

Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von *Avena sativa* und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen.

Von

Hermann Sierp.

Mit 3 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Während man schon seit längerer Zeit bestrebt ist, über die tropistischen Erscheinungen durch genaue quantitative Messungen sich ein weiter in Tiefe gehendes Bild zu verschaffen, liegen solche Untersuchungen über das Grundproblem, das Wachstum, nur recht wenige vor. Unsere Aufmerksamkeit ist heute dank der spekulativen Untersuchungen von Blaauw (2, 3, 4) über den Phototropismus dieser Frage wieder ganz zugewandt. Die im folgenden mitgeteilten Versuche sollen einen weiteren Beitrag zu der Frage liefern, wie das Licht die Wachstumsintensität beeinflusst. Sie bilden eine Fortsetzung meiner in dieser Zeitschrift über diesen Gegenstand veröffentlichten Untersuchungen (9).

Ich wählte wie bei diesen wieder die Koleoptile von *Avena sativa* ausschließlich zum Versuchsobjekt. Es hat natürlich große Nachteile, alle Versuche nur auf eine Pflanze zu beschränken, aber andererseits lassen sich die Vorteile eines solchen Vorgehens nicht verkennen. Man lernt so einmal ein Objekt gründlich kennen. Daß zudem das klassische Objekt, die Koleoptile von *Avena sativa*, auch zu diesen Untersuchungen geeignet ist, dürfte bei der Wichtigkeit, die sie stets bei phototropischen Untersuchungen geführt hat, besonders erwünscht sein.

Ich sagte am Schluß meiner eben erwähnten Arbeit, daß sich auch für die Haferkoleoptile die Auffassung von Blaauw über den Phototropismus verteidigen läßt. Es ist meine Ab-

sicht, gerade nach dieser Richtung hin meine früheren Untersuchungen zu ergänzen. Eine solche Erweiterung war unbedingt notwendig. Wer die drei Arbeiten von Blaauw aufmerksam durchstudiert, wird diese mit dem Gefühl aus der Hand legen, daß an der hier entwickelten Theorie etwas Wahres ist, daß aber vieles noch recht ungeklärt ist. Dies dürfte wohl der Grund sein, warum so viele gegenüber dieser Theorie, die so ganz im Gegensatz zu unserer heutigen Auffassung steht, sich ablehnend verhielten. Die Unklarheit, die, betreffs der Koleoptile von *Avena sativa* herrscht, die phototropisch von allen Objekten am besten untersucht ist, dürfte diese Zurückhaltung in erster Linie bewirkt haben. Auch die jüngst erschienene Arbeit von van de Sande Bakhuyzen (8) kann unsere Bedenken nicht zerstreuen. Es wird wohl seine ganz bestimmten Gründe haben, wenn letzterer aus den Zahlen, die von Vogt (13) und mir (10) gegeben wurden, sich die »Wachstumsverzögerungskurve«, die er zur Grundlage seiner Überlegungen macht, nicht konstruieren läßt.

Zunächst wird es nötig sein, meine in einer kurzen Mitteilung (10) gegebenen Zahlen über den Einfluß geringer Lichtmengen, also solcher, wie sie zumeist zu phototropischen Untersuchungen verwandt wurden, weitgehendst zu ergänzen, dies schon aus dem Grunde, weil Vogt zu einer von Blaauw ganz abweichenden Auffassung gekommen war.

Vogt erblickt in der nach einer Belichtung auftretenden Lichtwachstumsreaktion lediglich eine den Schreckbewegungen vergleichbare Reaktion, während Blaauw auf ihr seine bekannte Auffassung des Phototropismus aufbaut. Daß ersterer bei geringeren Lichtmengen als 2880 MKS keine Reaktion fand, braucht nicht, wie ich dies bereits in der kurzen Mitteilung (10) gezeigt habe, gegen die Theorie von Blaauw zu sprechen. Letzterer hat in einer seiner Abhandlungen über diesen Gegenstand bereits darauf hingewiesen, daß die Lichtmengen, die Vogt verwandte, deshalb für die Koleoptile geringer waren, weil das Licht senkrecht von oben gegeben wurde. Wählt man eine Belichtung von zwei gegenüberliegenden Seiten, so wird das Ergebnis gleich ein anderes, es zeigt sich dann, daß selbst noch Mengen von 10 MKS eine Reaktion hervorrufen

können. Wenn damit auch bereits der Einwand von Vogt entkräftet ist, so ist doch noch nicht, was besonders aus den Darlegungen von van de Sande Bakhuyzen hervorgeht, damit gezeigt, daß auch für die Koleoptile von *Avena* die Theorie von Blaauw zu Recht besteht. Dies verlangt weitere zahlreiche Messungen, die uns gestatten, die Wirkung verschieden großer Lichtmengen zu vergleichen und für die Theorie zu verwenden. Dies habe ich zunächst getan.

Aber noch in einem anderen wichtigen Punkt befinde ich mich in einem Gegensatz zu Vogt. Letzterer konnte nach einer Verdunkelung keine wahrnehmbare Änderung der Wachstumsintensität feststellen, während ich nach einer solchen eine gefunden habe. Danach müssen wir uns darüber klar sein, daß eine Belichtung nicht eine einmalige Veränderung, sondern eine doppelte hervorruft. Belichten wir die Pflanze, so kommt sie in einen anderen Zustand, verdunkeln wir wieder, so wird dieser geänderte Zustand abermals ein anderer. Die zweite Änderung darf meiner Ansicht nach nicht aus der Diskussion gelassen werden. Ich fand in meiner ersten Arbeit, daß die Wirkung einer Verdunkelung eine der Belichtung entgegengesetzte Wirkung habe, wo wir dort Hemmung fanden, stellten wir hier Förderung fest und umgekehrt. So glaubte ich in Anlehnung an die Theorie von Blaauw vielleicht eine Erklärung der sogenannten autotropischen Krümmungen zu geben, und sagte, daß diese jedenfalls gar nicht autotropisch, sondern ebenfalls wie die phototropischen auf äußere Bedingungen zurückzuführen seien, eben auf die jeder Belichtung folgende Verdunkelung. Diese Auffassung muß vor der Hand nur eine Theorie bleiben. Ihre Richtigkeit zu prüfen, wird Aufgabe der Zukunft sein. In den nachfolgenden Ausführungen habe ich auch zu dieser Frage einige weitere Untersuchungen gemacht. Leider konnten diese nicht so weit geführt werden, wie ich es mir erst vorgenommen hatte. Dafür sind die Schwierigkeiten, denen wir bei solchen begegnen, zu groß. Die größte dürfte die sein, daß ganz im Gegensatz zu den tropistischen Untersuchungen es praktisch immer nur wenig Pflanzen sein können, die wir messend verfolgen. Dazu kommen dann noch die schwierigen Zeitverhältnisse, die bei dem Mangel an

allem Notwendigen eine rechte Freude an der Arbeit nicht aufkommen lassen und die mir längere Zeit jede Möglichkeit nahmen, irgendwelche Versuche auszuführen.

II. Versuchsanstellung.

Die zu allen diesen Versuchen benützte Hafersorte war Pettkuser, von der Pflanzenzuchtstation in Hohenheim bezogen. Sie war mir in liebenswürdiger Weise von Prof. Tischler überlassen, wofür ihm auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei. Die Aussaat geschah in der früher von mir beschriebenen Weise (9, S. 649f). In dieser Arbeit habe ich auch kurz über die Versuchsanstellung berichtet. Ich versprach diese genauer zu geben und will nun das Fehlende zunächst hier nachtragen.

Die Versuchspflanzen standen in einem doppelwandigen Glaskasten, der innere maß 40 · 40 · 40 cm, der größere äußere 50 · 50 · 50 cm. Der innere stand nicht genau in der Mitte, sondern er mußte an der Seite (vorderen Seite), wo die Beobachtung der Pflanzen erfolgte, näher an die äußere Glaswand herangeschoben werden, so daß hier der Abstand der beiden Glasplatten nur $2\frac{1}{2}$ cm betrug, während an der entgegengesetzten (hinteren Seite) er entsprechend größer war. Zwischen innerem und äußerem Kasten war Wasser, das auf konstanter Temperatur gehalten wurde. Dieses wurde in einem Behälter, der hinter einer schwarzen Wand abseits des Kastens aufgestellt war, mittels einer Anzahl kleiner Gasflammen, die innerhalb eines Schornsteins brannten, erwärmt. Durch eine Lutterpumpe, die durch einen elektrischen Motor bewegt wurde, wurde es in den Raum zwischen innerem und äußerem Glaskasten gepumpt, aus dem es durch verschiedene kommunizierende Röhren in den Heizkasten zurückfloß. Der Toluolregulator für die Wasserheizung stand in dem Wasser des Beobachtungskastens. Durch diese Einrichtung wurde die Temperatur des inneren Kastens, der nach oben hin durch eine Glasplatte, die in der Mitte eine kleine kreisrunde Öffnung besaß, abgeschlossen war, auf konstante Temperatur gehalten. Die Schwankungen bewegten sich an der Stelle, an der die Keimlinge standen, innerhalb größerer Zeiträume innerhalb eines halben Grades.

Zur Aussaat kamen zu einem Versuch immer 6 Pflanzen. Diese wurden bei Zimmertemperatur zunächst aufgezogen und, wenn sie eine Länge von ca. 0,8 cm hatten, in den Kasten gestellt. Hatten sie eine Länge von 1,5 cm, so wurden von den 6 Pflanzen die 3 besten ausgesucht.

Die Pflanzen standen während der Beobachtung vor der vorderen Glaswand zumeist zu dreien auf einem kleinen Holzgestell, das oben ein kleines Brettchen hatte, wodurch diese gegen Luftzug beim Öffnen des Kastens in etwa geschützt wurden. Wurden solche Pflanzen beleuchtet, so wurde das Gestell mit ihnen in der Mitte des Kastens, aber um 90° gedreht, an vorgezeichneter Stelle aufgestellt. Nach Ausführung der Belichtung wurden sie zur Beobachtung wieder in die erste Stellung zurückverbracht, um nunmehr die Wirkung dieser Belichtung durch Messen mittels Horizontalmikroskops verfolgen zu können. Der Kasten wurde also dabei zweimal kurz geöffnet. Ich überzeugte mich davon, daß dieses keine wesentlichen Änderungen in der Temperatur mit sich brachte. Leider konnte bei dieser Versuchsanordnung das erste Intervall nach der Belichtung nicht berücksichtigt werden.

Während ich in meinen früheren Untersuchungen eine Beleuchtung senkrecht von oben anwandte, wurde nunmehr eine solche von zwei gegenüberliegenden Seiten gewählt. Die Beleuchtungsstärken waren genau mittels des Weberschen Photometers bestimmt, wobei natürlich die von den Lichtstrahlen zu durchdringende Glas- und Wasserschicht berücksichtigt wurde. Die Belichtungszeiten gaben mir ein Metronom an. Die Ablesung geschah wieder bei rotem Lampenlicht. Dieses brannte nur immer so lange, wie es unbedingt notwendig war.

a) Über die Bewertung der Zahlen.

Die im folgenden mitgeteilten Messungen wurden mit zwei neuen Leitzschen und einem älteren Pfefferschen Horizontalmikroskop vorgenommen. Der Abstand zweier Teilstriche entsprach in den beiden ersten Mikroskopen bei der gewählten Vergrößerung 79μ und in dem letzteren 46μ . Das Wachstum mußte über einen Teilstrich hinaus abgeschätzt werden. Hierin erwirbt man sich durch die große Zahl der vorzunehmenden

Messungen eine gewisse Übung, die den immerhin noch beträchtlich seienden Fehler kleiner werden läßt. Man muß natürlich streng darauf achten, daß Pflanzen mit Nutationen aus der Betrachtung ausgeschlossen werden.

b) Über den Einfluß von Narkotika auf die Pflanzen.

In dem Versuchsraum brannte Gas, das für manche tropischen Vorgänge so schädlichen Einfluß hat. Ich trat deshalb der Frage näher, wie Narkotika auf das Wachstum der Koleoptile wirken.

Schröder (12) hat bereits hierüber Untersuchungen gemacht. Er findet, daß geringe Mengen das Wachstum zunächst anregen und später hemmen, daß aber größere Dosen nach kurz andauernder Förderung sehr bald das Wachstum zum Stillstand bringen. Hier wird also von verschiedenen starken Narkotizis etwas ganz ähnliches festgestellt, wie wir es für das Licht bei Anwendung verschieden starker Lichtstärken gefunden haben.

Ich habe über die Wirkung der Narkotika zahlreiche Versuche gemacht, von denen aber nur einige wenige hier mitgeteilt werden sollen, eben nur solche, welche mit dem vorliegenden Problem im engsten Zusammenhang stehen. Für uns hat zunächst die Frage ein großes Interesse, ob durch ein Narkotikum, das etwa kurze Zeit wirkt, auch eine der Lichtwachstumsreaktion vergleichbare Reaktion ausgelöst wird. Da in Schröders Versuchen die Narkotika längere Zeit einwirkten und seine Beobachtungen nur in stündlichen Intervallen vorgenommen wurden, konnte eine solche hier nicht festgestellt werden, daß aber in der Tat eine solche eintreten kann, soll der nächste Versuch zeigen.

Versuch 1: Wachstumsverlauf einer Koleoptile, die bei dem nach unten gerichteten Pfeil kurz mit Äther narkotisiert wurde (30 Tropfen Äther, die, da der Kasten oben auf war, gleich wieder verdunsteten). Die Ablesung erfolgte alle Viertelstunde. Die Koleoptile ist durchschnittlich 1,6 cm groß; Temperatur 18,2° C. Die Zahlen sind Durchschnittswerte von 3 Pflanzen:

76 71 74 92 92 83 92 ↓ 147 138 96 92 64 73 83 105 128 161
173 147 127 143 173 147 147 161 156, 128 124 152 161 156.

Durch die kurze Narkotisierung wird das Wachstum gleich in der ersten Viertelstunde stark gefördert, in den weiteren Intervallen fällt es kontinuierlich auf ein Minimum, das nach 1¹/₄ Stunden erreicht ist, herab, um dann wieder zu einem recht

Versuch 3: Es gilt das gleiche wie beim vorigen Versuch, nur wurde 5proz. Ätherwasser, das $1\frac{1}{2}$ Std. vor der Belichtung einwirkte, verwandt:

												5% Ätherwasser															
2 Std. durchschn. à 10 Min.				92, $1\frac{1}{2}$ Std. durchschn. à 10 Min.				95				↓															
												80 MKS.			60 Min.												
1 Std. durchschn.	96		92		93		96		↓	— 104		105		95		87		93		88							
												120 Min.			180 Min.												
77		76		73		85		78		84		81		94		99		101		98		89		83		80	
64		—		55		1 Std. durchschn. 50.																					

Wir müssen diese Versuche mit einem solchen vergleichen, bei dem keine Narkotisierung zur Anwendung kam. Unter den später mitzuteilenden befindet sich auf S. 125 einer, bei dem die Pflanze mit ungefähr der gleichen Lichtmenge (100 MKS.) beleuchtet wurde, den wir hier heranziehen können. Nach diesem stellt sich die Lichtwirkung folgendermaßen dar. Gleich zu Anfang steigen die Werte etwa 20 Minuten an, um dann gleich darauf wieder zu fallen. Dieses Sinken führt nach 90 Minuten zu einem Minimum, worauf wieder ein Ansteigen der Wachstumswerte erfolgt, die etwa 140 Minuten nach der Belichtung ein Maximum ergeben. Nach diesem sinken die Werte wieder herab.

Diese Wirkung ist nun auch bei den obigen narkotisierten Pflanzen, abgesehen von einigen zeitlichen Verschiebungen, in der gleichen Weise zu erkennen. Nur der erste Versuch zeigt insofern eine gewisse Abänderung, als hier gleich nach der Belichtung eine sehr deutliche Verminderung der Wachstumsintensität festzustellen ist. In diesem Versuch waren die Pflanzen gerade in einem durch das Ätherwasser hervorgerufenen sehr energischen Wachstum, als die Belichtung erfolgte. Bei dem zweiten Versuch fehlt die Beschleunigung und darum auch diese Verminderung. Danach scheint die erste Wachstumssteigerung ein sehr labiler Zustand gewesen zu sein, der sehr leicht durch irgendeinen anderen Faktor verändert werden kann. Ich bin dieser Erscheinung des öfteren begegnet und vielleicht kann sie noch zur Erklärung einiger Wachstumsweisen herangezogen werden. Abgesehen von dieser Unregelmäßigkeit beobachten wir aber das gleiche wie in dem Versuch, in dem kein Narkotikum angewandt wurde. Wenn auch der Wachstumsverlauf bei den

narkotisierten Pflanzen der gleiche ist wie bei den nicht narkotisierten, so lassen sich doch die Wirkungen, abgesehen von den oben schon erwähnten Abweichungen, besonders bei dem zweiten Versuch deutlich feststellen, wo der geringe Wert des zweiten Maximums auffällt. Hieran können wir die stark eingesetzte Verminderung der Wachstumsintensität durch die Ätherisierung sehen.

Diese Verringerung wird natürlich deutlicher, je höherprozentig das Ätherwasser ist. Dies mag der folgende Versuch noch zeigen, in dem nunmehr gesättigtes Ätherwasser (Temperatur 19,8° C.) verwandt wurde. Dieses wurde gleichzeitig mit der Belichtung gegeben. Die Beleuchtung war hier eine größere.

Versuch 4: Gesättigtes Ätherwasser. Lichtmenge 400 MKS. Der Durchschnittswert baut sich diesmal nur aus 2 Pflanzen auf, die dritte mußte, weil sie vorher Nutationen machte, ausgeschaltet werden.

Gesättigtes Ätherwasser												
400 MKS.						60 Min.						
84	87	93	91	↓↓	—	78	70	83	86	68	58	
120 Min.						180 Min.						
62	56	56	46	43	34	43	60	77	74	76	50	30.

Auch hier ist die wellenförmige Gestalt der Wachstumskurve nach der Belichtung deutlich wahrzunehmen, aber der zweite Ausschlag ist durch die starke Ätherisierung so schwach geworden, daß das sonst so kräftige zweite Maximum in der Größe unter dem vor der Belichtung, resp. Ätherisierung gefundenen Werte liegt.

Während bei Anwendung von 2 und 5 proz. Ätherwasser in der in den Versuchen 1 und 2 angegebenen Weise bei einseitiger Belichtung mit der gleichen Lichtmenge noch, wenn auch schwache, positive Krümmungen eintreten, sind bei einer Dosis, wie sie im letzten gegeben wurde, keine mehr wahrzunehmen. Es ist vielleicht nicht unwichtig zu betonen, daß hier der wellenförmige Verlauf in der für diese Lichtmengen charakteristischen Weise noch deutlich zu erkennen ist. Hier haben wir den Fall, daß eine Lichtwachstumsreaktion, denn von einer solchen müssen wir doch sprechen, noch deutlich festzustellen ist, während eine Krümmung nicht gefunden werden kann. Wir können also keineswegs einen solchen wellenförmigen Verlauf für eine Krümmung immer verwerten, wie dies beispielsweise aus den Darlegungen von Blaauw in seiner letzten Arbeit gefolgert werden kann, wenn

er auf S. 179 die beiden Sätze aufstellt: »1. Organe, welche bei einseitigem Licht sich phototropisch krümmen, zeigen eine Lichtwachstumsreaktion in gleichseitiger sowohl wie in einseitiger Belichtung; 2. Die Organe, welche keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen, zeigen unter den ähnlichen Versuchsbedingungen auch keinen Phototropismus bei einseitiger Belichtung«.

Es scheint allgemein zu gelten, daß kurze Änderungen eines Außenfaktors das bis dahin gleichmäßige Wachstum wellenförmig werden läßt. Wir sahen dies bei kurzer Narkotisierung, werden es weiter für das Licht und gleich auch finden, wenn durch kurze Erschütterungen das Wachstum verändert wird. Ich könnte hier auch an eine Beobachtung erinnern, die ich in meiner ersten Arbeit (9, S. 65of) über diesen Gegenstand machte, wo ich nach einem Begießen einer Pflanze, die länger trocken gestanden, das gleiche feststellen konnte. Man denkt bei dieser Erscheinung unwillkürlich an die Wellen, die bei dem Wurf eines Steines ins Wasser entstehen und fragt sich, ob die hier auftretenden Erscheinungen nicht ähnlich aufzufassen sind. Ich werde hierauf später zurückkommen.

c) Die Wirkung einer Erschütterung auf das Wachstum.

Daß auch kurze Erschütterungsstöße das Wachstum beeinflussen, soll der nächste Versuch zeigen:

Versuch 5: Die Koleoptilen wurden nicht vorsichtig, wie in den späteren Versuchen, in denen eine Belichtung ausgeführt wurde, verstellt, so daß bei diesen kleine Erschütterungen eintraten. Der Wert ist wie immer der Durchschnitt aus drei gleichzeitig gemachten Beobachtungen.

Verstellung													60 Min.	
69	66	68	71	66	↓	—	69	90	104	98	79	72	65	
120 Min.						180 Min.								
67	84	128	120	98	76	79	104	142	112	103	87	79	85	
240 Min.														
85	89													

Es kann gar keine Frage sein, daß eine kleine Erschütterung, wie sie in diesem Versuch auf die Pflanzen einwirkte, das Wachstum wesentlich beeinflußt. Wir finden einen ausgesprochenen wellenförmigen Verlauf mit recht beträchtlichen Ausschlägen, die vor der Verstellung nicht vorhanden waren, auch hier wieder.

Es muß natürlich bei unseren späteren Versuchen unser Streben dahin gehen, solche Wellen nach Möglichkeit zu vermeiden und streng darauf zu achten, die Verstellung möglichst leicht auszuführen. Daß es in diesem Falle besser wird, zeigt der nächste Versuch.

Versuch 6: Vorsichtige Verstellung der Pflanzen ohne Belichtung.

Verstellung										60 Min.			
59	67	59	63	71	↓	—	71	55	67	55	67	83	71
120 Min.													
71	71	79	91				83	83	75				

Hier ist von der bei dem vorigen Versuch festgestellten Wirkung nichts zu sehen, höchstens ist später das Wachstum etwas stärker wie vor der Verstellung der Pflanzen, was aber nicht auf diese zurückgeführt werden braucht. Dieser Versuch wurde mit 3 Pflanzen ausgeführt, mit denen bereits am Morgen ein Versuch gemacht worden war. Dies besonders zu erwähnen, ist aus Gründen, die gleich klar werden, nötig. Um die Wirkung eines Stoßes noch weiter zu zeigen, gebe ich noch einen Versuch.

Versuch 7: Die Pflanzen wurden nicht verstellt, sondern durch einen kurzen kräftigen Schlag mit der Faust auf den Versuchstisch einen Augenblick erschüttert.

60 Min.										Stoß					
82	80	83	90	91	76		78	117	109	119	107	114	↓	81	98
60 Min.										120 Min.					
102	127	130	132		147	164	139	136	100	137	50 Min. durch-				
180 Min.										240 Min.					
schn. 120										50 Min. durchschn. 111					
										105					
										115					
										132					
										123					
										121					
										106					
300 Min.															
105										90					
										98					
										87					
										87					
										40 Min. durchschn. 98					
										50 Min. durchschn. 111.					

Hier ist das Ergebnis ein wesentlich anderes. Das Wachstum steigt gleich sehr kräftig und dieses Ansteigen hält verhältnismäßig lange an. 80 Minuten nach Ausführung des Stoßes wird ein sehr hohes Maximum erreicht, um dann wellenförmig, aber sehr langsam, wieder abzunehmen. Offenbar ist die Wirkung des Stoßes eine durchgreifende Förderung der Wachstumsintensität, was ja bereits auch der erste Versuch, wo eine leichtere Erschütterung vorgenommen wurde, zeigt. Die Maxima der Kurve werden hier größer und größer.

In dem letzten Versuch wurde absichtlich das Wachstum volle 2 Stunden vor Ausführung des Stoßes verfolgt. Wir sehen, daß es in der ersten Stunde verhältnismäßig gleich, daß aber in der zweiten eine unverkennbare Steigerung vorhanden ist. Ob nicht auch diese Erhöhung auf irgendeine äußere Ursache zurückzuführen ist? Dadurch, daß die Pflanzen die ganze Nacht über ruhig und ohne die geringste Beleuchtung standen, ist das Wachstum allem Anschein nach ein sehr labiles geworden und es scheint, daß nunmehr die geringste beim Versuch kaum zu vermeidende Ursache genügt, das bisher gleichmäßige Wachstum zu ändern. Die drei Versuchspflanzen verhielten sich alle ganz gleich. Vielleicht spielt auch die Belichtung mit schwachem roten Licht eine Rolle. Daß rotes Licht nicht ganz ohne Einfluß ist, hat Vogt (13) gezeigt und auch ich (9) deutlich nachgewiesen. Das Bild sieht, wenn man am Morgen mit den Pflanzen bereits einen Versuch ausgeführt hat und über Mittag ihnen Ruhe gönnt, anders aus. Beobachtet man nun wieder, so bekommen wir bei den vorigen Pflanzen folgendes Bild:

60 Min.

80 89 93 93 84 87 89 96 91 96 89 86.

Das gleiche Verhalten sahen wir bereits bei dem Versuch 6. Offenbar ist durch den Versuch am Morgen das Wachstum stabiler geworden.

Die letzten hier mitgeteilten Versuche dürften auf den ersten Blick nicht sehr ermutigend für die Untersuchung der in dieser Arbeit gestellten Frage sein. Es können sich leicht alle möglichen Faktoren einschleichen, die das Bild verwischen können. Doch werden wir sehen, daß diese Schwierigkeiten bei vorsichtigem Vorgehen nicht so gefährlich sind. Dadurch, daß alle zu vergleichenden Versuche möglichst gleichmäßig vorgenommen wurden, sind die Änderungen des Wachstums durch den zu untersuchenden Faktor gut zu erkennen.

Viel schlimmer ist ein anderer Umstand. Es können praktisch nur immer wenig Pflanzen sein, die wir gleichzeitig untersuchen können. Dadurch bleibt der Fehler, der durch die individuellen Verschiedenheiten der Pflanzen bedingt ist, noch sehr groß. Mit diesem muß man rechnen.

III. Untersuchungen.

Erster Abschnitt.

Einfluß verschieden starker Lichtmengen, die auf zwei entgegengesetzten Seiten einwirken.

Ich gehe von einem Versuch aus, in dem eine Lichtmenge von 100 MKS von zwei gegenüberliegenden Seiten der Pflanze gegeben wurde. Statt wie in den vorigen Versuchen mich nur mit der Wiedergabe der Durchschnittswerte der Pflanzen zu begnügen, ziehe ich es in diesem Abschnitt vor, auch das Wachstum der einzelnen Pflanzen mitzuteilen, um einen Einblick in die individuellen Schwankungen zu geben. Bei dem nach unten gerichteten Pfeil wurde jedesmal die Belichtung ausgeführt. Die verzeichnete Lichtmenge bezieht sich auf die von jeder der beiden Lampen ausgehende. Da die Keimlinge bei zweiseitiger Beleuchtung auf jeder Seite auch einen Bruchteil von der gegenüberliegenden erhält, so ist diese für die Pflanzen größer.

Tabelle 1. 100 MKS. (50 MK. 2 Sek.)

	100 MKS.					60 Min.							
Pflanze 1:	79	63	47	47	47	—	79	95	110	110	95	79	63
„ 2:	83	83	83	74	98	—	96	101	110	87	64	60	66
„ 3:	47	63	69	63	79	—	79	87	71	87	63	55	47
Durchschn.	70	69	69	61	75	—	85	94	97	95	74	65	52
	↓ durchschn. 69												
	120 Min.					180 Min.							
Pflanze 1:	40	47	55	95		142	150	142	110	110	110		95
„ 2:	41	32	28	111		202	216	189	166	138	74		69
„ 3:	47	55	55	126		206	221	206	175	150	95		95
Durchschn.	43	45	46	111		183	196	179	150	133	93		86
	240 Min.												
Pflanze 1:	87	95	87	63	87								
„ 2:	78	74	69	74	78								
„ 3:	87	110	95	87	110								
Durchschn.	84	93	84	75	92								

Sehen wir uns den Durchschnittswert der 3 Koleoptilen an, so erkennen wir, daß gleich nach der Belichtung die Werte ansteigen. Nach 30—40 Minuten kommt es zu einem ersten Maximum, das durch Fettdruck hervorgehoben ist. Nach diesem sinken die Werte bis zu einem Minimum, das 80—90 Minuten

Tabelle 2. 100 MKS.
100 MKS. 1 Std.

Pflanze	Anfangs- länge in cm	100 MKS.						1 Std.					
		10	20	30	40	50	60 Min.	10	20	30	40	50	60 Min.
1	1,6	32	40	20	40	24	32	—	55	63	79	79	79
		durchschn. 31											
2	1,8	40	40	63	47	47	79	—	87	118	103	118	95
		durchschn. 53											
3	1,8	46	50	50	50	64	69	—	78	83	78	69	64
		durchschn. 55											
4	1,9	79	79	63	47	47	47	—	79	95	110	100	95
		durchschn. 60											
5	2,0	47	47	63	69	63	79	—	79	87	71	87	63
		durchschn. 61											
6	2,2	63	55	55	63	79	87	—	87	95	95	87	107
		durchschn. 67											
7	2,3	55	63	87	95	87	87	—	92	95	95	71	71
		durchschn. 78											
8	2,3	55	71	87	87	87	87	—	79	95	126	110	114
		durchschn. 79											
9	2,7	92	83	83	83	74	98	—	96	100	110	87	64
		durchschn. 85											
10	2,8	69	83	110	83	74	92	—	96	87	92	105	115
		durchschn. 85											
11	2,9	63	71	103	87	103	110	—	95	71	79	79	95
		durchschn. 89											
Durchschu.	2,2	58	62	69	69	68	77	—	83	90	94	90	88
		durchschn. 67											

nach der Belichtung erreicht ist, herab. Diese Zahlen sind durch Kursivdruck stets deutlich gemacht. Darauf setzt wieder ein nicht unerhebliches Steigen an, das zu einem zweiten Maximum führt und 140 Minuten nach der Belichtung gefunden wird. Das nun folgende Abfallen ist immer noch von einigen Erhebungen unterbrochen, die aber als nicht wesentlich bezeichnet werden können. In den Zahlen der beiden ersten Pflanzen ist

(50 MK 2 Sek.)

2 Std.

3 Std.

2 Std.						3 Std.								
10	20	30	40	50	60 Min.	10	20	30	40	50	60 Min.	10	20	30 Min.
63	71	55	55	63	47	47	40	24	8	24	47	95	110	93
79	87	55	32	55	71	95	79	110	55	126	103	79	71	55
55	41	32	41	41	18	9	18	55	83	78	83	128	115	105
79	63	40	47	55	95	142	150	142	110	110	110	95	87	95
55	47	47	55	55	126	205	221	205	174	150	95	95	87	110
79	87	63	95	79	87	87	142	190	150	118	87	118	134	103
62	40	71	79	79	79	71	95	150	174	142	110	103	95	118
87	79	47	47	63	57	63	79	110	110	142	134	126	110	103
60	46	41	32	28	101	202	215	188	165	138	74	69	78	74
83	101	83	74	83	55	74	69	124	128	101	115	120	110	105
87	71	47	55	40	55	118	182	174	150	134	126	110	103	95
72	58	53	56	64	71	101	118	134	118	115	108	103	100	97

die gleiche Wachstumskurve nur mit geringen zeitlichen Verschiebungen wieder zu erkennen. Auch die Kurve der dritten Pflanze verläuft in den Grundzügen gleich, nur ist hier das erste Maximum nicht so deutlich ausgeprägt. Die Länge dieser drei Pflanzen war 2,0, 2,3 und 1,9 cm. Ist dieser Unterschied in den Kurven vielleicht auf deren verschiedene Länge zurückzuführen? Einmal um dies zu entscheiden, dann aber auch um

ein besseres Bild der individuellen Schwankungen zu geben, habe ich in Tabelle 2 eine größere Zahl von Pflanzen in der gleichen Weise mit 100 MKS belichtet. In dieser Tabelle wurden die Pflanzen nach der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit, wie sie vor der Belichtung festgestellt wurde, und die ungefähr, wie wir sehen, mit der Größe der Koleoptile parallel geht, geordnet.

Sehen wir uns den Durchschnittswert dieser 11 Versuche der Tabelle 2 an, so ist bei diesem der Wachstumsverlauf ganz der gleiche wie bei dem der vorigen Tabelle. Das Wachstum steigt zu einem ersten Maximum an, um von hier auf das Minimum zu fallen und von diesem wieder zu einem zweiten größten Maximum anzusteigen.

Uns interessiert besonders auch aus Gründen, die später klar werden, das erste Ansteigen. Dieses ist wieder bei den einzelnen Pflanzen keineswegs so gleichmäßig, wie es nach dem Durchschnittswert erscheinen könnte. Bei Pflanze 2, 5, 10 und 11 haben wir, wie wir es bei der Pflanze 3 des vorigen Versuches fanden, zwei Erhebungen. Bei diesen tritt nach einer deutlichen anfänglichen Förderung eine Hemmung auf, die von einer weiteren Förderung wieder abgelöst wird, so daß die Kurve vor dem Minimum nicht eine Erhebung hat, sondern zwei Gipfel aufweist. Aber allem Anschein nach sind diese beiden Erhebungen nicht gleich zu bewerten, was durch ihre ganz verschiedene Lage in den Versuchen 2 und 5 einerseits und 10 und 11 andererseits ohne weiteres klar wird. Dieses wird noch deutlicher, wenn wir in allen Versuchen das erste Intervall, das beobachtet werden konnte, vergleichen. In allen diesen finden wir gegenüber dem Wert vor der Belichtung eine deutliche Wachstumssteigerung, deren Größe von der Stärke der Wachstumsintensität vor der Belichtung offenbar abhängig ist. Setzen wir letztere bei den einzelnen Pflanzen gleich 100, so ist der Wert dieses zweiten Intervalls nach der Belichtung:

Pflanze 1: 177, Pflanze 2: 164, Pflanze 3: 142, Pflanze 4: 132,
 „ 5: 130, „ 6: 130, „ 7: 118, „ 8: 100,
 „ 9: 113, „ 10: 113, „ 11: 107.

In dieser Reihe fallen die Werte kontinuierlich. Eine einzige Ausnahme macht Pflanze 8, die einen zu kleinen Wert

aufweist. Es wird also bei einer Lichtmenge von 100 MKS gleich in den ersten Intervallen das Wachstum um so mehr gesteigert, je geringer seine Wachstumsintensität war. Diese erste Wachstumssteigerung hängt also sicherlich von der Belichtung ab.

Anderer Meinung kann man zunächst betreffs des ersten Maximums sein. Von diesem lassen sich solche Beziehungen nicht geben. Im Gegenteil, wir finden es ganz verschieden gestaltet und auch in der Größe sehr wechselnd. Es kann nach der anfänglichen Wachstumssteigerung erst ein Fallen eintreten wie bei den Pflanzen 10 und 11, oder es steigt zunächst noch in dem weiteren Intervall, um dann erst zu fallen wie bei Pflanze 2, 5 und 6, oder aber es steigt das Wachstum gleich kontinuierlich bis zum Gipfel des ersten Maximums an, wie bei den Pflanzen 1, 4, 7, 8 und 9. Bei Pflanze 3 schließlich haben wir nur eine anfängliche Erhebung, worauf der Wert gleich sinkt. Man könnte über die Natur dieses ersten Maximums, das wir »primäres« nennen wollen, auch deshalb zweifelhaft sein, weil bei dem Versuch 7 auf S. 123, in der keine Belichtung ausgeführt wurde, auch zu dieser Zeit ein Maximum eintrat, das in diesem Versuch wieder zum Vorschein gekommen sein könnte. Wenn dies auch nicht sehr wahrscheinlich ist, weil es so regelmäßig auftritt, so muß doch gesagt werden, daß dieser erste Versuch noch keine rechte Klärung betreffs dieses Maximums gebracht hat. Wir müssen diese den weiteren Versuchen einstweilen vorbehalten. Deutlicher liegen die Verhältnisse für das Minimum und das diesem folgende Maximum.

Das Minimum ist bei den Pflanzen, deren Wachstumsintensität gering ist, ebenso wie das Maximum weit hinausgeschoben, während letzteres bei den übrigen Pflanzen zwischen 140 und 150 Minuten nach der Belichtung gefunden wird, tritt es hier 170 bis 200 Minuten nach dieser ein. Eine Ausnahme macht wieder die Pflanze 8, bei der anscheinend eine Störung vorlag.

Als Ergebnis der Tabelle 2 müssen wir für die weiteren Versuche das eine entnehmen, daß wir uns nur dann mit drei Pflanzen begnügen können, wenn wir streng darauf achten, daß eine gewisse Wachstumsintensität erreicht ist, bevor die Belichtung ausgeführt wird.

Ich gebe nun im folgenden die Versuche wieder, in denen verschiedene Lichtmengen zur Anwendung kamen.

a) Lichtmengen unter 100 MKS.

Tabelle 3. 10 MKS. (10 MK. 1 Sek.)

	10 MKS.						60 Min.											
Pflanze 1:	67	63	63	55	55	—	63	79	95	87	87	87	79	87				
„ 2:	78	60	78	64	64	—	74	74	83	74	64	74	55	60				
„ 3:	63	71	63	55	63	—	63	71	87	87	87	71	63	55				
Durchschn.	<u>69</u>	<u>65</u>	<u>68</u>	<u>58</u>	<u>61</u>	↓	67	75	88	83	79	74	66	67				
	durchschn. 64																	
	120 Min.						180 Min.						240 Min.					
Pflanze 1:	63	71	71	79	79	71	87	71	87	63	55	79	71	71	71			
„ 2:	60	64	64	83	78	92	87	92	96	105	105	87	78	78	83			
„ 3:	55	55	71	71	95	103	87	95	95	79	110	110	87	71	79			
Durchschn.	59	63	69	78	84	89	87	89	93	82	90	92	79	73	78			

Tabelle 4. 30 MKS. (30 MK. 1 Sek.)

	30 MKS.						60 Min.											
Pflanze 1:	55	63	55	63	55	—	63	71	87	71	63	47	55	55	40			
„ 2:	64	60	60	60	64	—	74	64	87	74	74	69	60	50	69			
„ 3:	71	79	71	71	71	—	79	87	87	87	79	79	71	59	103			
Durchschn.	<u>63</u>	<u>67</u>	<u>62</u>	<u>65</u>	<u>63</u>	↓	72	74	87	78	72	60	62	55	71			
	durchschn. 64																	
	120 Min.						180 Min.						240 Min.					
Pflanze 1:	40	44	47	55	55	55	71	79	63	71	63	55	40	40				
„ 2:	74	74	83	78	87	110	117	124	115	101	92	92	78	87				
„ 3:	71	79	79	118	126	142	142	126	126	103	103	103	110	103				
Durchschn.	62	66	70	84	89	102	110	110	101	92	86	83	76	77				

Tabelle 5. 50 MKS. (50 MK. 1 Sek.)

	50 MKS.						60 Min.											
Pflanze 1:	51	47	47	63	55	—	63	71	63	55	63	55	32	55	32			
„ 2:	69	80	78	87	87	—	91	91	96	78	78	64	64	50	55			
„ 3:	59	59	63	56	63	—	79	79	87	71	63	40	55	63	55			
Durchschn.	<u>60</u>	<u>62</u>	<u>63</u>	<u>69</u>	<u>68</u>	↓	78	80	82	68	68	53	50	56	47			
	durchschn. 64																	
	120 Min.						180 Min.						240 Min.					
Pflanze 1:	47	32	63	110	126	126	103	87	79	79	63	63	55	47				
„ 2:	83	120	128	133	117	101	110	105	101	92	74	74	87	78				
„ 3:	40	87	87	103	95	87	79	87	71	71	71	63	63	71				
Durchschn.	53	79	93	115	113	105	99	93	84	81	69	67	68	65				

Bei allen 3 Versuchen erkennen wir unschwer das primäre und das weitere Maximum und zwischen diesen das Minimum. Bei 10 MKS sind die Ausschläge gering, aber deutlich noch wahrzunehmen. Mit steigender Größe der Lichtmenge wird dann die Reaktion stärker und stärker. Hierüber unterrichtet am besten die nächste Tabelle, in der die Größe der Ausschläge, der Wert vor der Belichtung gleich 100 gesetzt, und die Zeiten, wo die maximalste resp. minimalste Wachstumsintensität eingetreten, verzeichnet sind.

Tabelle 6.

Lichtmenge	Zeit des Eintritts des ersten Maximums	Größe des ersten Maximums	Zeit des Eintritts des Minimums	Größe des Minimums	Zeit des Eintritts d. zweiten Maximums	Größe des zweiten Maximums
10 MKS	40	137	100	92 (91)	180	145 (158)
30 „	40	136	90	86 (79)	175	172 (181)
50 „	40	125	80	73 (64)	140	180 (189)
100 „	40	140	90	62 (55)	140	284 (284)

Das erste »primäre« Maximum tritt in allen Versuchen zur gleichen Zeit, nach 40 Minuten ein. Die Größe dieses schwankt entsprechend unseren früheren Befunden. In den Tabellen 3 bis 5 fanden wir gleich nach der Belichtung ein Ansteigen zu diesem. Daß aber auch vorher noch eine Einsenkung vorhanden sein kann, kann der nächste Versuch zeigen, in dem wie in dem Versuch Tab. 5 eine Lichtmenge von 50 MKS verwandt wurde.

Tabelle 7. 50 MKS. (50 MK. 1 Sek.)

		50 MKS.								
Pflanze 1:	71	63	71	87	—	95	71	71	87	79
„ 2:	64	64	74	70	—	96	101	87	105	110
„ 3:	63	79	79	71	—	79	87	55	61	47
Durchschn.	66	69	75	76	—	87	86	71	85	79

durchschn. 71

Abgesehen von dieser wiederholt festgestellten Unklarheit, die betr. des primären Maximums herrscht, sind die Zahlen der Tab. 6 einwandfrei. Das Minimum tritt 80—100 Minuten nach der Belichtung ein. Diese Zahlen zeigen deutlich, daß die Abnahme der Wachstumsintensität nach Überschreiten des pri-

mären Maximums mit zunehmender Lichtmenge größer wird. Die in Klammern beigefügten Zahlen sind aus den Minima der einzelnen Pflanzen, die ja zeitlich nicht immer zusammen liegen, berechnet, während die eigentlichen Zahlen aus den Minima der Durchschnittswerte gewonnen sind. Diese in Klammern zugefügten Zahlen sagen genau das gleiche aus.

Das zweite Maximum tritt bei den Lichtmengen von 10 und 30 MKS später auf als bei 50 und 100 MKS, wo es zu gleicher Zeit gefunden wird. Es nimmt mit steigender Lichtmenge mehr und mehr zu. Die eingeklammerten Zahlen, die in der gleichen Weise aufzufassen sind wie beim Minimum, bestätigen die nichteingeklammerten.

b) Lichtmengen zwischen 200 MKS und 3000 MKS.

Tabelle 8. 200 MKS. (50 MK. 4 Sek.)

	200 MKS.										60 Min.					
Pflanze 1:	79	79	87	95	71	—	71	79	63	95	97	63	47	40	71	
„ 2:	71	63	55	63	71	—	71	55	63	71	63	47	47	40	40	
„ 3:	79	79	79	79	95	—	103	87	87	110	79	63	63	55	40	
Durchschn.	76	74	74	79	79	↓	—	82	74	71	92	76	58	52	43	50
	durchschn. 76															
	120 Min.					180 Min.					240 Min.					
Pflanze 1:	55	47	47	40	55	95	158	126	110	79	47	55	71	97		
„ 2:	63	47	47	47	79	83	95	118	95	95	79	79	79	79		
„ 3:	47	71	110	118	110	103	87	71	63	79	85	87	87	79		
Durchschn.	55	55	68	68	81	94	113	97	89	84	74	77	79	85		

Bei dieser Lichtmenge hat das primäre Maximum ganz die Formen angenommen, wie es bei den Pflanzen 10 und 11 in Tab. 2 und bei den der Tab. 7 festgestellt wurde. Bei dieser Lichtmenge ist das auch bei den vorigen Versuchen (s. Tab. 6) zu verfolgende Bestreben mit zunehmender Lichtmenge, die Wachstumsintensität zu verringern, deutlich wahrzunehmen. Das Minimum beträgt nur noch 57⁰/₁₀, liegt also nunmehr tiefer als alle Werte vorher. Das gleiche sehen wir auch an dem Maximum. Während die maximalste Erhebung der zweiten Wachstumssteigerung bis 100 MKS ständig zunahm, wird sie nunmehr kleiner. Die hemmende Wirkung scheint wenigstens bei einigen Pflanzen über das Maximum weiter hinausgeschoben zu sein, so daß in der Lage keine rechte Einheitlichkeit mehr herrscht.

Tabelle 9. 400 MKS. (50 MK. 8 Sek.)

	400 MKS.					60 Min.										
Pflanze 1:	71	71	63	71	79	—	79	79	55	63	63	47	47	55	55	
„ 2:	60	55	69	64	69	—	69	64	50	69	50	50	46	41	50	
„ 3:	87	87	79	71	71	—	79	79	65	71	71	63	47	79	71	
Durchschn.	73	71	70	69	73	↓	—	76	74	56	68	61	53	47	58	59
	durchschn. 71															

	120 Min.					180 Min.							
Pflanze 1:	55	87	118	118	87	87	110	118	118	95	63	87	
„ 2:	50	87	152	101	101	101	120	124	124	115	115	96	
„ 3:	79	110	150	134	110	142	118	164		126	103	118	110
Durchschn.	61	95	140	118	100	110	116	125		123	104	99	97

Nur eine kleine Erhebung im 5. Intervall zeigt noch deutlich die ursprüngliche Lage des ersten Maximums an. Die Höhe liegt unter dem Wert vor der Belichtung. Daß nach 80 Minuten, also zu seiner Zeit eingetretene Minimum, nimmt nun anscheinend wieder ab, es beträgt 66% des Anfangswertes gegenüber 57% bei 200 MKS. Das Maximum zeigt etwas Neues. Beim vorigen Versuch war, wie wir sagten, durch die starke hemmende Wirkung bei einigen Pflanzen das nach 140 Minuten sonst festgestellte starke Erheben um eine halbe Stunde verschoben worden. Hier treffen wir nun 2 Gipfel, einen nach 130 Minuten und den zweiten nach 180 Minuten. Der erste ist sogar ein recht beträchtlicher (200% des Anfangswertes), auch der zweite hat gegenüber dem vorhergehenden zugenommen. Während wir bis zu einer Lichtmenge von 200 MKS erkannten, daß die hemmende Wirkung stärker und stärker wird, sind wir hier mit 400 MKS wieder bei einer solchen, wo diese wohl früher einsetzt, aber im weiteren Verlauf schwächer wird.

Tabelle 10. 800 MKS. (50 MK. 16 Sek.)

	800 MKS.					60 Min.										
Pflanze 1:	67	63	55	65	63	—	79	71	63	71	71	63	40	47	47	
„ 2:	64	64	69	60	55	—	73	64	55	55	55	55	55	64	55	
„ 3:	63	63	67	63	79	—	79	63	55	63	71	71	63	40	55	
Durchschn.	65	63	64	63	66	↓	—	77	66	58	63	66	63	53	50	52
	durchschn. 64															

	120 Min.					180 Min.					240 Min.				
Pflanze 1:	63	87	134	150	107	126	142	182	126	142	126	110	63	87	
„ 2:	83	133	124	115	128	115	92	110	96	92	92	85	83	78	
„ 3:	79	95	118	118	126	110	150	126	95	87	95	110	79	79	
Durchschn.	75	105	125	128	120	117	128	139	107	107	104	102	75	81	

Das Bestreben, die Wachstumsintensität zu verringern, hat weiter abgenommen und anscheinend auch auf die ersten Intervalle sich ausgedehnt, was sich darin zeigt, daß nun das erste Maximum wieder stärker hervortritt. * Es ist auch hier noch recht schwach, aber es liegt im Durchschnittswert bereits wieder über dem Wert, der vor der Belichtung gefunden wurde. Bei Pflanze 2 ist dieses Maximum ganz unterdrückt. Der Wert des Minimums beträgt nunmehr nur noch 80% des Wertes vor der Belichtung. Die beiden im vorigen Versuch beobachteten sekundären Maxima sind im Durchschnittswert zu ungefähr den gleichen Zeiten anzutreffen. Ihre Höhe ist sicherlich bei den letzten größer geworden.

Tabelle II. 1600 MKS. (50 MK. 32 Sek.)

		1600 MKS.				60 Min.						
Pflanze 1:	71 55 63 71	—	71	87	63	87	95	87	71	55	63	71
„ 2:	60 69 60 74	—	83	78	60	74	64	64	64	64	60	78
„ 3:	87 71 79 79	—	79	79	47	74	87	63	71	55	63	87
Durchsch.	73 65 67 75	—	78	81	57	80	84	71	69	59	62	79
		durchschn. 70										
		120 Min.				180 Min.						
Pflanze 1:	95	103	110	87	95	87	71	87	71	79	87	95
„ 2:	92	110	105	101	101	92	78	78	69	64	78	92
„ 3:	118	118	118	110	118	103	118	95	87	71	71	95
Durchsch.	102	110	108	102	100	99	81	84	70	71	84	84

Nach einer anfänglich geringen Förderung finden wir im 4. Intervall nach der Belichtung das nun immer deutlicher werdende erste Minimum, das vor dem primären Maximum liegt und das wir, wenn wir wollen, bis zu den geringsten Lichtmengen zurückverfolgen können. Diesem folgt 60 Minuten nach der Belichtung das uns ebenfalls in den früheren Versuchen immer begegnete »primäre« Maximum, das nunmehr sehr deutlich über dem Durchschnittswert vor der Belichtung liegt (120% gegenüber 103% bei 800 MKS). Das einsetzende Sinken führt zu dem zweiten Minimum, das uns als eine Haupteinsenkung bei den Lichtmengen bis 200 MKS entgegentrat, von da aber ständig abnahm. Hier ist seine Größe wieder geringer (84% gegenüber 82% bei 800 MKS und 67% bei 400 MKS). Von diesem Minimum führt die Wachstumskurve

zu dem weiteren Maximum, das ungefähr zu seiner Zeit, 130 Minuten nach der Belichtung erreicht ist. Das bei den vorigen Versuchen nach etwa 170 Minuten gefundene weitere Maximum fehlt hier. In anderen Versuchen, die ich machte, ist es aber aufgetreten, wie die folgenden Durchschnittswerte von 6 Pflanzen zeigen.

Tabelle 12. 1600 MKS. (200 MK. 8 Sek.)

1600 MKS						60 Min.										
83	74	87	77	70	↓	—	86	87	71	68	86	86	67	60	79	82
durchschn. 78																
120 Min.						180 Min.										
95		90	98	89	68	79	104				107	70	86	75	74	

Allerdings wurde in diesem Versuche die Lichtmenge anders gegeben, 200 MK in 8 Sekunden statt 50 MK in 32 Sekunden. Es wäre immerhin möglich, was nicht weiter untersucht wurde, daß der Unterschied zwischen diesem und dem vorigen Versuch in dieser veränderten Lichtgabe liegt.

Tabelle 13. 3000 MKS. (200 MK 15 Sek.)

3000 MKS						60 Min.										
Pflanze 1:	63	79	87	79	63	—	79	79	47	55	83	95	71	63	71	
„ 2:	83	78	60	74	64	—	69	55	41	46	78	87	74	64	60	
„ 3:	63	63	79	71	55	—	71	55	47	63	110	110	71	47	63	
Durchschn.	69	74	75	75	60	↓	—	73	63	45	55	90	97	72	58	65
durchschn. 71																
120 Min.						180 Min.						240 Min.				
Pflanze 1:	79	71		95	110	118	71	79	79		95	95	95	71	63	63
„ 2:	60	64		92	96	50	32	64	83		83	83	83	55	64	64
„ 3:	63	71		95	110	87	71	63	87		103	106	103	87	55	71
Durchschn.	67	69		94	105	85	58	69	83		94	95	94	71	61	66

Dieser Versuch hat für uns besonderes Interesse, weil er im Zusammenhang mit dem vorigen uns gestattet, das Wesen der Lichtwachstumsreaktion bei der Koleoptile von *Avena sativa* besser erkennen zu lernen. Gleich auf den ersten Blick fällt der schöne, man möchte fast sagen regelmäßige, wellenförmige Verlauf der Wachstumskurve nach der Belichtung auf. Die Kurve sinkt auf das erste Minimum, das nach 40 Minuten erreicht ist, dann steigt sie bis 70 Minuten zum ersten Maximum an, fällt wieder zum zweiten Minimum, steigt, fällt usw.

wohl noch häufiger über die Beobachtungszeit hinaus, bis die Wellenlinie ausgeklungen ist. Die Zeiten, wo diese Maxima und Minima eintreten, scheinen, und das ist das besonders erwähnenswerte, die gleichen zu sein, wie wir sie aus den vorhergehenden Versuchen kennen. Dies legt den Gedanken nahe,

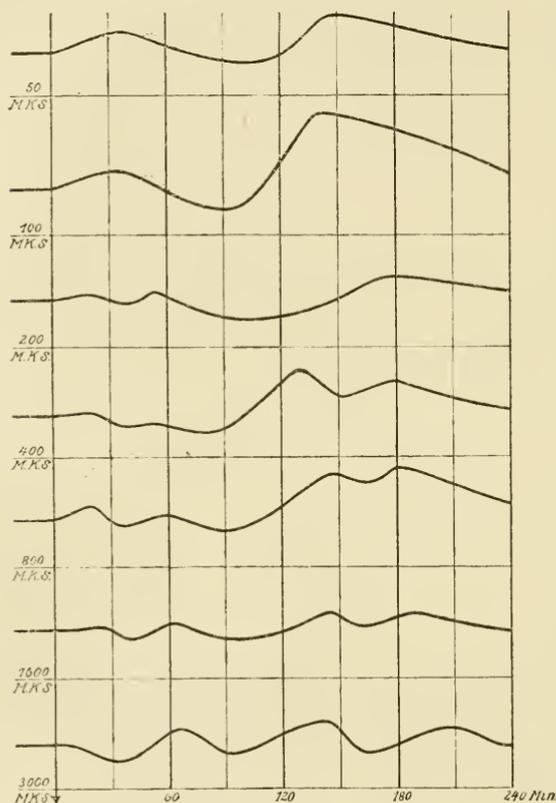


Abb. 1.

daß die Ausschläge der Wellenlinie auch bei den geringeren Lichtmengen vorhanden waren, daß sie aber durch eine andere sekundäre Wirkung verwischt oder auch beseitigt sind. Lassen wir einmal die bisher besprochenen Versuche an der Hand der nebenstehenden Kurven, in denen die Zeit des Eintrittes und die Größe der Minima und Maxima genau, der übrige Teil aber schematisiert aufgezeichnet ist, an uns vorübergehen.

Von den Lichtmengen unter 100 MKS habe ich nur

eine Kurve, die bei 50 MKS aufgezeichnet.

Wir können die Versuche in zwei Teile, in die bis 200 MKS und die über diese Lichtmengen zerlegen. Bei den ersten fanden wir die Tendenz vorherrschen, mit steigender Lichtmenge das Wachstum zu verringern, bei den höheren Lichtmengen, die größer waren als 200 MKS, trat das Umgekehrte in die Erscheinung. Hier stellten wir fest, daß diese hemmende Wir-

kung mit steigender Lichtmenge mehr und mehr wieder zurücktritt. Dieses Bestreben muß uns notwendig zu einer Lichtmenge führen, wo wir weder Hemmung noch Förderung haben, und diese Kurve liegt ungefähr bei 3000 MKS vor. Jedenfalls kann diese Kurve nicht weit von dem Indifferenzstadium liegen. Diese hat nun aber keineswegs, und das ist das Interessante, das Aussehen einer geraden Linie, sondern ist, wie wir erkennen, eine typische Wellenlinie. Als charakteristisch für diese können wir angeben, daß der Abfall von den Maxima stärker ist als der Anstieg zu diesen. Wir müssen aus dem Auftreten einer Wellenlinie bei dieser Lichtmenge schließen, daß die Wirkung des Lichtes eine doppelte ist, einmal verwandelt sie die geradlinige Wachstumskurve in eine wellenförmige und daneben kann sie noch, je nach der Lichtstärke, eine verschieden wirkende, eine hemmende, und wie wir in den weiteren Versuchen sehen werden, eine fördernde sein. Diese zweite einstweilen sekundär genannte Wirkung kann den wellenförmigen Verlauf unter Umständen ganz verwischen. Tritt sie aber zurück, so kommen gleich wieder die Ausschläge zum Vorschein, und zwar treten die Hauptpunkte, die Maxima und Minima immer ungefähr zu den gleichen Zeiten hervor. Sehen wir uns die Kurven daraufhin nur einmal näher an. In der Tabelle 14 sind die Zeiten, wo diese in den früheren Versuchen gefunden wurden, zusammengestellt.

Tabelle 14.

MKS	I. Minimum	I. Maximum	II. Minimum	II. Maximum	III. Minimum	III. Maximum
50	40	50	100	140	—	—
100	—	40	90	140	—	—
200	40	50	90	—	—	170
400	40	50	80	130	150	180
800	40	50	80	140	160	180
1600	40 (50)	60 (65)	90 (90)	130 (130)	— (160)	— (190)
3000	40	70	90	140	170	200

Für die Lichtmengen über 200 MKS ist dies ohne weiteres klar. Es treten nur Verschiebungen nach rechts ein. Anders ist es mit den Lichtmengen unter 400 MKS.

Das Verhalten dieser Wachstumskurven war innerhalb der ersten Stunde unklar. Ich glaube aber, daß wir nun über

dieses im Zusammenhang mit den Kurven, die wir bei Lichtmengen über 200 MKS fanden, doch etwas Bestimmtes aussagen können. Da wir durchwegs hier nach ungefähr 40 Minuten ein Minimum und nach 50 respektive 60 Minuten ein Maximum fanden, so sind sicherlich doch die Kurven als die normalen anzusehen, welche einen gleichen Verlauf zeigen, wo also diese beiden Punkte auch zu erkennen sind.

Wenn bei den geringeren Lichtmengen die Wellenlinie nur so undeutlich zu erkennen ist, so liegt dies offenbar an zwei Umständen. Einmal müssen wir annehmen, was in späteren Versuchen noch deutlicher werden wird, daß die Wellenlinie um so schwächer hervortritt, je geringer die angewandte Lichtmenge war. Sodann muß auch die starke hemmende Wirkung, welche neben der Wellenlinie einhergeht, bei der Beurteilung mit herangezogen werden. Bei 50 MKS und 100 MKS ist diese noch nicht so stark wie bei 200 MKS. Hier tritt darum das zweite Minimum und Maximum hervor. Das dritte Minimum und Maximum fällt bei Lichtmengen unter 200 MKS aus. Wir können uns dieses leicht durch die geringe Stärke erklären, mit der die Wellenlinie hier zum Vorschein kommt. Bei 200 MKS ist letztere stärker geworden, aber gleichzeitig damit auch die sekundäre hemmende Wirkung. Diese letztere läßt das zweite Maximum verschwinden, das dritte tritt hier zum erstenmal in die Erscheinung. Man könnte für das Verhalten der Wachstumskurve in der zweiten und dritten Stunde bei diesen Lichtmengen auch noch eine andere Erklärung ins Feld führen. Es wäre gut denkbar, daß die hemmende Wirkung, die neben der Wellenlinie einhergeht, abgelöst würde durch eine Förderung, so daß also auch diese »sekundäre Wirkung« als eine Wellenlinie mit einem Wellental und einem Wellenberg erscheint. Hierfür würden die Versuche sehr sprechen; denn wie wir erst ausgesprochene Hemmung feststellten, so späterhin Förderung. Die Werte auch der des Minimums zwischen zweitem und drittem Maximum bleiben nach der Hemmung zumeist über dem vor der Belichtung festgestellten Wert. Auch vor dem ersten Minimum, gleich zu Anfang, beobachten wir (s. Abb. 1) eine besonders bei tieferen Lichtmengen geringe Förderung, die bei höheren mehr und mehr verschwindet. Danach würde sich

diese »sekundäre« Wirkung, wenn wir etwa die Wachstumskurve uns von ihrem wellenförmigen Verlauf befreit denken, sich durch folgende schematische Kurven (Abb. 2) darstellen lassen.

Soweit unsere Zahlen uns ein Bild der Vorgänge geben können, müssen wir sagen, daß die Förderung zu Anfang (in der ersten Stunde nach der Belichtung) mit steigender Lichtmenge schwächer und schwächer wird. Die dieser folgende Einsenkung (Hemmung) wird bis zu 200 MKS stärker und nimmt von da an

wieder ab. Gleichzeitig damit beginnt diese Hemmung früher. Dieser frühere Eintritt mit steigender Intensität hört aber nicht mit der gesamten größten Hemmung, mit 200 MKS auf, sondern diese setzt sicherlich bei 400 MKS noch früher ein. Über diese Lichtmenge hinaus scheint nach unseren Versuchen der Beginn der Hemmung wieder

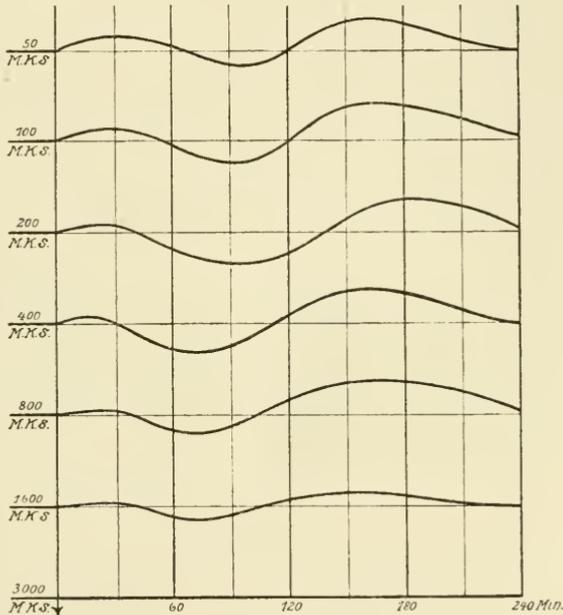


Abb. 2.

weiter hinaufgeschoben zu werden. Die nach der Hemmung folgende Förderung würde nach den Ergebnissen der ersten Versuche (Tab. 6) zunächst mit steigender Intensität bis 100 MKS etwa zunehmen und von da wieder abnehmen.

Natürlich sind die vorliegenden Versuche lange nicht ausreichend genug, um etwas Endgültiges über Ausmaß und Verlauf dieser Kurven auszusagen. Es wird weiteren, auf breiterer Basis aufgebauten Versuchen vorbehalten bleiben, festzustellen, ob die Verhältnisse in Wirklichkeit so liegen,

oder ob sie nach dieser oder jener Richtung zu korrigieren sind.

Nach diesen Überlegungen stellt sich der Einfluß einer kurzen Belichtung wie folgt dar: Das Licht hat eine doppelte Wirkung. Einmal verwandelt es den geradlinigen Wachstumsverlauf in einen wellenförmigen um, und zwar werden die Ausschläge dieser Wellen stärker und stärker mit zunehmender Lichtmenge, wobei die Zeiten anscheinend nicht oder nur unwesentlich geändert werden. Wir sehen also das gleiche, was anscheinend bei Einwirkung aller äußeren Faktoren (Stoß, Narkotika, Wasserzufuhr) allgemein gilt. Neben dieser Wirkung kommt beim Licht aber noch eine zweite in Betracht, die neben dieser ersteren einhergeht und die durch die Kurven in der Abb. 2 veranschaulicht ist.

Wir gehen nunmehr zu den höheren Lichtmengen über.

e) Lichtmengen über 3000 MKS.

Bei diesen höheren Lichtmengen wird die Wellenlinie, die bei 3000 MKS in so charakteristischer Weise zum Vorschein kam, mehr und mehr wieder verwischt, und zwar nunmehr durch eine fördernde Wirkung.

Tabelle 15. 5000 MKS. (200 MK 25 Sek.)

	5000 MKS					60 Min.										
Pflanze 1:	87	87	71	63	63	—	55	63	40	47	79	95	55	63	79	
„ 2:	96	96	96	105	110	—	87	74	60	69	92	110	87	87	96	
„ 3:	87	63	79	95	87	—	103	79	47	55	95	103 103	87	103		
Durchschn.	90	82	82	88	87	—	82	77	49	57	86	103	82	79	93	
	durchschn. 84															
	120 Min.					180 Min.					240 Min.					
Pflanze 1:	79	95	79	71	79	79	87	118	103	87	87	87	71	63		
„ 2:	92	106	87	96	92	128	128	138	142	115	105	128	96	83		
„ 3:	103	126	95	108	95	79	87	79	103	118	79	79	63	55		
Durchsch.	91	109	87	90	89	95	101	112	116	107	90	98	77	67		

Bis 70 Minuten nach der Belichtung ist der Wachstumsverlauf gleich dem bei 3000 MKS. Nunmehr wird es aber anders. Wohl sinkt noch der Wert herab, aber dieses Einsinken ist nicht mehr so stark, der Wachstumswert geht nicht

mehr unter den Wert vor der Belichtung, sondern hält sich immer oberhalb dieses. Das 2. und 3. Wellental ist fast ganz ausgefüllt. Noch deutlicher wird dies beim nächsten Versuch.

Tabelle 16. 10 000 MKS. (200 MK 50 Sek.)

		10 000 MKS						60 Min.								
Pflanze 1:	71	79	87	87	79	—	87	71	47	87	103	95	110	118	134	
„ 2:	69	78	74	78	60	—	74	60	41	69	110	92	96	87	83	
„ 3:	71	71	71	71	75	—	87	63	55	87	110	103	95	103	126	
Durchschn.	70	76	77	79	71	↓	—	83	65	48	81	108	96	100	103	104
		durchschn. 75														

		120 Min.						180 Min.						240 Min.					
Pflanze 1:	95	110	110	95	79	95	150	174	142	150	103	110	103	142					
„ 2:	92	92	83	92	74	101	87	92	101	101	92	87	101	69					
„ 3:	110	110	126	118	118	103	103	110	150	95	134	87	87	126					
Durchschn.	99	104	106	102	90	100	113	125	131	115	110	95	97	112					

Nunmehr ist durch die fördernde Komponente an Stelle, wo wir bei den geringen Lichtmengen ein Minimum fanden (100 Minuten nach der Belichtung), ein ausgeprägtes Maximum getreten. Diese Förderung des Wachstums hat offenbar auch früher eingesetzt. Das 2. und 3. Maximum in dem Versuch mit 3000 MKS ist hier noch sehr deutlich, nur sind die Einsenkungen der Minima geringer geworden. Der Wert hält sich nach dem ersten Maximum bis zum Schluß der Beobachtung über dem vor der Belichtung festgestellten.

Tabelle 17. 15 000 MKS. (200 MK 75 Sek.)

		15 000 MKS						60 Min.								
Pflanze 1:	79	79	79	75	63	—	79	71	47	71	110	103	126	118	126	
„ 2:	60	46	64	69	87	—	74	64	46	78	87	115	115	138	105	
„ 3:	63	79	87	71	63	—	71	47	32	87	126	103	95	103	79	
Durchschn.	67	68	77	72	71	↓	—	75	61	42	79	108	107	112	120	103
		durchschn. 71														

		120 Min.						180 Min.						240 Min.					
Pflanze 1:	95	87	103	95	87	79	87	71	71	79	71	95	87	71					
„ 2:	87	92	87	92	105	92	78	74	78	83	92	69	74	78					
„ 3:	95	95	87	118	95	79	87	87	95	103	118	95	95	63					
Durchschn.	92	91	92	102	96	83	84	77	81	88	94	86	82	71					

Bei diesem Versuche tritt das gleiche wie im vorigen, nur im verstärkten Maße auf. Die fördernde Wirkung

setzt früher ein. Die Einsenkung nach dem ersten Minimum ist fast verschwunden. Merkwürdig ist das Zurücktreten des 2. und 3. Maximums. Daß es aber auch noch deutlich vorhanden ist, kann der nächste Versuch zeigen, wo eine wesentlich höhere Lichtmenge zur Anwendung kam.

Tabelle 18. 40 000 MKS. (200 MK 200 Sek.)

	40 000 MKS				60 Min.										
Pflanze 1:	87	95	71	63	—	55	47	79	87	118	182	174	134	142	126
„ 2:	90	92	105	110	—	78	69	87	96	165	179	179	138	120	113
„ 3:	87	87	95	105	—	87	63	79	118	158	182	158	158	150	126
Durchschn.	88	91	90	92	—	73	59	82	100	147	181	170	143	137	122
	durchschn. 90														

	120 Min.				180 Min.							
Pflanze 1:	134	158	118	95	126	110	103	110	110	95	95	103
„ 2:	83	142	96	110	105	96	120	110	120	74	96	87
„ 3:	118	142	95	103	118	118	118	87	87	142	95	118
Durchschn.	112	147	103	103	116	108	114	102	106	104	95	103

Hier hat die fördernde Komponente allem Anschein nach früher eingesetzt und sich mit der Förderung des 1. Maximums, das durch den wellenförmigen Wachstumsverlauf entsteht, vereinigt, so daß wir nun das Minimum früher, schon nach 30 Minuten finden und das erste Maximum eine sehr starke Ausdehnung hat. Das Abfallen zeigt den schon von Vogt beobachteten zickzackförmigen Verlauf. Worauf letzterer beruht, läßt sich vorderhand noch schwer sagen. Der Wert hält sich auch hier bis zum Schluß der Beobachtung über dem vor der Belichtung festgestellten Wert.

Tabelle 19. 160 000 MKS. (200 MK 800 Sek.)

	160 000 MKS				60 Min.										
Pflanze 1:	63	63	71	95	—	47	55	55	126	174	150	142	110	110	95
„ 2:	64	74	96	110	—	28	28	92	230	253	183	152	138	105	124
„ 3:	63	63	71	103	—	47	32	71	95	158	126	118	95	87	71
Durchschn.	63	66	79	103	—	41	38	73	150	195	153	137	114	101	97
	durchschn. 78														

	120 Min.				180 Min.					
Pflanze 1:	110	103	118	110	126	118	79	87	103	95
„ 2:	170	151	147	151	161	133	115	128	96	120
„ 3:	110	103	87	79	110	87	95	95	79	62
Durchschn.	130	119	117	113	132	113	93	103	93	93

Hier liegt die erste Einsenkung, das erste Minimum, wieder tiefer. Dann folgt die noch größer gewordene Erhebung und darauf der Abfall mit den charakteristischen Unterbrechungen des 2. und 3. Maximums.

Versuchen wir auch die Ergebnisse der Versuche, die mit Lichtmengen über 3000 MKS ausgeführt wurden, zu überblicken.

Regelmäßig trat das erste Minimum und das erste Maximum auf. Wie dies von der Lichtmenge abhängig ist, kann die nächste Tabelle zeigen.

Tabelle 20.

	Größe des I. Minimums	Eintritt dieses	Größe des I. Maximums	Eintritt dieses
3 000 MKS	63 $\frac{0}{0}$	40 Min.	136 $\frac{0}{0}$	70 Min.
5 000 „	58 $\frac{0}{0}$	40 „	124 $\frac{0}{0}$	70 „
10 000 „	64 $\frac{0}{0}$	40 „	144 $\frac{0}{0}$	60 „
15 000 „	59 $\frac{0}{0}$	40 „	152 $\frac{0}{0}$	60 „
40 000 „	60 $\frac{0}{0}$	30 „	200 $\frac{0}{0}$	70 „
160 000 „	49 $\frac{0}{0}$	30 „	250 $\frac{0}{0}$	60 „

Das Minimum hält sich bis 40 000 MKS auf ungefähr gleicher Höhe. Bei 160 000 MKS liegt es aber sichtlich tiefer. Ob sich hierin bereits das Nachlassen der in den letzten Versuchen gefundenen Förderung ankündigt, muß dahingestellt bleiben. Es ist natürlich auch die Annahme nicht unwahrscheinlich, besonders in Hinsicht auf die weitere Zunahme des ersten Maximums, daß die bedeutend erhöhte Lichtmenge das Wellental entsprechend vertieft hat. Das erste Maximum ist in den beiden ersten Versuchen ungefähr gleich groß, kommt aber von 10 000 MKS an deutlich unter dem Einfluß der festgestellten fördernden Komponente. Diese fördernde Komponente, die bei Lichtmengen über 3000 MKS in die Erscheinung tritt, können wir, wenn wir wieder von dem wellenförmigen Verlauf absehen, ungefähr in der in Abb. 3 wiedergegebenen Weise schematisch zur Darstellung bringen.

Bei 3000 MKS haben wir eine gerade Linie, bei 5000 MKS sehen wir die Förderung als eine Austreibung nach oben, die deutlich ungefähr 1 $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Belichtung beginnt und vor Ablauf der 4 Stunden, in welchen beobachtet wurde, zu Ende ist. Bei 10 000 MKS und den höheren Lichtmengen beginnt diese früher und früher und wird stärker und stärker

Während in den Versuchen mit 5000 MKS das Ende der Förderung innerhalb der Versuchszeit von 4 Stunden zu sehen ist, ist dieses bei den höheren Lichtmengen nicht mehr der Fall. Dazu kommt bei den höheren Lichtmengen, daß die Hauptförderung mehr auf den Anfang der Erhebung verlegt wird. Wir beachten also hier etwas ähnliches, was auch von der Verminderung des Wachstums bei den Lichtmengen unter 3000 MKS festgestellt wurde. Allerdings müssen wir berücksichtigen, daß es nicht sehr leicht ist, zu einer endgültigen Auffassung zu

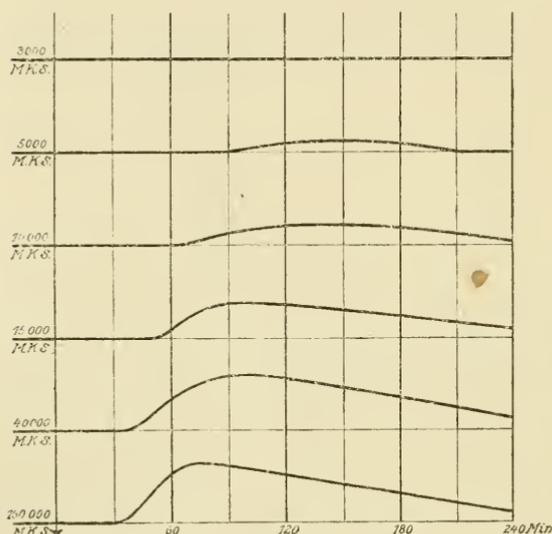


Abb. 3.

kommen, weil wir uns ganz in der Nähe des ersten Maximums befinden, das wohl, wie das Minimum, mit zunehmender Lichtmenge stärker wird. Weiter fällt bei den Versuchen das wenig scharfe Hervortreten des zweiten und dritten Maximums auf. Man sollte doch annehmen, daß, da das Wachstum doch offenbar in der

Förderung begriffen ist, diese beiden Erhebungen besonders stark hervortreten müßten. Wir können daraus entnehmen, daß entweder zwischen der Wellenlinie und der sekundären Wirkung gewisse Beziehungen bestehen, oder aber die Wellenlinie wird mit steigender Lichtmenge unregelmäßig, etwa in der Art, daß das erste Maximum stark ist, die weiteren geringer werden, so daß das Bild ein ähnliches wird wie die Wellenlinie, die wir im nächsten Abschnitt nach einer Verdunklung kennen lernen werden.

Eine weitere Frage, die wir im Anschluß hieran erheben können, ist die, wie das zweite Indifferenzstadium aussieht, das zwischen

den Lichtmengen, die eine Förderung hervorrufen, und solchen liegt, die wiederum eine Hemmung bewirken; denn über eine gewisse Lichtmenge hinaus macht die Förderung einer Hemmung wieder Platz, wie dies deutlich einige Versuche zeigen, die ich im nächsten Abschnitt mitgeteilt habe (vgl. Tab. 22). Dies Indifferenzstadium näher kennen zu lernen, dürfte für die Klärung sehr wertvoll sein und müßte durch weitere Versuche ermittelt werden.

Wir sehen aus allen diesen Versuchen und Überlegungen, daß die Frage nach dem Einfluß des Lichts auf das Wachstum ein recht kompliziertes Problem ist, das noch durch zahlreichere Versuche weiter geklärt sein will.

Zweiter Abschnitt.

Weitere Untersuchungen über die Frage, welchen Einfluß die nach jeder Belichtung vorgenommene Verdunklung hat.

In meiner ersten Arbeit (9) über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa* konnte ich bereits zeigen, daß eine Verdunklung oder Herabsetzung der Beleuchtungsstärke ebenso wie eine Belichtung resp. Erhöhung der Beleuchtungsstärke auf das Wachstum einwirkt. Die Dunkelwirkung war genau die entgegengesetzte wie die Lichtwirkung. Wo wir hier Hemmung fanden, trat dort Förderung auf und umgekehrt. Auch eine der Lichtwachstumsreaktion entsprechende Dunkelwachstumsreaktion wurde festgestellt. Diese bisher vollständig vernachlässigte Wirkung will bei der großen Bedeutung, die ihr für die tropistischen Vorgänge zukommen kann, weiter verfolgt sein. In den Versuchen des vorigen Abschnitts haben wir auch bei jeder Belichtung eine Verdunklung vorgenommen, und es ist sehr wohl möglich, daß auch bei solchen kurzen Belichtungen irgendeine Wirkung dieser mit im Spiele ist. Aber diese wird nur sehr schwer festgestellt werden können, da man fast unmöglich entscheiden kann, was Licht- und was Dunkelwirkung ist. Besser liegen die Verhältnisse sicherlich, wenn die Pflanzen länger belichtet waren, weil hier die Koleoptilen sich vielmehr dem Lichtzustand angepaßt haben, und so die Veränderung, die durch die Verdunklung erfolgt, durchgreifender und deshalb die Reaktion deutlicher sein muß.

Das Problem, das wir hier anschneiden, verlangt eine ebenso genaue Untersuchung, wie das bisher im vorigen Abschnitt behandelte. Vielleicht ist es von diesen beiden das schwierigere. Ich beabsichtige nicht, es in der gleichen Ausführlichkeit zu behandeln, sondern begnüge mich damit, es durch einige Versuche weiter zu klären.

Zunächst gebe ich zwei Versuchsreihen wieder, bei denen die Pflanzen verschieden lange Zeit mit einer Beleuchtungsstärke von 100 MK beleuchtet wurden. In der ersteren wurde diese durch eine horizontal aufgestellte 50 kerzige Osramlampe senkrecht von oben gegeben, in der zweiten durch zwei auf zwei gegenüberliegenden Seiten aufgehängte Lampen. Im ersteren Falle war diese also eine bedeutend geringere wie im zweiten. Im übrigen gilt von den Versuchen dieses Abschnittes das gleiche, was auch bei dem des vorigen zutraf, sie wurden sämtlich im Glasthermostaten bei einer Temperatur von 20° C vorgenommen. Um die einzelnen Ergebnisse der Messungen besser miteinander vergleichen zu können, habe ich in allen den durchschnittlichen Wert vor der Belichtung = 100 gesetzt und die übrigen Werte danach umgerechnet. Der wirkliche durchschnittliche, vor der Belichtung gefundene Wert ist in Klammern jedesmal hinter der Zahl 100 beigefügt. Ich verzichte hier darauf, die einzelnen Protokolle ausführlich zu verzeichnen, sondern begnüge mich damit, immer den Durchschnittswert einer Zahl von Pflanzen zu geben. In der ersten Versuchsreihe (Tab. 21) bauen sich die Durchschnittswerte aus jedesmal 6 Einzelbeobachtungen auf, die in dem zweiten, in der das Licht seitlich gegeben wurde (Tab. 22), aus 3 solchen. Der nach unten gekehrte Pfeil gibt die Stelle an, wo die Belichtung einsetzte, der nach oben gekehrte, wo die Verdunklung begann.

Tabelle 21. Licht von 100 MK senkrecht von oben gegeben und verschieden lange Zeit einwirkend.

		60 Min.										
Vers. 1:	½ Std. belichtet:	100	(83)	98	87	70 [↑]	67	78	150		183	167
„ 2:	1 „ „	100	(71)	107	119	81	83	77	107 [↑]		173	169
„ 3:	1½ „ „	100	(80)	100	97	67	47	77	92		154	145
„ 4:	2½ „ „	100	(85)	105	126	79	59	63	93		121	167
„ 5:	3 „ „	100	(83)	102	106	53	68	60	114		153	178

	120 Min.					180 Min.					
Vers. 1:	138	118	132	150		140	145	145	136	145	146
„ 2:	145	179	122	96		125	141	149	142	113	124
„ 3:	140 [†]	129	125	135		140	139	126	106	119	126
„ 4:	145	124	102	106		121	172	200[†]	162	135	186
„ 5:	172	138	169	101		142	173	161	142	161	148 [†]

186 167

127 168

240 Min.

Vers. 1:	
„ 2:	
„ 3:	
„ 4:	139
„ 5:	191 195 172 136

Sehen wir uns das Wachstum nach den einzelnen Verdunklungen an, so fällt unmittelbar auf, daß bei allen 40 Minuten nach diesen ein Maximum gefunden wird. Wir treffen also auch hier die gleiche Reaktion an, die ich in den Versuchen meiner ersten Arbeit nach länger wählender Belichtung festgestellt habe. Allerdings ist einige Vorsicht geboten, weil, wie wir wissen, während des ganzen Beobachtungszeitraums die Wachstumskurve auch unter dem Einfluß der Belichtung noch steht. Wir sehen beispielsweise bei dem Versuch 5 während der Belichtung, 170 Minuten nach Beginn dieser, ein Maximum, das zeitlich ungefähr mit diesem zusammenfällt, das wir in dem Versuch 4 nach der Verdunklung antreffen. Das gleiche gilt von dem Versuch 1, wo das Maximum nach der Verdunklung ebenfalls mit einem Maximum zusammenfällt, was, wie Versuch 2 lehrt, gerade so gut auf die Wirkung des Lichts geschoben werden kann. Anders liegen die Verhältnisse aber in den Versuchen 2 und 3. Hier kann es keine Frage sein, daß die Verdunklung das Maximum hervorgerufen hat. Das nämliche können wir nach andern Erfahrungen auch von Versuch 5 sagen. Wären die Versuche auf noch breitere Basis gestellt, so könnten wir auch Schlüsse aus der Höhe des Maximums in den Versuchen 1 und 4 ziehen. Wir finden dieses ja in beiden größer als in dem Vergleichsversuch, was vielleicht darauf hindeuten könnte, daß hier zwei Erhebungen übereinandergelagert sind.

Merkwürdig bei den Versuchen dieser Versuchsreihe ist eine Erscheinung, der wir auch beim Studium der Lichtwirkung gelegentlich begegnet sind. Wenn die Verdunklung die Koleo-

Während bei der vorigen Versuchsreihe die den Koleoptilen gegebene Lichtmenge das Wachstum fördert, ist hier das Umgekehrte der Fall, es ist durchgreifend gehemmt. Die Hemmung verschwindet erst, wie Versuch 5 zeigt, nach 2 Stunden. Darum ist auch in dieser das Bild ein wesentlich anderes wie in der vorherigen. Die durch die Verdunklung hervorgerufene Förderung kommt deutlich heraus in den Versuchen 4 und 5, und zwar, wie wir es bei der vorigen Versuchsreihe fanden, tritt das Maximum 40 Minuten nach dieser ein. Anders liegen die Verhältnisse bei den drei ersten Versuchen. Hier stehen die Pflanzen ganz unter dem Einfluß der Hemmung durch das Licht. Trotzdem können wir die Wirkung der Verdunklung auch hier erkennen. Das Maximum tritt nur sehr viel später ein, in dem 2. und 3. Versuch 60 Minuten und in dem ersten 70 Minuten nach der Verdunklung. Man kann natürlich hier einwenden, daß dieses verschobene Maximum auf die geringe Lichtmenge zurückzuführen ist, die die Koleoptile in den ersten Versuchen bekommen hat. Aber die Regelmäßigkeit, mit der nach den Verdunklungen das Wachstum ansteigt, läßt doch vermuten, daß hier eine Wirkung dieser vorliegt. Der vorige Versuch war deshalb belehrender, weil wir bei der dort gewählten Beleuchtungsstärke uns jedenfalls näher an dem zweiten Indifferenzstadium befanden, während das hier offenbar nicht der Fall ist.

Es wird nicht unnütz sein, wieder auf eine Regelmäßigkeit hinzuweisen, die wir bei allen Versuchen, mit Ausnahme von Versuch 4, beobachten. Im ersten Intervall nach der Verdunklung fällt der Wachstumswert. Vielleicht liegt hier das gleiche vor, was wir bei der Belichtung (s. Tab. 2, Seite 126f.) fanden. Nur daß dort entsprechend dem entgegengesetzten Verhalten von Belichtung und Verdunklung die Werte im ersten Beobachtungsintervall anstiegen.

Wir sahen in den Versuchen, daß nach 2 Stunden Belichtung immer eine deutliche Dunkelwirkung hervortritt. Es fragt sich weiter, ob etwa Unterschiede herauskommen, wenn die Vorbelichtung länger dauerte. In der nächsten Versuchsreihe wurden darum jedesmal 3 Pflanzen 2, 3 $\frac{1}{2}$ und 6 Stunden mit 25 MK seitlich beleuchtet und das Wachstum nach dieser Belichtung verfolgt.

Tabelle 23. Wirkung einer Verdunklung, Vorbelichtung mit 25 MK verschieden lange Zeit.

		60 Min.													
Vers. 1:	2 Std.	belichtet:		↑	100	(133)	105	123	106	98	100				
„ 2:	3 „ 30 Min.	„			100	(79)	106	133	179	131	115				
„ 3:	6 „	„			100	(142)	115	151	147	88	68				
		120 Min.					180 Min.								
Vers. 1:	90 92	99	87	84	75	73	70	60	60	62	48	58	54	50	
„ 2:	99	95	110	79	78	63	89	81	119	82	80	75	78	68	60
„ 3:	75	78	70	41	75	63	68	69	69	58	69	59	65	58	65
		240 Min.													
Vers. 1:	54	49	49	43	36										
„ 2:															
„ 3:	54	54													

Wir erkennen wieder die erste starke Erhebung nach 30 bis 40 Minuten, und zwar ist diese im 1. Versuch am geringsten, im zweiten am größten, was darauf hinweist, daß das Maximum dieser Reaktion von der vorhergehenden Belichtungszeit abhängig ist. Daß es bei länger dauernden Beleuchtungszeiten wieder geringer wird, kann eine Folge der stärkeren Hemmung sein, die durch die stärkere Belichtung ausgelöst wird. Ich habe diese Wirkungen bereits in meiner ersten Arbeit klargelegt. In dieser fand ich auch, was ebenfalls zur Erklärung herangezogen werden muß, daß Keimlinge, die von Anfang an sich im Licht entwickelt hatten, keine Dunkelwachstumsreaktion nach der ersten Verdunkelung zeigten.

Auf die erste Erhebung folgt in allen drei Versuchen ein Minimum und auf dieses ein weiteres, schwächeres Maximum, dem wieder eine Senkung folgt. Wir sehen also auch hier die typische Wellenlinie deutlich herauskommen.

Wir haben bisher die Verdunklung in ihrer Abhängigkeit von der Belichtung besprochen. Wir können natürlich auch die umgekehrte Frage stellen und die Abhängigkeit der Lichtwirkung von der Verdunklung studieren. Kann nicht auch die Belichtung unter die Abhängigkeit der Dunkelreaktion kommen?

In der ersten der beiden folgenden Versuchsreihen (Tab. 24 und 25) wurden zunächst $3\frac{1}{2}$ Stunden lang die Koleoptilen mit 25 MK beleuchtet, dann 2 Stunden verdunkelt und nunmehr Lichtmengen verschiedener Stärke verwandt. Ich füge, um die Wirkung mit

solchen Pflanzen vergleichen zu können, bei welchen die Vorbehandlung ($3\frac{1}{2}$ Stunden Licht, 2 Stunden Dunkelheit) fehlte, aus den Versuchen des vorigen Abschnittes einige bei, die sich hier heranziehen lassen. Diese Versuche sind jedesmal unter b verzeichnet.

Tabelle 24. Wirkung einer bestimmten Lichtmenge: a) bei Pflanzen, welche $3\frac{1}{2}$ Std. zweiseitig mit 25 MK beleuchtet und dann 2 Std. verdunkelt waren, b) bei Pflanzen, welche ständig im Dunkeln standen.

		60 Min.										120 Min.			
a)	250 MKS	100	(96)	93	84	93	90	72	85	95	68	83	75	80	
b)	200 „	100	(76)	108	97	93	121	100	76	68	53	66	72	72	
a)	1000 MKS	100	(98)	78	90	70	69	66	61	70	65	58	65	53	
b)	800 „	100	(64)	120	103	91	98	98	103	83	78	81	117	164	
a)	4000 MKS	100	(82)	101	115	216	224	192	153	135	98	106	105	109	
b)	3000 „	100	(71)	103	90	63	79	127	137	101	82	91	94	97	
	5000 „	100	(82)	98	86	58	68	102	123	98	94	117	108	129	
		180 Min.										240 Min.			
a)	250 MKS	80	71	67	68	66	70	77	65	65	58	59	—		
b)	200 „	90	90	107	124	149	127	117	110	97	101	104	111		
a)	1000 MKS	42	62	53	51	50	46	45	41	40	43	41	42		
b)	800 „	195	200	187	183	200	217	166	167	165	160	117	126		
a)	4000 MKS	109	93	67	102	123	113	105	100	121	123	113	121		
b)	3000 „	133	148	120	82	97	117	133	133	133	100	86	94		
	5000 „	103	107	106	113	120	134	138	128	107	117	92	80		

Bei allen Versuchen wurden wie bei den Vergleichsversuchen drei Pflanzen benutzt. Wenn dies ja auch eine geringe Zahl ist, die lange nicht genügt, die individuellen Schwankungen zu beseitigen, so können wir doch in der Lichtwirkung der drei gegebenen Lichtmengen gegenüber den früheren Versuchen recht deutliche Unterschiede erkennen.

Für die Lichtreaktion, durch eine Lichtmenge von 200 MKS hervorgerufen, wurde früher als charakteristisch angegeben, daß die Kurve nach 30 Minuten ein schwaches Minimum habe, dem nach 50 Minuten ein schwaches Maximum folgt. Darauf fiel sie zu einem recht kräftigen Minimum herab, das 90 Minuten nach der Belichtung seine größte Stärke erreicht hatte, um von da wieder zu steigen, und zwar zu einem recht beträchtlichen Maximum, das nach 170 Minuten eingetreten ist. In dem Ver-

such a fehlt das erste Minimum und Maximum und das letzte Maximum ganz, während das Fallen der Werte auch hier zu erkennen ist. Es ist also mit anderen Worten die von uns früher als sekundäre Wirkung des Lichtes bezeichnete allein zu sehen. Ob dieses aber allein auf die Belichtung zurückzuführen ist, muß zunächst zweifelhaft bleiben, weil ja auch nach einer Verdunklung nach zwei Stunden noch ein Fallen der Werte besteht, das besonders im letzten Teil des Versuches deutlich ist. Wenn das Maximum nach der Vorbelichtung mit nachfolgender zweistündiger Verdunklung nicht gefunden wird, so kann dies sehr wohl daran liegen, daß die Pflanzen noch zu sehr unter dem Einfluß der Verdunklung stehen.

Sehen wir uns den zweiten Versuch mit 1000 MKS an und vergleichen wir diesen mit der Reaktion, die durch die nächstliegende früher beobachtete Lichtmenge von 800 MKS gegeben ist. Wir sehen wieder das gleiche wie im vorigen, nur eine durchgreifende Hemmung. Die Erhebungen, die wir in dem Versuch b finden, sind auch hier nicht vorhanden.

Besonderes Interesse verlangt der dritte Versuch mit 4000 MKS, weil die Hemmung, die bei den beiden vorigen Lichtmengen angetroffen wurde, hier durch eine fördernde Wirkung, wie wir aus den früheren Versuchen wissen, ersetzt ist. Es ist nun sehr bezeichnend, daß diese auch hier in ausgesprochenem Maße zum Vorschein kommt. Der Wert steigt gleich zu einem recht beträchtlichen Maximum, das 50 Minuten nach der Belichtung gefunden wird, an. Darauf finden wir auch wieder Wellentäler und Wellenberge. Von einem ersten Minimum und Maximum ist allerdings auch hier nichts zu sehen, was uns zwingt, diese Stellen anders zu bewerten. Trotzdem die Pflanzen unter dem Einfluß der Verdunklung stehen, die 2 Stunden nach dieser eine Hemmung ist, hält sich der Wert während des ganzen Versuches mit Ausnahme einiger Einsenkungen über dem von der Belichtung festgestellten Wert.

Durch diese drei Versuche erhält die Wirkung des Lichtes auf das Wachstum eine weitere Beleuchtung. Wir betonten immer, daß wir zwischen der Wellenlinie und der sekundären Wirkung zu trennen hätten. Durch die geänderte Vorbehandlung der Keimlinge ist in diesem Versuch der wellenförmige

Wachstumsverlauf wesentlich abgeändert, während die sekundäre Wirkung deutlich zu erkennen ist.

In der folgenden Versuchsreihe wurde in den einzelnen Versuchen die Verdunklungszeit mehr und mehr abgekürzt, so daß wir die Lichtwirkung immer stärker unter dem Einfluß der Dunkelwirkung bringen. Die vorhergehende Belichtungszeit war in allen Versuchen die gleiche, $4\frac{1}{2}$ Stunden (Beleuchtungsstärke 25 MK), ebenso wurde die nach der Verdunklung gegebene Lichtmenge in allen Versuchen gleich groß gewählt, nämlich 250 MKS (25 MK 10 Sek.).

Tabelle 25. Beleuchtet $4\frac{1}{2}$ Std. mit 25 MK, dann verschiedenen lange Zeit verdunkelt, darauf in allen Versuchen 10 Sek. wieder belichtet mit 25 MK (250 MKS).

Vers. 1: 10 Sek. verdunkelt	—	—	—	—	—	—	↑	100	128	147	148
„ 2: 1 Min. „	—	—	—	—	—	—	↑	100	122	146	114
„ 3: 2 „ „	—	—	—	—	—	—	↑	100	143	147	130
„ 4: 4 „ „	—	—	—	—	—	—	↑	100	124	131	106
Durchschn. Versuch 1—4	—	—	—	—	—	—	↓	100	128	143	124
Vers. 5: 8 Min. verdunkelt	—	—	—	—	—	—	↑	100	115	146	145 121
„ 6: 15 „ „	—	—	—	—	—	—	↑	100	114	121	100 90
„ 7: 30 „ „	—	—	—	—	—	↑	100	111	138	141	114 119 102
„ 8: 1 Std. „	↑	100	121	147	146	103	93	↓	89	78	63 73

Fortsetzung.

	60 Min.				120 Min.				180 Min.					
Vers. 1:	92	84	90	89	89	120	84	106	103	110	87	89	98	97
„ 2:	113	89	100	89	86	96	119	115	99	92	86	101	79	77
„ 3:	127	94	91	89	117	94	89	92	109	92	92	70	79	81
„ 4:	98	99	89	86	73	87	93	98	105	101	98	94	86	88
Dschn. 1—4	107	91	92	88	91	99	98	103	104	99	91	88	85	86
Vers. 6:	100	80	68	63	68	85	81	70	58	73	70	60	70	81
„ 6:	83	78	66	78	62	61	76	63	71	71	93	93	76	68
„ 7:	90	86	93	87	72	75	64	77	92	72	76	71	66	66
„ 8:	78	61	76	91	91	93	92	65	77	56	73	86	72	94

Fortsetzung.

	240 Min.							
Vers. 1:	97	81	81	80	80	82	80	
„ 2:	89	75	71	68	69	78	76	
„ 3:	86	89	74	51	58	54	—	
„ 4:	78	75	81	89	117	91	65	
Dschn. 1—4	87	80	76	74	81	76	74	
Vers. 5:	62	62	80	58	55	61	65	
„ 6:	80	78	65	79	74	76	67	
„ 7:	48	58	55	53	44	60	—	
„ 8:	79	71	64	70	60	74	—	

Es wurde auch in dieser Tabelle der Anfangswert = 100 gesetzt. Bei den Versuchen, wo die Verdunklungszeit länger dauerte, mußte natürlich der erste Wert nach der Verdunklung ermittelt werden. Dieses war bei einer solchen von nur acht Minuten Dauer nicht möglich, weil der Zeitraum zu kurz war. Ich half mir hier durch Bestimmung des Zuwaches in 5 Minuten, welcher Wert dann verdoppelt und gleich 100 gesetzt wurde. Bei 15 Minuten langer Verdunklung wurde aus diesem Intervall 10 Minuten lang der Wert bestimmt und dieser den andern Zahlen zugrunde gelegt. In den beiden weiteren Versuchen half ich mir in den beiden Intervallen, in denen die Verstellung der Pflanzen notwendig war, in der gleichen Weise.

Wir sehen in allen Versuchen die Dunkelreaktion. Besonders deutlich ist sie in dem Durchschnittswert der vier ersten zu erkennen. Der Wert steigt, wie wir dies ja immer gesehen haben, zunächst an und erreicht nach 30 Minuten sein erstes Maximum. Darauf setzt ein Fallen ein, das 80 Minuten nach der Verdunklung resp. Belichtung zu einem Minimum führt, um dann wieder zu steigen. Das zweite Maximum ist in diesen aus 12 Einzelbeobachtungen sich zusammensetzenden Durchschnittswert nach 120 Minuten eingetreten, erreicht aber nur noch geringe Größe. Nach diesem Maximum tritt ein Fallen ein, ohne weiterhin nennenswerte Steigerungen zu zeigen. Von einer deutlichen Wirkung der Belichtung ist in diesem Versuche nichts greifbares zu erkennen. In den nächsten vier Versuchen ist das erste Maximum und das ihm folgende Minimum deutlich. Das zweite Maximum ist auch vorhanden, aber im Werte geringer und die Lage nicht einheitlich. Hier verschafft sich bereits die Lichtwirkung, die bei dieser Lichtmenge, wie wir wissen, in einer Hemmung besteht, wieder mehr und mehr Geltung und sucht das zweite Maximum zu verdrängen. Wenn wir den Wachstumswert bei den letzten Versuchen uns zu der Zeit ansehen, wo wir dieses zweite Maximum erwarten müssen, so ist nur noch eine geringe Erhebung zu erkennen. Während sie in den vier ersten Versuchen durchwegs über dem Wert vor der ersten Verdunklung lag, wird sie in keinem dieser vier letzten über 100 gefunden.

Diese letzten Versuche sind deshalb so wertvoll, weil sie

zeigen, daß die Lichtwachstumsreaktion sehr verschieden ausfallen kann. Jedenfalls liegt es ganz in unserer Hand, durch entsprechende Vorbehandlung der Keimlinge die Wellenlinie abzuändern, konstanter erscheint dagegen die Wirkung zu sein, die wir einstweilen als sekundäre bezeichnet haben.

Kehren wir zum Schluß dieses Abschnittes noch einmal zu der Frage der Dunkelwirkung zurück. Die Versuche haben uns in der auftretenden Wellenlinie eine der Lichtwirkung entsprechende gezeigt. Von dieser wurde indes gefunden, daß sie genau umgekehrt wie die Lichtwellenlinie verläuft. Eine andere Frage ist die, ob es auch bei dieser eine der bisher als sekundärer Wirkung entsprechende bei einer Verdunklung gibt. Diese Frage zu beantworten, hatte ich mir auch vorgenommen. Aber die unglücklichen Zeitverhältnisse machten mir durch dieses mein Vorhaben einen Strich. Die ganze Frage müßte in ganz ähnlicher Weise behandelt werden, wie es für die Lichtwirkung geschehen ist. Wir müßten von Pflanzen ausgehen, die, solange wie dies möglich ist, mit verschieden starkem Licht vorbeleuchtet werden, und wo dieses dann nicht nur in Dunkelheit übergeführt wird, sondern auch untersucht würde, welchen Einfluß eine vorübergehende Herabsetzung der Beleuchtungsstärke hat. Nur solche auf breiter Basis aufgebaute Versuche können uns hier weiterbringen.

Dritter Abschnitt.

Der Zusammenhang der Wachstumsreaktion mit den phototropischen Krümmungen.

Blaauw hat als erster darauf aufmerksam gemacht, daß durch die Lichtwachstumsreaktionen die phototropischen Krümmungen erklärt werden können. Er glaubt, für seine Versuchsobjekte dem Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, dem Hypocotyl von *Helianthus globosus* und der Keimwurzel von *Sinapis alba* diese Theorie bewiesen zu haben. Bei der oft zu phototropischen Versuchen benutzten Koleoptile liegen die Dinge sicherlich verwickelter als in jenen Beispielen, schon deshalb, weil hier eine Reizleitung von der Spitze zu den am meisten im Wachstum befindlichen tiefer gelegenen Teilen feststeht. Die erste Frage, die wir uns deshalb stellen müssen, ist, ob

und wie die im ersten Abschnitt mitgeteilten Lichtwachstumsreaktionen auftreten, wenn wir nur die Spitze der Koleoptile beleuchten.

1. Partielle Beleuchtung der Koleoptile.

Meine Untersuchungen beschränken sich allein darauf, den Einfluß der Spitze für das Zustandekommen der Wachstumsreaktionen festzustellen. Sehr wichtig zur Klärung des ganzen vorliegenden Problems wären auch Versuche gewesen, in denen der Wachstumsverlauf der einzelnen, weiter tiefer gelegenen Zonen untersucht würde. Solche Untersuchungen lassen sich aber nur sehr schwer durchführen.

Auch die Untersuchungen über die Bedeutung der Spitze hatten ihre Schwierigkeiten. Es war nicht gut möglich, sie im Wärmekasten vorzunehmen, weil man in ihm nicht hantieren kann und zudem immer gezwungen sein würde, den Kasten mehr oder weniger lang zu öffnen. Sie wurden deshalb im Zimmer vorgenommen, dessen Temperatur allerdings, zum Teil wenigstens tiefer war als bei den im vorigen mitgeteilten Versuchen. Sie schwankte bei den meisten zwischen 16,5 und 17,5° C. Es mußten die folgenden Versuche gemacht werden. Einmal mußte gefragt werden, wie wird das Wachstum geändert, wenn wir die Spitze in verschieden starkem Maße verdunkeln, sodann, was geschieht, wenn nur die Spitze in verschieden großer Ausdehnung beleuchtet wird und dabei die Basis verdunkelt bleibt.

Ein Aufsetzen eines Stanniolkäppchens, wie es bisher bei derartigen Versuchen verwandt wurde, mußte vermieden werden, weil dies eine Erschütterung der Pflanzen bewirkt hätte, was, wie wir gehört haben, eine Reaktion verursacht hätte, die uns zu keiner klaren Erkenntnis der wahren Verhältnisse hätte gelangen lassen. Um diese zu vermeiden, wandte ich folgende Methode an.

Zunächst wurden zwei Büschel parallelen Lichtes in ganz ähnlicher Weise, wie dies Paal (6) bei seinen Versuchen getan hat, erzeugt. Die beiden Lichtquellen, die an der Stelle, wo die Beleuchtung ausgeführt wurde, eine Stärke von 25 MK hatten, wurden diametral gegenüber aufgestellt. Zur Verdunklung gewisser Teile der Koleoptile diente mir das Stativ einer

Lupe, die durch ein Zahnrad herauf und herunter geschraubt werden konnte. An Stelle der Lupe war bei den Versuchen, wo eine Verdunklung der Spitze vorgenommen wurde, ein kleines, oben geschlossenes Kupferröhrchen von 1,3 mm lichter Weite angebracht, das bei mikroskopischer Beobachtung ein ganz bestimmtes Stück mittels des Zahnrad der Lupe über die Spitze der Koleoptile geschoben werden konnte, nachdem es zuvor bei rotem Licht und durch Gebrauch eines Spiegels genau über diese aufgestellt war. Wurde nicht die Spitze, sondern die Basis verdunkelt, so wurde mit dem gleichen Apparat ein kleines auf beiden Seiten offenes Korkröhrchen, soweit wie es gewünscht wurde, über die Koleoptile geschoben. Die Gegenstände waren vorher, um Reflexe auszuschalten, geschwärzt. Auf diese Weise war ein genaues Arbeiten ohne eine Berührung der Koleoptile auszuführen, möglich.

Bei Wiedergabe der Versuche beschränke ich mich wieder darauf, nur die Durchschnittswerte zu geben. Diese setzen sich aus 6 Einzelbeobachtungen zusammen. Es wurden jedesmal vier Pflanzen gleichzeitig beobachtet und diese bei jedem Versuch verschieden behandelt. Beispielsweise wurde die erste Pflanze ganz belichtet, bei der zweiten nur die Spitze in 1,2 mm Ausdehnung und bei der Pflanze 3 und 4 in der doppelten, also 2,2 mm Ausdehnung. Auf diese Weise suchte ich den Fehler, der durch die geringe Konstanz der äußeren Bedingungen entstehen konnte, auszugleichen. Von den verschiedenen zur Anwendung kommenden Lichtmengen mögen einige der Ergebnisse hier mitgeteilt werden.

Tabelle 26. 200 MKS. (25 MK 8 Sek.)

		60 Min.										
Vers. 1:	ohne Hülle:	72	67	65	68	78	65	59	54	57	46	
„ 2:	2,2 mm d. Spitze beleuchtet:	88	83	83	82	78	74	79	60	56	73	
„ 3:	1,2 „ „ „ „	76	75	68	63	64	67	58	50	65	59	
„ 4:	1,2 „ „ „ verdunkelt:	72	72	58	58	69	66	73	76	69	80	
„ 5:	2,2 „ „ „ „	68	58	52	59	65	55	59	61	55	59	
		120 Min.					180 Min.					
Vers. 1:		53	56	53	57	70	69	53	74	82	96	92
„ 2:		74	70	75	74	91	86	—	—	—	—	—
„ 3:		52	53	56	62	62	56	62	58	62	—	—
„ 4:		69	81	79	82	83	83	81	84	79	81	92
„ 5:		53	61	59	56	59	50	53	51	50	50	48

Die Pflanzen, in denen keine partielle Verdunklung angewandt wurde, zeigen die von früher her bekannte Reaktion. Die Verminderung der Wachstumsintensität tritt sehr deutlich hervor. Bei der zweiten Versuchsserie, wo 2,2 mm der Spitze beleuchtet wurden, ist diese Reaktion ebenfalls sehr deutlich wahrzunehmen, wenn sie auch gegenüber der in der ersten Versuchsreihe festgestellten etwas geschwächt erscheint. Bei den weiteren Versuchsserien nimmt sie mehr und mehr ab, bis schließlich bei der letzten von einer Wachstumsverringering nichts mehr zu erkennen ist. Die Schwankungen, die durch die Wellenlinie in der ersten Stunde bewirkt werden, treten am deutlichsten bei dem 1., 3. und 4. Versuch auf, also bei den Pflanzen, wo der basale Teil beleuchtet war. In den beiden Versuchen, in denen nur die Spitze beleuchtet wurde, sind diese nur so undeutlich vorhanden, daß man nicht weiß, ob man sie als tatsächlich vorhanden bezeichnen soll oder nicht. Über das zweite Maximum läßt sich nach diesem Versuch nur so viel sagen, daß es bei Verdunklung der Spitze zu fehlen scheint. Ich gebe noch einen weiteren Versuch mit einer Lichtmenge von 100 MKS wieder.

Tabelle 27. 100 MKS. (25 MK 4 Sek.)

	60 Min.										
Vers. 1: ohne Hülle:	85	85	83	81	78	71	61	68	58	50	46
„ 2: 1,2 mm d. Spitze beleuchtet:	78	74	75	81	66	56	50	57	67	76	68
„ 3: 2,2 „ „ „ verhüllt:	72	67	74	70	76	79	86	87	81	84	84
	120 Min.					180 Min.					
Vers. 1: 52	56	61	69	80	84	85	89	97	95	90	
„ 2: 72	66	71	69	60	81	70	69	91	87	—	
„ 3: 88	88	77	81	82	85	82	85	82	—	—	

Aus diesem Versuch geht wiederum mit aller Deutlichkeit hervor, daß die Wachstumshemmung nur dann auftritt, wenn die Spitze beleuchtet ist, so daß also sicherlich die »sekundäre Wachstumsreaktion«, wie wir sie oben genannt haben, einzig und allein von der Spitze der Koleoptile ausgelöst wird. Über die Wellenlinie vermag uns auch dieser Versuch kein klares Bild zu geben. Für diese dürfte der folgende Versuch von Interesse sein, wo eine Lichtmenge zur Anwendung kam, bei der wir

keine sekundäre, sondern nur eine ausgesprochene Wellenlinie antrafen. Die Temperatur in diesem Versuch war eine höhere. Sie schwankte zwischen 20,1 und 21,6° C.

Tabelle 28. 3000 MKS. (200 MK 15 Sek.)

60 Min.

Vers. 1: ohne Hülle (3 Pflanzen):	100	98	91	57	90	110	90	55	91	71
„ 2: Spitze 2,5 mm verhüllt:	100	110	80	69	100	131	120	69	120	90
(3 Pflanzen)										
„ 3: Spitze 2,5 mm belichtet:	100	103	97	97	103	113	110	105	101	92
(2 Pflanzen)										

120 Min.

180 Min.

Vers. 1:	50	101	129	139	101	98	71	105	105	121	82	74	101
„ 2:	82	64	89	149	149	149	131	110	131	149	169	138	149
„ 3:	103	101	122	126	144	144	134	144	153	167	169	158	155

Wir fanden in dem früheren Versuch, Tab. 13, S. 135, bei dieser Lichtmenge eine ausgesprochene Wellenlinie, die nach 40 Minuten ein Minimum, nach 70 Minuten ein Maximum, nach 90 ein zweites Minimum, nach 140 ein zweites Maximum, nach 160 ein drittes Minimum und nach 200 Minuten ein drittes Maximum zeigte. Bei dem ersten Versuch, wo ebenfalls die ganze Koleoptile von zwei gegenüberliegenden Seiten beleuchtet wurde, schiebt sich zwischen zweitem Minimum und zweitem Maximum ein kleiner Wellenberg noch ein, der bei dem ersten Versuch fehlt. Dieser zeigt sich auch bei dem Versuch 2, wo die Spitze 2,5 mm weit verdunkelt gehalten wurde. Hier finden wir zu dieser Zeit eine noch größere Erhebung. Worauf diese Erhebung beruht, muß einstweilen dahingestellt bleiben. Man könnte auch geneigt sein, aus dem dritten Versuch eine Wellenlinie herauszulösen, die allerdings von der der beiden vorhergehenden Versuche ganz verschieden ist. Hier ist allerdings Vorsicht geboten, weil nämlich die beiden Pflanzen, aus denen sich der Durchschnittswert aufbaut, sich im Gegensatz zu den Pflanzen der Versuche 1 und 2 recht verschieden verhielten, wie dies die nächste Tabelle zeigt, in der die tatsächlich beobachteten Zuwachsgrößen dieser beiden Pflanzen aufgezeichnet sind.

Tabelle 29. 3000 MKS. (200 MK 15 Sek.) Spitze 2,5 mm belichtet, der übrige Teil verdunkelt. Temp. 21,6° C.

	60 Min.						120 Min.					
Pflanze 1:	47	47	63	71	63	95	103	103	103	103	126	95
„ 2:	134	142	110	103	126	110	95	87	79	63	63	87
Durchschn.	90	94	87	87	94	102	99	95	91	83	93	91
	180 Min.											
Pflanze 1:	95	110	118	118	150	158	126	134	142	126	134	
„ 2:	126	118	142	142	103	103	150	166	166	158	134	
Durchschn.	110	114	130	130	126	130	138	150	152	142	134	

Die Zahlen lehren deutlich, daß es sich bei dieser Wellenlinie um etwas ganz anderes handelt. Eigentlich sollten wir bei dieser Lichtmenge, wenn wir die Wellenlinie in die tieferen Teile verlegen und den Sitz für die sekundäre Wirkung in der Spitze der Koleoptile suchen, eine gerade Linie bekommen. Dies tritt aber, wie wir an dem Versuch sehen, nicht ein. Es kommt weder die Wellenlinie heraus, noch die gerade Linie, also etwas Neues, was uns wieder darauf hinweist, wie verwickelt hier die Dinge liegen. Will man sich hierüber Klarheit verschaffen, so müssen viele auf breiter Basis aufgebaute Versuche gemacht werden, in denen die Lichtwirkung auf bestimmte Teile der Koleoptile untersucht wird. Die obigen Versuche haben uns das eine mit aller Deutlichkeit ergeben, daß die Wellenlinie nicht ihren Sitz in der Spitze der Koleoptile hat. Ich verzichte darauf, noch weitere Versuche zu geben, sondern begnüge mich mit der Feststellung daß an dem Zustandekommen der Wellenlinie die Spitze wenig beteiligt zu sein scheint, während dagegen die sekundäre Wirkung hauptsächlich in der Spitze ihren Sitz hat.

2. Können die phototropischen Krümmungen durch die Lichtwachstumsreaktion erklärt werden?

Um auf diese Frage eine exakte Antwort zu geben, müssen wir über die Lichtverteilung im Innern genau unterrichtet sein. Wir können diese aber nur ungefähr ermitteln. Bei dieser Sachlage hat es wenig Wert für einen bestimmten Fall, die Richtigkeit der Theorie von Blaauw herauszuarbeiten. Dies dürfte auch nicht notwendig sein, da wir ein anderes gutes Mittel haben, ihre Gültigkeit zu prüfen. Die

verschiedenen Lichtmengen liefern ja innerhalb weiter Grenzen ganz verschiedene Krümmungen, bei geringen sind sie positiv, sie erreichen ein Maximum, nehmen wieder ab und gehen allmählich in negative über, die ebenfalls ein Maximum erreichen, um dann wieder in der Größe zurückzugehen; über eine bestimmte Lichtmenge hinaus, fallen dann alle Krümmungen wieder positiv aus. Haben wir gezeigt, daß die verschiedenen Wachstumsreaktionen innerhalb der notwendigen Grenzen bei einseitiger Beleuchtung die resultierenden Krümmungen ergeben, so dürfte damit die Theorie von Blaauw über den Phototropismus auch für die Koleoptile von *Avena sativa* sichergestellt sein.

Blaauw verfährt bei seinen Versuchen so, daß er den Wachstumsüberschuß resp. die Wachstumsverminderung für die beiden Seiten der Koleoptile feststellte. Die im vorigen gezeigten Ergebnisse dürften uns aber gezeigt haben, daß wir bei der Haferkoleoptile so nicht vorgehen dürfen. Bei dieser liegen, ganz abgesehen von der Reizleitung, die bei den Versuchsobjekten Blaauws fehlte, bei diesem aber feststeht, die Verhältnisse auch deshalb so verwickelt, weil hier als Folge der Belichtung eine Wellenlinie neben einer zweiten Wirkung besteht. Ob nicht auch bei den Versuchsobjekten von Blaauw eine Wellenlinie in Betracht zu ziehen ist, ist eine andere Frage, die einer weiteren Prüfung bedarf. Jedenfalls dürfte eine solche bei dem Sporangienträger von *Phycomyces nitens* nach seinen Ausführungen der dritten Arbeit auf S. 100 ff. sicher sein. Blaauw zeigt die Gültigkeit seiner Theorie nur immer für bestimmte Beispiele. Würde man aus seinen Ergebnissen beliebige Lichtmengen herausnehmen, so würde der Beweis nicht immer eindeutig sein. Vielleicht liegt die Ursache hierfür in der Nichtbeachtung der Wellen. Bei seinen Objekten lagen vielleicht die Verhältnisse deshalb einfacher, weil er bei ihnen keine Reizleitung feststellte. Durch den in dieser Arbeit geführten Nachweis, daß die Wellenlinie etwas anderes ist als die sekundäre Wirkung des Lichtes, und daß diese beiden Erscheinungen allem Anschein nach an einer verschiedenen Stelle lokalisiert sind, haben wir die Möglichkeit geschaffen, auch für die Koleoptile von *Avena sativa* die Theorie zu prüfen. Für die phototropischen Krümmungen kann nur die sekundäre Wirkung in Betracht kommen, weil nur diese,

wie wir gefunden haben, in der Spitze der Koleoptile ihren Sitz hat, also an der Stelle, an der auch die phototropischen Krümmungen ausgelöst werden. Für uns erhebt sich nun die Frage, ob wir diese sekundäre Wachstumsreaktion wirklich als »phototropische« ansehen müssen.

In den Versuchen des ersten Abschnittes wurde angestrebt, diese Reaktion aus der Gesamtwachstumsreaktion der Koleoptile herauszulösen. Da dies aber nur mit einem gewissen Grad von Genauigkeit möglich ist, müssen wir gleich von vornherein darauf verzichten, auf Einzelheiten hier einzugehen. Mir kann es in dieser Arbeit nur darauf ankommen, das Grundlegende einmal zu klären, das weitere muß späteren Untersuchungen, die auf viel breiterer Grundlage aufgebaut sind, vorbehalten bleiben.

Wir verdanken Arisz (1) eine ganze Reihe von wichtigen Daten über die phototropischen Krümmungen. In ihnen finden wir auch Angaben über die erste positive Krümmung, die wir zunächst einmal betrachten wollen. Diese nimmt, wie die nächste Tabelle zeigt, bis zu einer Lichtmenge von 237 MKS zu, bei höheren als diesen wieder ab.

Tabelle 30.

Lichtmenge	Stärke der maximalen Krümmung in mm
45	3
100	5
237	5,4
560	4
1500	3
2800	1,2

Dieses Ergebnis kann in beste Übereinstimmung mit unseren Befunden über zweiseitige Beleuchtung (s. Abb. 2, S. 139) gebracht werden, wenn wir die Hemmung als das wesentlichste der Kurve ansehen. Auch wir stellten fest, daß diese mit zunehmender Lichtmenge bis 200 MKS steigt und daß bei einer solchen von 400 MKS gegenüber dieser bereits eine deutliche Abnahme der Wachstumshemmung wieder zu erkennen ist, die dann mit steigender Lichtmenge größer und größer wird. Daß die beiden

Erhebungen in der Abb. 2, die vor und nach dieser Hemmung gefunden wurden, mit den phototropischen Krümmungen nicht in Verbindung gebracht werden müssen, hat uns der Versuch in der Tabelle 26 gezeigt. Wir sehen daraus, daß die Abb. 2 uns nicht die reine phototropische Wachstumsreaktion, wie wir die sekundäre nunmehr nennen wollen, gibt, diese besteht allem Anschein nach nur in der beobachteten Hemmung.

Eine weitere wichtige Frage ist für uns, bei welcher Lichtmenge die negativen Krümmungen beginnen. Arisz hat in seiner erwähnten Untersuchung gezeigt, daß diese wesentlich von der Beleuchtungsstärke abhängen. Von seinen zahlreichen Tabellen gebe ich zwei hier wieder, welche für uns in Betracht kommen.

Tabelle 31. Beleuchtungsstärke 100 MK.

Reizdauer	Energiemenge	Krümmung
40 Sek.	4 000 MKS	+
50 „	5 000 „	+ später —
60 „	6 000 „	—
90 „	9 000 „	—
5 Min.	30 000 „	—
7 „	42 000 „	—
10 „	60 000 „	+ ? später —
11 „	66 000 „	+ später —
13 „	78 000 „	+
20 „	120 000 „	+

Tabelle 32. Beleuchtungsstärke 450 MKS.

Reizdauer	Energiemenge	Krümmung
5 Sek.	2 250 MKS	+
10 „	4 500 „	+ später —
30 „	13 500 „	—
2 Min.	54 000 „	—
4 „	108 000 „	— ?
5 „	135 000 „	+ ? oder 0
6 „	162 000 „	+ ?
7 „	189 000 „	+
30 „	810 000 „	+

Aus diesen Ergebnissen würden wir zu entnehmen haben, daß die negative Krümmung ungefähr bei einer Lichtmenge von 4000 MKS beginnt und daß sie bei 80000 MKS aufhört.

Bei 3000 MKS fand ich weder Hemmung noch Förderung. Das sagt nun aber keineswegs, daß bei dieser Lichtmenge keine

Krümmung eintritt, im Gegenteil muß bei dieser, wenn die Vorder- und Hinterseite jede für sich bei einseitiger Beleuchtung die Lichtwachstumsreaktion zeigt, hier bereits eine negative Krümmung eingetreten sein, da ja bei geringen Lichtmengen Hemmung noch vorhanden ist. Das Indifferenzstadium für die positiven und negativen Krümmungen liegt also sicher bei tieferen Lichtmengen. Arisz gibt nun, wie wir hörten, an, daß bei allen Beleuchtungsstärken die negative Krümmung bei ungefähr 4000 MKS stattfindet. Er befindet sich hier nicht nur mit meinen Ergebnissen, sondern auch mit denen von Clark (5) im Gegensatz, der als Intervall für das Auftreten von negativen Krümmungen Lichtmengen von 500 bis 2500 MKS je nach der verwandten Beleuchtungsstärke angibt. Arisz führt diese seine Abweichungen gegenüber Clark darauf zurück, daß letzterer nach der Reizung die Pflanzen nicht auf den Klinostaten stellte, um einseitige Schwerkraftreizung auszuschalten. Andererseits muß man bei dieser Versuchsanstellung sich fragen, ob nicht die Ausschaltung einseitiger Schwerkraftwirkung auf die Lichtreaktion einen ganz bestimmten Einfluß ausübt und diese verändert. Hierüber Versuche zu machen, dürfte nicht ganz überflüssig sein. Daß das Nichtverbringen der Pflanzen auf den Klinostaten solche Wirkungen haben soll, daß nunmehr die Schwerkraft auf die positiven Krümmungen wirkt und eine negative Reaktion vortäuscht, ist eigentlich nicht anzunehmen, dafür ist die geotropische Reizung zu gering. Ich habe jedesmal bei den obigen Versuchen mit Beleuchtung von zwei gegenüberliegenden Seiten immer einige Pflanzen mit in den Kasten gestellt, bei denen durch Anbringung eines kleinen Schirms eine der Lichtquellen ausgeschaltet wurde, so daß diese nun einseitig beleuchtet wurden. Allerdings konnte es sich immer nur um einige wenige Pflanzen handeln. Aber diese bestätigen, da sie ja auch unter den gleichen Bedingungen wie in den Versuchen von Clark standen, dessen Angaben.

Daß bei den höheren Lichtmengen die negative Reaktion stärker werden muß, lehren auch die von uns ermittelten Zahlen (s. Abb. 3). Da ich nur verhältnismäßig wenig Lichtmengen in dem Intervall, in dem negative Krümmungen erfolgen, untersuchte, könnten wir über das Maximum der fördernden Wir-

kung nichts aussagen. Infolgedessen wird es auch schwer sein, etwas darüber anzugeben, wann nach unseren Zahlen die negativen Krümmungen aufhören und in positive übergehen. Wir fanden noch bei 160000 MKS eine deutliche Förderung. Nach den auf S. 163 mitgeteilten Zahlen beginnt nach Arisz die zweite positive Krümmung bei Lichtmengen zwischen 60000 und 135000 MKS. Clark findet bei Beleuchtungsstärken von 125 und 400 MK, daß für die zweite positive Krümmung eine Lichtmenge von 75000 bis 480000 MKS nötig sei. Da wir in unseren Versuchen eine Beleuchtungsstärke von 200 MK anwandten, die, da sie zweiseitig gegeben wurde, noch um einen bestimmten Bruchteil vergrößert werden muß, muß von den von mir gegebenen Zahlen der Lichtwachstumsreaktionen gesagt werden, daß sie mit den festgestellten Angaben über die phototropischen Krümmungen sich gut vertragen. Daß bei weiterer Steigerung der Lichtmenge wieder positive Krümmungen entstehen müssen, können die Ergebnisse der Tabelle 22 zeigen, wo größere Lichtmengen seitlich gegeben wurden.

Für die zweite positive Krümmung dürften auch die Wachstumsveränderungen mit in Betracht gezogen werden, die ich in meiner ersten Arbeit studierte, wo in einem bestimmten Entwicklungsstadium die bis dahin verdunkelten Pflanzen mit einer Lichtquelle von bestimmter Stärke beleuchtet wurden. Allerdings wurden in diesen Versuchen nur verhältnismäßig sehr geringe Lichtmengen angewandt, die besonders deshalb als geringe zu bezeichnen sind, weil die Beleuchtung senkrecht von oben gegeben wurde. Andererseits können wir aber auch bei den phototropischen Krümmungen die Lichtmenge nicht genau angeben, weil nämlich die, welche die Spitze bekommt, schon bald nach der Belichtung kleiner und kleiner wird, da sie sich ja zur Lichtquelle hinkrümmt, was für die Pflanzen eine ständige Abnahme der Beleuchtungsstärken bedeutet. In meinen Versuchen fand ich, daß zunächst eine Förderung des Wachstums eintrete und zwar eine um so stärkere, je höher die Beleuchtungsstärke war, und je weiter die Entwicklung der Koleoptile fortgeschritten war. Dieser Förderung folgt eine durchgreifende Hemmung, und zwar setzte diese um so früher ein, und war um so stärker, je größer die Beleuchtungsstärke war. Wenn

wir diese letztere noch weiter, wie es in meinen Versuchen geschehen, vergrößern, so ist anzunehmen, daß nunmehr die hemmende Wirkung die Oberhand gewinnt und diese den ganzen Wachstumsverlauf beherrscht, wie dies die Versuche der Tabelle 22 zeigen, wo das Licht seitlich einwirkte. Es ist aber auch noch etwas anderes zu erwarten, nämlich daß bei Pflanzen in verschiedenen Entwicklungsstadien die Krümmung quantitativ verschieden ausfällt. Hierüber habe ich einige Versuche gemacht, die dies in der Tat zeigen können. Ich gebe davon hier einen wieder:

Versuch. Es wurden 3 Schalen mit je 8 Keimlingen benutzt, die an 3 aufeinander folgenden Tagen gepflanzt waren. Als die Belichtung vorgenommen wurde, hatten die Keimlinge der 3 Schalen verschiedene Länge, die der ersteren waren durchschnittlich 32,4 mm, der zweiten 21,5 und der dritten 14,2 mm groß. Die angewandte Beleuchtungsstärke betrug 50 MK und die Belichtung begann 9 Uhr. Die Temperatur des Raumes betrug 15,5° C. Der Versuch hatte folgenden Verlauf:

- 10⁰ Uhr schwache + Krümmung bei einigen Pflanzen aller 3 Schalen,
- 10¹⁵ „ + Krümmung bei allen Keimlingen deutlich,
- 11 „ + Krümmung bei den größten am stärksten, etwa 55°, bei den mittelgroßen schwächer, zirka 45° und bei den kleinsten Keimlingen am geringsten, zirka 30°.
- 12 „ Dieser Unterschied tritt deutlicher hervor. Krümmung bei den größten zirka 80°, bei den mittleren zirka 55° und den kleinsten zirka 45°.

Aus diesem Versuch ergibt sich, daß die große Periode sich auch deutlich in den Krümmungen bemerkbar macht und daß gewisse Zusammenhänge hier bestehen. Im einzelnen bedarf diese Frage des Zusammenhangs der Veränderungen der großen Periode und der phototropischen Krümmungen noch sehr der Klärung. Ob beispielsweise die von mir in meiner ersten Arbeit gefundene Wachstumsbeschleunigung die Ursache für die negativen Krümmungen ist, gehört hierher. Ohne eingehende Untersuchungen können wir hierüber nichts aussagen, weil wir bei den Lichtmengen, die negative und positive Krümmungen aus-

lösen, auch die Wirkung der nachfolgenden Verdunkelung mit ins Auge fassen müssen. Vor allem müßte die Frage eine Klärung finden, warum, wie Arisz dies gezeigt hat, unter einer bestimmten Beleuchtungsstärke niemals negative Krümmungen zu finden sind.

Aus den bisherigen Darstellungen haben wir gesehen, daß die Theorie von Blaauw sich gut mit den festgestellten Tatsachen verträgt, und daß sie sich auch für unser Objekt bestens verteidigen läßt. Bei diesem Versuch, die Krümmungen in ihrem Verlauf und ihren Einzelheiten zu erklären, kann allerdings nicht genug davor gewarnt werden, sich die Dinge nunmehr als einfach vorzustellen. Es handelt sich hier, wie ja das Auftreten der Wellenlinie schon zur Genüge beweist, um recht verwickelte Vorgänge, die bei der Koleoptile von *Avena* noch dadurch komplizierter werden, daß hier eine Reizleitung von der Spitze zur Basis besteht.

Letzthin wurde in einer sehr interessanten Arbeit von van de Sande Bakhuyzen (8) versucht, auf Grund der in der Literatur bestehenden Angaben eine Analyse der phototropischen Reizerscheinungen zu geben, wobei er auch die Koleoptile von *Avena sativa* berücksichtigt. Er geht davon aus, daß die erste Wirkung des Lichtes bei dieser eine Hemmung sei, wie Vogt dies ja auch durchwegs gefunden hat. Man kann also für jede Lichtmenge, so sagt er, feststellen, wie viel μ die Pflanze weniger wächst, wenn sie im Dunkeln geblieben wäre. Wenn man auf der Abszissenachse eines Koordinatensystems die Lichtmengen aufträgt und auf der zugehörigen Ordinaten die Wachstumsverzögerung, so kommt man zu einer Kurve, die er mit dem Namen »Wachstumsverzögerungskurve« belegt. Man kann diese Kurve nun auch auf Grund der Ergebnisse ermitteln, die über die viel besser untersuchten phototropischen Krümmungen gemacht sind. Dadurch ist ein neuer sehr nützlicher Weg gezeichnet, die Beziehungen zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototropischen Krümmungen weiter zu studieren, vorausgesetzt natürlich, daß solche wirklich bestehen. Da wir im vorigen dies zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht haben, ist es notwendig, daß wir auf diese Ausführungen weiter eingehen.

Van de Sande Bakhuyzen findet, daß die von Vogt (13) und mir (10) gegebenen Zahlen nicht mit seinen Überlegungen in Einklang zu bringen sind. Er berechnet die Größe der Wachstumsverzögerung in der Weise, daß er die Gesamtwachstumsänderung zugrunde legt und von dieser die Größe der Verringerung feststellt, welche das Wachstum nach der Belichtung bis zur Erreichung des Wertes, der vor der Belichtung bestand, erfährt. Daß die Bestimmung dieser Größe niemals die phototropische Wachstumsverzögerung ergibt, ist nach unseren Ergebnissen selbstverständlich; denn van de Sande Bakhuyzen berücksichtigt ja nur das erste Wellental, das nach jeder Belichtung entsteht und das, wie wir gesehen haben, nichts mit der phototropischen Reaktion zu tun hat. Daß diese Verzögerung nicht in Betracht kommt, dürfte doch schon daraus hervorgehen, daß diese auch bei allen den Lichtmengen gefunden wird, bei denen negative Krümmungen auftreten, und zudem ist diese oft auch schon vorbei, wenn die Krümmung beginnt; denn vor 45 Minuten ist eine sichtbare Krümmung bei *Avenakoleoptilen* nicht zu sehen. Clark gibt als Reaktionszeit für die erste positive Krümmung ungefähr 1 Stunde, für die negative aber erst $2-2\frac{1}{2}$ Stunden und für die zweite positive $1-1\frac{1}{2}$ Stunden an. Wenn es auch möglich ist, daß auch die negative Krümmung, wie Arisz (1, S. 89) das will, und wie es auch für die von mir gezeitigten Ergebnisse ebenso gefordert werden muß, weit früher einsetzt, so haben wir doch vor den Krümmungen eine Zeit, in der eine deutliche Wachstumshemmung liegt, die je nach den Lichtmengen typische Veränderungen erfahren, was aus der folgenden Tabelle 33 zu entnehmen ist, in der wir die durchschnittliche Wachstumsverzögerung in je 10 Minuten in der ersten Stunde nach der Belichtung und die Gesamtverzögerung in dieser aufgezeichnet haben.

Besonders belehrend dürfte in dieser Hinsicht der Versuch sein, den wir auf S. 153 gegeben haben, wo die Pflanzen längere Zeit im Licht standen, darauf verschieden lang verdunkelt wurden und dann mit einer bestimmten Lichtmenge (250 MKS) wieder beleuchtet wurden. Dauerte in diesem Versuch die Verdunklung $\frac{1}{2}$ und 1 Stunde, so traten in ihm bei einseitiger

Tabelle 33.

Energiemenge in MKS	Durchschnittliche Verzögerung in 10 Min.	Verzögerung in 1 Std.
0	0	0
10	— 4	— 24
30	— 6,5	— 39
50	— 6,5	— 39
100	+ 4	+ 24
200	— 21	— 126
400	— 33,5	— 201
800	— 22	— 132
1 600	— 15,5	— 93
3 000	— 30	— 216
5 000	— 55,5	— 339
10 000	— 23,5	— 141
15 000	— 23,5	— 141
40 000	— 27,5	— 165
80 000	— 27	— 162
160 000	— 17	— 102

Beleuchtung, wie ich durch Kontrollversuche feststellte, die positiven Krümmungen langsam wieder ein. Dies steht auch in guter Übereinstimmung mit den diesbezüglichen Ergebnissen von Arisz, der folgendes feststellt: »der Einfluß einer allseitigen Vorbeleuchtung erlischt ziemlich schnell, so daß eine Stunde später angefangene einseitige Reizung fast ungestört verläuft« (S. 211). Bei diesen Versuchen standen die Pflanzen nicht unter dem Einfluß von Lichtwellen, sondern unter dem von Dunkelwellen, die genau umgekehrt verlaufen, also zunächst Förderung und keine Hemmung zeigen. Das gleiche können wir auch aus dem Versuch, der in Tabelle 24 wiedergegeben ist, entnehmen, wo die Pflanzen $3\frac{1}{2}$ Stunden zweiseitig beleuchtet waren, dann 2 Stunden im Dunkeln standen und darauf erst mit Lichtmengen beleuchtet wurden, die in den beiden ersten Fällen in den einseitig mit der gleichen Lichtmenge beleuchteten Kontrollpflanzen positive Krümmung ergaben, in den letzten aber negative. In diesem Versuch war die Wellenlinie ganz beseitigt, die phototropische aber erhalten geblieben. Wir sehen also auch an diesem Versuch, daß nur diese für die Krümmung verantwortlich gemacht werden kann.

Wir können also aus solchen Zahlen, wie sie Vogt und ich gegeben, nicht die »phototropische Wachstumsver-

zögerungskurve« herleiten, für diese kann nur die »phototropische Lichtwachstumsreaktion« in Betracht kommen. Diese exakt festzustellen ist aber auf Grund unserer Zahlen noch nicht möglich. Van de Sande Bakhuyzen hat zur Konstruktion dieser Wachstumsverzögerungskurve nur den Anfang der Krümmung berücksichtigt, was wohl zu verstehen ist, da ja der Einfluß der Reizleitung auf das Wachstum noch gänzlich unbekannt ist. In unseren Überlegungen haben wir aber von der Bestimmung des Anfangs der phototropischen Wachstumsreaktion absehen müssen und mehr auf den Gesamterfolg geachtet. Beispielsweise finden wir bei der am genauesten untersuchten ersten positiven Krümmung diese am größten bei einer Lichtmenge von 200 MKS. Daß die größte Gesamthemmung sich nicht mit der größten Hemmung zu Beginn der Reaktion deckt, wie dies nach den Ergebnissen von van de Sande Bakhuyzen zu fordern ist, habe auch ich feststellen können. Bei 400 MKS war zu Anfang die Hemmung größer als bei 200 MKS. Allerdings fand ich diese bei 800 MKS wieder zurückgehen, während van de Sande Bakhuyzen das Maximum der Wachstumsverzögerungskurve bei 1400 MKS angibt. Sehen wir uns aber die Zahlen des Versuches, in dem 800 MKS angewandt wurden (Tab. 10, S. 133), näher an, so würde beispielsweise die zweite Pflanze ganz für die Auffassung von van de Sande Bakhuyzen sprechen. In diesem ist die anfängliche Hemmung so groß, daß das erste Maximum ganz unterdrückt ist. Sicherlich ist also hier die anfängliche Hemmung noch größer als bei 400 MKS geworden. Vielleicht liegt also die Ursache dieses Nichtübereinstimmens mit den Ergebnissen von van de Sande Bakhuyzen, die er auf Grund der Analyse der phototropischen Krümmungen für die Wachstumsverzögerungskurve macht, darin, daß von mir zu wenig Pflanzen den einzelnen Versuchen zugrunde gelegt wurden. Hierüber müssen weitere Versuche entscheiden.

3. Über die autotropische Rückkrümmung.

In meiner ersten Arbeit (9, S. 718) sprach ich den Gedanken aus, daß die sogenannte autotropische Rückkrümmung eine Folge der jeder Belichtung folgende Verdunklung sei. Ich be-

absichtigte damals, an dieser Stelle näher hierauf einzugehen, nachdem ich weitere Versuche gemacht habe. Unterdessen hat van de Sande Bakhuyzen diesen Gedanken aufgegriffen und auf Grund der bestehenden Angaben, soweit dies bisher möglich ist, diesen Vorgang analysiert, so daß ich nur auf dessen Ausführungen zu verweisen brauche (S. 85 ff.).

Die in dieser Arbeit (Abschnitt II) gegebenen Versuche verfolgten den Zweck, weitere Klärung in diese Frage zu bringen. Allerdings sind sie nicht so reichlich ausgefallen, wie ich es mir zuerst vorgenommen hatte. Immerhin wurde die Kenntnis der Wirkung einer Verdunklung in einem wesentlichen Punkte erweitert. Wir stellten fest, daß ebenso, wie nach einer Belichtung Lichtwellen entstehen, nach jeder Verdunklung Dunkelwellen auftreten, die die Annahme, daß die Verdunklung der reversible Vorgang der Belichtung sei, weiter bekräftigen.

Leider sind unsere Kenntnisse über den Autotropismus, der nach phototropischen Krümmungen eintritt, und der, wenn meine Auffassung über ihn sich bestätigen sollte, wohl besser Antiphototropismus genannt wird, recht mangelhaft, so daß ohne eingehende Untersuchung über ihn wenig ausgesagt werden kann. Etwas besser sind wir über den bei geotropisch gereizten Organen auftretenden Antitropismus durch Untersuchungen besonders von Simon (11) unterrichtet. Wir könnten es beispielsweise auch bei phototropisch gereizten Organen ganz gut verstehen, wenn, wie Simon dies für Wurzeln, die geotropisch gereizt waren, fand, die Krümmung auch zurückgeht, wenn das betreffende Organ ständig unter dem Einfluß der betreffenden Richtungskraft bleibt, da ja, wie dies die Ergebnisse meiner früheren Untersuchungen lehren, nach einer dauernden Belichtung zunächst Förderung eintritt, die einer Hemmung dann Platz macht. Ob derartige Überlegungen zu Recht bestehen, überlassen wir lieber einstweilen den sehr zeitraubenden, aber sehr lohnenden weiteren zukünftigen Untersuchungen über diesen Gegenstand.

Literaturverzeichnis.

1. A r i s z , H. W., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. d. Trav. bot. Néerl. 1915. **12.**
2. B l a u w , A. H., Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Botanik. 1914. **6.**
3. —, Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Botanik. 1915. **7.**
4. —, Licht und Wachstum III. (Die Erklärung des Phototropismus.) Meded. van de Landbouwhoogeschool. 1918. **15.**
5. C l a r k , O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschrift f. Botanik. 1913. **5.**
6. P a a l , A., Über phototropische Reizleitung. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaft. Bot. 1919. **58.**
7. R i c h t e r , O., Über die Steigerung der heliotropischen Empfindlichkeit von Keimlingen durch Narkotika. Sitzber. d. Kaiserl. Akad. Wissensch. Wien. Math.-Nat. Kl. 1920. **121.**
8. S a n d e B a k h u y z e n , v a n d e H. L., Analyse der Fototropische Stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.
9. S i e r p , H., Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10.**
10. —, Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegungen der Koleoptile von *Avena sativa*. Ber. d. D. Bot. Ges. 1919. **37.**
11. S i m o n , S. V., Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich geotropischer und mechanischer Krümmungen der Wurzeln. Jahrb. f. wissenschaft. Bot. 1912. **51.**
12. S c h r ö d e r , H., Über die Einwirkung von Äthyläther auf die Zuwachsbewegung. Flora. 1909. **99.**
13. V o g t , Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7.**



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Sierp Hermann

Artikel/Article: [Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von Avena sativa und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. 113-172](#)