umkehr
120"	120"	ja
120"	100"	ja
120"	80"	ja
120"	60"	nein
120"	70"	ja
120"	65"	ja
120"	60"	nein
120"	55"	nein
120"	50"	nein
120"	40"	nein
120"	30"	nein

Es wird jetzt also zu untersuchen sein, wie sich die Hormogonien bei kürzerer Verdunklungsdauer verhalten.

In Versuch 3 wurde der Versuchsfaden stets 120" lang der Hauptlichtintensität ausgesetzt und darauf zunächst 120" verdunkelt. Er kehrte daraufhin um. Nun wurde die Dunkelzeit allmählich verkürzt. Bei 80" wurde noch Umkehr beobachtet, bei 60" nicht mehr. Endergebnis: Die kürzest zulässige Verdunklungszeit lag bei 65"² (Tabelle 2).

Auch Versuch 4, 5 und 6 zeigen an anderen Fäden die Abhängigkeit der Reaktion von der Dunkelzeit, jedoch bei anderen Hauptlichtintensitäts- und -Zeitverhältnissen (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Versuch Nr.	Grundlicht-Dunkel- heitintervall	Hauptlicht		Umkehr	
		Inten- sität	Dauer	erfolgt bei Verdunke- lungszeit	unterbleibt bei Verdunke- lungszeit
4	155 MK, 120" : 120"	1000 MK	60"	145"	140"
5	200 MK, 120" : 120"	100 MK	120"	35"	30"
6	125 MK, 120" : 120"	12,5 MK	120"	86"	85"

1) Die Angabe Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 125 MK, 120" : 120" bedeutet, daß das stets zwischen 2 Reizungen eingeschaltete Grundlicht 125 MK stark war. Es wirkte 120" und wurde dann durch 120" lange Dunkelheit ersetzt.

2) Eine genauere Messung als für Abstände von 5" wurde im allgemeinen nicht ausgeführt, da aus den im § 6 erörterten Verhältnissen hervorgeht, daß feinere Abmessungen oft innerhalb der durch Stimmungsänderungen hervorgerufenen Fehlergrenzen liegen.

Aus den mitgeteilten Versuchen, deren Zahl ich beliebig vermehren könnte, ergibt sich, daß die Einwirkungsdauer der Dunkelheit nicht unter eine bestimmte Zeit sinken darf, wenn sie als Reiz zur Umkehr wirken soll. Es gibt für jedes einzelne Versuchspflänzchen eine genau feststellbare Dunkelzeitschwelle, oberhalb welcher stets positive¹, und unterhalb der stets negative¹ Reaktion eintritt — Konstanz der übrigen Bedingungen vorausgesetzt². — Die Schwelle ist je nach den Außenumständen und nach den individuellen Verschiedenheiten der Versuchshormogonien sehr verschieden hoch. Es wäre falsch, wenn man aus den mitgeteilten Versuchsprotokollen Rückschlüsse allgemeiner Art über die Höhe der Schwelle ziehen würde — darüber wird § 6 Aufklärung geben.

II. Die „Stimmung“ der Hormogonien.

1. Individuelle Unterschiede.

§ 6. Ehe auf eine genaue Analyse der eben geschilderten Verhältnisse eingegangen wird, soll hier vorher ein Faktor besprochen werden, der von großer Bedeutung für die vorliegenden Untersuchungen ist. Das ist die »Stimmung« der Hormogonien.

In Versuch 7 wurden in einer Kultur die Hauptlicht-Schwellenwerte für eine Reihe verschiedener Fäden bestimmt. Die Fäden wurden stets 60'' verdunkelt und die minimale Belichtungszeit gesucht, die gerade ausreicht, um den Fäden einen solchen Empfindlichkeitsgrad zu geben, daß sie durch die anschließende 60'' dauernde Verdunkelung zur Umkehr gelangen. Zwischen je zwei Reizungen wurde ein Grundlicht-Dunkelheits-Intervall eingeschaltet.

Es reagierte Faden 1 nach 50'' Mindestbelichtung

„	„	„	2	„	70''	„
„	„	„	3	„	45''	„
„	„	„	4	„	60''	„
„	„	„	5	„	55''	„
„	„	„	6	„	65''	„

¹) Unter positiver Reaktion ist stets, wenn nicht anders angegeben, Umkehr, unter negativer Unterbleiben derselben zu verstehen.

²) Vor allem ist dafür, wie § 20 zeigen wird, die Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls unbedingt nötig — fehlt es, so ist keine so scharfe Grenze zu ziehen.

Die Empfindlichkeit von Faden 3 war also fast doppelt so groß wie die von Faden 5. In anderen Fällen waren die Gegensätze noch größer, meistens aber kleiner.

Die sich in der Schwellengröße äußernde Empfindlichkeit der Fäden der gleichen Kultur ist also verschieden. Es ist daher nötig, verschiedenartige Reizungen, deren Wirkungen man miteinander vergleichen will, an ein und demselben Hormogonium zu machen¹.

Daß auch an ein und demselben Faden die Empfindlichkeit und Reaktionsgeschwindigkeit verschiedener Fadenteile verschieden groß sein kann, habe ich früher ausführlich dargelegt. Es sei deshalb auf das dort gesagte hingewiesen (Harder III). Selbstverständlich wurden für die in dieser Arbeit besprochenen Versuche nur einheitlich reagierende Fäden benutzt.

Vergleicht man die Empfindlichkeit verschiedener Kulturen miteinander, so findet man noch weit größere Unterschiede als die in Versuch 7. Es gibt Fäden, die schon auf eine Verdunkelung von wenigen Sekunden umkehren, — andere reagieren unter völlig gleichen Lichtbedingungen nicht einmal, wenn man sie wiederholt mehrere Minuten oder sogar dauernd verdunkelt.

Es gibt also hoch sensible und absolut unempfindliche Fäden.

Ohne besondere Versuche gemacht zu haben, um die Ursache dieser Differenzen ausfindig zu machen, ergeben sich doch aus den übrigen Versuchsprotokollen Anhaltspunkte dafür, daß einerseits das Alter und Entwicklungsstadium der Fäden, andererseits die Ernährungsverhältnisse von Bedeutung sind. Zu alte und schlecht ernährte Kulturen liefern wenig sensibles Material. An ihnen treten auch die sowohl bei Nostoc, wie ganz besonders bei *Oscillaria* bekannten »autonomen« Umkehrungen, die also ohne erkennbaren Reiz erfolgen, in viel größerer Zahl auf, als in jungen, guternährten Kulturen². Bei

¹) Entsprechende Unterschiede wurden auch für die später (§ 23—32) genauer zu besprechenden Reaktionszeiten beobachtet.

²) Das zeigt sich z. B. sehr gut bei Betrachtung der folgenden kleinen Tabelle 4. Es handelt sich um zwei gleichalte (27 Tage), unter gleichen Bedingungen aufgewachsene Kulturen von *Oscillaria*. Kultur 1 mit 0,05% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ als Stickstoffquelle, Kultur 2 mit 0,01% $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Kultur 1 = grün, Kultur 2 infolge Stickstoffmangels = gelb.

Nostoc konnten diese störenden Bewegungen durch geeignete Kultur (Harder III) völlig unterdrückt werden.

Bei Anwendung ein und desselben Fadens für Vergleichsversuche spielen diese Dinge aber eine untergeordnete Rolle. Es erübrigt sich deshalb, hier näher darauf einzugehen.

2. Stimmungsänderungen am gleichen Individuum.

§ 7. Dagegen muß hier ein Punkt etwas eingehender besprochen werden, der auch bei der Benutzung desselben Individuums für eine Versuchsserie den Erfolg derselben vollkommen zerstören kann: Das sind Stimmungsschwankungen an ein und demselben Faden während der Versuchsdauer. Wie stark diese Stimmungsänderungen sein können, geht aus der Kurve des Vers. 8 (Abb. 1) hervor. Der Faden wurde 60" lang mit einem Hauptlicht von 781 MK beleuchtet und die dazugehörige Dunkelzeitschwelle gesucht, die gerade eben zur Umkehr führt. Die Schwellenbestimmung wurde in ungefähr 4 Std. 105mal wiederholt. Dabei zeigte sich, daß sich die Schwelle andauernd änderte. Sie schwankte zwischen 45" und 75"! Natürlich ist es unmöglich, mit einem solchen Faden irgendwelche exakten Versuche auszuführen. Zum Glück gab es in den Kulturen auch immer Fäden, bei denen die Stimmung sich nicht in so starkem Maße änderte, vollkommen stimmungsfeste Hormonien waren aber recht selten. Es war daher nötig, bei allen Versuchen eine bestimmte Grundschwelle immer wieder zu bestimmen, um ein Bild über den Verlauf der Stimmung zu erhalten. Da man einem Faden nicht von vornherein ansehen

Tabelle 4.

Beleuchtung 2000 MK. Dauerlicht.

Autonome Umkehr findet statt in:

Kultur 1		Kultur 2	
um	Zeitintervall	um	Zeitintervall
3 h 11'00"		2 h 18'20"	
„ 3 h 13'45"	3'45"	„ 2 h 18'35"	15"
„ 3 h 18'40"	4'55"	„ 2 h 18'50"	15"
„ 3 h 21'20"	2'40"	„ 2 h 19'23"	33"
„ 3 h 27'37"	6'17"	„ 2 h 20'35"	1'12"
„ 3 h 31'45"	4'08"	„ 2 h 21'19"	44"

Auch F e c h n e r (1913) beobachtete Steigerung der autonomen Umkehr bei alten Kulturen.

kann, ob er stimmungsfest ist, oder nicht, wurde sehr viel Zeit durch die Erscheinung verloren, denn alle Versuche mit wesentlichen Stimmungsschwankungen mußten natürlich verworfen werden¹.

Weitere Untersuchungen, die Empfindlichkeitsänderung zu ergründen, wurden nicht angestellt, da sich immer — wenn auch oft nach längerem Suchen — ein Faden für die Versuche fand, dessen Stimmung fest war. Weil sich aber oft auch bei solch einem Faden Schwankungen in ganz kleinem Maße (einige Sekunden) zeigten, wurde bei den meisten Versuchen die Schwellenbestimmung nur auf 5'' Genauigkeit ausgeführt.

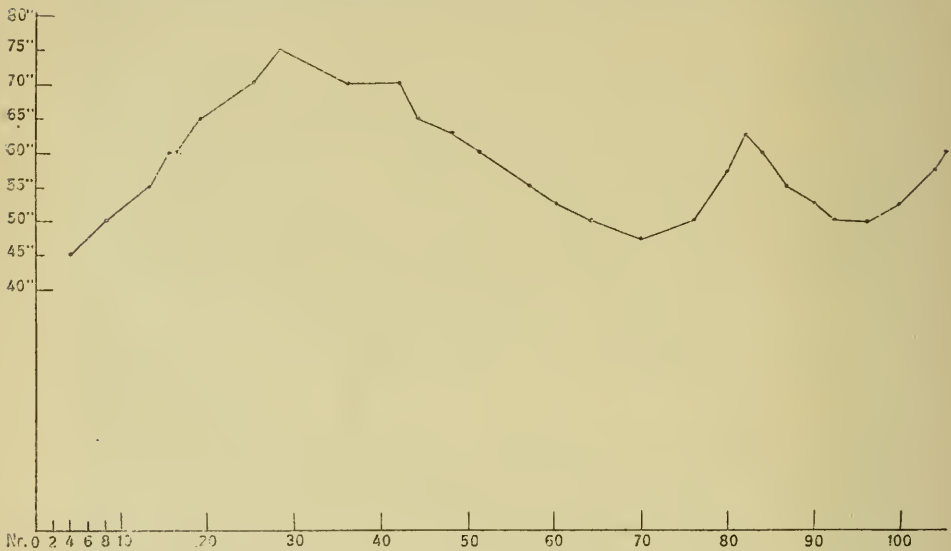


Abb. 1. Die Kurve stellt die Höhe der Dunkelzeitschwelle bei 105 aufeinander folgenden Reizungen von gleicher Stärke dar. Auf der Abszisse sind die Nummern der Reizungen, auf der Ordinate die Dunkelzeitschwellen in Sekunden abgetragen.

¹) Eine naheliegende Vermutung über die Ursache dieser Schwellenänderungen ist die, daß Schwankungen in der Intensität des elektrischen Lichtes, wie sie besonders in der jetzigen Zeit im städtischen Stromnetz ja sehr häufig sind die Ursache dafür seien. Das ist aber sicher nicht der Fall, denn in Versuch 8 lag im Gesichtsfeld noch ein zweiter Faden, bei dem die Schwellenänderungen natürlich ganz genau gleichsinnig hätten verlaufen müssen, wenn sie nur auf dem Auge nicht sichtbaren Schwankungen des Lichtstromes beruht hätten. Bei diesem 2. Faden traten die Stimmungsänderungen aber zu anderen Zeiten auf. Zuweilen ging sogar die Empfindlichkeit des Fadens 2 in die Höhe, während sich die von 1 senkte.

3. Stimmungsänderung durch die Reizungen.

§ 8. Ebenfalls sehr wichtig für den Gang eines Versuchs ist die Tatsache, daß die Stimmung der Hormogonien sich unter dem Einfluß von Reizungen stark ändert.

In Versuch 9 wurde ein Faden, der bis zum Beginn des Versuchs dauernd verdunkelt gewesen war, mit 900 MK beleuchtet und dann durch Verdunklung zur Umkehr gereizt. Die Verdunklung dauerte bei dieser ersten und allen folgenden Reizungen 120". Es galt also, wollte man eine Schwelle bestimmen, die Hellzeit zu variieren.

Tabelle 5.
Versuch 9. Verdunkelung stets 120".

Reizung Nr.	Belichtungszeit (900 MK)	Umkehr
1	240"	rein
2	280"	nein
3	320"	nein
4	340	nein
5	360"	ja
6	300"	ja
7	180"	ja
8	120"	ja
9	60"	ja
10	60"	ja
11	30"	rein
12	30"	ja
13	60"	ja
14	60"	ja
15	45"	nein
16	45"	ja ¹
17	60"	ja
18	45"	ja
19	45"	ja
20	40"	nein

Bei der ersten Reizung war die Einwirkungsdauer des Lichtes 240". Eine Umkehr fand nicht statt. Nun wurde die Lichtdauer gesteigert, zunächst ohne Erfolg. Erst bei der fünften Reizung, bei der das Licht 360" wirkte, trat zum erstenmal Umkehr ein. Nun wurde die Sensibilität sehr rasch größer.

¹⁾ Aus später (§ 20) zu erörternden Gründen ist eine Reizung bei Versuchen, die ohne Grundlicht-Dunkelheit-Intervall ausgeführt wurden, nur dann als überschwellig zu betrachten, wenn die Umkehr-Reaktion bei 2 hintereinander liegenden Reizungen gleicher Stärke beide Male eintritt (Summierung unterschwelliger Reize).

Während bei Reizung 4 auf 340'' Belichtung die Reaktion noch ausblieb, war bei Reizung 6 schon auf 300'' Belichtung Umkehr zu verzeichnen und bei 9—10 war die Lichtschwelle schon auf 60'' herabgegangen. Die Schwelle ist also von Reizung 4 bis Reizung 10 auf ungefähr $\frac{1}{6}$ des Wertes bei Reizung 4 herabgegangen. Nun geht die Senkung nicht mehr so rasch weiter. Bei Reizung 18—19 ist die Schwelle erst um $\frac{1}{4}$ weiter gesunken, und durch die im Protokoll nicht mehr abgedruckten nachfolgenden 41 Reizungen ließ sich die Schwelle nur noch auf 40'' herabdrücken.

Tabelle 6 und 7.

Versuch 10. Kultur vor Versuchsbeginn 24 Std. in Dauerverdunklung. Verdunklung zwecks Reizung = 60''.

Versuch 11. Kultur vor Versuchsbeginn 24 Std. in Dauerlicht von gleicher Stärke wie das Versuchslicht. Verdunklung zwecks Reizung = 60''.

Reizung Nr.	Belichtungszeit (100 MK)	Umkehr	Reizung Nr.	Belichtungszeit (400 MK)	Umkehr
1	einige '	nein	1	60''	nein
2	120''	nein	2	50''	nein
3	180''	nein	3	120''	nein
4	180''	nein	4	180''	nein
5	240''	nein	5	240''	nein
6	120''	nein	6	60''	nein
7	120''	nein	7	60''	nein
8	150''	ja	8	60''	nein
9	120''	nein	9	60''	nein
10			10	60''	nein
11	120''	nein	11	60''	nein
12	120''	ja	12	180''	ja
13	150''	ja	13	180''	ja
14	150''	ja	14	120''	nein
15	135''	nein	15	120''	nein
16			16	150''	nein
17	135''	ja	17	180''	ja
18	120''	ja			
19	120''	ja	22	120''	ja
20					
21	105''	nein	25	110''	nein
22					
23	110''	ja			
24	110''	ja			
25					
26	110''	ja			
27					
28	110''	ja			
29	105''	nein			
30					
31	110''	ja			
32	110''	ja			
33					
34	110''	ja			
35					
36	110''	ja			
37					
38	110''	ja			
39					
40	105''	nein			
41					

Ähnliche Beobachtungen habe ich in großer Zahl gemacht. In den vorstehenden Tabellen 6 und 7 sind noch 2 Versuche (10, 11) reproduziert, aus denen einerseits hervorgeht, daß die Zunahme der Empfindlichkeit der Hormogonien nicht immer so außerordentlich rasch erfolgt wie in Versuch 9, und daß sie auch nicht nur von einer überschwelligen Reizung ab erfolgt, sondern auch durch unterschwellige Belichtungszeiten herbeigeführt wird (in Versuch 11 Herabsetzung der Schwelle von oberhalb 240'' auf unter 180'' durch 6malige unterschwellige Belichtung mit 60'').

Andererseits zeigen die Versuche, daß es für die Erscheinung ohne wesentlichen Einfluß ist, ob die Kultur sich vor Versuchsbeginn in Dauerlicht oder in Dauerverdunklung befand.

Die mitgeteilten (und nicht mitgeteilten) Protokolle zeigen, daß die Empfindlichkeit eines ungereizten *Nostocfadens* bei der ersten Reizung sehr gering ist; die Erregbarkeit nimmt jedoch sehr rasch zu und erreicht ziemlich bald (nach mehreren Dutzend Reizungen) eine praktisch konstante Größe.

Nun wurde in Versuch 12 bei einem Faden, der durch wiederholte Reizung schon eine bestimmte Empfindlichkeitshöhe erreicht hatte, eine Pause in den Reizungen eingeschaltet. Der Faden war vor dem Versuch 18 Stunden lang mit 400 MK beleuchtet worden und wurde auch während des Versuchs mit gleicher Intensität belichtet. Die Verdunklungszeit war stets 40''¹⁾.

Bei Anfang des Versuchs war der Faden unempfindlich. Durch 18 Reizungen, die ihm insgesamt während 1 Stunde zugeführt wurden, konnte die Belichtungsschwelle auf 120'' herabgesetzt werden.

Nun wurde eine Dauerbeleuchtung eingeschaltet. Der Faden (es handelte sich um einen im Kreise kriechenden »Drehfaden« [vgl. Harder I, S. 21]) bewegte sich während der ganzen Zeit ununterbrochen und ohne Umkehr weiter. Nach 137 Minuten wurde zum erstenmal wieder verdunkelt (Reizung 20); der Faden kehrte um. Als er dann aber nur 120'' belichtet wurde, kam es nicht zur Umkehr, und selbst bei 150'' noch nicht.

¹⁾ Bei diesem und den folgenden Versuchen (13 und 14) mußten der Raunersparnis halber die ziemlich umfangreichen Tabellen weggelassen werden.

Durch die eingeschaltete Zwischenbeleuchtung war der Faden also wieder bedeutend unempfindlicher geworden. Seine Erregbarkeit nahm aber schon von Reizung 23 an (der vierten nach der Pause) rasch zu, so daß die Schwelle schon bei der achten Reizung nach der Pause mit 90'' bedeutend tiefer lag als vor der Pause (über 100''). Wesentlich weiter ging sie dann aber während der nächsten Reizungen nicht herab. Nun wurde abermals eine Dauerbeleuchtung von 130 Minuten eingeschaltet, und wieder verursachte sie eine Verminderung der Empfindlichkeit des Fadens.

An der gleichen Kultur wurde nun auch noch ein Versuch (13) ausgeführt, bei dem statt der Dauerbeleuchtung eine Dunkel-pause eingefügt wurde. Er ergab, daß eine Verdunklung von 230 Minuten eine Erhöhung der Schwelle von 60'' auf 120'' verursachte.

Noch schöner zeigt sich der Einfluß der Dunkelpause in Versuch 14. Allerdings war die eingeschaltete reizlose Periode dabei auch sehr lang, nämlich $18\frac{1}{2}$ Stunden. Die Belichtungsschwelle war vor der über 18 Stunden währenden Verdunklung (bei der 166. Reizung) 60''. Nach der langen Verdunklung (der Faden war ein Drehfaden und blieb während der ganzen Zeit unverändert im Gesichtsfeld in Bewegung), war seine Empfindlichkeit enorm gesunken. Noch auf 240'' Belichtung reagierte er negativ, erst 300'' lösten die Umkehr aus, wobei zu bedenken ist, daß die beim Suchen dieser Schwelle angewandten unterschweligen Belichtungsreize die Empfindlichkeit schon wieder verfeinert hatten. Nach Feststellung der 300'' Schwelle stieg die Empfindlichkeit wieder enorm rasch an — schon bei der folgenden Reizung waren 180'' überschwellig.

Genau den gleichen Grad von Erregbarkeit wie am Vortage erreichte der Faden übrigens nicht. Die Schwelle ging nicht auf 60'' herunter, sondern blieb bei 70'' stehen.

Im allgemeinen zeigte sich die Steigerung der Erregbarkeit durch wiederholte Reizung besonders in alten Kulturen. In frischen Aussaaten mit jungen Hormogonien fehlte sie oft vollständig. Natürlich wirkt sie bei Schwellenbestimmungen sehr störend und deshalb wurden die Kulturen, bevor sie zum Versuch benutzt wurden, mindestens 6 Stunden in das im

methodischen Teil der Arbeit näher beschriebene intermittierende Licht (2' hell, 2' dunkel) gesetzt. Dadurch kamen die Fäden in ein Stadium der Erregbarkeit, in dem sie von vornherein konstante Schwellen gaben. Auch durften natürlich während einer Reizungsreihe keine Pausen gemacht werden.

Als Resultat hat sich aus den Versuchen also ergeben, daß die Erregbarkeit ungeretzter Nostocfäden gering ist. Sie reagieren selbst auf starke Reize nicht durch Umkehr. Nach wenigen Reizungen nimmt die Empfindlichkeit aber sehr stark zu, so daß in extremen Fällen schon nach etwa einem Dutzend Reizungen die Empfindlichkeitsschwelle schon auf $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{6}$ des Anfangswerts gesunken sein kann. Dann wird die Zunahme der Sensibilität geringer und die Schwelle erreicht schließlich einen konstanten Wert. Werden die Reizungen eine Zeitlang unterbrochen, so nimmt auch die Erregbarkeit wieder ab. Dabei ist es ohne wesentlichen Einfluß, ob in dieser Pause Licht oder Dunkelheit herrscht, die Hauptsache ist das Fehlen der Reizungen. Aus gewissen, hier nicht angeführten Versuchen scheint hervorzugehen, daß die Steigerung der Erregbarkeit durch die Reizungen rascher vor sich geht als ihre Abnahme durch Nichtreizung.

Auch bei der Reaktionszeit konnte gelegentlich beobachtet werden, daß sie bei den ersten Reizungen bedeutend länger war als bei den späteren.

III. Genauere Analyse.

A. Reizung durch Dunkelheit.

1. Bestimmung der Dunkelzeitschwelle.

Nach diesen Feststellungen konnte nun eine genauere Analyse der gegenseitigen Wechselbeziehung zwischen der Belichtung und der nachfolgenden Verdunklung unternommen werden.

Zunächst schien es von Bedeutung, den Einfluß der Einzel-faktoren, deren Gesamtheit die der Verdunklung vorausgehende Belichtung ausmacht, zu prüfen. Es galt also, den Einfluß der Belichtungszeit, der Lichtintensität und der Lichtmenge zu er-

mitteln. Als Maß dafür wurde bei den ersten Versuchsgruppen die kürzeste Dauer der Verdunklung benutzt, welche gerade eben ausreicht, um die Umkehr zustande kommen zu lassen.

a) Hauptlichtintensität konstant, Hauptlichtzeit variiert.

§ 9. Bei der ersten Gruppe der Versuche wurden die Hormogonien eine bestimmte Zeit lang belichtet und dann die zugehörige Dunkelzeitschwelle bestimmt. Es handelt sich also um Versuche, wie sie bereits in § 5 zur Einführung mitgeteilt wurden. Während jedoch in Versuch 3—6 die Dunkelzeitschwelle nur einmal, und zwar für die gerade bestehende Lichtintensität und -zeit bestimmt wurde, wurde bei den jetzt mitzuteilenden Versuchen die Belichtungszeit wiederholt verändert und die dazu gehörige Dunkelschwelle neu gesucht¹.

Der Gang eines Versuchs war folgender: Es wurde eine beliebige Lichtzeit genommen (gewöhnlich 60'') und dazu nach der in Versuch 3—6 geschilderten Methode die kürzeste Dunkelzeit gesucht, bei der die Umkehr eintritt. Nun wurde die Lichtzeit verändert und nach Bestimmung der zu der neuen Lichtzeit gehörigen Dunkelschwelle wieder die Schwellenbestimmung mit der ersten Lichtzeit ausgeführt, um zu kontrollieren, ob die Empfindlichkeit des Fadens noch unverändert sei². Dann wurde eine dritte Lichtzeit herbeigezogen und darauf wieder die erste Schwelle nachgeprüft usw. Bei etwaigen »autonomen« Stimmungsänderungen ließ sich dann aus dem Verhalten der Kontrollschwelle doch ein Urteil über die Beziehung der einzelnen Schwellen zueinander bilden. Bei starken Stimmungsänderungen wurden die betreffenden Versuche natürlich verworfen.

Es darf wohl darauf verzichtet werden, hier alle Versuche in Form von Einzelprotokollen wiederzugeben. Wegen Raum mangels bin ich leider auch gezwungen, sogar die Wiedergabe der gekürzten Versuchsprotokolle auf ein Mindestmaß zu be-

¹) Alle Versuche in allen folgenden Kapiteln der Arbeit wurden, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, mit eingeschaltetem oberschwelligen Grundlicht-Dunkelheit-Intervall ausgeführt. In den Tabellen habe ich jedoch auf nähere Angaben über dies Intervall verzichtet.

²) Das war nötig, wie § 7 gezeigt hat.

schränken¹. Es wurden mehrere Dutzend dieser Versuchsserien ausgeführt — stets mit dem gleichen Ergebnis, wie es aus den übrigen, beliebig herausgegriffenen Beispielen der Tabelle 8 hervorgeht.

Die einzelnen Versuche wurden bei willkürlich herausgegriffenen Hauptlichtintensitäten und beliebig variierten Hauptlichtzeiten ausgeführt. Die Intensität des Hauptlichtes ist in der zweiten senkrechten Reihe zu ersehen. In der obersten Horizontalreihe sind die Lichtzeiten angegeben. Es war überflüssig, bei jedem Versuch die Schwelle für Lichtzeitabstände von etwa je 10 zu 10 Sekunden zu bestimmen, sondern es genügte, Stichproben in größeren Abständen zu machen, um einen Einblick in die Abhängigkeit der Veränderung der Dunkelzeitschwelle von der Lichtzeit zu bekommen.

Tabelle 8.

Ver- such Nr. ²	Licht- inten- sität MK	Belichtungszeit										
		10''	20''	40''	50''	60''	80''	100''	120''	160''	200''	400''
15	500				145''			80''			50''	45''
					7250			5000			10000	12000
16	200						90''	55''			40''	35''
							7200	5500			8000	14000
17	200				180''			60''			45''	
					9000			6000			6000	
18	200	150''			55''						35''	25''
		1500			2750						7000	10000
19	100				80''			70''			40''	
					4000			7000			2000	
20	119		80''	55''			40''	30''	25''			25''
			1600	2200			3200	3600	4000			10000
21	247		150''	65''			55''	35''	30''			
			3000	2600			3300	4200	4800			

Verdunklungszeit

Bei dem ersten Versuch (15) z. B. wirkten 500 MK 50'', 100'', 200'' und 400''. Der Faden kehrte um, wenn er nach 50'' Belichtung mindestens 145'' verdunkelt wurde, nach 100'' Belichtung genühten schon 80'' Verdunklung, nach 200'' 50'' und

¹) Auf Wunsch stehen weitere Protokolle auch aller übrigen Versuchsgruppen zur Verfügung.

²) Die durch Klammer verbundenen Versuche wurden am selben Faden gemacht.

nach 400'' 45''. Es ist also bei langer Belichtung eine kürzere Dunkelzeit ausreichend zur Umkehr als bei kurzer Belichtung. Das ist eine Tatsache, die in allen Versuchen wieder auftritt. Bei sehr langen Hauptlichtzeiten wird wahrscheinlich (wie in Versuch 20) die Dunkelzeit konstant, weil sie nicht unter einen bestimmten Mindestwert verkürzt werden kann.

Die Steigerung der Hauptlichtzeiten beträgt bei Versuch 15 jedesmal 100%, die Verminderung der Dunkelzeiten dagegen nicht so viel; sie sinkt zwischen 50'' und 100'' Hauptlicht von 145'' auf 80'', also um 44%, bei den weiteren Verlängerungen der Hauptlichtzeit um 37% und 10%.

Wäre die prozentuale Erniedrigung der Dunkelzeit gleich der prozentualen Erhöhung der Lichtzeit derart, daß eine Verdoppelung auf der einen Seite, einer Halbierung auf der anderen entspräche, so müßte das Produkt Hauptlichtzeit \times Dunkelzeit bei den verschiedenen Reizungen gleich groß sein. Da dieses Produkt uns bei späterer Gelegenheit noch interessieren wird, ist es hier bei allen Versuchen mit aufgeführt. Im vorliegenden Versuch 15 steigt es von 7250 bis 18000, das heißt, bei kurzer Belichtungszeit (konstante Intensität vorausgesetzt) sind die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr am günstigsten. Bei langen Hauptlichtzeiten muß ein wesentlich größeres Gesamtzeitprodukt aufgewendet werden als bei kurzen. Das gleiche ergab sich bei der überwiegenden Mehrzahl der übrigen Versuche. Nur selten (z. B. in Versuch 16 und 17 der Tabelle 8) ist ein Anstieg von 120'' zu 60'' Hauptlicht vorhanden. Diese Ausnahmen sind erklärbar¹; sie dürfen deshalb zunächst für das allgemeine Ergebnis unberücksichtigt bleiben.

Wir kommen also zu folgendem Resultat:

Bei einer längeren Hauptlichtzeit ist eine kürzere Verdunklungszeit ausreichend, um die Umkehr herbeizuführen. Die Verlängerung der Lichtzeit und die mit ihr verbundene Verkürzung der Dunkelzeitschwelle verlaufen nicht genau umgekehrt proportional. Sondern das Produkt aus Hauptlichtzeit und Dunkelzeit wird mit zunehmender Hauptlichtzeit in der Mehrzahl der Fälle größer. Die Verhältnisse für das Zustande-

¹) Siehe Anmerkung in § 18.

kommen der Umkehr liegen also bei kurzen Hauptlichtzeiten günstiger als bei langen.

b) Hauptlichtintensität variiert, Hauptlichtzeit konstant.

§ 10. Die natürliche Fortsetzung der Versuche des vorigen Kapitels war, daß nun, umgekehrt wie bei den eben mitgeteilten, die Belichtungszeit unverändert blieb, dafür aber die Intensität variiert wurde. Das Ergebnis der in dieser Richtung angeordneten Versuche ist in Tabelle 9 zusammengestellt.

Tabelle 9.

Ver- such Nr.	Belich- tungs- zeit	Belichtungsintensität MK					
		25	50	100	110	200	500
22	120"	35" 875	30" 1500			25" 5000	20" 10000
23	400"	70" 1750		50" 5000		40" 8000	30" 15000
24	50"			150" 13000		55" 11000	
25	200"			50" 5000		35" 7000	
26	20"		70" 3500	60" 6000		60" 12000	
27	100"	45" 1125	40" 2000				
28	40"			45" 4500		120" 21000	
29	80"	50" 1350			30" 3450		45" 11115
30	100"	30" 600			25" 2500		30" 9410
31	40"			80" 8000		100" 20000	
32	20"			70" 7000		80" 16000	100" 50000
33	100"			40" 4000		40" 8000	

Verdunklungszeit.

Greifen wir z. B. Versuch 22 heraus, so sehen wir, daß nach 120" Belichtung mit 25 MK der Faden 35" verdunkelt werden mußte, um auf Grund des Dunkelreizes umzukehren. Nun wurde die Intensität auf 50 MK erhöht; jetzt genügte schon eine Verdunklungszeit von 30", bei 200 MK waren schon 25", und bei 500 MK 20" Verdunklung ausreichend.

Durch die Intensitätserhöhung des Hauptlichtes wurde also die Dunkelzeitschwelle herabgesetzt.

Diese Erniedrigung ging aber nicht im selben Maße vor sich wie die Intensität verstärkt wurde. Denn die Erhöhung der Intensität von 50 auf 100 MK — also auf das Doppelte — rief nur eine Verringerung der Dunkelzeit von 35'' auf 30'' hervor, also um $\frac{1}{7}$. Ähnlich ist es bei den übrigen Werten des Versuchs, und das gleiche zeigt sich bei den anderen Versuchen. Das geht wieder deutlich aus den Produktwerten (Hauptlichtintensität \times Dunkelzeit) hervor, die unter der Dunkelzeit mit eingetragen sind. Würde die Erhöhung der Lichtintensität etwa auf das Doppelte, eine Verminderung der Dunkelzeit auf die Hälfte bedingen, dann würde die Zahl, die man erhält, wenn man die Lichtmenge mit der Dunkelzeit multipliziert, konstant bleiben. Da innerhalb eines Versuches die Lichtzeit eine konstante Größe ist, so kann sie vernachlässigt werden; es genügt, die Hauptlichtintensität mit der Dunkelzeit zu multiplizieren. — In Versuch 22 steigt dieses Produkt bei der Verdoppelung der Belichtungsintensität von 25 auf 50 MK, von 875 auf 1500, also auch auf fast das Doppelte, bei der Vierfachung der Lichtintensität von 50 auf 200 steigt das Produkt von 1500 auf 5000, also ebenfalls auf mehr als das Dreifache, und ähnlich ist es bei der letzten Intensitätserhöhung.

Der Anstieg des Produktes mit zunehmender Belichtungsintensität war fast in allen Versuchen vorhanden, nur der hier als Versuch 24 wiedergegebene macht eine Ausnahme, die aber ohne Belang ist (siehe Anmerkung in § 18). Die Vergrößerung des Produktwertes ist bei den verschiedenen Versuchen verschieden stark, zum Teil geringer als in Versuch 22 (z. B. Versuch 25), zum Teil aber auch noch erheblich höher (z. B. Versuch 31).

Auf jeden Fall ergibt sich, daß bei Erhöhung der Lichtintensität das Produkt aus Hauptlichtintensität \times Dunkelzeit größer wird, die Dunkelzeitschwelle steigt also relativ.

Trotz dieser einheitlichen Ergebnisse läßt sich jedoch auch ein gewisser Unterschied unter den Versuchen konstatieren:

In dem eben besprochenen Versuch 22 und mit ihm in den Versuchen 22—27 fand bei Verstärkung der Lichtintensität immerhin eine Verkürzung der Dunkelzeit statt. Anders in den

Versuchen 28—33. Um nicht falsche Vorstellungen zu erwecken, möchte ich betonen, daß die Versuche unter völlig gleichen Außenbedingungen gemacht wurden wie die erstgenannten.

Bei diesen Versuchen ruft eine Erhöhung der Lichtintensität nicht eine Verkürzung, sondern im Gegenteil, eine Verlängerung der Dunkelzeit hervor¹. In Versuch 31 z. B. findet bei Verdoppelung der Intensität von 100 auf 200 MK eine Verlängerung der Dunkelzeitschwelle von 80'' auf 100'' statt. Häufig ist der Anstieg noch viel stärker. In anderen Fällen ist in der einen Hälfte eines Versuchs eine Senkung der Dunkelschwelle bei Erhöhung der Lichtintensität wahrzunehmen, in der anderen Hälfte aber ein Anstieg. Und schließlich gibt es Fälle, in denen die Verstärkung der Intensität überhaupt ohne Einfluß auf die Dunkelzeitschwelle ist, wie in Versuch 33, bei dem trotz Verdoppelung der Intensität die Dunkelzeitschwelle vollkommen konstant bleibt, nämlich 40''.

Es ergibt sich also durchweg eine abstumpfende Wirkung der Lichtintensitätserhöhung. Es hängt aber offenbar vom individuellen Stimmungszustand der Fäden ab, ob diese Abstumpfung so stark ist, daß die Dunkelzeitschwelle mit Stärkerwerden der Intensität absolut länger wird, oder ob nur eine relative Verlängerung (Vergrößerung des Produktes) eintritt. Andererseits spielt die Intensität selbst eine Rolle dabei, ob eine solche Verlängerung der Dunkelzeitschwelle stattfindet oder nicht. Denn in Versuch 29/30² wird bei starken Intensitäten (116—247 MK) die Dunkelzeitschwelle absolut größer, bei niedrigen (25—116 MK) aber nur relativ. Augenscheinlich hängt es von der individuellen Stimmung der Fäden ab, ob und wo ein solcher Umschwung stattfindet. Bei manchen Fäden liegt der Punkt so hoch, daß innerhalb der Grenze der Versuche die Dunkelzeitschwelle dauernd kürzer wird (Versuch 22), bei anderen liegt er so tief, daß er in den Versuch hineinfällt. In Versuch 26 z. B. liegt die Umschwungsgrenze offenbar zwischen 100 und 200 MK; unterhalb 100 MK haben wir noch Verkleinerung der Dunkelzeitschwelle mit zunehmender

¹) Im allgemeinen war letztercs der häufigere Fall.

²) Die beiden Versuche wurden, wie aus der Klammer ersichtlich ist, mit dem gleichen Faden direkt hintereinander ausgeführt.

Intensität, dann wird sie scheinbar konstant (sie kann ja aber zwischen 100 und 200 MK irgendwo auch noch einen tieferen Punkt haben). Dieser Punkt ist in Versuch 29/30 gerade getroffen, sowohl bei Verringerung als bei Erhöhung der Intensität von 116 MK aus wird die Dunkelzeitschwelle länger. Bei den anderen Versuchen in der unteren Hälfte der Tabelle handelt es sich um Fäden, deren Stimmung so ist, daß auch bei der niedrigsten angewandten Belichtungsintensität keine Zunahme der Dunkelzeitschwelle bei Intensitätsabnahme erfolgt. Augenscheinlich spielt hierbei auch die Belichtungszeit eine Rolle, denn in den Versuchen 31—33 findet bei kurzer Belichtungszeit (40'') bei Verstärkung der Intensität von 100 auf 200 MK eine Verlängerung der Dunkelzeitschwelle statt, bei langer (160'') dagegen nicht.

Als Gesamtergebnis ergibt sich, daß mit zunehmender Hauptlichtintensität unter allen Umständen zum Mindesten eine relative, wenn nicht eine absolute Erhöhung der Dunkelzeitschwelle eintritt. Dieses Ergebnis war um so weniger vorauszusehen, als durch die Erhöhung der Lichtintensität die Größe des Unterschiedes gegenüber absoluter Dunkelheit verstärkt wird, so daß viel eher eine unverhältnismäßig starke Verkürzung der Dunkelzeit als eine Verlängerung zu erwarten war.

c) Hauptlichtzeit und Hauptlichtintensität variiert.

§ 11. Bei den beiden Versuchsgruppen, die wir eben kennen gelernt haben, wurde entweder die Zeit oder die Intensität des Lichtes verändert und der Einfluß dieser Variationen auf die Dunkelzeitschwelle untersucht. Dabei blieb unberücksichtigt, daß ja auch die Menge des zugeführten Lichtes eine Änderung erfährt. Es waren also besondere Versuche nötig, um den Einfluß einer gleichzeitigen Veränderung von Zeit und Intensität des Lichtes bei gleichbleibender Lichtmenge zu untersuchen. Von solchen Versuchen enthält Tabelle 10 einige Beispiele.

In Versuch 34 z. B. wurde die Lichtmenge 60000 MKSec. durch 100 MK \times 360'', 250 MK \times 240'', 500 MK \times 120'' und 750 MK \times 80'' erzeugt. Die dazu gehörigen Dunkelzeitschwellen, welche gerade Umkehr verursachten, waren 25''

35'', 70'' und 130''. Bei gleichen Lichtmengen war also die Dunkelzeitschwelle nicht gleich groß, sondern bei schwacher Intensität und langer Wirkungszeit war sie bedeutend kürzer als bei starker Lichtintensität, die nur während kurzer Zeit wirkte.

Genau das gleiche ergibt sich (mit einigen Unregelmäßigkeiten in Versuch 39, 40 und 42¹⁾ auch aus den übrigen Versuchen. Die Stärke der Beeinflussung der Dunkelzeitschwelle ist allerdings in den Einzelfällen sehr verschieden. Während z. B. in

Tabelle 10.

Versuch Nr.	Lichtmenge MK Sek.	Lichtintensität MK	Lichtzeit Sek.	Dankelschwelle Sek.
34	60 000	100	600	25
		250	240	35
		500	120	70
		750	80	130
35	60 000	500	120	45
		750	80	85
		1000	60	120
36	2 160	27	80	50
		2 320	20	80
37	4 000	25	160	40
		50	80	70
		100	40	95
38	8 000	25	320	35
		50	160	40
		100	80	55
		200	40	60
39	4 000	100	400	50
		200	200	45
		500	80	70
40	10 000	25	400	70
		50	200	50
		100	100	70
		200	50	180
41	5 000	100	50	130
		200	125	140
42	20 000	100	200	50
		200	100	35
43	3 000	25	120	20
		50	60	60
		100	30	360

¹⁾ Solche Ausnahmen von der Regel sind einfach zu erklären. Um bei niedrigen Intensitäten die Lichtmenge herzustellen, ist bei diesen Versuchen eine sehr lange Belichtungszeit nötig, nämlich 400, bzw. 200''. Während dieser Zeit

Versuch 43 bei 3000 MKSec. eine Vervielfachung der Intensität die Dunkelschwelle von 20'' auf 360'' hinauftreibt, also auf das 18fache, findet in Versuch 37 bei 4000 MKS bei gleicher Intensitätsänderung nur eine Erhöhung der Schwelle von 40'' auf 95'', also auf nicht viel mehr als das Doppelte statt. Daß dieser gewaltige Unterschied in der Veränderung der Schwelle nicht nur in dem Unterschied der Lichtmengen (3000 und 4000 MKS) liegen kann, geht aus einem Vergleich mit Versuch 36 hervor. Dort war bei der noch geringeren Lichtmenge von ungefähr 2200 MKS bei einer Vervielfachung der Intensität die Steigerung der Schwelle nur von 50'' auf 80'', also nur 60%. Würde die Größe der angewendeten Lichtmenge auch für die Weite der Schwellenänderung von alleiniger Bedeutung sein, so müßte bei den noch niedrigeren Lichtmengen in Versuch 36 ja eine noch stärkere Schwellenänderung stattfinden als in Versuch 43. Es soll hier nicht in Abrede gestellt werden, daß die Größe der Lichtmenge von Bedeutung sein kann für die Stärke der Schwellenänderung. Das läßt sich aber nur durch Vergleich von weiteren Versuchen ermitteln, die am gleichen Faden gemacht werden. Die bisher besprochenen Unterschiede sind individueller Natur.

findet nun wohl schon ein teilweises Abklingen der zu Anfang der Belichtung erzeugten Erregungen statt. Nach Ablauf von 400'' sind wohl nicht volle 400 Sekundenerregungen vorhanden, sondern weniger, weil die ersten Sekundenerregungen schon ganz oder teilweise wieder abgeklungen sind. Es wird deshalb, um die Umkehr zu ermöglichen, eine längere Verdunklung stattfinden müssen, als bei voller Summierung der Erregungen nötig wäre. — Daß dieses Längerwerden der Dunkelzeitschwelle nur von der Belichtungszeit, nicht von der Intensität abhängt, zeigen Versuch 41/42, die am gleichen Hornogonium ausgeführt wurden. Bei 5000 MKS wird die Dunkelzeit bei Erhöhung der Intensität länger, bei 20 000 MKS aber kürzer. Die Intensitäten sind in beiden Fällen die gleichen, der Unterschied liegt bei beiden Versuchen in der Wirkungszeit des Lichtes — bei 5000 MKS 50'' bzw. 25'', bei 20 000 MKS 200'' bzw. 100''. Bei 200'' findet nun offenbar schon ein Abklingen der Erregung statt, so daß die Dunkelzeitschwelle länger ist als bei 100''. Die scheinbare Zunahme der Empfindlichkeit mit Erhöhung der Lichtintensität ist nur durch die mangelhafte Erregungssummierung während der langen Wirkungszeit der niedrigen Intensitäten vorgetäuscht. Während bei dem Faden des Versuchs 41/42 das Abklingen der Erregungen schon bei 200'' starke Folgen hat, ist es bei Versuch 39/40 erst bei 400'' deutlich und in Versuch 34 scheint es bei 360'' noch zu fehlen. Das sind „Stimmungs“unterschiede, wie man sie bei den Hormogonien auch in anderer Beziehung häufig findet (vgl. § 6).

Das Resultat dieses Abschnittes läßt sich gut mit den Ergebnissen der beiden vorhergehenden Versuchsgruppen vereinigen. Es muß die Kombination: stärkere Intensität \times kürzere Zeit stets eine längere Dunkelschwelle geben, selbst in den Fällen, wo ein Versuchsfaden vorliegt, dessen Stimmung derart ist, daß durch Lichtintensitätserhöhung die Dunkelzeitschwelle absolut verkürzt wird, da eine derartige Verkürzung stets geringer ist als die durch die zu der Intensitätserhöhung gehörige Lichtzeitverkürzung bedingte Dunkelzeitverlängerung.

Es ist also bei gleichen Lichtmengen die Dunkelzeitschwelle bei Nostoc-Hormogonien dann am kürzesten, wenn die benutzte Hauptlichtintensität niedrig und ihre Wirkungszeit lang ist.

§ 12. Es war nun weiter interessant zu sehen, wie eine planmäßige Veränderung der Lichtmengen, und zwar einmal durch Verdopplung der Belichtungszeit, andererseits durch Verdopplung der Intensität auf die Dunkelzeitschwelle wirken.

Das Resultat von 6 in dieser Richtung angestellten Versuchen enthält Tabelle II; auch bei allen nicht angeführten Versuchen war das Ergebnis in den Hauptzügen völlig übereinstimmend. —

Tabelle II.

Versuch Nr.	Hauptlichtmenge MKS	Hauptlichtintensität MK	Hauptlichtzeit Sek.	Dunkelzeitschwelle Sek.
44	2000	100	20	80
	4000	200	20	120
		100	40	55
45	4000	100	40	55
	8000	200	40	70
		100	80	40
46	8000	100	80	40
	16000	200	80	45
		100	160	25
47	4000	100	40	55
	8000	200	40	60
		100	80	50
48	4000	25	160	50
	8000	50	160	40
		25	320	35
49	30 000	250	120	45
	60 000	500	120	50
		250	240	30

Die Anordnung in der Tabelle ist so, daß bei jedem Versuch die Reizung zuerst mit einfacher Hauptlichtintensität und -zeit angegeben ist, dann bei doppelter Intensität und zuletzt bei doppelter Zeit.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß durch die Lichtintensitätserhöhung die Empfindlichkeit¹ vermindert wird = die Dunkelzeitschwelle steigt (mit einer Ausnahme, Vers. 48)². Bei Verdopplung der Belichtungszeit hingegen sinkt die Schwelle und zwar wesentlich stärker als sie bei der Intensitätserhöhung in die Höhe ging.

Es ergibt sich daraus, daß es bei der Herstellung einer bestimmten Lichtmenge durchaus nicht gleichgültig für ihren Reizwert ist, wie sie gewonnen wird.

2. Bestimmung der Hauptlichtzeitschwelle.

Um die so gewonnenen Resultate noch eingehender zu beleuchten, wurde der bisher geschilderten Versuchsgruppe eine zweite gegenübergestellt, bei der — umgekehrt wie in den

¹) Wenn hier und an anderer Stelle das Wort „Empfindlichkeit“ gebraucht wird, so soll damit nicht etwa angedeutet werden, daß der Pflanze wirklich ein Empfindungsvermögen zukommt. Man sieht bei den Versuchen ja nur, daß unter verschiedenen Bedingungen gewisse Schwellenwerte sich ändern. Je nachdem ob sie größer oder kleiner werden, ist hier kurz der Ausdruck gebraucht: die Empfindlichkeit nimmt ab oder zu.

²) Die Ausnahme ist ohne weiteres verständlich bei Berücksichtigung der Ergebnisse der Versuche in Tab. 10, bei denen bei einem Teil der Fäden durch Intensitätserhöhung eine Verkürzung der Dunkelzeit, bei andern aber eine Verlängerung bedingt wurde. Zufällig ist bei der Mehrzahl der Fäden dieser Versuchsgruppe (außer Versuch 48) die Stimmung so, daß Intensitätserhöhung die Dunkelzeitschwelle erhöht. Die Versuche 47 und 48, die mit dem gleichen Faden gemacht wurden, geben einen Einblick in die Bedeutung, die die Intensität hat. Bei der Verdopplung der Lichtintensität bei unveränderter Wirkungszeit wird in dem Versuche mit schwächerer Intensität (25—50 MK) die Dunkelzeit kürzer, in dem anderen Versuch bei 4mal so starker Intensität (100—200 MK) aber länger. Es ergibt sich also, daß bei diesem Versuch bei schwachen Intensitäten eine Erhöhung der Lichtintensität eine Verkürzung der Dunkelzeitschwelle bewirkt, erst bei starken Intensitäten wird die Dunkelzeitschwelle länger. Die „abstumpfende“ Wirkung der höheren Intensität äußert sich also im Bereich starker Intensitäten viel stärker als bei schwachen Intensitäten. Bei schwachen ist sogar noch eine Senkung der Dunkelzeitschwelle bei steigender Intensität möglich.

ersten Versuchen — die auf das Hauptlicht folgende Dunkelzeit in bestimmter Größe gewählt wurde, dazu wurde als Unbekannte die Hauptlichtschwelle gesucht.

Auch hier waren wieder 3 verschiedene Möglichkeiten zu variierender Größen vorhanden, und dementsprechend sind die folgenden §§ eingeteilt.

a) Hauptlichtintensität variiert, Dunkelzeit konstant.

§ 13. In Versuch 51 (Tab. 12) wurde der Faden stets 180'' verdunkelt. Damit er auf Grund dieser Reizung umkehrte, mußte er vorher mit einer Lichtintensität von 6,25 MK 90'' lang belichtet worden sein. Bei der Intensität 12,5 MK waren nur 50'' Belichtung nötig, bei 50 MK nur noch 30'' usw. Ganz Ähnliches sehen wir bei allen anderen Versuchen (50—56).

Tabelle 12.

Ver- such Nr.	Dun- kel- zeit Sek.	Hauptlichtintensität MK									
		6,25	12,5	25	50	100	200	300	500	750	1000
50	180''	35'' 250	25'' 215,5	15'' 375	unter 10'' unter 500		unter 5'' unter 1000				
51	180''	90'' 562,5	50'' 625		30'' 1500	20'' 2000	18'' 3600				
52	60''			120'' 3000		35'' 3500		25'' 7500		40'' 30000	
53	240''					55'' 5500	40'' 8000		30'' 15000		
54	30''			1200'' 30000		360'' 36000			150'' 75000		140'' 140000
55	60''	360'' 2160		165'' 4125		130'' 13000			90'' 45000		80'' 80000
56	120''	35'' 210		20'' 500		10'' 1000			6'' 3000		4'' 4000

Hauptlichtschwelle

Bei Erhöhung der Hauptlichtintensität findet fast stets eine Abkürzung der die Umkehr ermöglichenden Wirkungszeit statt.

Die Verkürzung ist aber durchaus nicht proportional der Intensitätsverstärkung, sondern bei schwächeren Intensitäten ist sie viel stärker als bei hohen. In Versuch 51 z. B. bedingt die Verdopplung der Lichtintensität von 6,25 auf 12,5 MK eine

Verminderung der Lichtzeitschwelle von 90'' auf 50'', also auf fast die Hälfte, bei der prozentual gleich großen Steigerung von 100 auf 200 MK sinkt die Schwelle nur von 20'' auf 18'', also auf $\frac{9}{10}$.

Je höher die Hauptlichtintensität ist, welche zur Wirkung kommt, desto ungünstiger werden die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr. Das Produkt aus der Lichtintensität und ihrer Wirkungszeit — also die Lichtmenge — wird mit steigender Intensität immer größer. In der Tabelle ist bei jedem Versuch die zugehörige Lichtmenge eingetragen. Bei Versuch 51 z. B. steigt die Menge von 1125 MKS bei 6,25 MK auf 3600 MKS bei 200 MK. Diese ungünstige Wirkung der Intensität kann so stark sein, daß nicht nur die Lichtmenge bei Verstärkung der Intensität steigt, sondern sogar die Zeitschwelle höher wird. So ist in Versuch 52 bei der Erhöhung der Intensität von 300 auf 750 MK statt der zu erwartenden Verkürzung der Lichtzeitschwelle eine ziemlich starke Verlängerung (von 25'' auf 40'') vorhanden.

b) Hauptlichtintensität konstant, Dunkelzeit variiert.

§ 14. Nun wurden Versuche angestellt, in denen, wie bei den eben besprochenen, die Belichtungszeit gesucht wurde, aber nicht bei konstanter Dunkelzeit und variiertes Hauptlichtintensität, sondern bei wechselnder Dunkelzeit und konstanter Hauptlichtintensität.

In Versuch 57 (Tabelle 13) sehen wir, daß 988 MK 240'' wirken müssen, wenn der Faden bei 20'' während der Dunkelzeit umkehren soll. Bei 25'' Dunkelzeit genügen schon 135'' Beleuchtung, bei 60'' dauernder Verdunklung 40'' und wenn 120'' verdunkelt wird, schon 15'' Belichtung.

Mit zunehmender Dunkelzeit verringert sich also die Hauptlichtzeit. Das ist ein Resultat, das nach den Versuchen des § 9 zu erwarten war. Betrachtet man das Produkt aus Hellzeit \times Dunkelzeit, so findet man, daß es hier wie dort bei kurzen Dunkelzeiten und langen Lichtzeiten größer ist als bei langer Verdunklung und kurzer Belichtung. Die beiden Versuchsreihen bestätigen sich also gegenseitig.

Tabelle 13.

Ver- such Nr.	Haupt- licht- inten- sitäten MK	Dunkelzeit Sek.										
		15''	20''	25''	30''	35''	40''	45''	60''	120''	180''	
57	988		240'' 4800	135'' 3375		80'' 2800		60'' 2700	40'' 2400	15'' 1800	10'' 1800	} Hauptzeit
58	988		240'' 4800						75'' 4500		20'' 3600	
59	385	400'' 6000	230'' 4600		150'' 4500		110'' 4400		70'' 4200	25'' 3000	15'' 2700	
60	385				180'' 5400		115'' 4600		60'' 3600			

c) Hauptlichtintensität variiert, Dunkelzeit variiert.

§ 15. Schließlich wurde die Belichtungszeitschwelle bestimmt durch Versuche, bei denen sowohl die Dunkelzeit als die Hauptlichtintensität variiert wurde und zwar derart, daß das Produkt aus beiden konstant blieb.

In einem bestimmten Versuch (61) war dieses Produkt 3000. Es wurde zunächst erzeugt durch die Lichtintensität 25 MK und 120'' Dunkelzeit. Damit der Faden bei diesen beiden Größen zur Umkehrreaktion kam, mußte er 20'' belichtet werden. Nun wurde die Dunkelzeit auf die Hälfte erniedrigt, die Lichtintensität aber verdoppelt: jetzt war die Reizschwelle für die Belichtung 160'', und schließlich wurde die Dunkelzeit nochmals halbiert und die Intensität abermals verdoppelt, die Lichtschwelle war nun 360''. Ähnliche Ergebnisse erhielt ich in anderen Versuchen.

Sie zeigen, — wie vorauszusehen war —, daß die Verkürzung der Dunkelzeit, die ja, wenn die Umkehrreaktion nicht unterbleiben soll, einen erhöhten Aufwand von Licht erforderlich macht, nicht kompensiert wird durch eine entsprechende Verstärkung der Lichtintensität. Würde in dem eben besprochenen Versuch die Intensitätserhöhung ohne Einfluß auf die Empfindlichkeit sein, so müßte nach den Versuchen in § 14 die Belichtungszeitschwelle bei Verminderung der Dunkelzeit von 120'' auf 60'' ungefähr 40''—50'' lang sein, tatsächlich war sie aber 160''.

Die Versuche sind also ein neuerlicher Beweis dafür, daß die Lichtintensitätserhöhung eine Vergrößerung der Empfindlichkeit mit sich bringt.

B. Reizung durch Beschattung.

(Bestimmung der Unterschiedschwelle.)

§ 16. Bei allen bisher mitgeteilten Versuchen wurde als Reiz absolute Dunkelheit benutzt. Es war mit ziemlicher Sicherheit zu erwarten, daß auch eine plötzliche Lichtabschwächung schon zur Umkehr reizen würde. Das ist auch der Fall. In einem bestimmten Versuch (62) z. B. genügte dafür eine Abschwächung des Lichtes von 350 MK auf 48 MK, also auf ungefähr $\frac{1}{8}$ ¹.

Als Reiz zur Umkehr wirkt also nicht nur absolute Dunkelheit, sondern auch schon eine Abschwächung des Lichtes (Beschattung).

Durch einige orientierende Versuche überzeugte ich mich, daß auch die Beschattungsschwelle, ähnlich wie die Dunkelzeitschwelle, abhängig ist von der Wirkungsweise des Hauptlichtes und ging deshalb daran, auch für sie den Einfluß von Wirkungszeit, Intensität und Menge des Hauptlichtes zu untersuchen.

Dabei konnte hier gleichzeitig eine nützliche Modifikation der Versuche getroffen werden. Bei den Versuchen mit absoluter Dunkelheit als Reiz konnte die Stärke des Reizes nicht verändert werden, sondern nur seine Wirkungszeit. Bei den Beschattungsversuchen war natürlich eine weitgehende Veränderung der Intensität des Reizes möglich — der Einfluß der Wirkungszeit wurde dabei nicht näher geprüft, da sich darüber ja schon eine Reihe von Anhaltspunkten bei der Dunkelreizung ergeben hatten. Die Wirkungszeit der Beschattung wurde immer so lange ausgedehnt, daß die Umkehrreaktion während derselben stattgefunden hatte, so daß nun natürlich ein Abbruch der Beschattung nicht mehr von Einfluß auf die Reaktion sein konnte².

¹) Auch diese Versuche wurden natürlich mit Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalles gemacht.

²) Näheres in § 23.

a) Hauptlichtintensität variiert, Hauptlichtzeit konstant.

§ 17. Es seien hier zunächst die Versuche geschildert, bei denen das Hauptlicht während einer bei allen Reizungen gleich langen Zeit wirkte. Variiert wurde bei ihnen die Intensität des Hauptlichtes. War die Unterschiedsschwelle für eine bestimmte Hauptlichtintensität gefunden, so wurde die Stärke des Lichtes geändert und nun die Schwelle von neuem bestimmt.

Einige solche Versuche sind in Tabelle 14 enthalten. In Versuch 63 z. B. wurde der Faden stets 120'' mit dem Hauptlicht beleuchtet und dann plötzlich schwächerem Licht ausgesetzt. Bei der ersten Reizungsserie wurden 30,8 MK als Hauptlichtintensität benutzt. Bei Abschwächung des Lichtes auf 20,5 % des Hauptlichtes (auf 6,3 MK) trat die Umkehrreaktion ein. Darauf wurde das Hauptlicht auf 39,4 MK verstärkt — nun genügten schon 11,6 MK (29,4 % des Hauptlichtes), um zur Umkehr zu reizen, und bei 155 MK Hauptlicht war sogar schon eine Abschwächung auf 50,7 % dafür ausreichend. Mit zunehmender Hauptlichtintensität ging also eine Verkleinerung der Unterschiedsschwelle einher. Bei der nächsten weiteren Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes trat aber ein Umschwung ein. Die absolute Intensitätsschwelle für die Beschattung war zwar noch gestiegen — bei 496 MK Hauptlicht führte Abschwächung auf 178 MK zur Umkehr — aber der relative Wert dieser Abschwächung war gesunken, die Beschattung durfte nur noch 35,9 % von der Intensität des Hauptlichtes betragen, wenn sie zur Umkehr reizen sollte. Bei 1550 MK Hauptlicht sehen wir das gleiche: die absolute Abschwächungsschwelle ist weiter gestiegen auf 394 MK, ihr Prozentwert aber gesunken auf 25,4 %. Gleiches zeigte Versuch 64. Auch hier, nach vorübergehendem prozentualen Anstieg der Beschattungsschwelle zwischen 24,4 und 155 MK, während des größeren Teils des Versuches ein Absinken der Schwelle: sie sinkt von 61,5 % bei 155 MK auf 17 % bei 10800 MK. Dieses gegensätzliche Verhältnis bei schwächeren und stärkeren Intensitäten, dessen zahlenmäßiger Verlauf im letzten Stabe der Tabelle¹ näher zu ersehen ist, beruht nun

1) In diesem Stabe der Tabelle ist das Verhältnis Hauptlichtintensität : Beschattungsintensität berechnet.

Tabelle 14.

Ver- such Nr.	Hauptlicht			Beschattung			Quotient
	Intensität (MK)	Zeit	Menge (MKS)	Intensität (MK)	Zeit	% vom Hauptlicht	
63	30,8	120''	3 696	6,3	60''	20,5	4,88
	39,4	120''	4 728	11,6	60''	29,4	3,43
	155	120''	18 600	88,6	60''	50,7	1,74
	496	120''	59 520	178	60''	35,9	2,86
	1 550	120''	186 000	394	60''	25,4	3,90
64	24,4	120''	2 928	1,7	60''	7,0	14,3
	46,5	120''	5 880	10,5	60''	22,6	4,42
	98,5	120''	11 820	37,1	60''	37,7	2,65
	155	120''	18 600	95,3	60''	61,5	1,62
	496	120''	59 520	208	60''	41,9	2,33
	1 550	120''	186 000	465	60''	30	3,33
	4 650	120''	558 000	1046	60''	22,5	4,44
	10 800	120''	1 296 000	1860	60''	17	5,80
65	100	120''	12 000	57	120''	57	1,76
	200	120''	24 000	86	120''	43	2,33
	400	120''	48 000	135	120''	33,7	2, 6
	800	120''	96 000	192	120''	24	4,21
	1 600	120''	192 000	280	120''	17,5	5,41
	3 200	120''	384 000	425	120''	13,3	7,76
	6 400	120''	768 000	680	120''	10,6	9,41
66	1 061	120''	127 320	322	120''	30	3,29
	15 080	120''	1 809 600	831	120''	5,5	18,14
	30 030	120''	3 603 600	1377	120''	4,6	21,80

nicht etwa auf einem prinzipiellen Unterschied in der Wirkung schwacher und starker Hauptlichtintensitäten. Sondern der Grund, weshalb Intensitätssteigerung bei schwachem Licht eine Erhöhung auch der prozentualen Werte der Beschattungsschwelle bewirkt, ist einfach der, daß die während der Belichtungszeit zugeführte Lichtmenge bei geringer Intensität unterschwellig ist. So sind die 3696 MKS bei $120'' \times 30,8$ MK (in Versuch 63) nicht stark genug, um den Faden in eine solche Erregungshöhe zu versetzen, daß er bereits auf eine Lichtabschwächung von 50% vom Hauptlicht umkehrt — um eine solche Stimmung zu erzeugen, sind 18600 MKS nötig, wie sie durch 120'' lange Einwirkung von 155 MK entstehen. Auch bei 30,8 MK würde diese Schwelle zu erreichen sein, aber erst nach längerer Einwirkung als 120''. Ich habe mich durch besondere Versuche davon überzeugt, daß tatsächlich die scheinbare Zunahme der Empfindlichkeit bei schwachen Lichtintensitäten nur auf die

Unterschwelligkeit der zugeführten Lichtmenge zurückzuführen ist. Wir können sie also bei der weiteren Erörterung außer Betracht lassen.

Bei den überschwelligen Lichtmengen zeigt sich in allen Versuchen einheitlich, dass mit Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes zwar — wie schon gesagt — ein Anstieg der Beschattungsintensitätsschwelle einhergeht, daß diese Steigerung aber langsamer erfolgt als die der Intensitätserhöhung des Hauptlichtes, so daß der Prozentwert der Beschattungsintensität gegenüber dem der Hauptlichtintensität immer kleiner wird.

Die relative Unterschiedsschwelle wird also mit zunehmender Lichtintensität immer größer. Das Weber'sche Gesetz hat also keine Gültigkeit. Würde die Unterschiedsschwelle sich entsprechend den Regeln des Weber'schen Gesetzes ändern, so müßte der Quotient Hauptlichtintensität : Beschattungsintensität konstant sein, tatsächlich steigt er aber mit zunehmender Hauptlichtintensität (siehe letzter Stab der Tabelle 14).

b) Hauptlichtintensität konstant, Hauptlichtzeit variiert.

§ 18. Weiter wurden Versuche angestellt, bei denen die Intensität des Hauptlichtes konstant war, seine Wirkungszeit aber variiert wurde. Zu den so erzielten verschiedenen Lichtmengen wurde jeweils die hellste Beschattungsintensität gesucht, die gerade noch Umkehr verursachte.

Übereinstimmend zeigt sich in allen Versuchen (Tabelle 15), daß mit einer Verlängerung der Wirkungszeit des Hauptlichtes eine Erhöhung der Intensität der Beschattungsschwelle einhergeht. In dem hier wiedergegebenen Versuch 67 z. B. wurde mit 312,5 MK zunächst 60'' lang belichtet und dann die Lampe sehr rasch zurückgeschoben. Bei dem mir dafür zur Verfügung stehenden Raum von 3 Metern, wodurch eine Abschwächung des Lichtes auf ungefähr 10 MK möglich war, konnte keine Beschattung erreicht werden, die dunkel genug war, um den Faden zur Umkehr zu reizen. Erst bei völliger Verdunklung trat die Vollreaktion ein. Nun wurde 120'' lang belichtet. Danach trat die Umkehr schon bei einer Abschwächung des Lichtes auf 47,7 MK ein. Bei weiterer Verlängerung der

Tabelle 15.

Ver- such Nr.	Hauptlicht			Beschattung			Quotient ¹
	Intensität MK	Zeit Sek.	Menge MKS	Intensität MK	Zeit Sek.	% vom Hauptlicht	
67	312,5	60''	18 750	0	180''		
	312,5	120''	37 500	47,7	180''	15,3	2,51
	312,5	300''	93 750	128	180''	40,9	2,34
	312,5	600''	187 500	200	180''	64,0	3,00
68	502,7	30''	1508,1	unter 0 ²	120''		
	502,7	60''	3016,2	46,2	120''	9,2	1,29
	502,7	120''	60 324	108,2	120''	21,6	1,10
	502,7	180''	90 486	162	120''	32,2	1,11
	502,7	300''	150 810	265	120''	52,7	1,13
	502,7	480''	241 296	316	120''	62,8	1,51
	502,7	600''	301 620	305	120''	60,6	1,96
69	1205	60''	72 300	unter 0	60''		
	1205	120''	144 600	285	60''	23,6	0,42
	1205	180''	216 900	432	60''	35,9	0,41
	1205	300''	433 800	685	60''	56,9	0,44
	1205	420''	506 100	567	60''	47,1	0,74
	1205	480''	578 400	841 ³	60''	60,9	0,57
70	400	60''	24 000	76	120''	19	0,78
	400	120''	48 000	147	120''	36,7	0,81
	400	360''	144 000	236	120''	59,0	1,52
71	312	60''	18 750	unter 8,6	120''	unter 27,5	6,97
	312	120''	37 500	95,5	120''	30,5	1,25
	312	180''	56 200	102,0	120''	32,6	1,76
	312	360''	112 400	102,0	120''	32,6	3,52
	312	600''	187 500	109,7	120''	34,5	5,47

Wirkungszeit des Lichtes auf 600'' konnte die Intensitätsschwelle der Beschattung auf 200 MK gesteigert werden. Während bei 120'' Hauptlicht die Beschattungsintensität 15,3% der Intensität des Hauptlichtes nicht überschreiten durfte, konnte sie bei 600'' 64% betragen. Ganz das Gleiche ergibt sich aus allen übrigen Versuchen.

Je länger das Hauptlicht wirkt, desto höher kann die Intensität des Beschattungslichtes sein, welches gerade noch Umkehr hervorruft.

Es stehen also die Hauptlichtzeit, bzw. die in dieser Zeit zugeführte Lichtmenge, und die Intensität der Beschattung in

¹) Verhältnis der Hauptlichtzeit zur Beschattungsintensität.

²) „unter 0“ bedeutend, daß selbst völlige Verdunkelung nicht ausreichend war, um die Umkehr herbeizuführen.

³) Autonom?

Beziehung zueinander. Dieses Verhältnis läßt sich in verschiedener Weise zahlenmäßig ausdrücken, z. B. dadurch, daß man die Hauptlichtzeit durch die Beschattungsintensität dividiert. Man erhält dann einen Quotienten, der in der letzten Vertikalreihe der Tabelle wiedergegeben ist. Betrachten wir zunächst einmal die fettgedruckten Zahlen, so finden wir bei einer Reihe von Fällen innerhalb gewisser Grenzen nahezu übereinstimmende Werte für diesen Quotienten. So schwankt in Versuch 68 der Quotient zwischen 60000 und 150000 MKS Hauptlicht um 1,1. Auch in anderen Versuchen kehrt eine solche Übereinstimmung wieder, z. B. in Versuch 69 zwischen 120'' und 300'' Hauptlicht.

Erzeugt man also verschiedene Hauptlichtmengen durch verschiedene Einwirkungsdauer der gleichen Intensität, so scheint das Verhältnis zwischen diesen Hauptlichtzeiten und den gerade noch zur Umkehrreaktion genügenden Beschattungsintensitäten innerhalb gewisser Grenzen fast konstant zu sein. Tatsächlich ist aber auch innerhalb dieses kleinen Gebietes die Konstanz nicht vollkommen, sondern der Quotient scheint ganz allmählich zuzunehmen, das heißt, bei längerer Wirkungszeit des Hauptlichtes nimmt die Unterschiedsempfindlichkeit der Hormogonien ab¹.

Das ist ein Ergebnis, das nach den Resultaten der Versuche in § 9, bei denen die Dunkelzeitschwelle zu verschiedenen Hauptlichtzeiten bestimmt wurde, und wo ebenfalls mit zunehmender Zeit eine Empfindlichkeitsabnahme festgestellt wurde, zu erwarten ist. Dort war allerdings die Veränderung der Empfindlichkeit nicht unwesentlich stärker. Da aber dort ein anderes Maß zur Schwellenbestimmung benutzt wurde, nämlich die Dunkelzeitschwelle, während hier die Übergangsschwelle gesucht wird, so sind die Versuche nicht direkt miteinander vergleichbar. Auffallend ist bei den Versuchen, daß die Änderung des Quotienten bei den kürzesten und bei den eine gewisse Grenze nach oben überschreitenden Werten sehr viel extremer ist als innerhalb eines gewissen mittleren Gebietes.

Das ist jedoch ganz leicht erklärlich. Würde z. B. in Versuch 70 die Steigerung der Intensität der Beschattungsschwelle

¹) Deutlicher, als das hier ersichtlich ist, geht der allmähliche Anstieg aus weiteren Versuchen hervor, die wegen Raummangels nicht mitgeteilt werden können.

mit der der Hauptlichtzeit ungefähr gleichen Schritt halten (wie zwischen 60'' und 120''), so müßte bei der Belichtungszeit von 360'' die Intensität der Beschattung fast dreimal so hoch sein als bei 120'' Hauptlichtzeit. Da sie bei 120'' 147 MK betrug, würde sie also jetzt nahezu 441 MK groß sein — das ist aber eine Intensität, die höher ist als die des Hauptlichtes, die bei dem vorliegenden Versuch 400 MK stark war. Nun kann selbstverständlich der Faden eine Intensitätserhöhung nicht als Beschattung empfinden. Er braucht als Umkehrreiz ein gewisses absteigendes Lichtgefälle. In unserem Fall war mit einer Abschwächung der Beschattungsintensität auf 236 MK die Grenze erreicht, oberhalb welcher der Faden die Beschattung nicht mehr als Reiz zur Umkehr empfand. Der Abstand zwischen der Intensität des Hauptlichtes und der Beschattung mußte also mindestens 59% betragen, um als Umkehrreiz zu wirken. Ob dieser Abstand auch bei noch längerer Ausdehnung des Hauptlichtes konstant bleibt, oder ob er sich bei weiterer Ausdehnung der Belichtungszeit noch etwas weiter erhöhen kann, geht aus dem Versuch nicht hervor, weil längere Hauptlichtzeiten fehlen. Es scheint aber die Intensitätsgrenze eine absolute zu sein, die auch durch weitere Verlängerung des Hauptlichtes nicht gesteigert werden kann. Für diese Annahme sprechen Versuch 68 und 71. In Versuch 68 wäre bei regelmäßigem Anstieg der Intensitäten der Beschattungsschwelle im gleichen Tempo wie zwischen 120'' und 300'' zu erwarten, daß bei 480'' Hauptlicht der Faden noch bei einer Lichtabschwächung auf ungefähr 400 MK umgekehrt wäre. Der Abstand zwischen dem Hauptlicht (502,7 MK) und dieser Intensität ist aber gemäß dem experimentellen Ergebnis zu gering, um zur Umkehr zu reizen, erst bei 316 MK trat die Reaktion ein (= 62,8% der Hauptlichtintensität). Als nun die Wirkungszeit des Hauptlichtes weiter verlängert wurde auf 600'', wurde die Beschattungsschwelle bei 305 MK (= 60,6%) gefunden. Es war also trotz der Verlängerung der Hauptlichtzeit eine etwas stärkere¹ Kon-

¹) Die Senkung der Schwelle kommt einfach durch eine „autonome“ Stimmungsänderung zustande. Als nämlich nun die Schwelle für 480'' Hauptlicht nachgeprüft wurde, war auch sie um einen entsprechenden Betrag heruntergegangen.

trastwirkung nötig als bei der kürzeren Zeit. Die Schwellenintensität geht also bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit nicht mehr in die Höhe. In Versuch 71 war es ebenso; bei 180'', 360'' und 600'' Hauptlicht war die Beschattungsintensität ungefähr gleich. Bei 600'' war sie zwar etwas gestiegen, doch ist das wohl zufällig.

Die Empfindlichkeit der Fäden ist sehr verschieden groß. In Versuch 71 z. B. darf die Beschattungsintensität, wenn Umkehr erfolgen soll, nicht mehr als 32—35% der Hauptlichtintensität, in Versuch 67 (bei gleicher Intensität des Hauptlichtes) dagegen 64% derselben sein. Auf diesen Unterschieden in der Empfindlichkeit beruht es, ob die annähernde Konstanz des Verhältnisses $\frac{\text{Hauptlichtzeit}}{\text{Beschattungsintensität}}$ über ein breiteres oder ein engeres Zeitgebiet verteilt ist. Da mit zunehmender Hauptlichtzeit die Beschattungsintensität ansteigt, so muß natürlich bei relativ unempfindlichen Fäden dieses Gebiet nach oben bald zu Ende sein, da die Empfindlichkeit eines solchen Fadens nicht genügt, um die hohe Beschattungsintensität noch als Reiz zur Umkehr zu empfinden.

Ebenso leicht ist die Abweichung des Quotienten bei den kurzen Hauptlichtzeiten, bei denen er, wie wir sehen, größer wird, zu erklären. Es sind bei kurzen Lichtzeiten die Schwellenintensitäten der Beschattung relativ niedriger, weil die kurzen Lichtzeiten »unterschwellig« sind. In Versuch 68 z. B. findet bei 30'' Hauptlicht überhaupt keine Vollreaktion statt, auch nicht bei völliger Verdunklung. Bei 60'' hingegen ist die Erregung schon genügend groß, daß der Faden auch schon durch einen geringeren Kontrast als durch völlige Verdunklung zur Umkehr veranlaßt wird. Jedoch darf die Beschattungsintensität nicht mehr als 9,2% der Hauptlichtintensität betragen, so daß der Quotient im Vergleich mit den späteren zu groß ausfällt. Bei 120'' Hauptlicht ist dagegen die Schwelle überschritten, von der ab eine Verlängerung des Hauptlichtes keine Steigerung der Empfindlichkeit des Fadens mehr hervorruft. Jetzt bleibt der Quotient bei jeder Verlängerung der Beleuchtungszeit konstant¹.

¹) Was hier für die Beschattungsintensitätsschwelle gesagt ist, das gilt auch für die Dunkelzeitschwelle. Genau so wie hier bei kurzen Hauptlichtzeiten eine

Bei manchen Fäden ist diese Schwelle schon bei relativ kurzen Belichtungszeiten erreicht (Versuch 70 = 60''), bei anderen erst später (Versuch 71 = 120'').

Wenn nun bei einem Faden diese Schwelle relativ hoch liegt, und andererseits die Kontrastempfindlichkeit relativ gering ist, so daß also schon bei kurzen Hauptlichtzeiten der höchstmögliche Beschattungsintensitätswert erreicht wird, dann kann es vorkommen, daß diese beiden Schwellen von oben und von unten so nahe zusammenliegen, daß das Gebiet mit der annähernden Konstanz des Quotienten überhaupt nicht erkennbar wird.

Versuch 71 ist ein Beispiel dafür. Der Quotient fällt von 60'' bis 120'', die Belichtungszeit ist also noch unerschwellig, denn die zugeführte Lichtmenge reicht noch nicht aus, um den Faden in die nötige Erregungshöhe zu versetzen, in der er die feinste Kontrastempfindlichkeit besitzt. Bei 180'' ist dagegen schon eine Verlängerung des Lichtes wirkungslos, weil nun der absolute Beschattungswert nicht noch weiter gesteigert werden kann, da sonst der Abstand zwischen Hauptlichtintensität und Intensität der Beschattung zu gering ist, um als Kontrast zur Umkehr zu wirken. Das Gebiet, in dem die Empfindlichkeit annähernd konstant ist, ist also zu klein, als daß es bei den Stichproben von 60'' zu 60'' zu ermitteln gewesen wäre.

c) Hauptlichtintensität und Hauptlichtzeit variiert.

§ 19. Schließlich wurden auch Versuche gemacht, bei denen (ähnlich wie in § 12) mit konstanten Hauptlichtmengen gearbeitet wurde, wobei die Lichtmenge durch verschiedene Intensitäten bei entsprechender Wirkungszeit erzeugt wurde. Sie führten zu einer vollen Bestätigung des in den beiden vorstehenden Versuchsgruppen mitgeteilten. Da sich im übrigen nichts wesentlich Neues ergab, soll auf eine Darstellung, wie sie bei den anderen Versuchsgruppen stattfand, verzichtet werden. unverhältnismäßig starke Beschattung nötig ist, ist auch bei den Versuchen, in denen die Dunkelzeitschwelle gesucht wird, zuweilen bei kurzen Belichtungszeiten eine relativ sehr lange Verdunklungszeit nötig, so daß das Produkt aus Hellzeit \times Dunkelzeit entgegen der Regel mit abnehmender Lichtzeit größer wird statt kleiner. So in den Versuchen 15, 16, 17, 21 des § 9. In ganz entsprechender Weise erklärt sich die abnorm lange Dunkelzeit in Versuch 24 des § 10. Dort ist ebenfalls die Belichtungszeit bei der angewandten niedrigen Intensität unerschwellig.

IV. Summierung und Abklingen der Erregung.

a) Summierung unterschwelliger Reize.

§ 20. In allen bisher geschilderten Versuchen war zwischen zwei Reizungen das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall eingeschaltet, um dem Faden für die nächste Reizung immer wieder gleiche Vorbedingungen zu schaffen. Unterläßt man diese Einschaltung, so bekommt man keine so scharfen Schwellenwerte wie die bisher geschilderten. Der folgende Versuch (72) wurde z. B. ohne dieses Intervall ausgeführt. Es schloß sich also an jede dem Hauptlicht folgende Verdunkelung sofort wieder ein neues Hauptlicht an. Die Verdunkelung dauerte stets 60". Die Tabelle 16 zeigt, daß in Versuch 72 bei 20" und 30" Hauptlicht die Umkehrreaktion unterblieb. Als nun mit 40" Hauptlicht belichtet wurde, trat zunächst ebenfalls keine Umkehr ein. Die Reizung wurde wiederholt — dieses Mal fand Umkehr statt. Ich wiederholte die Belichtung mit 40" nochmals — jetzt blieb die Reaktion wieder aus. Bei der nächsten Reizung war sie aber wieder da, und so ging es fort. Es war ein absolut regelmäßiger Rhythmus von Nichtumkehr und Umkehr vorhanden. Der blieb auch erhalten, als die Belichtungszeit verlängert wurde, erst bei 80" und mehr Belichtungszeit trat bei jeder Reizung Umkehr ein.

Tabelle 16.

Verdunklungszeit 60"		Verdunklungszeit 60"	
Hauptlicht 400 MK	Umkehr	Hauptlicht 400 MK	Umkehr
20"	nein	60"	nein
20"	nein	60"	ja
30"	nein	60"	nein
30"	nein	60"	ja
40"	nein	70"	nein
40"	ja	70"	ja
40"	nein	70"	nein
40"	ja	70"	ja
40"	nein	80"	ja
40"	ja	80"	ja
50"	nein	80"	ja
50"	ja	80"	ja
50"	nein	90"	ja
50"	ja	90"	ja

In anderen Fällen war das Gebiet der abwechselnd negativen und positiven Reaktion enger begrenzt, die Regelmäßigkeit war auch nicht immer ganz so ausgeprägt — an der Existenz des Phänomens im weitesten Umfange kann deshalb aber nicht gezweifelt werden. In meinen Protokollen finden sich viele Dutzende von Versuchen aufgezeichnet, die die gleiche Erscheinung zeigen.

Die Erklärung für diese abwechselnd negative und positive Reaktion ist recht einfach. Sie kommt daher, daß bei der ersten Reizung die Belichtung noch nicht ausreicht, um in der Pflanze die erforderliche Erregungshöhe, die zur Umkehr nötig ist, zu erzeugen. Die durch die Reizung hervorgerufene Erregung klingt aber nicht so rasch ab, daß bei der nachfolgenden Reizung nicht noch etwas von ihr vorhanden ist, so daß sie zusammen mit dieser nun den Schwellenwert erreicht. In der nun einsetzenden positiven Reaktion kommt es zu einer Auslösung der angesammelten Erregung, und dadurch gerät die Pflanze wieder in einen erregungsarmen Zustand. Die durch die nächste Belichtung hervorgerufene Erregung ist daher wieder nicht groß genug, um Umkehr zu veranlassen, erst bei der übernächsten ist dieses Stadium wieder erreicht.

Daß es sich hier um eine Summation unterschwelliger Reize handelt, kann man in einfacher Weise zeigen, wenn man zwischen je zwei Reizungen eine oberschwellige einsetzt. In einem bestimmten Versuch (73) waren 40'' Hauptlicht unterschwellig (negative Reaktion). Bei 50'' und 60'' Hauptlicht war die negativ-positiv Periode vorhanden, 70'' waren oberschwellig. Nun wurde zwischen je zwei Reizungen das Intervall 2' Belichtung, 2' Dunkelzeit eingeschaltet. Bei 40'' Hauptlicht machte das auf den Erfolg der Reaktion nichts aus. Auch die erste Reizung mit 50'' Hauptlicht gab genau wie ohne Einschaltung des Intervalles negatives Resultat. Bei der zweiten Reizung mit 50'' war das Ergebnis aber anders. Ohne Intervall beobachteten wir durch Summation jetzt Umkehrreaktion. Bei der Einschaltung des Intervalles jedoch kommt die durch die erste Reizung entstandene Erregung nicht der zweiten Reizung zugute, sondern geht in der eingeschalteten Intervall-Reizung mit auf. Der Faden verfügt daher bei der

zweiten 50" Reizung durchaus nicht über eine größere Erregung als bei der ersten. Die Umkehr unterbleibt daher. Genau so ist es bei den Reizungen mit 60" Hauptlicht. Bei 70" Hauptlicht, wo auch ohne Einschaltung des oberschweligen Intervalls stets Umkehr stattfand, blieb das Ergebnis auch nach seiner Einschaltung unverändert. Die abwechselnd negativ-positive Reaktion unterbleibt also nach Einschaltung des Intervalls vollständig, und die Umkehr tritt erst von den oberschweligen Reizungen ab, dann aber sofort regelmäßig auf¹.

Man erhält also erst durch die Einschaltung des oberschweligen Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls die scharfen Übergänge von Reizgebieten ohne Umkehr zu solchen mit Umkehr. Ohne eine solche Einschaltung findet während einer längeren Übergangszone durch Summation unterschwelliger Reize abwechselnd negative und positive Reaktion statt.

Das ist einer der Gründe, weshalb bei allen Versuchen das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall eingeschaltet werden muß.

Auffallend ist bei diesen Versuchen, daß der Absatz von dem Gebiet völlig negativ verlaufender Reizungen zu dem mit abwechselnd negativen und positiven Reaktionen ein so scharfer ist. Man möchte vermuten, daß zwischen den beiden Gruppen Übergänge beständen in der Form, daß bei einer Belichtung von etwas kürzerer Dauer als diejenige, welche die nein—ja Periode auslöst, nicht gleich ein Gebiet folgt, in dem überhaupt keine Summierung mehr eintritt, sondern in dem durch Summation von mehreren unterschweligen Reizen doch noch eine positive Reaktion zustande käme. Bei der weitaus größten Zahl von Versuchen war das aber nicht der Fall; ich

¹) Solche Ergebnisse erhält man natürlich nicht nur bei Reizung mit Dunkelheit, sondern auch mit Beschattung. So wurde z. B. in einem Versuch, bei dem das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall angewendet wurde, gefunden, daß eine Abschwächung des Lichtes auf 30,3% (416 MK bei 1372 MK Hauptlicht) noch als Umkehrreiz wirkte, stärkeres Licht aber nicht mehr. Nun wurde das Grundlicht-Dunkelheit-Intervall weggelassen — sofort stellte sich auch bei geringerer Abschwächung noch positive Reaktion ein — allerdings abwechselnd mit negativer. Erst bei 41,7% des Hauptlichts (57 MK) wurde dauernd keine Umkehr mehr beobachtet, im Gebiete dazwischen kam durch Summation abwechselnd Nichtumkehr und Umkehr zustande.

habe aber doch ein paar Beobachtungen gemacht, die in diesem Sinne zu deuten sind.

So wurde in einem bestimmten Versuch (74) der Faden einem Belichtungswechsel von 60'' Hauptlicht und 90'' Dunkelzeit ausgesetzt. Es wurde immer wieder mit dem gleichen Wechsel gereizt, im ganzen 24mal. Es ergab sich, daß der Faden immer während drei Reizungen nicht umdrehte, bei der vierten war der Erfolg jedoch stets positiv, so ging es während sämtlichen 24 Reizungen.

Daß diese Fälle, in denen der Effekt von mehr als zwei unterschwelligem Reizen summiert wird, so selten sind, darf man wohl damit erklären, daß das Abklingen der Erregungen in der Regel ziemlich rasch vonstatten geht. Gerade dieses rasche Abklingen ist für die vorliegenden Untersuchungen von Wichtigkeit, weil dadurch die relativ rasch aufeinanderfolgende Wiederholung von Reizungen am selben Individuum möglich ist, ohne Störungen durch die vorausgegangenen Reizungen. An sich ist ja eine Summation unterschwelliger Reize durchaus nichts Seltenes, sie würde daher auch kaum eine so breite Erwähnung verdienen, wie das hier geschehen ist, wenn sich daraus nicht gewisse theoretische Schlüsse ziehen ließen, auf die jedoch erst im allgemeinen Teile der Arbeit eingegangen werden kann.

b) Abklingen der Erregung.

§ 21. Wie man aus der mangelhaften Summierung unterschwelliger Reize auf das rasche Abklingen der Erregung schließen kann, so kann man den gleichen Schluß aus einer anderen Gruppe von Versuchen ziehen.

Wie in Versuch 94—99 (§ 30) näher gezeigt werden soll, gibt es Fäden, bei denen der Eintritt der Reaktion durch Dunkelheit sehr stark verzögert werden kann. Ist bei einem solchen Faden die Verdunkelungszeit kurz, so tritt die Reaktion früh ein, ist sie aber lang, so erfolgt sie sehr viel später. Der Leser möge das hier einstweilen als Tatsache hinnehmen. — An einem solchen Faden wurde folgender Versuch gemacht (75). Er wurde unter Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheits-Intervalles bei jeder Reizung 120'' belichtet (771 MK). Schon bei 15'' Verdunkelung trat Umkehr ein. Nun wurde die

Dunkelzeit verlängert. Bei 30'' war die Reaktion ebenfalls positiv, auch bei 60'' usw. bis 6 Minuten. Oberhalb 6' wurde die Reaktion gänzlich unregelmäßig. Es wurden mit 6', 7', 8', 10', 12', 14' Verdunkelung je 3 Reizungen ausgeführt, im ganzen also 18. Bei diesen Verdunkelungen, die ja doch ganz sicher überschwellig waren, trat 10mal Umkehr, 8mal keine ein. Und zwar war der Erfolg bzw. Nichterfolg ganz regellos verteilt.

Das erklärt sich nun offenbar so, daß während einer Verdunkelungszeit von 6 oder mehr Minuten die Erregung, welche durch den plötzlichen Übergang vom Licht zur Dunkelheit induziert ist, so weit abgeklungen ist, daß sie bei Wiederbeginn der Bewegung keinen Einfluß auf die Richtung mehr ausübt. Irgendeine innere »Direktive«, wenn ich mich einmal kurz so ausdrücken darf, in welcher Richtung sich der Faden bewegen soll, ist nicht mehr vorhanden. Der Faden verhält sich in bezug auf die Richtung gewissermaßen neutral. Es bleibt daher dem »Zufall« anheimgestellt, ob die Bewegung in alter Richtung oder in umgekehrter wieder beginnt. In der Tat sind ja bei längeren Verdunkelungszeiten als 6' ungefähr 50% der Reaktionen positiv und 50% negativ.

V. Der Verlauf der Reaktion.

A. Die verschiedenen Reaktionsphasen.

§ 22. Es wurde bisher bei der Besprechung des Reizerfolges immer nur von einer Umkehr der Hormogonien oder ihrem Unterbleiben gesprochen, und es wurde ein Reiz als überschwellig bezeichnet, wenn er die Umkehr auslöste, als unterschwellig, wenn er das nicht tat.

Tatsächlich ist die Umkehr aber nicht die einzige Art, in der ein Hormogonium auf Beschattung reagiert, sondern wie ich schon früher (III) geschildert habe, gehen der Umkehr noch einige Reaktionsphasen voraus. Je nach der Intensität der Reizung bzw. der Erregungsstärke, in der der Faden sich befindet, kommt es entweder wirklich zum größten Ausmaß der Reaktion, nämlich der Umkehr, oder die Reaktion findet ihr Ende schon auf einer der früheren Etappen.

Dafür ist folgender Versuch (76) ein Beispiel. Wurde der Faden 10'' belichtet, so fand bei nachträglicher Beschattung,

die bei allen Reizungen dieses Versuchs von gleicher Größe und Dauer war, überhaupt keine sichtbare Veränderung in der Bewegung statt. Bei 20'' Belichtung war schon eine Verlangsamung der Bewegung zu erkennen, sie dauerte aber nur ganz kurze Zeit. Bei 30'' Belichtung hatte die Stimmung des Fadens schon eine solche Höhe erreicht, daß er bei Beschattung seine Bewegung kurze Zeit einstellte, dann aber in alter Richtung wieder weiter kroch. Das gleiche geschah bei 40'', 50'' und 60'' Belichtung. Bei 70'' und mehr dagegen trat nach der Ruhe Rückwärtsbewegung ein.

Die Reaktion verläuft also in folgenden äußerlich sichtbaren Phasen:

1. Verlangsamung der Bewegung,
2. Stillstand der Bewegung,
3. Wiederbeginn der Bewegung,
und zwar entweder
 - a) in alter Richtung, oder
 - b) in umgekehrter Richtung.

Je nach der Intensität der Reizung (bzw. der Höhe der Stimmung)¹ werden alle Phasen oder nur ein Teil davon durchlaufen.

Die Einzelheiten der Reaktion ließen sich außer bei Beschattung auch sehr gut in blauem Licht beobachten. Blaues Licht wirkt bei plötzlicher Anwendung auf Cyanophyceen wie Dunkelheit².

B. Die Reaktionszeit.

§ 23. Wenn man als Reaktionszeit diejenige Zeit bezeichnet, die verstreicht vom Augenblick des Reizungsbeginns an bis

¹) Um hier nicht falsche Vorstellungen zu erwecken, sei noch einmal darauf hingewiesen, daß der tatsächliche Reiz ja im vorliegenden Fall — und auch bei den nächsten Versuchsgruppen — immer gleich blieb. Verändert wurde nur die Hauptlichtzeit. Wird sie länger, so kommt der Faden aber in eine Stimmung, in der er auf den Reiz stärker reagiert, so daß es für den Effekt — wenigstens für unseren Gesichtskreis — gleichgültig ist, ob der Reiz selbst gesteigert wird, oder die reizempfindliche Stimmung.

²) Sie schließen sich in dieser Beziehung also den Tieren und den Purpurbakterien an und stehen im Gegensatz zu den grünen Flagellaten, Algenschwärmern und höheren Pflanzen (vgl. Pieper, Hess, Buder IIa, Cohn, Engelmann I, Oltmanns IV, Blaauw I, Jost III).

zum ersten Sichtbarwerden der Reaktion, so müßte man in den vorliegenden Versuchen die Zeit messen, die zwischen dem Eintritt der Beschattung (oder des blauen Lichtes) und dem Anfang der Verlangsamung der Bewegung der Hormogonien liegt. Das ist nun aber ein Zeitpunkt, der schwer genau festzustellen ist, da der Übergang von der normalen Bewegung zur verlangsamten experimentell schwer zu ermitteln ist. Man wird meistens diese Abnahme der Geschwindigkeit erst bemerken können, wenn die Bewegung schon relativ stark verlangsamt ist. Auch der Beginn der zweiten Reaktionsphase, des Stillstandes, ist oft nicht exakt zu erkennen. Dagegen läßt sich der Wiederbeginn der Bewegung meist ganz genau feststellen, da er scharf einsetzt, zuweilen direkt mit einem deutlichen Ruck¹. Diesen Augenblick habe ich in meinen Versuchen gewählt, um einen Einblick in den zeitlichen Verlauf der Reaktion zu gewinnen.

Es ist mir völlig bewußt, daß die eigentliche, theoretische Reaktionszeit kürzer ist als diese Zeit. Trotzdem gewährt aber auch diese experimentelle Reaktionszeit gewisse Einblicke in den zeitlichen Verlauf der Reaktion. Wenn in Zukunft in dieser Arbeit der Begriff Reaktionszeit ohne besonderen Kommentar gebraucht ist, dann ist damit immer die Zeit gemeint, welche verstreicht vom Beginn der Beschattung bis zum Augenblick des Wiederbeginns der Bewegung.

Um einen ungefähren Begriff von den in Betracht kommenden Zeitgrößen zu geben, seien hier einige Zahlen aus Versuch 77 wiedergegeben. Der Versuchsfaden war einem Hauptlicht von 300 MK 2' lang ausgesetzt und wurde dann dadurch gereizt, daß er plötzlich durch eine Intensität von 22 MK beschattet wurde. Die Verlangsamung wurde schon nach 9—12'' beobachtet, ohne daß absolute Sicherheit bestand, ob sie wirklich erst in diesem Augenblick einsetzte. Der Beginn der Reaktion war also schon nach ungefähr 10'' zu konstatieren. Die theoretische Reaktionszeit ist also für diesen Spezialfall kürzer als 10''. Etwa 14—16'' nach dem Beginn der Reizung kam der

¹) Es gibt allerdings auch Fäden, bei denen der Wiederbeginn der Bewegung ganz allmählich, und solche, bei denen er durch stoßweises Hin- und Herzucken geschieht. Bei beiden ist die Feststellung des genauen Zeitpunktes sehr schwer.

Faden zur Ruhe, welche relativ lang währte und nach 59—65'' zu Ende war.

Die Zahlen verschieben sich bei Veränderung der Reiz- anlässe bis zu einem gewissen Grade, stets ist aber zu beobachten, daß der Beginn der ersten und zweiten Phase der Reaktion nach relativ kurzer Zeit erfolgt. Die zweite Reaktionsphase hält meistens bedeutend länger an, so daß die dritte Phase, der Wiederbeginn der Bewegung, erst nach verhältnismäßig langer Zeit eintritt.

1. Einfluß der Wirkungszeit des Hauptlichts auf die Reaktionszeit.

a) Reize, die nicht zur Umkehr führen.

§ 24. Ebenso wie in Versuch 76 je nach der Dauer der Hauptbeleuchtung verschiedene Phasen des Reaktionsausmaßes erreicht wurden, waren auch die Reaktionszeiten für den Wiederbeginn der Bewegung verschieden, wenn die Hauptlichtzeit variiert wurde. — In Versuch 78 wurde die Reaktionszeit in blauem Licht beobachtet, das nach 120'' durch das Hauptlicht ersetzt wurde. Dessen Wirkungszeit wurde variiert von 5'' bis 60''. Umkehrreaktionen wurden bei diesen Zeiten nicht erreicht. Mit jeder Lichtdauer wurden jedesmal 10 Reizungen ausgeführt. (Alle Beobachtungen wurden, wie stets, am selben Hormogonium gemacht.)

Bei 5'' und 10'' Hauptlicht kam es nicht zum Stillstand der Bewegung. Bei 15'' Hauptlicht trat jedoch Ruhe ein, die 28'' nach Einschaltung des blauen Lichtes durch erneute Bewegung abgelöst wurde. Bei der nächsten Reizung begann die Wiederbewegung schon nach 20'', dann nach 29'' usw., wie aus der Tabelle 17 ersichtlich ist. Man sieht, daß die Reaktionszeit nicht bei jeder Reizung gleich lang ist, sondern daß sie gewissen Schwankungen unterliegt, die jedoch unregelmäßig verlaufen und deren Ursache nicht weiter nachgegangen wurde.

Als Mittelwert aus den 10 Beobachtungen ergab sich für die Hauptlichtzeit 15'' eine Reaktionszeit von 25,2''. Bei 30'' und 60'' Hauptlicht war sie deutlich verlängert, nämlich bei

30'' = 39,9'', bei 60'' = 59,4''. Wiederholungen des Versuchs gaben stets das gleiche Resultat.

Mit steigender Hauptlichtdauer wird also bei Reizen, die nicht zur Umkehr führen, die Reaktionszeit länger.

Tabelle 17.
Versuch 78.

Hauptlicht 100 MK	Hauptlichtzeit		
	15''	30''	60''
Reaktionszeit	28''	45''	63''
	20''	39''	61''
	29''	36''	59''
	23''	34''	52''
	27''	45''	62''
	21''	45''	59''
	24''	31''	65''
	27''	48''	56''
	25''	32''	59''
	28''	44''	56''
Mittel	25,2''	39,9''	59,4''

b) Reize, welche Umkehr auslösen.

§ 25. In § 20 ist näher gezeigt worden, daß unter bestimmten Verhältnissen eine Summierung unterschwelliger Erregungen in Form einer »negativ-positiv«-Periode stattfindet. In Versuch 79 sind in einem solchen Falle die Reaktionszeiten beobachtet worden¹. Der Faden wurde abwechselnd mit 60'' Hauptlicht (400 MK) und 120'' blauem Licht beleuchtet. Er reagierte mit Ausnahme einer Unregelmäßigkeit bei Reizung 19 absolut gleichmäßig abwechselnd negativ und positiv. Die Reaktionszeit beim Ausbleiben der Umkehr ist für Nostoc-Verhältnisse auffallend gleichmäßig, ihr Mittel ist 65,9''. Bei der Umkehr ist die Reaktionszeit viel größeren Schwankungen unterworfen, sie ist aber doch in fast jedem Einzelfalle länger als die längste überhaupt bei der negativen Reaktion beobachtete Zeit. Wenn auch die außerordentlich langen Reaktionszeiten bei der Reizung 2 und 10 vielleicht auf Zufälligkeiten beruhen, so ist doch aus den übrigen Zahlen einwandfrei zu

¹) Dieser Versuch (und auch die folgenden) mußte also ohne Einschaltung des Grundlicht-Dunkelheit-Intervalls gemacht werden.

entnehmen, daß die Reaktionszeit bei Eintritt der Umkehr länger ist als bei ihrem Ausbleiben. Der Mittelwert der Reaktionszeit bei positiver Reaktion ist 76,4'', bei negativer 65,9''.

Ein entsprechendes Resultat ergaben weitere Versuche, von denen hier noch 3 (Versuch 80—82) in Form der Mittelwerte angeführt sind (Tabelle 18).

Tabelle 18.

Versuch Nr.	Reizung Nr.	Reaktionszeit	
		—	+
79	1	61''	
	2		90''
	3	65''	
	4		74''
	5	66''	
	6		80''
	7	66''	
	8		69''
	9	66''	
	10		105''
	11	66''	
	12		67''
	13	67''	
	14		69''
	15	67''	
	16		75''
	17	66''	
	18		80''
	19		68''
	20	67''	
	21		72''
	22	68''	
	23		70''
	24	66''	
	25		74''
	Mittel	65,9''	76,4''
80	„	55,4''	71,2''
81	„	38,2''	44,4''
82	„	63,4''	73,6''

Es ergibt sich, daß bei wiederholter Reizung von gleicher Stärke und Dauer die negative Reaktion eine kürzere Reaktionszeit hat als die durch Erregungssummutation entstandene positive Reaktion (Umkehr).

§ 26. Es galt nun zu ermitteln, wie sich die Reaktionszeit bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit verhält. In Versuch 83 wurden zunächst bei kurzen Hauptlichtzeiten die gleichen Beobachtungen wie die eben besprochenen gemacht. Die Reak-

tionszeit bei Ausbleiben der Umkehr war im Mittel 57,4'', bei Eintritt derselben 63,4'' (Hauptlichtzeit 45''). Nun wurde länger (60'') belichtet. Jetzt trat bei jeder Reizung Umkehr ein, die Reaktionszeit war 52,4''. Sie war also trotz verlängerter Hauptlichtzeit nicht verlängert, sondern war kürzer als bei 45'' Hauptlicht, und zwar bedingte eine Hauptlichtzeitverlängerung um

Tabelle 19.

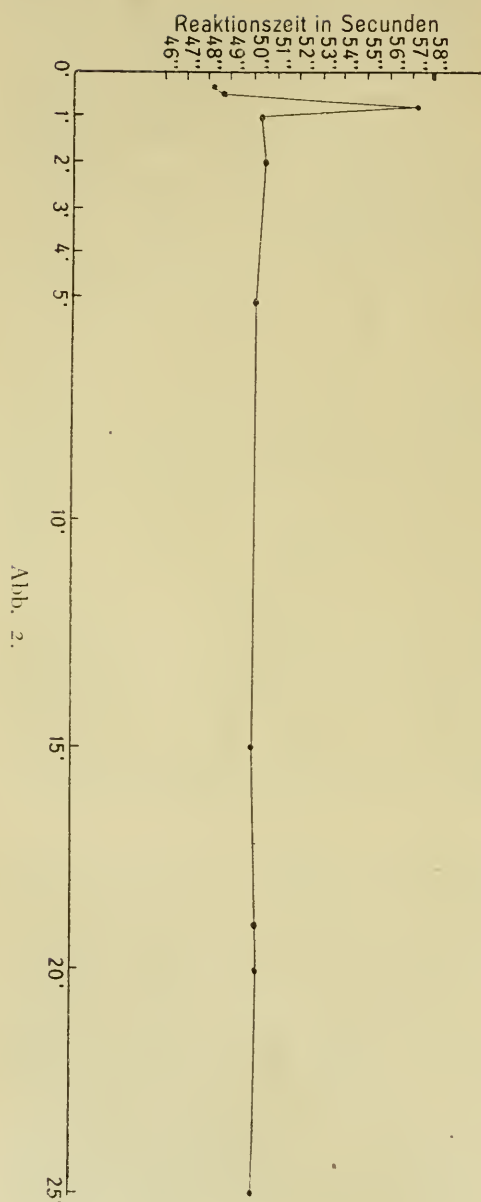
Versuch Nr.	Hauptlichtzeit								
	30''	45''	60''	2'	3'	4'	5'	10'	20'
83	-145''	-57,4'' +63,4''	+52,4''	+52,2''			+53,0''	+52,2''	+52''
84			+70''	+62,8''		+61''			
85	-35''		+66,6''	+49,6''					
86			+72,5''	+68,7''		+72,3''		+68,3''	
87	-49,5''		+61,1''	+54,6''	+52''	+52''	+53''		
88			-66,4'' +76,6''	+71,6''				+71,7''	
89			-68,0'' +74,5''	+67,3''		+66,8''			
90	-43,8''	+57,2''	+50,2''	+50,2''			+50,1''		+50,5''

Reaktionszeit

nur 15'' eine Verkürzung der Reaktionszeit um 11''. Bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit auf 2' war keine wesentliche Änderung in der Reaktionszeit zu konstatieren, ebensowenig bei 5', 10' und 20' Hauptlicht. In der vorstehenden Tabelle ist noch eine Anzahl weiterer Versuche mit gleichem Ergebnis angeführt.

Aus den mitgeteilten Zahlen ergibt sich, daß die Verlängerung der Reaktionszeit, die man bei unterschwelligen (in bezug auf die Umkehr!) Reizungen beobachtet, wenn die Einwirkungszeit des Hauptlichtes verlängert wird, nur bis in die Gegend der Umkehrschwelle anhält. Dann tritt bei Zunahme der Belichtungszeit keine weitere Verlängerung, sondern im Gegenteil eine Verkürzung der Reaktionszeit ein. Bei Zunahme der Hauptlichtzeit oberhalb der Umkehrschwelle wird die Reaktionszeit also im entgegengesetzten Sinne verändert, wie unterhalb der Schwelle.

1) + vor der Reaktionszeit bedeutet, daß bei den Reizungen Umkehr erfolgte, —, daß sie unterblieb.



Die Verkürzung der Reaktionszeit ist jedoch bald beendet. Sie erreicht relativ frühzeitig ihren Minimalwert, so daß sie bei weiterer Verlängerung der Hauptlichtzeit konstant bleibt.

Bei graphischer Darstellung ergibt sich für den Verlauf der Reaktionszeit eine Kurve wie in Fig. 2. Sie steigt bei unter-schwelliger Belichtung an, kulminiert im Schwellenwert, sinkt etwas und wird dann konstant. Die Kurve ist nach einem in Tabelle 19 nicht enthaltenen Versuch gezeichnet.

2. Beeinflussung der Reaktionszeit durch Belichtung während des Ablaufs der Reaktion.

a) Intensität des »Nachlichtes« gleich der des Hauptlichtes.

§ 27. Bei den bisher besprochenen Versuchen war die Wirkungs-dauer der Beschattung bzw. Verdunkelung immer so lang, daß die ganze Reaktion sich innerhalb dieser Zeit abspielte.

Es wurden nun Versuche gemacht, in denen die Dauer der Beschattung verkürzt wurde und zwar so stark, daß der Faden vor Ablauf der Reaktion schon wieder belichtet wurde. In Versuch 91 wurde der Faden stets 120'' lang einer Hauptlichtintensität von 400 MK ausgesetzt. Dann wurde die blaue Küvette¹ zwischengeschoben. Sie blieb zunächst 120'' stehen. Während dieser Beschattung wurde der Faden beobachtet. Er durchlief die bekannten Reaktionsphasen und kehrte nach 85'' um. Die Beobachtung wurde 10mal wiederholt und als mittlere Zeit 82,4'' berechnet. Das ist also die Umkehrreaktionszeit des Fadens. Nun wurde die Wirkungszeit des blauen Lichtes herabgesetzt auf 75'' und dann wieder mit 400 MK beleuchtet. Es konnte erwartet werden, daß der Faden dadurch nicht in seiner Reaktion beeinflußt würde, sondern daß er nach Ablauf der Reaktionszeit von 82,4'' sich wieder in Bewegung setzen würde. Er würde also nach Beseitigung des blauen Lichtes noch etwa 7'' liegen bleiben müssen. Das tat er aber nicht, sondern nach im Mittel 3'' setzte die Bewegung schon wieder ein. Die Reaktionszeit war also durch die Abkürzung der Beschattung kürzer geworden; von 82,4'' war sie gesunken auf 78,0''. Als

Tabelle 20.

Hauptlichtzeit 200 MK während 120''. Beschattung in Versuch 91 durch blaues Licht, in Versuch 92 durch Dunkelheit.

Versuch Nr.	Beschattungszeit	120''	90''	75''	70''	60''	50''	40''
91	Reaktion . . .	+	+	+	+	+		
	Reaktionszeit . . .	82,4''	82,4''	78,0''	74,0''	65,8''		
92	Reaktion . . .	+	+		+	+	+	+
	Reaktionszeit . . .	95''	91,4''		75,2''	67,2''	59,5''	51,0''

Tabelle 20 (Fortsetzung).

Versuch Nr.	Beschattungszeit	30''	20''	15''	10''	5''
91	Reaktion	+	+	—	—	0
	Reaktionszeit	40,8''	34,4''	28,2''	22,0''	14,4''
92	Reaktion	—	—	—	—	0
	Reaktionszeit	43,8''		29,8''		11,8''

¹) Sie enthielt eine etwa 3 cm dicke Schicht von fast konzentrierter Lösung von Kupferoxyd-Ammoniak.

die Beschattungszeit auf 70'' herabgesetzt wurde, ging die Reaktionszeit ebenfalls weiter zurück, sie sank auf 74,0''. Durch weitere Verkürzung der Wirkungszeit des blauen Lichtes ließ sich die Reaktionszeit nun immer weiter herabdrücken. Bei nur 20'' »Verbläuung« war sie verkürzt auf 34,4'', um fast $\frac{2}{3}$! Wurde die Wirkungszeit des blauen Lichtes nun noch früher durch das Hauptlicht ersetzt, so unterblieb die Umkehr, die Reaktion wurde also negativ. Hier liegt also die in den §§ 9—12 näher erörterte Beschattungszeitschwelle für die Umkehr. Unter diesen nicht mehr zur Umkehr führenden Verhältnissen sinkt die Reaktionszeit weiter mit zunehmender Verkürzung der Beschattungszeit — wie weit das aber eine Wirkung der vorzeitigen Belichtung vor Ablauf der Reaktionszeit ist und nicht eine Abnahme der Reaktionszeit an sich infolge unterschwelliger Reizung (vgl. § 25), geht aus dem Versuche nicht hervor und wurde auch nicht weiter zu ermitteln versucht.

Der mitgeteilte Versuch wurde ohne Grundlicht-Dunkelheit-Intervall gemacht, bei dem folgenden (Versuch 92) wurde ein solches eingeschaltet (120'' : 120'') — das Resultat war das gleiche. Wiederholung der Versuche (es liegt noch etwa ein Dutzend Protokolle vor) führte stets zu gleichem Ergebnis. Im Extrem war die Abkürzung der Reaktionszeit durch vorzeitige Belichtung von 970'' auf 30'' möglich, d. h. auf fast $\frac{1}{20}$ ihres bei Dauerverdunkelung beobachteten Wertes (vgl. § 30).

Ergebnis: Die Umkehrreaktionszeit ist eine konstante Größe, wenn alle Außenbedingungen des Versuches unverändert bleiben. Sie ändert sich jedoch, wenn die Dauer der Beschattung verändert wird. Sie ist am längsten bei dauernder Einwirkung der Beschattung. Wird die Beschattungszeit verkürzt, so wird auch die Umkehrreaktionszeit kürzer.

Die Ruhezeit im Nachlicht.

§ 28. Die Abnahme der Reaktionszeit bei Verkürzung der Beschattung kommt dadurch zustande, daß der Faden in dem nun herrschenden nachfolgenden Licht (es sei in Zukunft immer kurz als *Nachlicht* bezeichnet!) nicht die zu erwartende Zeit bis zum völligen Ablauf der Reaktionszeit liegen bleibt, sondern schon früher zu kriechen beginnt. In Versuch 92 z. B., bei

Tabelle 21.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Nachlichtanteil der Reaktionszeit	Verkürzung d. Reaktionszeit durch das Nachlicht
92	40''	51''	11''	55''	5,0
	50''	59,5''	9,5''	45''	4,7
	60''	67,2''	7,2''	35''	4,9
	70''	75,2''	5,2''	25''	4,8
	90''	91,4''	1,4''	5''	3,6
	dauernd	95''	0''	0''	
93	5''	23,8''	18,8''	79''	4,2
	10''	23,9''	13,9''	74''	5,3
	20''	29,0''	9,0''	64''	7,1
	30''	38,3''	8,3''	54''	6,5
	40''	47,2''	7,2''	44''	6,1
	50''	55,2''	5,2''	34''	6,5
	60''	64,3''	4,3''	24''	5,6
	dauernd	84''	0''	0''	

dem die Reaktionszeit bei dauernder Beschattung 95'' war, hätte der Faden bei Verkürzung der Beschattung auf 60'' noch 35'' im Lichte ruhen müssen, wenn die volle Reaktionszeit erreicht werden sollte. Dieser im Licht verlaufende Teil der Reaktionszeit ist in der vorstehenden Tabelle als »Nachlichtanteil der Reaktionszeit« bezeichnet. Tatsächlich setzte in Versuch 92 die Umkehr aber schon nach 7,2'' ein. Die Ruhezeit im Nachlicht war also $\frac{35}{7,2} = 4,9$ mal zu kurz. Bei 50'' Beschattung ruhte der Faden statt 45'' nur 9,5'', d. h. 4,7 mal zu kurze Zeit. In entsprechender Weise sind die Verhältnisse für die übrigen positiven Reaktionen berechnet und im letzten Stab der Tabelle angegeben. Man sieht, daß der Quotient bei den verschiedenen Beschattungszeiten ungefähr gleiche Größe hat, die im Experiment beobachtete Ruhezeit im Nachlicht ist immer ungefähr $\frac{1}{5}$ von derjenigen, welche eintreten würde, wenn das Nachlicht ohne Einfluß wäre. Der sich im Nachlicht abspielende Teil der Reaktionszeit wird also durch diese Lichtwirkung um $\frac{4}{5}$ beschleunigt, wobei es gleichgültig ist, wie lang der der Nachlichtwirkung ausgesetzte Teil der Reaktionszeit ist. Das gleiche Resultat ergibt sich aus Versuch 93, der bei 400 MK Hauptlicht und blauem Licht als Beschattung gemacht wurde. Das Nachlicht hatte — wie in allen bisher mitgeteilten Ver-

suchen — die gleiche Intensität wie das Hauptlicht. Der Versuch wurde noch 8 mal mit anderen Fäden und anderen Beleuchtungsverhältnissen wiederholt. Das Ergebnis war immer das gleiche, nur der Raumerparnis halber wird auf eine Mitteilung weiterer Protokolle verzichtet.

Die Verkürzung der Reaktionszeit durch das Nachlicht findet also in ganz gesetzmäßiger Weise statt, und zwar derart, daß der Teil der Reaktionszeit, der

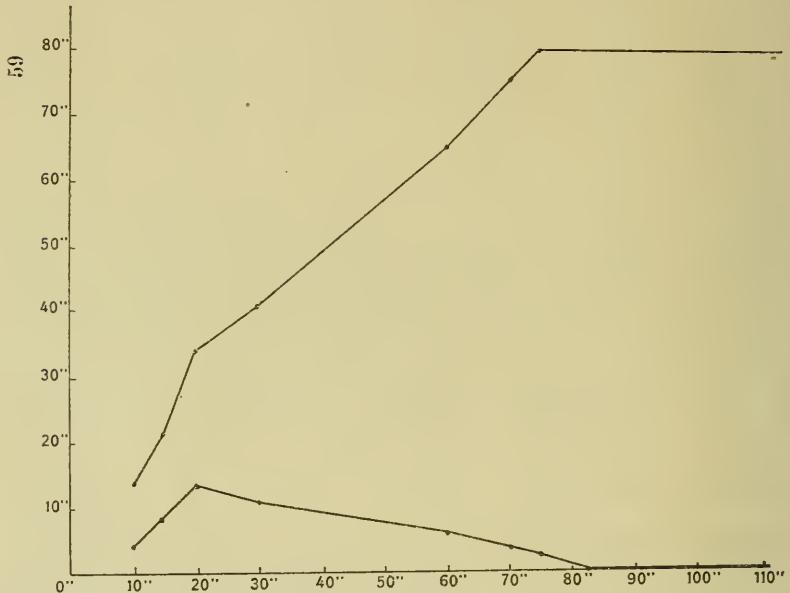


Abb. 3. Auf der Abszisse sind die Beschattungszeiten abgetragen, auf der Ordinate die Zeiten für den Wiederbeginn der Bewegung (obere Kurve) und für die Ruhezeit im Nachlicht (untere Kurve).

der Wirkung des Nachlichtes ausgesetzt wird, gleichgültig wie lang er ist, immer um einen ungefähr gleichbleibenden Prozentsatz vermindert wird.

Verhältnis der Reaktionszeit zur Ruhezeit im Nachlicht.

§ 29. Vergleicht man in Versuch 92 und 93 (Tab. 21) die Reaktionszeiten und die Ruhezeiten im Nachlicht miteinander, so sieht man, daß mit Kleinerwerden der Reaktionszeit die Ruhe-

zeit im Nachlicht größer wird. Bei graphischer Darstellung (die Abb. 3 bezieht sich auf Versuch 91) divergieren daher die Kurven für die Reaktionszeit und die Ruhezeit im Nachlicht. Das ist aber nur bis zum Schwellenwert für die Umkehr der Fall. Bei dem dargestellten Versuch findet unterhalb 15'' Beschattung keine Umkehr mehr statt, die Nachlichtruhezeit nimmt nun nicht mehr weiter zu, sondern ab; ihre Kurve wird dadurch gleichgerichtet mit der ebenfalls abnehmenden Reaktionszeitkurve. Bei dauernder, d. h. länger als die Reaktionszeit wirkender Beschattung, müssen beide Kurven natürlich parallel werden. Die Reaktionszeit nimmt dann ja nicht mehr weiter zu, sondern bleibt konstant, und eine Ruhezeit im Nachlicht gibt es dann nicht mehr, ihr Wert ist also konstant 0.

Abnorme Fälle.

§ 30. Die soeben in § 27—29 mitgeteilten Resultate gelten nur für solche Fäden, die in ihrer Bewegungsweise durch die Dunkelheit bzw. das schwache Beschattungslicht nicht wesentlich beeinflusst werden. Die Mehrzahl der Hormogonien verhält sich so, es gibt aber auch Fälle, in denen Lichtmangel einen hemmenden Einfluß auf die Reaktionen ausübt, so daß dadurch der Kurvenverlauf anders wird. Während bei den meisten Fäden die Reaktionszeit im Dunkeln nach etwa 2 Minuten abgelaufen ist, findet man zuweilen welche, bei denen die Bewegung im Dunkeln erst viel später, ja sogar überhaupt nicht wieder beginnt.

So wurde in Versuch 94 ein Hormogonium beobachtet, das nach 20' im Dunkeln noch still lag und nun bei Belichtung 40'' brauchte, ehe es wieder zu kriechen begann. Wurde die Dunkelheit abgekürzt, so wurde die Reaktionszeit kürzer, bei 60'' Beschattung betrug sie 78''. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die Fäden in den Versuchen 95 und 96, ihre Reaktionszeit war im Dunkeln 970'' bzw. 510'' und wurde durch das Nachlicht (von gleicher Intensität wie das Hauptlicht) stark verkürzt (Tabelle 22).

Man ist wohl zunächst geneigt, die ganze Erscheinung einfach als Fälle besonders langer Reaktionszeit zu betrachten. Tatsächlich ist sie aber komplizierter. Denn während bei den

Tabelle 22.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Verdunklungszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Reaktionszeit
94	500 MK \times 120''	dauernd	—	über 20'
		1200''	45''	1240''
		60''	18''	78''
95	500 MK \times 90''	dauernd	—	970''
		180''	28,2''	208,2''
		120''	21,6''	81,6''
		30''	16,5''	46,5''
96	500 MK \times 120''	dauernd	—	510''
		180''	35''	215''
		45''	15''	60''

Versuchen des § 28 mit zunehmender Verkürzung der Dunkel- bzw. Beschattungszeit eine Zunahme der Dauer der Ruhe im Nachlicht verbunden war, ist es hier gerade umgekehrt. Das ergibt sich auch sehr deutlich aus der graphischen Darstellung (Abb. 4)¹, in der die Kurve für die Gesamtreaktionszeit ebenso verläuft wie in Abb. 3, die Kurve für die Ruhezeit im Licht läuft dagegen entgegengesetzt². Allerdings ist diese Zunahme der Ruhe im Nachlicht nur vorübergehend. Wenn die Verdunklungsdauer fast so lang gewählt wird wie die Reaktionszeit, dann wird die Ruhezeit im Nachlicht wieder kürzer, schließlich muß sie ja gleich Null sein, wenn die Verdunklung gerade bis zu dem Moment gedauert hat, in dem sich der Faden auch schon im Dunkeln wieder in Bewegung setzt. In Versuch 97 sind einige Zahlen enthalten, die das gut zeigen, obgleich es sich nicht um Durchschnittswerte, sondern um Einzelbeobachtungen handelt. Es steigt die Ruhezeit im Licht bis 6' Verdunklungszeit, dann nimmt sie wieder ab (ihr Nullwert wurde leider nicht bestimmt).

Tabelle 23.

Versuch 97. Hauptlicht 771 MK während 120''.

Verdunklungszeit	15'	10'	8'	6'	5'	4'	3'	2'	60''	45''	30''
Reaktionszeit	910''	624''	525''	408''	343''	282''	215''	150''	80,5''	56''	40''
Ruhezeit im Nachlicht	10''	24''	45''	48''	43''	42''	35''	30''	20,5''	11''	10''

¹) Sie gehört zu einem Versuch, der in die Arbeit nicht in Form eines Protokolls aufgenommen wurde.

²) Auf die Senkung zwischen 20'' und 60'' kommen wir gleich noch zu sprechen.



Abb. 4.

Tabelle 24.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Verdunklungszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Reaktionszeit ¹⁾
98	400 MK × 60''	5''	22,7''	27,5''
		15''	15,0''	30''
		30''	12,6''	42,6''
		60''	18,5''	78,5''
		120''	28,3''	148,3''
99	400 MK × 60''	45''	15''	56''
		60''	14,1''	74,1''
		120''	24''	144''
		dauernd	0''	495''

Es scheint mir aus diesen Versuchen hervorzugehen, daß bei diesen Fäden die lange Reaktionszeit in der Dunkelheit nicht die normale Reaktionszeit ist, sondern daß sie durch die Wirkung der Dunkelheit selbst verlängert wird. In den Versuchen 98 und 99 nämlich sehen wir bei kurzen Verdunkelungen zunächst die aus § 28 gewohnte Verkürzung der Ruhezeit im Licht, erst von ungefähr 60'' Dunkelheit an beginnt bei beiden Versuchen die Ruhezeit im Nachlicht länger zu werden. Bei kurzer Einwirkungszeit der Dunkelheit ist der Reaktionsverlauf also der normale, erst bei längerer Einwirkung wird die Ruhezeit im Licht verlängert, d. h. also, daß die Dunkelheit auf die Reaktionsgeschwindigkeit hemmend einwirkt. Diese hemmende Wirkung wird immer größer, je länger die Verdunkelung dauert. Manche Fäden überwinden die Hemmung schließlich, andere kommen im Dunkeln überhaupt nicht wieder zur Bewegung (wenigstens nicht innerhalb der Zeit von 20', die die längste beobachtete war). Die weitaus größte Mehrzahl der untersuchten Hormogonien zeigte keine solche Empfindlichkeit gegen Verdunkelung, hauptsächlich in alten Kulturen traten Fäden auf, die in dieser Weise beeinflußt werden.

Das Ergebnis läßt sich dahin zusammenfassen, daß unter ungünstigen Lebensbedingungen in den Kulturen eine Umstimmung der Hormogonien in bezug auf die Einwirkung der Dunkelheit bzw. des Lichtmangels auf die motorische Phase eintritt. Während normalerweise nach einer Reizung der Wiederbeginn der Bewegung

¹⁾ Alle Angaben beziehen sich — auch bei den vorausgehenden Protokolleu, wenn nicht anders bemerkt — nur auf positive Reaktionen (Umkehr).

im Dunkeln zwar auch später eintritt als im Licht, ist bei den hier in Betracht kommenden Fäden die Reaktionszeit im Dunkeln ganz außerordentlich stark verlängert, im Extrem unterbleibt der Wiederbeginn der Bewegung überhaupt ganz. Die Dunkelheit wirkt also auf die Bewegung derartig gestimmter Fäden hemmend.

b) Intensität des »Nachlichts« verschieden von der des Hauptlichts.

§ 31. Nachdem festgestellt war, daß die Reaktionszeit verkürzt wird, wenn man vor Ablauf der Reaktion die Beschattung durch »Nachlicht« ersetzt, eröffnete sich die Frage nach dem Einfluß der Intensität des Nachlichts.

Bei den in dieser Richtung angestellten Versuchen wurden die Fäden zunächst mit dem Grundlicht-Intervall behandelt und darauf mit dem Hauptlicht von konstanter Intensität und Dauer beleuchtet. Daran schloß sich Beschattung bzw. Verdunklung von konstanter Intensität und Dauer, und nun folgte das Nachlicht. Nachdem die Ruhezeit des Fadens im Nachlicht bestimmt war, wurde dessen Intensität geändert und die Ruhezeit wieder bestimmt¹.

Es sei zunächst Versuch 100 besprochen. Die an das Hauptlicht angeschlossene, die Umkehr verursachende Dunkelheit wirkte 50". Als sie beseitigt wurde, ruhte der Faden in der nun wirkenden Nachlichtintensität von 1000 MK noch im Mittel 5,7". Nun wurde die Intensität des Nachlichts auf 500 MK herabgesetzt, es dauerte nun ungefähr doppelt so lange, bis der Faden sich wieder in Bewegung setzte, nämlich 10,0". Bei weiterer Verminderung der Nachlichtintensität wurde die Ruhezeit des Fadens immer länger, wie aus der Tabelle 25 hervorgeht. Wie lange die Ruhezeit im Nachlicht von der Intensität 0 MK währte, wurde im vorliegenden Fall nicht genau bestimmt, jedoch sind in der Tabelle andere Versuche (z. B. Versuch 102) enthalten, in denen auch dieser Wert bestimmt wurde. Von einer größeren Zahl von Versuchen, die mit veränderter Nachlichtintensität gemacht wurden, sind in der Tabelle einige willkürlich herausgegriffene wiedergegeben.

¹) Es wurde nur mit solchen Lichtkombinationen gearbeitet, die zu Umkehr führten.

Tabelle 25.

Versuch Nr.	Hauptlicht	Dunkel	Nachlicht	Reaktionszeit	Ruhezeit im Nachlicht	Produkt aus Ruhe mal Nachlichtintensität
100	500 MK × 90''	50''	1000 MK	55,7''	5,7''	5700
			500 "	60,0''	10,0''	5000
			90 "	96,2''	56,2''	5058
			50 "	164''	114''	5700
			20 "	420''	370''	7400
101	444 MK × 90''	50''	930 "	58,5''	8,5''	7950
			444 "	61''	11''	4884
			88,8 "	65''	15''	1333
			50 "	69''	19''	950
			10 "	84''	34''	340
			0 "	125''	(75'')	—
102	444 MK × 90''	50''	930 "	59,3''	9,3''	8640
			444 "	62,0''	12,0''	5328
			88,8 "	70,8''	20,8''	1847
			50 "	77,0''	27,0''	1350
			20 "	88,3''	38,0''	760
			0 "	130''	(80'')	—
103	500 MK × 120''	60''	1000 "	66''	6''	6000
			500 "	71,2''	11,2''	5600
			90 "	119''	59''	5310
			20 "	über 1260''	über 1200!	über 24000
104	500 MK × 120''	60''	1000 "	69''	9''	9000
			500 "	72''	12''	6000
			90 "	125''	65''	5850
			20 "	420''	360''	7200

Das Ergebnis ist in allen übereinstimmend: je stärker die Intensität des Nachlichtes ist, desto mehr wird die Ruhezeit abgekürzt. Die Stärke der Abkürzung ist aber bei den einzelnen Fäden verschieden. Während in Versuch 100 die Verkürzung der Ruhezeit ungefähr umgekehrt proportional mit der Intensitätssteigerung des Nachlichtes verläuft, so daß das im letzten Stabe der Tabelle wiedergegebene Produkt aus Ruhezeit \times Nachlichtintensität bei allen Werten ungefähr gleiche Größe hat, ist das bei anderen Versuchen (z. B. Versuch 101) nicht der Fall, sondern die Verkürzung der Ruhezeit hält mit der Intensitätssteigerung nicht Schritt.

§ 32. Eine entsprechende Wirkung der Intensität des Lichtes muß sich natürlich auch zeigen, wenn nicht die Stärke des auf die Verdunklung oder Beschattung folgenden Nachlichtes variiert wird, sondern wenn die Intensität der Beschattung selbst ver-

ändert wird. Besondere Versuche wurden zu diesem Zweck nicht angestellt, es ließ sich aber aus Protokollen, die ursprünglich anderen Zwecken dienten, diese Tatsache herauslesen. Einige einschlägige Beobachtungen sind als Versuch 105 zusammengestellt worden. Es handelt sich nicht um Mittelwerte, sondern um Einzelbeobachtungen, so daß also die Zahlen nicht sehr exakt sein können.

Nach dem üblichen Grundlicht-Dunkelheit-Intervall wurde der Faden mit einem Hauptlicht von bestimmter Stärke und bestimmter Dauer beleuchtet und dann durch Beschattung gereizt. Die Intensität des Beschattungslichtes wurde bei jeder neuen Reizung verändert. Wenn wir zunächst die Stäbe 4 und 6 der Tabelle 26 unbeachtet lassen, so sehen wir, daß mit Abnahme der Intensität des Beschattungslichtes eine Verlängerung der Reaktionszeit einhergeht (Reihe 5). Da die Einzelwerte zuweilen schwanken, ist der Durchschnittseffekt durch einen Pfeil angedeutet, seine Spitze zeigt in der Richtung der zunehmenden Zahlen. Bei Serie a z. B. wird bei Verminderung der Intensität des Beschattungslichtes von 78 auf 41,3 MK der Wiederbeginn der Bewegung von 43'' auf 80'' nach Beginn der Beschattung hinausgeschoben.

Nun erlaubt dieser Versuch aber auch einen Einblick in die übrigen Phasen der Reaktion. Die erste sichtbare Phase, das

Tabelle 26.

Versuch 105. Grundlicht-Dunkelheit-Intervall 300 MK 120'' : 120''.

1 Serie	2 Hauptlicht	3 Beschattungsintensität	4 Beginn der Ruhe	5 Wiederbeginn der Bewegung	6 Dauer der Ruhe
a)	800 MK × 120''	78 MK	19'' ↑	43'' ↓	24'' ↓
		61,7 "	20'' ↑	70'' ↓	56'' ↓
		50 "	15'' ↑	85'' ↓	70'' ↓
		41,3 "	14'' ↑	80'' ↓	66'' ↓
b)	300 MK × 120''	50 "	19'' ↑	45'' ↓	26'' ↓
		41,3 "	23'' ↑	65'' ↓	42'' ↓
		34,7 "	16'' ↑	76'' ↓	60'' ↓
		29,6 "	12'' ↑	82'' ↓	70'' ↓
c)	800 MK × 45''	41,3 "	23'' ↑	58'' ↓	25'' ↓
		29,6 "	18'' ↑	61'' ↓	43'' ↓
		25,5 "	17'' ↑	63'' ↓	46'' ↓
		19,5 "	12'' ↑	75'' ↓	63'' ↓

Langsamerwerden der Bewegung, wurde nicht protokolliert, dagegen wurde der Zeitpunkt des Beginnes der zweiten Phase, d. h. des Stillstandes der Bewegung

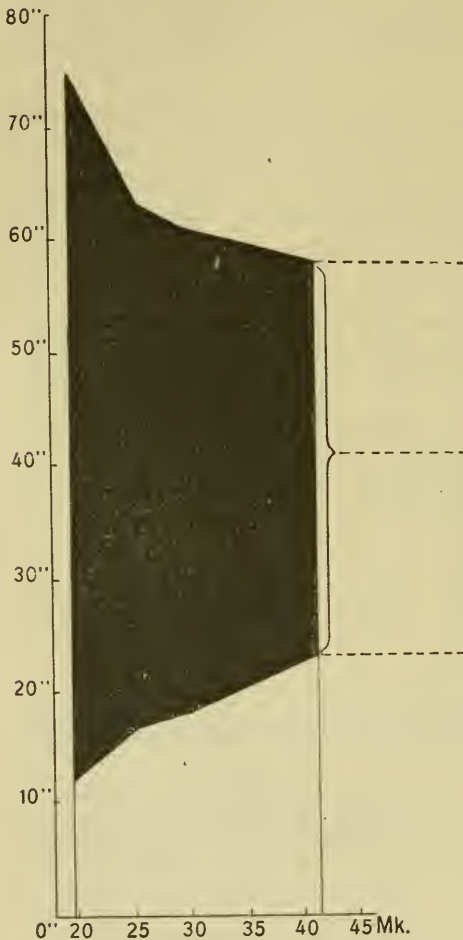


Abb. 5. Erklärung im Text.

notiert. Die Bewegung hörte z. B. in Serie a bei 19,5 MK Beschattung 12'' nach Einschaltung dieser Intensität auf (Stab 4 der Tabelle), bei 41,3 MK erst nach 23''. Mit steigender Intensität der Beschattung findet also im Gegensatz zum Wiederbeginn der Bewegung eine Verspätung im Eintritt des Stillstandes der Bewegung statt. Daraus ergibt sich (Stab 6), daß mit steigender Intensität der Beschattung die Dauer der Ruhe verkürzt wird.

In Figur 5 ist Serie c des Versuchs graphisch dargestellt. Auf der Abszisse ist die Intensität des Beschattungslichtes abgetragen, auf der Ordinate die Dauer der einzelnen Phasen. Man sieht, wie das Aufhören der Bewegung mit zunehmender Intensität immer später eintritt, der Wiederbeginn aber immer früher, so daß die Gesamtzeit des

Stilliegens dadurch verkürzt wird.

Das Ergebnis ist also: die verschiedenen Phasen der Reaktion werden durch die Intensität des Beschattungslichtes verschieden beeinflusst, der Beginn des Still-

standes der Bewegung wird mit steigender Intensität verzögert, der Wiederbeginn aber beschleunigt.

C. Auflösung der Reaktion im Einzelprozesse.

§ 33. Der Verlauf der Umkehrreaktion war nicht immer so einfach, wie es bisher geschildert wurde. In § 22 haben wir gesehen, daß die Bewegung sich verlangsamt, ganz zur Ruhe kommt und später in alter oder umgekehrter Richtung wieder beginnt. Das ist der normale Verlauf. Unter ganz besonderen Konstellationen kann man sehr selten auch Abweichungen von der Regel beobachten, die theoretisch wichtige Folgerungen zulassen.

So wurde in Versuch 106 folgendes beobachtet: der Versuchsfaden wurde 120'' lang mit 400 MK Hauptlicht beleuchtet und dann blauem Beschattungslicht ausgesetzt. Das blaue Licht wurde bei der ersten Reizungsserie nur 2,5'' belassen, dann wurde wieder das Hauptlicht hergestellt. Der Faden stellte auf Grund dieser vorübergehenden Beschattung seine Bewegung ein, nach im Mittel 7,2'' nach Beendigung der Beschattung begann er wieder zu kriechen und zwar in alter Richtung. Nun wurde die Dauer des blauen Lichtes auf 5'' ausgedehnt. Der Faden kam dadurch zur Ruhe,

Tabelle 27.
Versuch 106.

Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
	Ende der 1. Ruhe ¹⁾	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
			Beginn	Ende	
2,5''	7,2''	nein	—	—	—
5''	4''	„	17''	24''	ja
5''	9''	„	17''	21''	„
5''	7''	„	17''	24''	„
5''	7,5''	„	16,5''	21''	„
5''	7''	„	17''	18''	„
5''	7''	„	—	—	bleibt nein
5''	9''	„	?	17''	ja
5''	6''	„	15''	17''	„
5''	9''	„	15''	17''	„
5''	7''	„	12''	14''	„
5''	8''	„	?	19''	„
10''	13,9''	ja	—	—	—

¹⁾ Die Zeit ist berechnet vom Augenblick der Beendigung der Beschattung an.

setzte sich aber bald (4—9'' nach der Wiederbelichtung) wieder in Bewegung, ohne umzukehren. Auch 5'' blaues Licht schien demnach unerschwellig zu sein und das Zustandekommen der Umkehr nicht zu ermöglichen. Die wiederaufgenommene Bewegung dauerte aber nicht lange. Nach im Mittel etwa 10'' hörte sie wieder auf — es trat eine zweite Ruhe ein. Dieser Stillstand war nur von kurzer Dauer. Nach 1'' bis 8'' begann der Faden schon wieder zu kriechen. Jetzt war die Bewegungsrichtung aber umgekehrt. Aus Tabelle 27 ergibt sich, daß diese Art der Reaktion bei allen 11 mit 5'' blauem Licht ausgeführten Reizungen mit einer einzigen Ausnahme erfolgte. Bei der aus der Reihe herausfallenden Reaktion blieb die zweite Ruhe mit anschließender Umkehr aus. Als nun die Wirkungsdauer des blauen Lichtes auf 10'' ausgedehnt wurde, blieb der Faden im Mittel 13,9'' liegen und kehrte dann direkt um, ohne erst in alter Richtung gekrochen zu sein.

Einige Versuche mit gleichem Resultat sind nachfolgend ohne Kommentar wiedergegeben (107—110, Tabelle 28¹⁾.

Tabelle 28.

Hauptlicht 3800 MK während 120''; Beschattung mit nicht näher bestimmter hoher Intensität.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
		Ende der 1. Ruhe	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
				Beginn	Ende	
107	5''	?	nein	—	—	—
	10''	6''	„	?	17''	ja
	10''	4''	„	?	15''	„
	10''	?	„	?	12''	„
	15''	9''	ja	—	—	—
	15''	7''	nein	?	13''	ja
	15''	4''	„	?	12''	„
108	10''	11''	ja	—	—	—
	10''	5''	nein	13''	13''	ja
	10''	3''	„	10''	10''	„

¹⁾ Alle in diesem § mitgeteilten Beobachtungen wurden an Hormogonien von nur wenigen Zellen Länge gemacht. Es wurden dabei alle Teile des Fadens sorgfältig im Auge behalten, sodaß völlige Sicherheit besteht, daß die verschiedenen Phasen nicht etwa vorgetäuscht werden durch Teilreaktionen selbständiger Fadenstücke, wie ich sie (III) ausführlich beschrieben habe.

Tabelle 28 (Fortsetzung).

Hauptlicht 3500 MK während 120'' Beschattung mit nicht näher bestimmter hoher Intensität.

Versuch Nr.	Dauer der Beschattung	Reaktionen im Nachlicht				
		Ende der 1. Ruhe	Umkehr	2. Ruhe		Umkehr
				Beginn	Ende	
109	30''	14''	ja	—	—	—
	30''	6''	nein	18''	20''	ja
	30''	5''	..	10''	20''	..
	30''	4''	..	17''	20''	..
	30''	3''	..	10''	15''	..
	30''	3''	..	15''	25''	..
	30''	25''	ja	—	—	—
	30''	3''	nein	7''	16''	ja
	30''	4''	..	23''	25''	..
	30''	3''	..	15''	18''	..
	30''	10''	..	20''	25''	..
110 ¹	60''	11''	nein	41''	41''	ja
	120''	30''	..	15''	15''	..
	60''	20''	..	—	—	—
	75''	10''	..	25''	30''	ja
	60''	19''	..	32''	40''	..
	45''	18''	..	25''	37''	..
	45''	13''	..	?	25''	..

Ergebnis: Bei einer bestimmten Wirkungsdauer der Beschattung kann eine Trennung der sonst zeitlich zusammenfallenden Reaktionsphasen, nämlich des Bewegungsbeginns und der Umkehr stattfinden. Zunächst setzt die Bewegung wieder ein, erst später folgt die Umkehr. Ihrem Eintritt geht eine oft nur sehr kurze zweite Ruhe voraus.

In Versuch 111¹ ist im Prinzip das Gleiche zu erkennen. Die Ausführung des Versuches war jedoch etwas anders wie die der vorigen Versuche. Nach 60'' langer Beleuchtung mit 400 MK wurde der Faden stets 120'' lang blauem Lichte ausgesetzt. Innerhalb dieser Zeit fanden schon die Reaktionen statt. Während in der vorausgehenden Tabelle die Reaktionszeiten, im Gegensatz zu dem sonst innegehaltenen Modus, vom Wiederbeginn der Belichtung an gerechnet wurden, zählen sie

¹) Dieser Versuch wurde mit *Cylindrospermum* gemacht. Die Alge reagierte sehr viel träger als *Nostoc*, so daß bedeutend längere Beschattungszeiten angewendet werden mußten.

Tabelle 29.

Versuch 111. Hauptlicht 400 MK während 60". Beschattung durch blaues Licht während 120".

Reaktionen im blauen Licht			
1. Ruhe (Ende)	Umkehr	2. Ruhe (Ende)	Umkehr
80"	ja	—	—
63"	nein	79"	ja
61"	"	—	—
63"	"	80"	ja
77"	ja	—	—
56"	nein	—	—
59"	"	80"	ja
62"	"	—	—
83"	ja	—	—

hier (wie auch schon in § 24 und den sich daran anschließenden Paragraphen) vom Beginn der Beschattung durch das blaue Licht an. Der Faden reagierte etwas unregelmäßig, es trat unter den genannten Reizbedingungen nicht jedesmal Umkehr ein, aber auch eine regelmäßige Summierung entsprechend § 20 fand nicht statt. Das ist jedoch für unsere augenblicklichen Interessen belanglos. Es zeigt sich in dem Versuch, daß zuweilen nach der Ruhe Umkehr eintritt, zuweilen auch nicht. Wenn sie nicht erfolgte, blieb die Bewegung entweder dauernd in alter Richtung oder es trat auch noch eine zweite Ruhe ein¹, an die sich dann Umkehr anschloß. Vergleicht man nun die Reaktionszeiten für die Umkehr, so findet man, daß sie in allen sechs Fällen um 80" herum liegen — die für den Bewegungsbeginn ohne Umkehr beträgt dagegen stets ungefähr 60".

Es scheint also die Reaktionszeit für den Eintritt der Umkehr eine festliegende Größe zu sein, die unabhängig davon ist, ob ihr eine andere Reaktionsphase, nämlich der Wiederbeginn der Bewegung, vorausgeht oder nicht².

Einen weiteren Spezialfall der Reaktionsmöglichkeit zeigt Versuch 112. Nach Beleuchtung durch das Hauptlicht wurde der Faden 120" lang verschieden starken Beschattungen ausgesetzt. Er reagierte in allen Fällen durch Umkehr, jedoch

¹) Ihr Beginn wurde nicht notiert.

²) Vgl. dazu auch Versuch 107—110.

Tabelle 30.

Vers. 112. Hauptlichtintensität 1371 MK während 120". Beschattungszeit 120".

Beschattungs- intensität	Reaktionen während der Beschattung			
	Ruhe			Umkehr
	Beginn	Ende	Dauer	
212 MK	35"	35"	0"	ja
	25"	36"	11"	"
	28"	28"	0"	"
312 MK	33"	33"	0"	"
	28"	31"	3"	"
	25"	35"	10"	"
340 MK	30"	30"	0"	"
	31"	31"	0"	"
	25"	35"	10"	"
	20"	26"	6"	"
416 MK	24"	26"	2"	"
	20"	20"	0"	"
	37"	39"	2"	"

trat nicht stets ein Stillstand in der Bewegung ein. Bei den fettgedruckten Reizungen fielen Anfang und Ende der Ruhe zusammen, d. h. es fand überhaupt keine in Sekunden meßbare Ruhe statt, sondern der Faden, der noch in der alten Richtung kroch wie vor der Beschattung, ging ohne feststellbare Sistierung der Bewegung von der Vorwärtsbewegung in Rückwärtsbewegung über¹.

Es braucht also die Umkehr nicht mit einem Stillstand der Bewegung verbunden zu sein, sondern sie kann auch ohne vorherige Ruhe des Fadens eintreten.

B. Reaktionen auf plötzliche Lichtsteigerung.

§ 34. Viele phobotaktische Organismen reagieren nicht nur auf eine plötzliche Abschwächung des Lichtes, sondern auch auf eine Steigerung desselben (Jennings, Buder, Oltmanns). Eine derartige Reaktion habe ich nie beobachtet. Bei einer Verstärkung der Intensität des Lichtes trat zwar eine Beschleunigung der Kriechgeschwindigkeit ein — das ist jedoch, wie ich früher (III) gezeigt habe, eine Funktion des Dauerreizes, eine vorübergehende Verlangsamung der Bewegung, Stillstand oder Umkehr erfolgten selbst bei plötzlichem Übergang von 0 auf 12 000 MK nicht. Darin stimmen also meine

¹) Auch in den Versuchen 108 und 110 sind einige solche Fälle enthalten.

Ergebnisse mit denen Nienburgs an Oscillarien überein, der ebenfalls keine Reaktion auf Lichtverstärkung beobachtete. Um eine Reaktion auf Lichtsteigerung zu bekommen, scheinen demnach bei Cyanophyceen außerordentlich starke Intensitätserhöhungen nötig zu sein.

Allgemeiner Teil.

Die in der vorstehenden Arbeit beschriebenen Versuche an Nostoc-Hormogonien schließen sich in mancher Beziehung an die phototaktischen Untersuchungen an, wie sie von Engelmann, Jennings, Oltmanns, Buder und anderen Autoren an Algen, Flagellaten und Bakterien gemacht wurden. Die Resultate stimmen daher auch in vielen Punkten mit dem bereits Bekannten überein. Der Fortschritt, der an dem benutzten Objekt möglich war, liegt darin, daß infolge der im Vergleich mit anderen phototaktischen Organismen sehr trägen Reaktionsweise der Nostoc-Hormogonien gewisse bisher unbekannt gebliebene Einzelheiten und Gesetzmäßigkeiten erkannt werden konnte.

Die Reaktion und die Reaktionszeit.

§ 35. Während bisher über die Reaktionszeit bei den Taxien infolge ihres schnellen Verlaufes nichts näheres bekannt war, konnten bei den träge reagierenden Cyanophyceen sogar für verschiedene Phasen der Reaktion die Zeiten ermittelt und unter verschiedenen Bedingungen untereinander verglichen werden. Die Reaktionsphasen sind Verlangsamung der Bewegung, Stillstand und Wiederbeginn der Bewegung und zwar entweder in alter oder in umgekehrter Richtung.

Auf die Bestimmung der theoretischen Reaktionszeit, also des Zeitpunktes, in dem gerade der erste Beginn der Reaktion in Form des Langsamwerdens der Bewegung zu erkennen ist, mußte allerdings verzichtet werden. Es besteht hier die gleiche Schwierigkeit wie beim Phototropismus, wo auch — worauf besonders Arisz eingehend aufmerksam macht — der erste Augenblick der Reaktion, nämlich der Beginn der Krümmung, nicht exakt wahrnehmbar ist. Macht es schon bei einer tropistischen Krümmung Schwierigkeiten, die kleinste Asymmetrie der Spitze eines Keimlings zu bestimmen, so ist es bei der

Phototaxis mit ihrer sich im Grenzfall nur um Bruchteile einer Sekunde handelnden ganz geringen Verlangsamung der Geschwindigkeit gänzlich unmöglich, diesen Wert zu ermitteln, besonders auch deshalb nicht, weil in dem als Reiz dienenden schwächeren Licht an sich schon die Bewegung langsamer erfolgt als im »Vollicht«. Dazu kommt noch, daß die Bewegung der Hormogonien nicht gleichmäßig ist, sondern daß immer kleine Schwankungen in der Geschwindigkeit vorhanden sind, die eine ähnliche störende Wirkung ausüben, wie die Nutationen bei den Tropismen. Es war also experimentell unmöglich, die kleinste mögliche Reaktion zu ermitteln — demzufolge mußte auch auf die genaue Bestimmung der theoretischen Reaktionszeit verzichtet werden. Von dem Vorhandensein einer Reaktionszeit auch für die ersten Anfänge der Reaktion konnte man sich aber leicht überzeugen. Es vergeht nämlich nach Ablauf der Reizpräsentationszeit eine gewisse Latenzzeit, während welcher sich der Faden noch mit normaler Geschwindigkeit bewegt — nur der Zeitpunkt des Übergangs zur Verlangsamung ist nicht exakt zu beobachten.

Dagegen ließ sich sowohl für das Aufhören der Bewegung, wie vor allem für den Augenblick des Wiederbeginns derselben die Zeit genau ermitteln. Dabei ergaben sich mancherlei Tatsachen, die in Beziehung zu Tatsachen, die aus anderen Reizgebieten bekannt sind, gesetzt werden können. So wurde gefunden, daß mit steigender Reizstärke¹ die Umkehrreaktion früher eintritt, eine Tatsache, die z. B. mit dem übereinstimmt, was Blaauw und Arisz für die phototropische Krümmung fanden. Bei der Phototaxis wurde Ähnliches bis zu gewissem Grade auch schon von Oltmanns (IV) und Buder (I) an Schreckbewegungen beobachtet — Zahlenbelege dafür fehlen bei ihnen aber noch. Die Verkürzung der Reaktionszeit geht bei den Nostoc-Hormogonien aber — ähnlich wie bei den Tropismen (Fitting IV) — nicht ad infinitum weiter, sondern erreicht ziemlich bald nach Überschreiten der Reizschwelle ihren

¹) Wie Reizverstärkung können wirken: Verlängerung der Hauptlichtzeit, unter Umständen auch Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes, Verlängerung der Dunkel- bzw. Beschattungszeit (innerhalb gewisser Grenzen), Verstärkung des Gefälles durch Erniedrigung der Intensität des Beschattungslichtes.

Minimalwert und bleibt dann bei weiterer Reizsteigerung konstant.

Im Gegensatz zu dem Kürzerwerden der Umkehrreaktionszeit tritt bei solchen Reizen, welche nicht ausreichend sind, um die Umkehr herbeizuführen, bei Verlängerung der Belichtungszeit (= Reizverstärkung) nicht eine Verkürzung, sondern eine Verlängerung der Zeit ein, welche verstreicht, bis die Bewegung wieder beginnt. Da der Wiederbeginn der Bewegung gleichzeitig das Ende der sichtbaren Reaktion darstellt, heißt das also, daß ein intensiver Reiz, so lange seine Wirkung submaximal ist, eine längere Nachwirkung hat als ein schwacher. Auch das ist eine Feststellung, die sich mit den Erfahrungen an anderen Reizvorgängen deckt (vgl. z. B. Arisz).

Auch bezüglich der Summation unterschwelliger Reize und des Abklingens der Erregungen wurden Beobachtungen gemacht, die im Prinzip Übereinstimmung mit den an Tropismen gewonnenen Resultaten zeigen, wie sie von Nathansohn und Pringsheim, Fitting (I), Ohno, Zielinski, Arisz und anderen gefunden wurden.

§ 36. Eigenartig sind die Verhältnisse bei Wiederbeleuchtung eines Hormogoniums vor Ablauf der Reaktionszeit. Die Umkehrreaktion hat nämlich eine um so kürzere Reaktionszeit, je heller das Licht ist, in dem sich der Faden während des Ablaufs der Reaktion befindet. In völliger Dunkelheit ist die Reaktionszeit für die Umkehr am längsten, sie wird aber verkürzt, wenn das Reizmittel (Dunkelheit bzw. Beschattung) beseitigt wird und durch Licht (Nachlicht) ersetzt wird. Je frühzeitiger dieser Eingriff in die ablaufende Reaktion stattfindet, desto mehr wird der Wiederbeginn der Bewegung verfrüht. Es besteht also die paradoxe Tatsache, daß das Zustandekommen einer Reaktion, die durch Verdunklung bzw. Beschattung hervorgerufen wird, durch Belichtung gefördert wird.

Der Befund, daß eine nach der Reizung einsetzende, auf die sich abwickelnde Reaktion einwirkende Nachbelichtung das Zustandekommen der durch Lichtverminderung induzierten Reaktion zeitlich fördert, erinnert an die Beobachtung Pringsheims, die dann später von Clark und Arisz bestätigt wurde, daß allseitige Nachbelichtung einen entscheidenden Einfluß auf den

Ausfall der durch vorherige einseitige Belichtung erregten phototropischen Krümmung von Keimlingen hat. Tatsächlich haben diese beiden Erscheinungen aber nichts miteinander zu tun. Das geht schon daraus hervor, daß beim Phototropismus eine qualitative Änderung in der Reaktion verursacht wird, bei der Reaktion der Nostoc-Hormogonien wird aber nur die Reaktionszeit verkürzt, im übrigen bleibt der Sinn der Reaktion der gleiche, als wenn keine Nachbelichtung stattgefunden hätte.

Die Erscheinung läßt sich sehr einfach erklären. Jede äußerlich sichtbare Reaktion besteht im allgemeinen in einer bestimmten Bewegungserscheinung. Bei den Cyanophyceen besteht sie in einer Kriechbewegung, die durch Schleimaussonderung und Verquellung hervorgerufen wird (Fechner, Harder [III], Schmid). Dieser Bewegungsmechanismus wird stark beeinflußt durch das Licht. Von Nienburg (I) und ausführlicher von mir (III) konnte gezeigt werden, daß bei Cyanophyceen die Bewegung um so rascher ist, je intensiver das Licht ist, dem die Pflanze ausgesetzt ist. Eine zweite Wirkung des Lichtes auf den Bewegungsapparat lernen wir vorliegend in der Beschleunigung des Wiederbeginns der Bewegung kennen. Die Verkürzung der Reaktionszeit findet in gesetzmäßiger Weise statt und zwar immer derart, daß der Teil der Reaktionszeit, der der Nachbelichtung ausgesetzt wird, sei er kurz oder lang, stets um ungefähr denselben Prozentsatz vermindert wird (in einem bestimmten Fall z. B. betrug die Verkürzung immer ungefähr $\frac{1}{3}$). Natürlich ist für das Ausmaß dieser Verkürzung die Intensität des Nachlichtes von Bedeutung. Je intensiver es ist, desto stärker ist die Verkürzung. Dabei ist die Verkürzung durch hohe Intensität meistens relativ geringer als durch niedere — eine Tatsache, die durchaus mit der früher gemachten Beobachtung über die relativ schwache Erhöhung der Kriechgeschwindigkeit bei Nostoc durch Intensitätserhöhung (Harder III) übereinstimmt. Allerdings scheint es auch Fäden zu geben (Versuch 100), bei denen die Verkürzung der Umkehrreaktionszeit proportional der Intensitätssteigerung des Nachlichtes verläuft — das ist auf individuelle Stimmungseigentümlichkeiten zurückzuführen, die (leider!) überhaupt bei

der ganzen Reizbeantwortung der Nostoc-Hormogonien eine außerordentlich große Rolle spielen.

Im Gegensatz zu dem frühzeitigen Eintritt des sichtbaren Endes der Reaktion (Wiederbeginn der Bewegung) unter der Einwirkung von Licht (Nachlicht im Anschluß an Dunkelheit, oder Beschattung mit Licht von relativ hoher Intensität), wird der Augenblick des Eintritts des Stillstandes der Bewegung mit steigender Lichtintensität (wie sie Beschattung von verschiedener Stärke darstellt) verspätet. Die Verspätung im Aufhören der Bewegung ist eine Folge des geringeren Reizes, der verfrühte Beginn der Bewegung aber einer Einwirkung des Lichtes auf den Bewegungsapparat zuzuschreiben, die mit der eigentlichen Reizung direkt nichts zu tun hat.

Man sieht aus alledem, daß die Umkehr-Reaktionszeit ganz verschieden lang ist, je nachdem sie in absoluter Dunkelheit oder im Licht verläuft. Man muß deshalb sehr vorsichtig sein, wenn man aus der Dauer der Reaktionszeit rückwärts Schlüsse ziehen will auf die übrigen Glieder der Reizkette. So hat Nienburg (I, S. 180) aus der Tatsache, daß bei Fechners Versuchen, in denen Oscillarien chemotaktisch gereizt wurden, wobei die Reaktionszeit für die Umkehr 30—60 Sekunden betrug, und dem Befunde, daß bei seinen eigenen Versuchen, in denen die Oscillarien (vom selben Stamm wie die Fechners) durch Dunkelheit gereizt wurden, die Umkehr erst nach 1 bis 2 Minuten eintrat, den Schluß gezogen, daß die Reizleitung für die Chemotaxis und für die phototaktische Reizung wesentlich verschieden vor sich gehe. Diese Folgerung, die nach dem damaligen Standpunkt der Kenntnisse ganz berechtigt war, ist nach unseren eben besprochenen Beobachtungen über die Abhängigkeit der Reaktionszeit von der Belichtung natürlich hinfällig, denn Fechner reizte seine Pflanzen im Licht, ihre Reaktionszeit mußte daher kürzer sein als bei Nienburg, bei dem sich die Reaktion im Dunkelfeld vollzog.

§ 37. Besonderes Interesse scheinen mir die Reaktionen der Nostoc-Hormogonien deshalb zu verdienen, weil es bei ihnen möglich ist, die auf die Lichtabschwächung folgende, scheinbar einheitliche Reaktion in verschiedene selbständige Reaktionen aufzulösen. Scheinbar handelt es sich bei den ver-

schiedenen Reaktionsstadien um eine zusammenhängende Kette von Prozessen, wobei die einzelnen, äußerlich sichtbar werdenden Phasen wie Verlangsamung, Stillstand, Wiederbeginn der Bewegung in alter oder neuer Richtung nur einzelne Etappen darstellen. Irgendwelche Anhaltspunkte, daß das bei den ersten Phasen nicht auch wirklich der Fall sei, haben sich nicht ergeben, dagegen sind das Aufhören der Bewegung und ihr Wiederbeginn einerseits und die Umkehr der Richtung andererseits zwei Vorgänge, die gänzlich unabhängig voneinander sind.

Dafür sprechen folgende Tatsachen:

1. Wird ein Hormogonium nur schwach gereizt¹, so unterbleibt die Umkehrreaktion. Wird die unterschwellige Reizung mehrmals wiederholt, so tritt eine Summierung ein, und die Umkehr kommt zustande. Eine eben unterschwellige Reizung bleibt aber nicht völlig ohne Reaktion, sondern stets werden die ersten Etappen der Reaktion voll durchlaufen: Verlangsamung der Bewegung, Stillstand, Wiederbeginn. Nur die Umkehr unterbleibt. Bei der nächsten Reizung von gleicher Stärke tritt wieder Stillstand und Wiederbeginn der Bewegung ein, diesmal aber nicht in alter, sondern in umgekehrter Richtung.

2. Der Wiederbeginn der Bewegung und die Umschaltung der Bewegung sind nicht unter allen Umständen zeitlich miteinander verknüpft. Unter verschiedenen Bedingungen, z. B. bei sehr kurzer Verdunklung (Reizpräsentationszeit) findet nach Ablauf der Ruhezeit die Bewegung wieder in alter Richtung statt, nach einigen Sekunden hört sie jedoch wieder auf und geht nun meist ziemlich plötzlich in die umgekehrte Richtung über.

3. Der Stillstand der Bewegung fällt bei sehr geringer Beschattung ganz aus. Das Hormogonium kriecht noch lange Zeit nach dem Beginn der Reizung weiter, so daß der Beobachter den Eindruck gewinnt, daß überhaupt keine Reaktion stattfindet. Plötzlich findet dann aber ohne Einschaltung eines meßbaren Stillstandes Umkehr der Bewegung statt.

Daraus ergibt sich: 1. Das Aufhören der Bewegung und die Umkehr sind zwei Prozesse, die unabhängig voneinander sind. 2. Die Bedingungen für das Zustandekommen beider Prozesse sind nicht die gleichen. Das Aufhören der

¹) Vgl. die Anmerkung in § 35.

Bewegung kann schon hervorgerufen werden durch sehr kurze Verdunklungen, auf die noch keine Umkehr erfolgt, die Umkehr andererseits kann bewirkt werden durch lang anhaltende Beschattung mit Licht von relativ hoher Intensität, das an sich kein Aufhören der Bewegung verursacht. 3. Der Effekt der für die Umkehrreaktion unterschwelligem Reizungen läßt sich summieren, ohne daß dadurch die Stillstandsreaktion am Zustandekommen verhindert wird, und umgekehrt wird die Summierung nicht durch das Eintreten der Stillstandsreaktion ausgeschlossen. 4. Die Reaktionszeiten für die beiden Prozesse sind verschieden groß. Daß sie bei der weitaus überwiegenden Zahl der Reizungen zeitlich zusammenfallen, kommt wohl daher, daß sie nur unter extremen Bedingungen stark differieren und sich bei kleinen Unterschieden bis zu gewissem Grade gegenseitig beeinflussen. Ist z. B. die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung nur wenig kürzer als die für die Umkehrreaktion, so macht sich die Wirkung der letzteren auf den in Ruhe befindlichen motorischen Apparat schon geltend, und es kommt gar nicht erst zu einer Bewegung in alter Richtung, sondern der Wiederbeginn der Bewegung wird verzögert, bis die Reaktionszeit für die Umkehr abgelaufen ist, und die Bewegung beginnt gleich in umgekehrter Richtung. Dies ist wahrscheinlich der Grund, weshalb der Wiederbeginn der Bewegung bei gleicher Reizgröße nach verschieden langer Zeit erfolgt, je nachdem, ob durch Summation bedingte Umkehr oder keine Umkehr stattfindet. In diesem Fall wird der Wiederbeginn der Bewegung durch die Umkehrreaktion verzögert (vgl. Tabelle 18, § 25). Umgekehrt wird es auch Fälle geben, in denen die Umkehrreaktionszeit früher abgelaufen ist als die für den Wiederbeginn der Bewegung. Da der Faden aber dann unfähig ist, sich zu bewegen, kann die Umkehrreaktion natürlich nicht zur Geltung kommen, ehe die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung abgelaufen ist. Wahrscheinlich ist bei allen Reizungen mit lang dauernder, starker Beschattung letzteres der Fall. Denn bei einer Verkürzung des Bewegungsstillstandes durch Einführung von Nachlicht war niemals ein »Nachhinken« der Umkehrreaktion zu beobachten, sondern sie trat immer sofort mit dem Wiederbeginn der Bewegung ein.

Damit wäre dann auch gezeigt, daß auch nach Erreichen der durch Verdunklung frühzeitig eintretenden minimalen Reaktionszeit bei weiterer Verstärkung des Reizes noch eine weitere Steigerung der Erregung stattfindet (vgl. Bach S. 79).

Die Wirkung des Reizes ist also eine doppelte — ob das eine Erscheinung ist, die auch auf anderen Reizgebieten weiter verbreitet ist, als wir bisher wissen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Eine gewisse Analogie finden wir bei den Nastien. Sowohl bei den Schlafbewegungen der Blätter wie bei den Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten ruft Lichtwechsel, je nachdem, ob er nur als Übergangsreiz oder als Dauerreiz wirkt, ganz verschiedene Reaktionen hervor (Kniep II).

Auf noch eins scheinen mir die mitgeteilten Beobachtungen an Hormogonien hinzuweisen, nämlich daß wir uns die Lichtreizvorgänge durchaus nicht immer so einfach vorstellen dürfen, wie z. B. Blaauw es beim Phototropismus tut. Wenn man auch beim Phototropismus mit einer einfachen Vorstellung zum Ziele kommt, so ist damit durchaus noch nicht erwiesen, daß deshalb in der Pflanze die Reizprozesse auch so einfach verlaufen — die Kompliziertheit in anderen Fällen scheint mir vielmehr darauf hinzuweisen, daß auch da, wo wir durch eine zufällige Konstellation der Verhältnisse mit einfachen Vorstellungen auskommen, tatsächlich kompliziertere Vorgänge stattfinden.

§ 38. Wenn wir uns ein hypothetisches Bild von den möglichen Veränderungen in der Zelle zu machen versuchen, die vielleicht auf Grund der Reizungen entstehen, so wäre es folgendes: Die Lichtabschwächung bewirkt die Bildung von zwei verschiedenen Stoffen, eines »Stillstandstoffes« und eines »Umkehrstoffes«. Beide Stoffe werden nicht unter gleichen Bedingungen gebildet, sie sind voneinander unabhängig und rufen jeder für sich, wenn er in der nötigen Konzentration vorhanden ist, eine spezifische Reaktion hervor, nämlich Stillstand der Bewegung oder Umkehr der Bewegungsrichtung, indem sie entweder die Schleimabsonderung eine Zeit lang sistieren, oder der Schleimverquellung eine umgekehrte Richtung verleihen. Wie die Umschaltung vor sich gehen soll, ist allerdings noch gänzlich rätselhaft (vgl. Harder II, Schmid). Da ich früher

zeigen konnte, daß die Umkehr auch bei mechanischer Hemmung entsteht, muß der Umkehrstoff also auch dabei gebildet werden. Er ist also keine spezifisch durch Lichtmangel hervorgerufene Bildung¹. Die Bildung dieser Stoffe muß ihrerseits wieder an das Vorhandensein eines »Stimmungstoffes« gebunden sein, der sich während der der Beschattung voraufgehenden Belichtung bildet, denn ohne eine genügend lange bzw. genügend starke Belichtung führt ja auch die längste Verdunklung zu keinem Reizerfolg (vgl. § 41). Da die Annahme solcher Stoffe aber rein hypothetisch ist, verzichte ich auf eine weitere Ausführung von Einzelheiten (vgl. Bremekamp).

Stimmungsschwankungen.

§ 39. Eine Erscheinung, welche das klare Bild der Reaktionen sehr beeinträchtigte, ist die Stimmungsverschiedenheit der einzelnen Individuen einer Kultur auch unter augenscheinlich ganz gleichen Außenbedingungen und — was noch störender ist — plötzliche, anscheinend »autonome« Stimmungsänderungen am gleichen Faden im Verlauf eines Versuches. Eine Besonderheit gegenüber anderen Organismen liegt darin ja nicht. Bei jedem tropistischen Versuch reagieren einzelne Pflanzen anders wie die Mehrzahl, wovon z. B. Starks (III) »Streuungskurve« ein anschauliches Bild gibt. Bei den Taxien speziell haben Fechner an Oscillarien, Thuret, Engelmann², Famintzin, Strasburger, Rothert, Oltmanns, Jennings, Buder (I, II) und andere an Algen- und Bakterienschwärmern Unterschiede in der Reizbeantwortung sowohl ganzer Kulturen wie einzelner Individuen gefunden. Außenbedingungen, Alter und Entwicklungsstadium haben sich dabei als wichtige, ausschlaggebende Faktoren erwiesen, im einzelnen findet man aber bei allen diesen Forschern noch mancherlei ungeklärte Tatsachen. Auch bei

¹) Ob auch der Stillstandstoff bei mechanischer Hemmung entsteht, läßt sich einstweilen nicht sagen, da bei meinen früheren Versuchen das Hemmungsmittel immer dauernd bestehen blieb und daher nicht zu entscheiden war, ob die Ruhe, die ja anfangs bestimmt passiv war, nicht später in ein „aktives“ Stadium überging.

²) Engelmann spricht direkt von „nervösen“ und „apathischen“ Individuen.

Nostoc ist es häufig gänzlich unklar, worauf die plötzlichen Stimmungsänderungen beruhen.

Da schon Engelmann (I) gefunden hat, daß die Stimmung durch Gegenwart oder Fehlen bestimmter Gase (wie Kohlensäure, Sauerstoff) sehr stark verändert wird — eine Feststellung, die von Buder praktisch zur Erzeugung konstanter Stimmung im Experiment benutzt wurde —, so könnte man annehmen, daß unter den je mit einem Deckglas bedeckten Nostoc-Kulturen sich starke Ansammlungen solcher Gase (etwa von CO_2 infolge der Atmung im Dunkeln oder von O_2 bei der Assimilation im Licht) bilden. Dadurch würde aber nur eine gleichmäßige Veränderung aller Individuen in einer Kultur, nicht aber die oft entgegengesetzt verlaufenden, und oft fast sprunghaften Stimmungsumschläge einzelner Individuen erklärbar sein.

Auch Temperaturschwankungen, die ja einen starken Einfluß auf die Reizvorgänge haben (vgl. z. B. de Vries, Strasburger, Loeb), können nicht verantwortlich gemacht werden, denn einerseits schwankte die Temperatur im Versuchsraum und im Versuchsgefäß meistens während vieler Stunden um nicht mehr als $\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$, und andererseits würden selbst durch größere Temperaturdifferenzen die Stimmungsschwankungen der einzelnen Individuen der gleichen Kultur nicht erklärbar sein.

Ich kann daher nur mit Fechner (S. 361) sagen: »Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten herauszufinden, gelang mir aber nicht.« Das ist um so bedauerlicher, als diese Änderungen im inneren physiologischen Zustand für den Gang der Versuche außerordentlich störend sind.

Die Präsentationszeit.

§ 40. Nach den Untersuchungen von Engelmann, Rothert, Buder und anderen an freischwimmenden Organismen kommt die phototaktische Reaktion nur zustande, wenn der Übergang von einem Zustand des Reizmittels zum anderen rasch erfolgt. Diese Erfahrung kann ich für die kriechenden Nostoc-Hormogonien durchaus bestätigen¹. Trotzdem ist es

¹) Wie wir gleich sehen werden, bestehen vielerlei Ähnlichkeiten zwischen den hier behandelten phototaktischen und den nyktinastischen Bewegungen. In bezug auf den plötzlichen Wechsel des Reizmittels besteht aber ein Unterschied zwischen beiden. Denn nach Pfeffer IV löst auch ein all-

nötig, daß die die Reaktion bedingende Lichtabschwächung eine gewisse minimale Zeit bestehen bleibt, ohne die die Reaktion nicht zustande kommt. Bis zu gewissem Grade war diese Tatsache schon Engelmann bekannt, wenn er (1883) schreibt: »Noch verhältnismäßig sehr unbedeutende negative Schwankungen der Intensität können sie (die Schreckbewegung) hervorrufen, wenn sie nur rapid verliefen und die Verdunkelung nachher wenigstens einige Sekunden anhielt¹.« Einige kurze Feststellungen darüber machte auch Buder (I), als er beobachtete, daß Thiospirillum, das auf plötzliche Lichtabschwächung rückwärts schwimmt, seine Bahn unverändert fortsetzt, wenn die Beschattung nur Bruchteile einer Sekunde dauert. Eine Perzeption dieser unterschwelliger Reizung fand aber doch statt, denn sie ließ sich bei mehrfacher Wiederholung zu einem Volleffekt summieren.

Genauere Bestimmungen der kürzesten Beschattungszeit, d. h. ihrer Präsentationszeit, sind noch nicht gemacht. Sie ließen sich bei den Nostoc-Hormogonien sehr gut durchführen. Da, wie im § 35 näher erörtert wurde, der Beginn der Reaktion schwer feststellbar ist, wurde die Umkehr als derjenige Reaktionspunkt gewählt, für den die Beschattungspräsentationszeit bestimmt wurde. Je nach den Außenbedingungen, von denen die wichtigsten die Intensität und die Dauer der voraufgehenden Belichtung sind, betrug sie wenige Sekunden bis mehrere Minuten. Sie ist also im Vergleich mit den bei anderen Übergangsreizen bekannten Zeiten auffallend lang. Auch für die früheren Reaktionsphasen mußte die Beschattung unter allen Umständen eine bestimmte Zeit gewirkt haben, wenn sie Reaktion im Gefolge haben sollte.

m ä h l i c h e r Lichtwechsel (während 2 Stunden) Schlafbewegung bei Phaseolusblättern aus. Da die betreffende Reaktion aber auch erst nach vielen Stunden eintritt, so ist das ja weiter nicht verwunderlich. Denn das maßgebende Moment für den Verlauf eines Reizerfolges ist bei der Intensitätsänderung, die den Reiz vorstellt, ja nicht ihre absolute Geschwindigkeit, sondern vielmehr ihre relative, d. h. ihre Geschwindigkeit im Verhältnis zur Reaktionsgeschwindigkeit des betreffenden lebendigen Systems, um das es sich handelt (Verworn, II, S. 47). Auch bei Nostoc braucht der Lichtwechsel nicht absolut plötzlich zu sein; gleiches zeigte ja auch Buder bei Thiospirillum.

¹) Von mir gesperrt.

Diese Feststellung scheint nun für das Verständnis der Phobotaxis nicht bedeutungslos zu sein. Da eine Reaktion (gleichgültig welche Phase) nur bei plötzlichem Wechsel von einer Lichtintensität zu einer anderen zustande kommt, so betrachtet man im allgemeinen den plötzlichen Übergang als den eigentlichen Reizanlaß und stellt die Photophobotaxis daher zu den Übergangsreizen (Pfeffer I). Ganz offensichtlich genügt aber der Übergang allein von der einen Außenbedingung zur anderen nicht, um die Reaktion hervorzurufen, sondern eine bestimmte Dauer des veränderten Zustandes ist ebenfalls unerläßlich. Man kann also die photophobotaktische Reaktion nicht zu den eigentlichen Übergangsreaktionen rechnen. Damit fällt aber ein wichtiger Baustein für diese ganze Gruppe fort, und es scheint demnach geboten, weitere genauere Untersuchungen darüber anzustellen, ob auch bei anderen Reizvorgängen, bei denen der Kontrast wirksam ist, wie Photo-, Chemo-, Thermo-Nastien und -Taxien nicht auch stets der Zeitfaktor von größerer Bedeutung ist. Vielleicht gibt es überhaupt keine reinen Übergangsreize. Die Frage lockt um so mehr zur Nachprüfung, als ja auch, worauf Kniep (II) aufmerksam macht, bei den Schlafbewegungen der Blätter nach Pfeffer das Ausmaß der auf ein Lichtgefälle folgenden Bewegung sehr wesentlich von der Dauer der als Reiz wirkenden Lichtveränderung abhängt.

§ 41. Außer der Beschattungspräsentationszeit kommt bei der Phobotaxis noch eine zweite Präsentationszeit vor. Es handelt sich ja um die Reizwirkung des Unterschiedes zwischen Licht und Beschattung. Eine Pflanze, die sich z. B. im Dunkeln befindet, kann erneute Verdunklung natürlich nur dann als Reiz empfinden, wenn sie inzwischen belichtet wurde. Dieses Licht muß ebenfalls eine bestimmte Zeit gewirkt haben, auf Grund derer sich eine unserem Auge nicht sichtbare Reaktion im inneren physiologischen Zustand der Pflanze vollzieht, wodurch die Pflanze auf die erforderliche »Stimmungshöhe« gelangt.

Um die beiden Präsentationszeiten deutlich auseinander halten zu können, wollen wir die eine, durch die dem Hormogonium die erforderliche Stimmungshöhe erteilt wird, als die Stimmungspräsentationszeit, die andere, während welcher der Unterschiedsreiz wirken muß, als Reizpräsentationszeit

bezeichnen. Soweit ich sehe, liegen in der Literatur keine näheren Angaben über diese beiden Arten von Präsentationszeiten vor.

Bezüglich der Ermittlung der Stimmungspräsentationszeit ergeben sich natürlich wieder die gleichen Schwierigkeiten wie für die Reizpräsentationszeit. Ihr eigentlicher, theoretischer Wert wurde nicht genau bestimmt, sondern nur die Zeit genau gemessen, welche das Hormogonium in eine solche Erregung versetzt, daß es auf eine Lichtabschwächung von bestimmter Intensität und Dauer gerade noch durch Umkehr reagiert.

§ 42. Die beiden Präsentationszeiten stehen nun in auffälliger Wechselbeziehung zueinander¹. Wählt man im Experiment die Stimmungspräsentationszeit (Hauptlicht) kurz, so findet man, daß die Reizpräsentationszeit lang sein muß, arbeitet man dagegen mit langer Stimmungspräsentationszeit, so wird die Reizpräsentationszeit kurz. Bei kurzer Stimmungspräsentationszeit wird offenbar eine geringe Erregung erzeugt, so daß eine lange Verdunklung nötig ist, um die Umkehr herbeizuführen — bei längerer Stimmungspräsentationszeit wird die Erregung höher, und die Reizpräsentationszeit kann abgekürzt werden. Bei graphischer Darstellung (auf der Abszisse des Koordinatensystems ist die Stimmungspräsentationszeit, auf der Ordinate die zugehörige Reizpräsentationszeit abgetragen) ergibt sich eine hyperbelähnliche Kurve, wie sie in Abb. 6 dargestellt ist. Bei der echten Hyperbel ist das Produkt aus dem auf der Abszisse aufgetragenen Wert und dem zugehörigen auf der Ordinate bekanntlich konstant. Stellt man jedoch dieses Produkt in unserem Fall her, so findet man einen konstanten Anstieg desselben von kurzen Stimmungspräsentationszeiten \times den zugehörigen langen Reizpräsentationszeiten zu den umgekehrten Werten. Völlig proportional verändern sich also die beiden Zeiten nicht miteinander. Die Abnahme der Reizpräsentationszeit hält mit der Zunahme der Stimmungspräsentationszeit nicht Schritt. Bei kurzen Belichtungszeiten sind daher die Reizpräsentationszeiten trotz absolut größter Länge relativ am

¹) Bei den diesbezüglichen Versuchen wurde der Einfachheit halber als Unterschiedsreiz immer der größtmögliche Kontrast, nämlich völlige Dunkelheit, verwendet.

kürzesten, so daß also die Verhältnisse für das Zustandekommen der Umkehr durch Verdunklung bei kurzen Belichtungszeiten am günstigsten liegen.

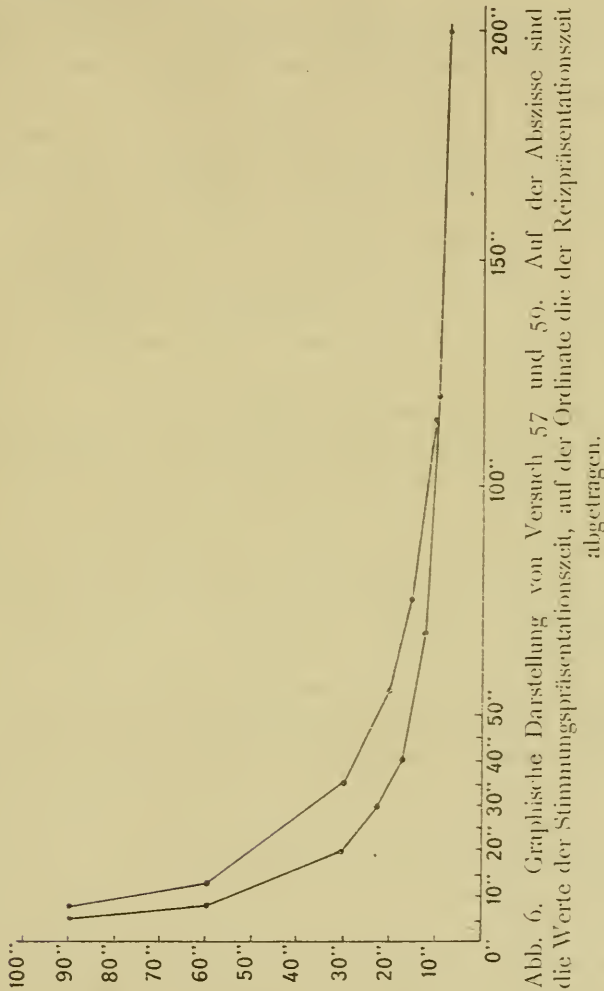


Abb. 6. Graphische Darstellung von Versuch 57 und 59. Auf der Abszisse sind die Werte der Stimulationszeit, auf der Ordinate die der Reaktionszeit abgetragen.

Das Ergebnis erinnert sehr an die schon von Strasburger, Oltmanns und nach ihnen von vielen weiteren Autoren gemachte Beobachtung, daß die »Lichtstimmung« sehr wesentlich von der Art der Vorbehandlung der Pflanzen abhängt. Diese Erscheinung wurde dann von Pringsheim und Blaauw ge-

nauer studiert. Es ergab sich, daß die Empfindlichkeit von Keimpflanzen für einseitige phototropische Reizung um so stärker herabgesetzt wird, je länger sie vorher einer allseitigen Belichtung ausgesetzt waren. Von Clark bestritten, wurden Pringsheims (I—IV) experimentellen Befunde später von Arisz bestätigt. Die theoretische Deutung ist bei Arisz jedoch eine andere. Während Pringsheim Stimmungsänderungen für die Erscheinung verantwortlich macht, hält Arisz es für wahrscheinlicher, daß die scheinbare Abnahme der Empfindlichkeit durch das Ineinanderwirken verschiedener durch die allseitige Beleuchtung hervorgerufener Einzelreaktionen zustande kommt. Für diese verschiedenen Deutungen dürften sich Anhaltspunkte zur Aufklärung aus den vorliegenden Versuchen mit phototaktischen Organismen bieten. Ein Ineinanderwirken verschieden gerichteter Reaktionen kann natürlich bei einem Cyanophyceenhomogonium nicht vorliegen, da es sich ja nicht um die Reaktion auf gerichtete Reize handelt. Bei den Cyanophyceen muß also tatsächlich eine Stimmungsänderung im Sinne Pringsheims vorliegen.

§ 43. Bei Berücksichtigung der reizphysiologischen Literatur fällt eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den hier geschilderten Verhältnissen und denen bei gewissen Nastien auf. Bei den nyktinastischen Bewegungen der Blätter¹, die durch einen Wechsel von Licht und Dunkelheit hervorgerufen werden, ist es Bedingung für das Zustandekommen der Reaktion, daß die der Verdunkelung vorausgehende Beleuchtung eine bestimmte Zeit gedauert hat, wie das schon von Pfeffer (III, IV) dargelegt wurde. Auch hier muß also die Pflanze erst in die reizempfindliche Stimmung versetzt werden.

Bis zu gewissem Grade ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei den Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten. Oltmanns (II) beobachtete nicht nur, daß auch hier vorgängige Belichtung eine unerläßliche Bedingung für das Zustandekommen des Verschlusses der Blüten durch Lichtverminderung ist, sondern er fand auch, daß diese Reaktion um so frühzeitiger eintrat, je länger die vorausgehende Belichtung gedauert hatte. Daraus darf man im Hinblick auf die an *Nostoc* gewonnenen

¹) Vgl. auch § 37 und die Anmerkung S. 437.

Ergebnisse wohl folgern, daß bei kurzer Beleuchtung das Schließen der Blüte unterbleiben würde, wenn man die anschließende Dunkelpräsentationszeit auch kurz wählt, daß aber bei gleicher Belichtungszeit und längerer Verdunklung, oder bei gleich kurzer Verdunklung aber längerer Belichtung, dagegen ein Verschuß zustande käme. Derartige Versuche hat nun zwar Oltmanns noch nicht ausgeführt, dagegen wurden von Stoppel Resultate in dieser Richtung erzielt. Bei ihr war »die Übergangsreaktion abhängig von der Lichtstimmung der Pflanze. Nach langer Belichtung verändert eine kurze Dunkelperiode die Stimmung der Blume schon so weit, daß Wiederbelichtung schnell eine Reaktion auslöst. Nach einer kürzeren Lichtperiode muß die folgende Dunkelheit länger währen, damit dasselbe Resultat erzielt wird.« Wenn nun bei den Stoppelschen Untersuchungen die Verhältnisse auch nicht ganz so einfach liegen wie bei unseren Phototaxisversuchen, weil es sich bei der Wirkung der Dunkelperiode bei ihren Blumen nicht um eine direkte, durch die Verdunklung ausgelöste Reaktion handelt, sondern um eine Stimmungsänderung, die erst einer Reaktion durch die nachfolgende Belichtung gewissermaßen den Weg ebnet, so scheint mir doch ein Hinweis darauf an dieser Stelle statthaft zu sein. Eine genaue quantitative Prüfung über die Wechselbeziehung zwischen der Belichtungs- und Verdunklungszeit liegt bei der Blütenbewegung noch nicht vor¹, es wäre nach den an Nostoc-Hormogonien gemachten Beobachtungen zweifellos eine interessante Aufgabe, hier näher in die Gesetzmäßigkeiten des Stimmungswechsels einzudringen.

Wie weit auch bei anderen aitionastischen und taktischen Bewegungen sich noch Beobachtungen machen lassen, die auf gesetzmäßige Beziehung zwischen Stimmungspräsentationszeit und Reizpräsentationszeit hinweisen, können erst weitere Untersuchungen zeigen². Es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, daß sich bei systematischer Durchprüfung aller in Betracht

¹) Vgl. auch Stoppel und Kniep, S. 395.

²) Hier ist vor allem an thermonastische Bewegungen zu denken, bei denen nach Pfeffer, II, S. 104, 194 und IV, S. 422, die Verhältnisse im Prinzip genau so liegen wie bei der Photonastie. Auch bei den von Blaauw, Vogt und Sierp studierten „Lichtwachstums-“ und „Dunkelwachstumsreaktionen“ würden sich vielleicht ähnliche Gesetzmäßigkeiten aufdecken lassen.

kommenden Gebiete vielleicht noch präzisere Daten über ein »Reizstimmungsgesetz« oder »Wechselbeziehungsgesetz«, oder wie man es sonst nennen will, finden lassen. Vor allem würde zu prüfen sein, ob sich nicht Objekte finden, bei denen das Produkt aus den beiden Präsentationszeiten bei allen Werten konstant ist.

Steigerung der Erregbarkeit und Ermüdung.

§ 44. Wird ein *Nostoc-Hormogonium* dem Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt, so zeigt sich, daß die Stimmungshöhe, die nötig ist, damit der Faden auf einen Dunkelreiz von bestimmter Dauer durch Umkehr reagiert, durch eine um so kürzere Belichtung erreicht wird (Stimmungspräsentationszeit), je öfter er vorher gereizt war¹. Diese Empfindlichkeitssteigerung wird allmählich geringer und nach einer größeren Anzahl von Reizungen wird die Erregbarkeit praktisch konstant. Die Erscheinung tritt ein, einerlei, ob der Faden sich vor der Reizung im Dauerlicht oder in Dauerverdunklung befand.

In der botanischen Physiologieliteratur habe ich keine Angaben über ähnliches bei anderen Pflanzen gefunden. Zu zitieren wäre hier vielleicht eine Beobachtung von Sierp (I, S. 704), der außer der bekannten »Lichtwachstumsreaktion« von Keimlingen auch eine »Dunkelwachstumsreaktion« beobachtete. „Allerdings findet man diese im Gegensatz zu der »Lichtwachstumsreaktion« nicht immer. Soweit die . . . Untersuchungen einen Schluß zulassen, tritt sie immer nach mehrmaliger Beleuchtungsänderung auf“². Ob die Sierpsche Beobachtung aber in Parallele gesetzt werden kann mit den Befunden an *Nostoc*, ist nicht sicher. Auch die Verminderung der Plasmaviskosität durch geotropische Reizung, wie sie von G. und F. Weber angegeben wird, würde wohl, selbst wenn sie richtig

¹) Die Erscheinung wurde nicht stets, sondern besonders an alten Kulturen beobachtet. Da die Kulturen vor Versuchsbeginn immer viele Stunden, meistens tagelang im Versuchsraum standen, können Nachwirkungen etwa voraufgegangener niederer, die Reizbarkeit herabsetzender Temperaturen, die ja nach B a c h s Untersuchungen am Geotropismus nur langsam verschwinden, für die Zunahme der Sensibilität nicht verantwortlich gemacht werden. Sie trat außerdem auch im Sommer auf, wo diese Möglichkeit überhaupt nur in sehr geringem Maße besteht.

²) Von mir gesperrt.

wäre, was von Zollikofer bestritten wird, nicht mit der Änderung der Reizbarkeit der Nostoc-Hormogonien durch wiederholte Lichtreizung vergleichbar sein. Etwas engere Beziehungen bestehen dagegen vielleicht zu den Reaktionen auf Stoßreize bei Mimosa. Nach Brunn wird bei wiederholter Reizung des Blattes die Reizschwelle zunächst zwar vorübergehend erniedrigt, dann aber hinaufgesetzt. Es findet also eine Abstumpfung der Empfindlichkeit gegen die Reize statt — genau das Gegenteil von dem, was oben für die Reaktion der Nostoc-Hormogonien bei wiederholter Licht-Dunkelreizung mitgeteilt wurde¹. Schließlich ließe sich in diesem Zusammenhang noch die Beobachtung von Oltmanns (IV, S. 316) erwähnen, nach welcher Euglena nur dann Schreckbewegungen ausführt, wenn sie vorher mehrere Stunden vorbelichtet war. Die Reizbarkeit wird also bei ihr durch Dauerlicht hervorgerufen. Die Erregbarkeitszunahme trat aber bei Nostoc absolut nicht im Dauerlicht ein — im Gegenteil, im Dauerlicht ging die durch wiederholte Reizung gesteigerte Erregbarkeit wieder zurück. Völlig ausgeschlossen ist es trotzdem nicht, daß bei Euglena ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei unserem Nostoc. Denn die Flagellaten schwimmen lebhaft umher, rotieren um ihre Achse und setzen so immer neue Teile ihres Körpers dem Lichte aus, während die eben belichtet gewesene Seite nun der Dunkelheit zugekehrt ist. Es findet also auch bei Euglena bis zu gewissem Grade ein Reizwechsel statt, wenn auch nur in verschiedenen Körperhälften. Ob das nun wirklich einen ähnlichen Einfluß hat wie die abwechselnde Beleuchtung und Verdunklung des ganzen Nostoc-Hormogoniums, ist natürlich eine einstweilen noch gänzlich unentschiedene Frage. Ihre Lösung wäre aber nicht ohne Interesse, weil dadurch wenigstens bis zu gewissem Grad der Gegensatz gelöst würde, der darin besteht, daß Keimlinge durch Dauerbeleuchtung für phototropische Reizung unempfindlicher werden, während bei phototaktischen Organismen, wie

¹) Ob die „Lichtstarre“ und „Dunkelstarre“, in welche die Schlafbewegungen ausführenden Pflanzen verfallen, wenn sie in Dauerlicht bzw. Dauerdunkelheit versetzt werden (vgl. z. B. G o e b e l , S. 70), auf eine Abnahme der Erregbarkeit infolge Ausfalls des Übergangsreizes zurückzuführen ist, ist wohl sehr zweifelhaft es handelt sich dabei doch wohl um andere physiologische Wirkungen des Mangels an Dunkelheit bzw. an Licht.

Euglena, Chromatien (Engelmann) und anderen, Dauerbeleuchtung die Empfindlichkeit für Lichtreize erhöht¹.

Man darf demnach wohl annehmen, daß die sich in der Schwellenerniedrigung zeigende Empfindlichkeitssteigerung durch wiederholte Reizung eine bisher in der Pflanzenphysiologie nicht beobachtete Erscheinung ist.

Auch in der Tierphysiologie tritt meistens das Gegenteil von dem ein, was hier geschildert wurde: bei wiederholter Reizung findet eine »Gewöhnung« an den Reiz statt, d. h. eine »Ermüdung« (Pütter I, Verworn II). Es gibt allerdings in der tierischen Physiologie eine ganze Reihe von Fällen, in denen bei wiederholten Reizungen eine Steigerung der Reaktionsfähigkeit eines Nerven oder Muskels beobachtet wurde, nach den Darstellungen von Fröhlich handelt es sich dabei aber nur um scheinbare Erregbarkeitssteigerungen, die tatsächlich auf eine Ermüdung zurückzuführen sind. Eine nähere Erörterung dieses Phänomens ist an dieser Stelle überflüssig, da seine Anwendung auf unseren Fall wohl kaum in Betracht kommt. Dagegen scheint mir ein Beispiel aus der tierischen Physiologie Beziehung zu der hier an *Nostoc* beschriebenen Erscheinung zu haben. Das ist eine Beobachtung Dofleins am Ameisenlöwen. Doflein nennt ihn »insofern ein sehr merkwürdiges Tier, als er sich normalerweise in einem Zustand der Unterempfindlichkeit befindet«. Erst bei wiederholten Reizungen tritt eine immer exakter und präziser werdende Reizbeantwortung ein, das Tier wird also durch Reizung aus dem »Schlafzustand« erweckt. Vor allem ist es der Tastsinn, durch dessen wiederholte Reizung man das Tier in einen Erregungszustand versetzen kann, in welchem alle Sinnesorgane auf leichtere Reizungen antworten als vorher. — Aber auch im Tierreich steht, wie schon gesagt, diese Erscheinung vereinzelt da. Ein Hinweis, daß es sich bei dem Ameisenlöwen ebenfalls nur um eine scheinbare Steigerung der Erregbarkeit handle, ist bei Doflein nicht vorhanden².

§ 45. Von der im Tierreich weit verbreiteten Erscheinung der »Ermüdung« ist bei den *Nostoc*-Hormogonien nichts wesentlich-

¹) Die Frage dürfte durch Vergleich des Verhaltens der nicht um ihre Achse rotierenden *Nostoc*-Hormogonien mit den rotierenden *Oscillarien* unschwer zu lösen sein.

²) Die besprochene Empfindlichkeitszunahme bei *Nostoc* äußerte sich

liches zu bemerken. Mit staunenswerter Ausdauer reagieren die Fäden bei jeder erneuten Reizung immer wieder mit normaler Reaktion ohne nennenswerte Erhöhung der Reizschwelle. Bei meinem längsten Versuch wurde ein Faden, der vorher im intermittierenden Licht gestanden hatte und dort bereits einem 210maligen Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt gewesen war, während 19 Stunden ununterbrochen teils durch absolute Verdunklung, teils durch Beschattung in den verschiedensten Zeitintervallen im ganzen ungefähr 500mal gereizt — bei der letzten Reizung waren die Schwellenwerte noch dieselben wie bei der ersten. Auch die Versuche Engelmanns, Oltmanns, Buders, Nienburgs und anderer zeigen schon, daß ihre taktischen Organismen immer wieder erneut auf einen Reiz antworten. Andererseits wurden von ihnen aber doch keine so ausgedehnten Versuche angestellt, und vor allem wurde, selbst dann, wenn, wie von Buder (I) und Nienburg (I) mit Einzelindividuen gearbeitet wurde, keine exakte Schwellenbestimmung ausgeführt, an der allein die Ermüdung genau feststellbar ist. Ein gewisser ermüdender Einfluß der oft wiederholten Reizungen machte sich bei *Nostoc* nur an der Reaktionszeit geltend, die zuweilen nach einer gewissen Anzahl der Wiederholungen des Reizes, nachdem sie sich zunächst verkürzt hatte, wieder etwas länger wurde. Da die Reizschwellen aber unverändert blieben, ist also die Erregbarkeit unverändert, wohl nur der motorische Apparat arbeitet etwas träger.

Das Reizmengengesetz.

§ 46. Seit den Untersuchungen von Fröschel und Blaauw (I) wissen wir, daß für den Phototropismus das sogenannte Reizmengengesetz gilt, wonach die Präsentationszeit der wirksamen Intensität umgekehrt proportional ist, so daß das Produkt aus der Reizintensität und der Reizdauer eine Konstante ist. Dieses Gesetz, dessen Gültigkeit auch für andere Tropismen gezeigt wurde (vgl. Fitting IV, Jost I), wird nun allerdings neuerdings von Pütter (II) auf Grund theoretischer Erwägungen abgelehnt. Nach ihm ist (S. 229) »das sogenannte übrigens, wofür im experimentellen Teil der Arbeit kein Beispiel gebracht worden ist, außer in einer Abnahme der Stimmungspräsentationszeit auch in einer Verkürzung der Reaktionszeit.

„Hyperbelgesetz“ der Schwellenreizung . . . kein Gesetz, sondern eine Näherungsformel für den Grenzfall, in dem die Intensität umgekehrt proportional der Reizzeit ist. Je größer die Beobachtungsfehler sind, um so weiter reicht die Gültigkeit der Näherungsformel«: Ohne die Richtigkeit und die theoretische Bedeutung der Pütterschen Erwägungen in Zweifel ziehen zu wollen, wonach die Zeit, die zur Schwellenreizung nötig ist, eine Exponentialfunktion der Reizintensität ist, scheinen sie mir für die Praxis ohne allzu große Folgen zu sein. Man muß sich nur klar sein, daß das vermeintliche Produktgesetz eben nichts als eine Näherungsformel ist, die aber für die meisten Zwecke ausreichend ist. Denn die Fehlergrenzen, mit denen im allgemeinen gearbeitet wird, sind viel zu groß, als daß das Püttersche Gesetz allgemein in die Erscheinung treten könnte. Bei extremen Werten allerdings müssen sich nach Pütters Formulierung unbedingt Abweichungen ergeben — und die sind ja auch tatsächlich vorhanden, denn die Richtigkeit der extremen Blaauwschen Zahlenwerte sind ja von mehr als einer Seite angezweifelt worden (Jost I S. 628, Verworn II S. 55, Arisz S. 169). Wir werden daher auch in Zukunft in unseren Experimenten, soweit wir nicht mit besonders verfeinerter Methodik arbeiten, im allgemeinen innerhalb gewisser Grenzen noch die Produktregel bestätigen können¹.

In den hier mitgeteilten Versuchen an *Nostoc* trifft das allerdings nicht zu, sondern bei ihnen finden wir auch schon mit relativ grober Schwellenbestimmung eine mit steigender Intensität immer größer werdende Abweichung vom Reizmengengesetz, und zwar werden die Schwellenwerte mit steigender Intensität immer höher. Aber auch eine Verlängerung der Belichtungszeit wirkt schwellenerhöhend, wenn auch in geringerem Maße, so daß also weder der Zeitfaktor noch der Intensitätsfaktor dem Reizmengengesetz folgen. Wie stark die »abstumpfende« Wirkung der Intensitätssteigerung tatsächlich ist, wird erst klar, wenn man berücksichtigt, daß die Resultate an der Stimmungspräsentationszeit bzw. Reizpräsentationszeit

¹) Ich gehe hier auf die interessante Püttersche Formulierung nicht näher ein, da ich hoffe, später mit ausgedehnterem Zahlenmaterial darauf zurück zu kommen.

gewonnen wurden, daß dabei aber auch stets der Übergangsreiz mitwirkt, und daß das Gefälle durch eine Intensitätserhöhung verstärkt wird, so daß man schon aus diesem Grunde mit steigender Intensität eher eine Verkürzung als eine Verlängerung der Reizpräsentationszeit erwarten sollte.

Ich möchte noch einmal ausdrücklich darauf hinweisen, daß diese Angaben sich nur auf die Umkehrreaktion beziehen. Die ersten sichtbaren Phasen der Reaktion sind dabei unberücksichtigt geblieben. Es kann natürlich möglich sein, daß die erste Verlangsamung und das Aufhören der Bewegung anderen Gesetzen folgen. Zieht man Analogieschlüsse aus dem Verhalten anderer Pflanzen, so ist es sogar wahrscheinlich, daß die Abstumpfung bei den früheren Phasen nicht so extrem in die Erscheinung tritt, weil ja viel kleinere Lichtmengen bzw. kürzere Expositionszeiten für die Erreichung dieser Phasen nötig sind. Denn beim Phototropismus machen sich die Abweichungen vom Reizmengesetz erst bei Reaktionsphasen geltend, die durch sehr große Reizmengen hervorgerufen werden; nach Clark ist es der Fall beim Eintritt der negativen phototropischen Krümmung, nach Arisz soll diese aber — wenigstens innerhalb 1,4 bis 1800 MKS — noch der Produktregel folgen, und erst für das Ende der negativen Reaktion, also die zweite positive Krümmung, gilt das Gesetz nicht mehr. Dafür sind aber Lichtmengen nötig, die um ein weit größeres Vielfaches von der gerade eben sichtbare Krümmung auslösenden Lichtmenge differieren, als die in unserem Fall bei *Nostoc* in Betracht kommenden Werte. Arisz z. B. beobachtete schon bei 7,6 MKS positive Krümmung, erst bei etwa 4000 MKS negative und bei noch höheren Lichtmengen zweite positive Krümmung, bei *Nostoc* ist dagegen im Durchschnitt zum Eintritt der Umkehr eine nur ungefähr 4 bis 5 mal so große Lichtmenge nötig als zur Herbeiführung der ersten sichtbaren Reaktion. Es ist danach kaum wahrscheinlich, daß für die ersten Reaktionsphasen sehr wesentlich andere Reizgesetzmäßigkeiten gelten als für die Umkehr.

Der Hauptunterschied zwischen dem Verhalten von *Nostoc*-Hormogonien und dem von Keimlingen gegenüber starken, bzw. lang dauernden Belichtungen scheint mir darin zu bestehen, daß die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung bei der

überhaupt rascher reagierenden phototaktischen Organismen viel schneller zur Geltung kommt als bei den träge reagierenden phototropischen Pflanzen. Daß auch bei ihnen eine solche Abstumpfung besteht, wurde ja mehrfach (Pringsheim, Blaauw und andere) nachgewiesen.

Die Unterschiedsschwelle.

§ 47. Es ist eine bekannte Tatsache, daß phototaktische Organismen nicht nur auf plötzliche absolute Verdunklung reagieren, sondern daß auch schon auf eine Beschattung eine Veränderung ihrer Bewegung zu beobachten ist (Engelmann, Jennings, Buder). Schon Engelmann (I) fand, »daß innerhalb weiter Grenzen der Lichtstärke der Schwellenwert der Schwankung mit der anfänglichen Lichtstärke wuchs«. Genauere Bestimmungen der Unterschiedsschwelle unter verschiedenen Bedingungen sind aber noch nicht ausgeführt. Nur von Buder I liegt eine kleine Angabe vor. Er bestimmte bei *Thiospirillum* die Unterschiedsschwelle bei Beleuchtung mit 20 MK und mit 200 MK und fand, daß die relative Beschattung bei der höheren Intensität stärker sein muß als bei der schwachen. Da bei Buder aber keine Angaben über die Wirkungszeit des Lichtes vorliegen und diese, wie sich in der vorliegenden Untersuchung gezeigt hat, auch für die Unterschiedsschwelle von Einfluß ist, so darf man aus Buders Ergebnis an sich noch keine allzuweiten Schlüsse ziehen. Meine ausgedehnteren Untersuchungen zeigen aber, daß Buders Resultat im Prinzip richtig ist. Mit jeder Verstärkung der Intensität des Hauptlichtes wird auch der Schwellenwert der Intensität des die Umkehr verursachenden Beschattungslichtes höher¹. Dabei sind bei starken Hauptlichtintensitäten die Beschattungsintensitäten so hoch, daß man erstaunt ist, daß solche Lichtstärken, die für unser Auge »blendend« sind, den Faden zu der gleichen Reaktion veranlassen wie absolute Dunkelheit (in einem bestimmten Versuch z. B. machte der Faden bei »Beschattung« mit 1860 MK eine solche »Dunkelflucht« — er war allerdings vorher auch mit 10800 MK beleuchtet worden). Während die absolute Intensität des Be-

¹) Dieses Licht mußte natürlich länger wirken als die Reaktionszeit für die Umkehr ist, da sonst natürlich falsche Resultate erzielt werden.

schattungslichtes steigt, wird die relative Unterschiedsschwelle aber mit steigender Intensität des Hauptlichtes immer größer.

Es ergibt sich also die Ungültigkeit des Weberschen Gesetzes, dessen Inhalt dann erfüllt wäre, wenn das Verhältnis zwischen der Hauptlichtintensität und der zur Umkehr führenden Beschattungsintensität konstant wäre. Buder hat wohl sicher mit Recht darauf hingewiesen, daß die Zunahme der relativen Unterschiedsschwelle daher rührt, daß man sich mit steigender Intensität immer mehr dem Gebiet nähert, in dem der phototaktische Organismus nicht mehr positiv reagiert, sondern »indifferent« oder negativ, und daß, je näher man diesem Gebiet kommt, um so mehr die Unterschiedsempfindlichkeit abnehmen muß.

Eine zweite Möglichkeit, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zu prüfen, besteht darin, nicht die Intensität des Reizes zu steigern, sondern die Vermehrung der Energiemenge durch Verlängerung der Wirkungszeit zu erzeugen. Nach dem Reizmengengesetz müßte es natürlich — wenigstens innerhalb gewisser Grenzen — ganz gleichgültig sein, ob eine Energiemenge durch lange Wirkung einer schwachen Intensität oder durch kürzere einer entsprechend stärkeren Intensität erzeugt wird. Da bei unseren Hormogonien eine Intensitätssteigerung aber einen stark abstumpfenden Einfluß ausübt, so muß auch die Unterschiedsschwelle bei gleichen Lichtmengen verschieden ausfallen, je nachdem mit was für einer Intensität die Lichtmenge hergestellt wird. Der Zeitfaktor spielt dabei eine relativ untergeordnete Rolle. Bei konstanter Intensität wirkt eine Verlängerung der Wirkungszeit des Hauptlichtes zwar auch vergrößernd auf die relative Unterschiedsschwelle ein, die Wirkung ist aber so gering, daß innerhalb gewisser Grenzen, die in § 18 näher erörtert sind, eine starke Annäherung an das Webersche Gesetz besteht. Daß hier keine volle Gültigkeit des Weberschen Gesetzes vorliegt, kommt vielleicht daher, daß mit zunehmender Verlängerung der Belichtungszeit ein immer größerer Teil der Erregung bis zum Augenblick der Beschattung abgeklungen ist.

Es ist nun interessant darauf hinzuweisen, daß dieser Unterschied in der verschiedenartigen Beeinflussung der Unterschiedsschwelle durch den Intensitätsfaktor und den Zeitfaktor auch anderweitig in die Erscheinung tritt. Fitting (I) hat nach-

gewiesen, daß für den Geotropismus das Webersche Gesetz bei Änderung der Reizzeit gültig ist, bei Änderung der Reizintensität dagegen nicht (vgl. dazu Blaauw I, S. 353, Rutten-Pekelharing, S. 298, Fitting III, S. 201, Reiß, Kniep III, S. 349, Stark IV). Stark (I, II) arbeitet bei seinen Versuchen zum Nachweis des Weberschen Gesetzes beim Haptotropismus nur mit einer zeitlichen Veränderung des Reizes. Er variiert die Streichzahl auf den verschiedenen Flanken des Keimlings — die Intensität der einzelnen Reizungen ist dabei natürlich stets gleich groß. Es wäre nach den hier mitgeteilten Ergebnissen und nach den Befunden Fittings nicht ohne Interesse, zu prüfen, ob das Webersche Gesetz für den Haptotropismus auch dann noch gilt, wenn die Intensität der Reize verändert wird. Da die Änderung der Reizintensität aber der Faktor ist, an dem Weber sein Gesetz ursprünglich aufgestellt hat, so scheint mir die Berücksichtigung dieses Punktes nicht bedeutungslos zu sein. Sicher nachgewiesen für Intensitätsänderungen ist die Gültigkeit des Gesetzes nur an chemischen Reizen (Lit. bei Kniep III und Stark IV).

In dieser Erörterung ist an die ursprüngliche Formulierung des Weberschen Gesetzes gedacht (Verworn II, S. 42); auf die abgeänderte Form einzugehen, welche Wertheim-Salomonson und vor allem neuerdings Pütter (II) dem Gesetz gegeben haben, schien mir bei diesen kurzen Betrachtungen nicht erforderlich zu sein. Der Umfang der hier vorliegenden Zahlen ist auch wohl zu gering, um den ganzen Bereich der Pütterschen Kurve auszufüllen¹.

Ausblick.

§ 49. Sowohl bei der Bestimmung der Unterschiedsschwelle wie bei der der Präsentationszeit ist eine Erhöhung der Schwellen mit zunehmender Lichtintensität feststellbar. In einigen meiner Versuche finden sich Anhaltspunkte für das Tempo, in dem die sich darin äußernde abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung verläuft. Da bei den Präsentationszeitbestimmungen die Verhältnisse durch die sich mit jeder Intensitätssteigerung ebenfalls erhöhende Stärke des Übergangsreizes kompliziert werden, ist ein übersichtlicher Einblick nur aus der Bestimmung der Unterschiedsschwelle zu erwarten.

¹) Vgl. die Fußnote in § 46.

Wäre das Webersche Gesetz für die Unterschiedsschwelle gültig, so müßte bei jeder Erhöhung der Hauptlichtintensität um ein bestimmtes Vielfaches die Intensität der Beschattungsschwelle um das gleiche Vielfache steigen, da ja das Verhältnis zwischen Reizgröße und dem Reizzuwachs konstant sein muß. In der nachstehenden Tabelle sind aus 3 Versuchen des § 17 diese bei Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zu fordernden Werte ausgerechnet¹ und daneben die tatsächlich gefundenen gesetzt. Je höher die Intensität ist, desto stärker ist die Abweichung vom Weberschen Gesetz, desto stärker abgestumpft ist der Faden.

Tabelle 31.

Versuch Nr.	Hauptlicht- intensität	Intensität d. Beschattung		Intensitätssteigerung			
		bei Gültig- keit des W. G.	im Experi- ment ge- funden	des Haupt- lichts um das ... fache	der Beschat- tung um das ... fache		
63	155 MK	88,6 MK	88,6 MK	} 3,2	2,01		
	496 „	283,5 „	178 „				
	1 550 „	883,6 „	394 „			} 3,12	2,21
64	155 „	95,3 „	95,3 „	} 3,2	2,18		
	496 „	304,96 „	208,0 „				
	1 550 „	951,6 „	465 „			} 3,12	2,23
	4 650 „	2754,8 „	1046 „			} 3,0	2,25
	10 800 „	6391,1 „	1860 „			} 2,32	1,78
65	100 „	57 „	57 „	} 2,0	1,51		
	200 „	114 „	86 „				
	400 „	228 „	135 „			} 2,0	1,57
	800 „	456 „	192 „			} 2,0	1,42
	1 600 „	912 „	280 „			} 2,0	1,45
	3 200 „	1824 „	425 „			} 2,0	1,50
	6 400 „	3648 „	680 „			} 2,0	1,60

Vergleicht man nun die Stärke der Intensitätssteigerung mit der Stärke der durch sie hervorgerufenen Abstumpfung, so sieht man, daß die beiden Größen in absolut regelmäßiger Beziehung zueinander stehen. In Versuch 65 z. B. tritt mit jeder Verdoppelung der Intensität des Hauptlichtes eine Erhöhung der Intensität der Beschattungsschwelle um das ungefähr 1,5fache ein. Ähnlich in den anderen Versuchen.

Diese Tatsache wurde erst bei der Niederschrift der Arbeit gefunden, als weitere Versuche nicht mehr gemacht werden

¹) Unter Zugrundelegen des Wertes bei der niedrigsten Intensität als Einheit.

konnten. Da sich in anderen Versuchen als den hier mitgeteilten auch abweichende Ergebnisse finden — die man allerdings doch in der hier besprochenen Richtung deuten könnte —, so darf man das Resultat noch nicht als gesichert betrachten, es blieb deshalb auch im experimentellen Teil der Arbeit unerwähnt. Weitere Untersuchungen, wohl am besten an Objekten, von denen man ganze Scharen beobachten kann und dabei nicht eventuellen individuellen Stimmungen zum Opfer fällt, müssen hier weitere Aufklärung bringen.

Zusammenfassung der experimentellen Ergebnisse.

§ 49. 1. Die Nostoc-Hormogonien reagieren auf plötzliche, hinreichend starke Veränderungen in der Lichtstärke durch Umkehr der Bewegung.

2. Diese Reaktion wurde nur beobachtet bei plötzlicher Abnahme der Lichtintensität, bei plötzlicher Lichtsteigerung trat selbst bei Übergang von 0 auf 12000 MK keine Reaktion ein.

3. Die Umkehr erfolgt nur, wenn die dem Lichtwechsel vorausgehende Beleuchtung (Hauptlicht) eine bestimmte Mindestzeit gedauert hat (Lichtpräsentationszeit).

4. Andererseits darf auch die Einwirkungsdauer des abgeschwächten Lichtes nicht unter eine bestimmte Zeit sinken, wenn es als Reiz zur Umkehr wirken soll (Beschattungspräsentationszeit).

5. Zwischen beiden Präsentationszeiten besteht eine Wechselbeziehung. Bei langer Belichtungszeit ist eine kurze Beschattungspräsentationszeit zur Herbeiführung der Umkehr ausreichend, und umgekehrt genügt bei langdauernder Beschattung eine kurze Lichtpräsentationszeit. Je größer die eine Zeit ist, desto kürzer kann die andere sein.

Eine vollkommene Proportionalität in der Wechselbeziehung der beiden Zeitschwellen ist jedoch nicht vorhanden. Bei Verlängerung der Lichtpräsentationszeit findet meist eine relativ zu geringe Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit statt. Das Produkt aus beiden Zeiten, (das gewissermaßen die »Energie-menge« darstellt, welche die Umkehr herbeiführt), wird daher mit zunehmender Lichtpräsentationszeit immer größer.

6. Erhöhung der Intensität des Hauptlichtes ruft keine proportionale Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit hervor. Je intensiver das Licht ist, desto stärker wird die Empfindlichkeit der Hormogonien abgestumpft. Die Abstumpfung ist sehr häufig so stark, daß mit steigender Intensität nicht eine Verkürzung, sondern eine Verlängerung der Beschattungspräsentationszeit einhergeht. Ob die Verlängerung der Beschattungspräsentationszeit schon bei relativ niedrigen, oder erst bei hohen Hauptlichtintensitäten in die Erscheinung tritt, hängt von der individuellen Stimmung des Hormogoniums ab.

Die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung ergibt sich auch aus folgenden Modifikationen der Versuchsanordnung:

a) Wird ein und dieselbe Lichtmenge erzeugt durch verschieden hohe Intensitäten bei entsprechender Wirkungszeit, so ist die Beschattungszeitschwelle um so länger, je stärker die Intensität des verwendeten Hauptlichtes ist.

b) Verdopplung einer Lichtmenge ruft, wenn sie durch Verdopplung der Hauptlichtzeit erzeugt wird, stets eine starke Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit hervor, wenn sie dagegen durch Verdopplung der Intensität gewonnen wird, bedingt sie zum mindesten nur eine sehr geringe Verkürzung, in den meisten Fällen aber eine Verlängerung dieser Schwelle.

c) Wird zu einer bestimmten Beschattungszeit die Hauptlichtschwelle gesucht, so ist die Schwellenenergiemenge um so größer, je stärker die Intensität des Hauptlichtes ist. Die Hauptlichtpräsentationszeit wird dabei zwar meistens kleiner, zuweilen aber — trotz der Intensitätserhöhung des Hauptlichtes — größer.

d) Eine Verkürzung der Beschattungszeit bedingt nach Satz 5 eine Verlängerung der Belichtungszeit, diese läßt sich nicht ersetzen durch eine entsprechende Verstärkung der Lichtintensität.

7. Ein und dieselbe Hauptlichtmenge ruft daher, je nachdem sie durch hohe oder niedrige Intensität erzeugt ist, ganz verschiedene Effekte hervor. Das Reizmengengesetz hat für diese Verhältnisse keine Gültigkeit.

8. Bei den eben erwähnten Versuchen wurde die Intensität der Beschattung nicht verändert. Da bei einer Erhöhung

der Intensität des Hauptlichtes gleichzeitig eine Verstärkung des Gefälles zur Beschattungsintensität stattfindet, war schon aus diesem Grunde bei einer Hauptlichtintensitätserhöhung eine Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit zu erwarten. Ihre tatsächliche Verlängerung beweist um so deutlicher die abstumpfende Wirkung der Intensitätserhöhung.

9. Bei Versuchen, in denen nicht die Beschattungszeitschwelle, sondern ihre Intensitätsschwelle gesucht wurde, ergab sich, daß mit steigender Intensität des Hauptlichtes auch die zur Umkehr führende Beschattungsintensitätsschwelle höher wird. Die relative Unterschiedsschwelle wird mit steigender Intensität jedoch immer größer, das Webersche Gesetz hat also keine Gültigkeit.

10. Die sich darin äußernde Abnahme der Empfindlichkeit scheint in einem konstanten Verhältnis zur Intensitätssteigerung zu stehen.

11. Wird die Hauptlichtzeit geändert, so ergibt sich ebenfalls bei größer werdender Hauptlichtmenge eine Zunahme der relativen Unterschiedsschwelle, so daß auch in diesem Fall das Webersche Gesetz ungültig ist. Die Schwellenvergrößerung ist jedoch bedeutend geringer als bei Erhöhung der Hauptlichtintensität, so daß eine gewisse Annäherung an das Gesetz vorhanden ist.

12. Die durch unterschwellige Reize hervorgerufenen Erregungen können summiert werden. Die Relaxationszeit ist gering.

Durch sehr lange Verdunklung kann bei manchen Hormonien der Eintritt der Umkehrreaktion sehr stark hinausgezögert werden. Geschieht das während einer größeren Zahl von Minuten, so klingt die durch den Übergangsreiz induzierte Erregung so weit ab, daß Umkehr nicht mehr sicher zustande kommt.

13. Die Reaktion auf plötzlichen Lichtwechsel verläuft in folgenden Phasen: Abnahme der Geschwindigkeit, Stillstand, Wiederbeginn der Bewegung und zwar in alter oder umgekehrter Richtung (maximale Reaktion).

14. Je nach der Intensität der Reizung werden alle Phasen oder nur ein Teil derselben durchlaufen, worauf wieder der alte Zustand wie vor der Reizung entsteht.

15. Als Faktoren, welche den Erfolg der Reizung beeinflussen, sind zu nennen: die Belichtungszeit, die Beschattungszeit und das Intensitätsgefälle zwischen Hauptlicht und Beschattung. Eine Variation jedes einzelnen dieser Faktoren ist gleichbedeutend mit einer Änderung in der Reizstärke.

16. Die »theoretische« Reaktionszeit, welche bis zum ersten Augenblick des Verlangsamungsbeginns verstreicht, konnte nicht genau bestimmt werden, sie ist aber eine einwandfrei vorhandene Größe. Bei völliger Verdunkelung des Hormogoniums hat sie eine Länge von einigen Sekunden. Ihr folgt ziemlich rasch der Stillstand der Bewegung, meistens erst wesentlich später folgt dann die dritte Reaktionsphase.

17. Die Reaktionszeiten für die verschiedenen Phasen sind abhängig von der Stärke der Reizung.

a) Der Stillstand der Bewegung erfolgt bei starker Reizung früher als bei schwacher.

b) Die Reaktionszeit für den Wiederbeginn der Bewegung in alter Richtung ist um so länger, je stärker die Reizung ist. Die Umkehrreaktionszeit nimmt dagegen mit zunehmender Reizstärke ab; sie erreicht schon ziemlich bald nach Überschreiten der Umkehrschwelle ihr Minimum und bleibt dann bei weiterer Verstärkung des Reizes konstant.

18. Der motorische Apparat der Hormogonien wird stark beeinflußt durch das Licht. Im Dunkeln arbeitet er viel träger als im Hellen, daher ist die Reaktionszeit (gemessen am Eintritt der Umkehr) im Dunkeln sehr viel länger als im Licht.

Die Verkürzung der Reaktionszeit durch Beleuchtung findet in ganz gesetzmäßiger Weise statt. Der Teil der Reaktionszeit, der einer Belichtung ausgesetzt ist, sei er groß oder klein, wird immer um einen ganz bestimmten Prozentsatz verkürzt.

Die Stärke dieser prozentualen Beschleunigung der Reaktion hängt von der Intensität des während des Ablaufs der Reaktion herrschenden Lichtes ab. Je stärker das Licht ist, um so mehr wird die Reaktionszeit verkürzt.

19. Der Wiederbeginn der Bewegung und die Umkehr fallen meistens zeitlich zusammen. Unter bestimmten Bedingungen lassen sie sich aber trennen. Die Umkehr kann ganz ohne vorherigen Stillstand der Bewegung plötzlich eintreten, es kann

aber auch eine längere Ruhe vorhanden sein, in deren Anschluß die Bewegung in alter Richtung wieder einsetzt, um nach einiger Zeit mehr oder weniger plötzlich der Umkehr zu weichen.

Wiederbeginn der Bewegung und Umkehr sind also zwei unabhängig voneinander verlaufende Teile des Reizprozesses. Es gibt Fälle, in denen nur einer von beiden, andere, in denen beide auftreten und zwar dann zeitlich zusammenfallend oder getrennt voneinander.

20. Die an der Größe der Schwellen meßbare Empfindlichkeit der Fäden ist nicht nur in verschiedenen Kulturen, sondern auch an den einzelnen Individuen der gleichen Kultur sehr verschieden. Die »Stimmung« der Fäden ändert sich oft innerhalb kurzer Zeitabschnitte dauernd, eine Gesetzmäßigkeit dafür ist nicht zu erkennen.

21. Im ungeretzten Zustand befinden sich die Hormogonien in einem gewissen »Unterempfindlichkeits«-Stadium. Um sie dann zur Umkehr zu reizen, bedarf es langer Präsentationszeiten. Durch wiederholte Reizung wird die Schwelle rasch und stark erniedrigt. Die Erregbarkeit kann dabei um ein Vielfaches gesteigert werden.

Die Schwellenerniedrigung schreitet anfangs rasch, später immer langsamer fort, so daß nach einigen Dutzend oder mehr Reizungen schließlich ein praktisch konstanter Wert erreicht wird.

Werden die Reizungen durch Einschaltung von Dauerlicht oder Dauerverdunkelung unterbrochen, so tritt wieder eine Erhöhung der Reizschwelle ein.

Die Erscheinung war nicht immer zu beobachten, sondern in erster Linie in alten Kulturen.

22. Ein Steigen des Schwellenwertes durch »Ermüdung« wurde selbst nach vielen Hunderten von Reizungen nicht beobachtet.

Würzburg, Botanisches Institut.

Literatur.

- Aderhold, R., Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1888. N. F. 15, 310.
- Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des trav. bot. néerland. 1915. 12, 45.

- Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1907. **44**, 57.
- Blauw, A. H., I, Die Perzeption des Lichtes. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 1909. **5**, 209.
- , II, Licht und Wachstum. I. *Zeitschr. f. Botan.* 1914. **6**, 641.
- , III, Licht und Wachstum II. *Ebenda.* 1915. **7**, 465.
- , IV, Licht und Wachstum III. *Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool.* 1919. **15**, 87.
- Bremekamp, C. E. B., Theorie des Phototropismus. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 1918. **15**, 123.
- Brunn, J., Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen.* 1909. **9**, 307.
- Buder, J., I, Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915. **56**, 529.
- , II, Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. *Ebenda.* 1917. **58**, 105.
- , IIa, Zur Biologie des Bakteriopurpurs und der Purpurbakterien. *Ebenda.* 1919. **58**, 525.
- , III, Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. *Ber. d. d. bot. Ges.* 1918. **36**, 104.
- , IV, Neue phototropische Elementarversuche. *Ebenda.* 1920. **38**, 10.
- Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena*. *Zeitschr. f. Bot.* 1913. **5**, 737.
- Cohn, F., Über die Gesetze der Bewegung der mikroskopischen Pflanzen und Tiere unter Einfluß des Lichtes. *Hedwigia.* 1866. **5**, 161.
- Darwin, Ch., Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1881.
- Doflein, F., *Der Ameisenlöwe.* Jena 1916.
- Engelmann, Th. W., I, Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie.* 1882. **29**, 387.
- , II, *Bacterium photometricum.* *Ebenda.* 1883. **30**, 95.
- , III, Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. *Bot. Zeitg.* 1888. **46**, 661.
- Famintzin, A., I, Die Wirkung des Lichtes auf die Bewegung von *Chlamydomonas* usw. *Mélanges biol. tirés du bull. d. l'acad. imp. d. sc. de St. Petersburg.* 1866. **6**, 73.
- , II, Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1867. **6**, 1.
- Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. *Zeitschr. f. Bot.* 1915. **7**, 289.
- Fitting, H., I, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1905. **41**, 221.
- , II, Die Leitung tropischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. *Ebenda.* 1907. **44**, 177.
- , III, Referat über eine Arbeit Pechelharing's. *Zeitschr. f. Bot.* 1910. **2**, 199.
- , IV, Tropismen. *Handwörterbuch d. Naturwiss.* 1913. **8**, 234.

- Fröhlich, F. W., Das Prinzip der scheinbaren Erregbarkeitssteigerung. Sammelreferat. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1909. **9**, 1.
- Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math. natw. Kl., Abt. 1. 1908. **97**.
- Goebel, K., Das Rumphius-Phänomen. Biol. Centralbl. 1916. **36**, 49.
- Guttenberg, H. von, Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 299.
- Harder, R., I, Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 145.
- , II, Über die Beziehung des Lichtes zur Keimung von Cyanophyceensporen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58**, 237.
- , III, Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**, 177.
- Heilbronn, A., Lichtabfall oder Lichtrichtung als Ursache der heliotropischen Reizung? Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**, 641.
- Heß, C. v., Messende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Heliotropismus der Pflanzen und den Lichtreaktionen der Tiere. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 481.
- Jennings, H. L., Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Deutsch von E. Mangold. Leipzig u. Berlin 1914.
- Jost, L., I, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.
- , II, Reizerscheinungen der Pflanzen. Allgemeines. Handwörterbuch d. Naturwiss. 1913. **8**, 213.
- , III, Taxien. Ebenda. 218.
- Kniep, H., I, Eine neue Vorrichtung für intermittierende Reizung am Klinostat. Zeitschr. f. biolog. Technik u. Methodik. 1910. **2**, 70.
- , II, Nastien. Handwörterb. d. Naturwiss. 1913. **8**, 281.
- , III, Botanische Analogien zur Psychophysik. Fortschritte d. Psychol. u. ihrer Anwendungen. 1916. **4**, 81.
- Loeb, J., Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1893. **54**, 91.
- Lundegårdh, H., Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 229.
- Nathanson, A., und E. Pringsheim, Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 137.
- Nienburg, W., I, Die Perception des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 161.
- , II, Über phototropische Krümmung an längsseitig zum Teil verdunkelten Avena-Koleoptilen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 491.
- Noack, Konrad, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helio-perception parallelotroper Organe. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**, 1.
- Ohno, N., Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**.
- Oltmanns, F., I, Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora. 1892. **75**, 783.
- , II, Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Zeitg. 1895. **53**, 31.

- Oltmanns, F., III, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora. 1897. **83**, 1.
- , IV, Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 257.
- Paál, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1918. **58**, 406.
- Pauli, R., Über psychische Gesetzmäßigkeiten, insbesondere über das Weber'sche Gesetz. Jena 1920.
- Pieper, A., Die Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin. 1915.
- Pfeffer, W., I, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1897 und 1904.
- , II, Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten. Physiol. Unters. Leipzig. 1873. 159.
- , III, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Ebenda 1875. 1.
- , IV, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. math. phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1907. **30**, 259.
- Pringsheim, E., I, Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beiträge z. Biol. d. Pflanzen. 1907. **9**, 263.
- , II, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Ebenda. 1909. **9**, 415.
- , III, Heliotropische Studien. Ebenda. 1910. **10**, 71.
- , IV, Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- , V, Zur Physiologie der Schizophyceen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1913. **12**, 49.
- Pütter, A., I, Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- , II, Studien zur Theorie der Reizvorgänge. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1918. **171**, 201.
- RiB, M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **53**, 207.
- Rother, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora. 1901. **88**, 371.
- Rutgers, A. A. L., The influence of temperature on the geotropic presentation time. Rec. d. trav. bot. néerl. 1912. **9**, 1.
- Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. Rec. d. trav. bot. néerl. 1910. **7**, 241.
- Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeit. d. bot. Inst. Würzburg. 1880. **2**, 487.
- Schmid, G., Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora. 1918. N. F. **11**, 327.
- Sierp, H., I, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**, 041.
- , II, Über die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biolog. Centralbl. 1918. **38**, 221.
- , III, Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 123.
- , IV, Neuere Arbeiten über Photo- und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot. 1919. **11**, 510.
- Stahl, E., Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitg. 1884. **42**, 145.

- Stark, P., I, Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **57**.
- , II, Über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bei den haptotropischen Reaktionen von Koleoptilen und Keimstengeln. Ebenda 1918. **58**, 459.
- , III, Das Resultantengesetz beim Haptotropismus. Ebenda. 1919. **58**, 475.
- , IV, Das Webersche Gesetz in der Pflanzenphysiologie. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1919. **18**, 371.
- Stoppel, R., Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Bot. 1910. **2**, 369.
- , und H. Kniep, Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Ebenda. 1911. **3**, 369.
- Strasburger, E., Wirkung des Lichtes und der Wärme auf die Schwärmsporen. Jena. 1878.
- Thuret. Ann. sc. nat. 1857. Sér. IV. **14**, 15.
- Treviranus, L. C., Fernere Beobachtungen über die Bewegung der grünen Materie im Pflanzenreiche. In Treviranus, H. R. und L. C., Vermischte Schriften anat. u. physiol. Inhalts. Bremen. 1817. **2**.
- Verworn, M., I, Allgemeine Physiologie. 5. Aufl. Jena. 1909.
- , II, Erregung und Lähmung. Jena. 1914.
- Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7**, 193.
- Vries, M. de, Die phototropische Empfindlichkeit des Segerhafers bei extremen Temperaturen. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**, 233.
- Weber, Tastsinn und Gemeingefühl. Handwörterb. d. Phys. 1846.
- Weber, G. und F., Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jahrb. f. wiss. Bot. 1916. **57**.
- Wertheim-Salomonson, J., Die Effektgröße als Funktion der Reizgröße. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. 1903. **100**, 455.
- Zielinski, F., Über die gegenseitige Abhängigkeit geotropischer Reizmomente. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3**, 81.
- Zollikofer, Clara, Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Beitr. z. allg. Bot. 1918. **1**, 449.