

Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces nitens*.

Versuch einer Analyse der Reizerscheinungen.

Von

Heinrich Walter.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Im Jahre 1914 stellte Blaauw¹ den Begriff der Lichtwachstumsreaktion auf. Nimmt man die im Dunkelgleichgewicht befindlichen Sporangienträger von *Phycomyces nitens* in der vierten Periode (nach Errera)², so wird bei konstanten äußeren Bedingungen das Wachstum während einer gewissen, nicht zu langen Zeit annähernd konstant bleiben. Wenn man solch einen Träger plötzlich einer allseitigen Momentbelichtung aussetzt, so tritt, wie Blaauw fand, nach etwa $3\frac{1}{2}$ Minuten eine besondere Wachstumsreaktion auf. Die Wachstumsintensität steigt schnell an, erreicht ein Maximum, fällt darauf rasch ab, geht in ein Minimum über, um schließlich wieder die alte Intensität anzunehmen. Was die Einzelheiten anbelangt, so verweise ich auf die Originalarbeit. In einer späteren Arbeit untersuchte dann Blaauw³ die Lichtwachstumsreaktion bei Dauerbelichtung. Es ergab sich insofern ein Unterschied, als das Wachstum nicht gleich nach einem Maximum und Minimum wieder die frühere Intensität annahm, sondern längere Zeit hindurch Schwankungen zeigte, indem Maxima und Minima abwechselten, bis schließlich die Intensität wieder konstanter wurde und z. B. bei 64 MK im Vergleich zur anfänglichen etwas gefördert blieb.

¹) Blaauw. 1.

²) Errera. 13, 3.

³) Blaauw. 3.

Diese zwei Fälle seien hier dargestellt (Abb. 1 und 2):

Sieht man sich diese Kurven an, insbesondere die zweite, so fällt einem sofort die große Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Dämpfungskurven auf, z. B. mit solchen einer elastischen Feder, die durch einen Stoß oder eine plötzliche Belastung aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht wird. Auch sie wird nicht direkt in die alte oder eine neue, den veränderten Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage übergehen, sondern es werden mehrere Schwankungen um die Ruhelage eintreten und, diese

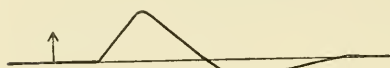


Abb. 1. Wachstumsreaktion bei Momentbelichtung (4×30 MKS) nach Blaauw (Licht und Wachstum, **1**, 667).

werden in erster Linie, wenn man so sagen darf, durch die spezifische Struktur der Feder bedingt werden. Ein anderer Körper würde ganz anders reagieren. Sollte es nun bei *Phycomyces* nicht ebenso sein? Sollte nicht die Pflanze selbst die

Eigenschaft besitzen, solche Dämpfungsschwankungen auszuführen, wenn sie durch einen Wachstum fördernden oder hemmenden Reiz plötzlich aus der Gleichgewichtslage gebracht wird?

Wenn diese Annahme richtig ist, so müssen die Schwankungen, die

Blaauw beobachtete,

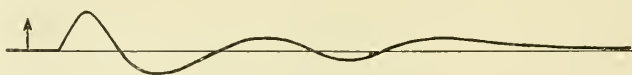


Abb. 2. Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces* bei Dauerbelichtung (1 MK) nach Blaauw (Licht und Wachstum, **3**, 103.)

Wir hätten also keine spezifische »Lichtwachstumsreaktion«, sondern bei jedem Reiz, der die Pflanze plötzlich aus der Gleichgewichtslage bringt, müssen analoge Schwankungen auftreten.

Es handelte sich also vor allen Dingen darum, einen Reiz zu finden, dessen Intensität ebenso plötzlich geändert werden konnte wie beim Licht. Der Temperaturreiz schien ungeeignet zu sein, da gewöhnlich gleichzeitig mit der Temperatur die Luftfeuchtigkeit ebenfalls geändert wird; beim Übertragen der Kultur aus einem Thermostaten in einen anderen, deren Luft-

feuchtigkeit man ja ausgleichen könnte, wird durch das Umstellen ein mechanischer Reiz auf die Kultur ausgeübt; man dürfte deshalb die ersten Ablesungen, auf die es ja besonders ankommt, nicht berücksichtigen.

Nachdem auch andere Möglichkeiten verworfen werden mußten, schien eine Änderung der Luftfeuchtigkeit am geeignetsten zu sein, um so mehr, als ja *Phycomyces* für sehr hydrotropisch, d. h. gegen Feuchtigkeit empfindlich gilt.

I. Versuchsanordnung.

An den Versuchsapparat wurden folgende Anforderungen gestellt: man mußte erstens die Luftfeuchtigkeit möglichst plötzlich in möglichst hohem Grade ändern können, zweitens

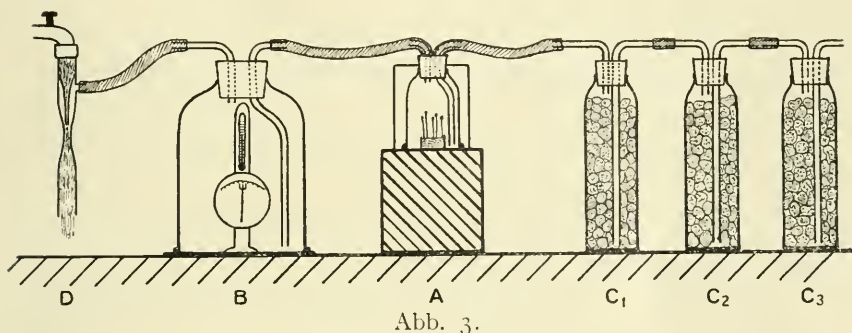


Abb. 3.

durften alle anderen äußeren Faktoren dabei nicht geändert werden.

Die Kultur kam in die Glasglocke A, durch die ein starker Luftstrom mittels einer Wasserstrahlluftpumpe (D) durchgesaugt werden konnte (Abb. 3). Die Luft strich, bevor sie in die Kulturglocke A kam, durch mehrere Gefäße, die entweder mit CaCl_2 oder feuchtem Bimstein gefüllt waren, wodurch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft geändert werden konnte. Aus der Glocke A wurde der Luftstrom noch durch die Glocke B, in der sich der Hygrometer (Lambrechts Polymeter) befand, geleitet. Die Versuche wurden in einer Dunkelkammer ausgeführt, um aber bei Licht arbeiten zu können, wurde die Glocke A noch in ein schwarzes Kästchen mit zwei Schiebetüren an den entgegengesetzten Seiten gestellt. Vor die eine kam das Horizontal-

mikroskop zum Messen, vor die andere eine rote Lampe. Die Schiebetüren wurden nur während jeder Ablesung geöffnet und gleich wieder geschlossen.

Um nun die Feuchtigkeit möglichst plötzlich ändern zu können, mußte die Glocke A möglichst klein und der Luftstrom möglichst stark sein. Um der ersten Bedingung zu genügen, wurde der verhältnismäßig große Hygrometer in eine besondere Glocke B gestellt und die Kulturen in kleinen Glasdosen von 4 cm Durchmesser auf Brot gezüchtet. Der Luftstrom betrug 60—80 L in der Stunde. Er hatte, wie bereits Elfving¹ festgestellt hat, auf die Wachstumsrichtung von *Phycomyces* keinen Einfluß; um aber die äußeren Bedingungen möglichst konstant zu halten, wurde dieser starke Luftstrom nicht nur beim Umschalten, sondern die ganze Zeit über unterhalten. Der Inhalt der Glocke A betrug 250 cm³. Die Luftfeuchtigkeit beim Einschalten der Gefäße mit feuchtem Bimstein 90—95 %, mit CaCl₂ 15—20 %. Die Luftfeuchtigkeit in der Glocke A konnte also im Laufe von wenigen Sekunden recht beträchtlich geändert werden.

Die Temperatur in der Dunkelkammer war geringen Schwankungen von 1—2° ausgesetzt, da aber diese Temperaturschwankungen sich im Laufe von mehreren Tagen vollzogen, so konnten sie keinen Einfluß auf die beobachteten Wachstumskurven haben².

Als Versuchsobjekt diente die Plusform von *Phycomyces nitens*, welche mir Herr Prof. Claussen lebenswürdigerweise zugesandt hatte. Die Ablesungen fanden alle fünf Minuten bei schwachem roten Licht statt. Gemessen wurde das Wachstum mit einem Okularmikrometer 2 und den Objektiven 2 und 1* (Leitz). Bei einigen Versuchen wurde alle 2½ Minuten gemessen; es stellte sich aber heraus, daß die Kurve nicht

¹) Elfving. 12, 51.

²) Anmerkung: Beim Durchsaugen der Luft durch die Gefäße änderte sich gleichzeitig mit der Feuchtigkeit auch die Temperatur ein wenig. Geringe Schwankungen von etwa 1/10° waren deshalb nicht zu vermeiden. Graser mißt solchen Schwankungen keine Bedeutung zu. Blaauw will zwar bei plötzlicher Temperaturänderung um 1/10° eine Wachstumshemmung beobachtet haben, führt sie aber auf die durch die Temperaturerhöhung bedingte Feuchtigkeitsänderung zurück. Für uns können also solche geringe Schwankungen keine Bedeutung haben, da ja gerade die Feuchtigkeit geändert wurde.

wesentlich anders war, nur hoben sich die Maxima und Minima schärfer hervor. Um die Sporangienträger nicht zu oft dem roten Licht auszusetzen, wurde die Ablesung alle fünf Minuten vorgezogen.

Zum Versuch dienten nur Sporangienträger in der vierten Wachstumsperiode. Was die Kulturmethode anbelangt, so hielt ich mich möglichst an diejenige von Blaauw¹.

Die Kulturen waren mit einem durchlöcherten Glimmerplättchen bedeckt; erstens um die Zahl der Sporangienträger zu verkleinern, zweitens um das Myzel unter möglichst konstanten Bedingungen zu halten; die trockene resp. feuchte Luft konnte also nur auf die Sporangienträger einwirken.

Die zum Versuch geeignete Kultur brachte man in die Glocke A; sie verblieb dort mehrere Stunden bei konstantem Luftstrom und konstanter Luftfeuchtigkeit. Darauf wurde ein Sporangiumträger ausgesucht und dessen Wachstum gemessen. Die Feuchtigkeit wurde erst geändert, wenn die Wachstumsintensität nach mehrmaligen Beobachtungen vollkommen konstant blieb. Die Genauigkeit der Ablesungen betrug $\frac{1}{2}$ Skalenteil. Die Feuchtigkeit wurde mittels Lambrechts Polymeter gemessen. Die Zahlen sind natürlich nicht absolut genau, sie geben aber doch einen ungefähren Begriff, wie stark sich die Feuchtigkeit änderte. Die trockenste Luft bekam man beim Einschalten der Chloralkaliumröhren, die feuchteste, wenn die Luft durch die Gefäße mit feuchtem Bimstein durchstrich. Eine mittlere Feuchtigkeit erreichte man, wenn man einfach die Zimmerluft durchleitete.

II. Versuche.

Aus Rücksicht auf die heutigen schwierigen Verhältnisse beim Drucken der Arbeiten wird nur eine beschränkte Zahl von Tabellen angeführt, da die übrigen nichts prinzipiell Neues bringen. Ich beschränke mich dabei nicht nur auf die typischen Fälle, sondern führe auch solche von abnormer Reaktionsweise an. Da die Tabellen stark gekürzt worden sind, so muß eine genauere allgemeine Erklärung derselben vorausgeschickt werden. Die Angaben für die Zeit sind ganz weggelassen, da immer alle fünf Minuten abgelesen wurde. Die Zahlen sind in

¹) Blaauw. 1, 653.

eine fortlaufende Reihe angeordnet und geben die mittlere Wachstumsintensität auf eine Minute berechnet zwischen je zwei Ablesungen an. Da die Messungen mit einer Genauigkeit bis zu $\frac{1}{2}$ Skalenteil gemacht wurden, so sind die Zahlen bis zu 0,1 Skalenteil genau. Ein Skalenteil beträgt, wenn es nicht anders vermerkt ist, 24μ . Die Maxima sind fett gedruckt, die Minima dagegen in Kursivdruck und unterstrichen. Der doppelte Strich (||) zeigt den Zeitpunkt der Umschaltung von trockener auf feuchte Luft oder umgekehrt an und von ihm sind auch alle Zeitangaben zu rechnen. Umgeschaltet wurde, wo es nicht besonders vermerkt ist, immer eine Minute nach der vorhergehenden Ablesung. Die eingeklammerten Zahlen zeigen den Hygrometerstand bei der entsprechenden Messung. Wenn er sich seit der vorhergehenden Ablesung nicht geändert hatte, so wurde er nicht nochmals vermerkt. So sehen wir aus Tabelle I, daß die Wachstumsintensität während der ersten 25 Minuten konstant ist und 1,2 Skalenteile in der Minute beträgt. Der Hygrometer gibt während der ganzen Zeit 26 % Feuchtigkeit an. Nach 26 Minuten wird auf feuchte Luft umgestellt. Die Ablesung nach 30 Minuten ergibt eine Wachstumsintensität = 1,7 Skalenteile in der Minute und einen Hygrometerstand von 58 %, nach weiteren fünf Minuten ist die Wachstumsintensität 1,7, der Hygrometerstand 65 % usw.

Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß der Stand des Hygrometers gleich nach dem Umschalten nicht den Feuchtigkeitsverhältnissen in Glocke A entsprach, denn erstens war die Glocke B etwa viermal größer als A, es mußte also bedeutend länger dauern, bis in ihr alle trockene Luft durch feuchte oder umgekehrt verdrängt wurde, zweitens brauchte der Hygrometer, um sich einzustellen, ziemlich geraume Zeit. Uns interessieren deshalb hauptsächlich nur der anfängliche und endgültige Stand des Hygrometers.

Das Wachstumsmessen stößt bei den Sporangienträgern von *Phycomyces nitens* oft auf Schwierigkeiten. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln treten häufig unvorhergesehene Krümmungen auf. Waren diese schwach und glichen sie sich bald wieder aus, so brauchte die Ablesung nicht unterbrochen zu werden. Waren sie dagegen stark oder erfolgten sie in der Ebene

des Horizontalmikroskops, so mußte der Versuch eingestellt werden.

Die Kurven, die mit einem Maximum beginnen und bei denen die Wachstumsintensität gefördert bleibt, habe ich als Förderungskurven bezeichnet, diejenigen, welche mit einem Minimum beginnen und bei denen das Wachstum gehemmt wird — als Hemmungskurven.

Als dritte Gruppe führe ich dann die abnormen Fälle an, bei denen statt einer zu erwartenden Förderungskurve eine plötzliche Hemmung eintrat.

1. Förderungskurven.

Wird der Feuchtigkeitsgehalt der Luft plötzlich gesteigert, so tritt eine typische Wachstumsreaktion ein. Die zuvor konstante Wachstumsintensität steigt rasch an, erreicht ein Maximum, fällt darauf rasch bis zu einem Minimum ab. Diese Schwankungen wiederholen sich mehrere Male, bis ein neues, dem jetzigen Feuchtigkeitsgehalt entsprechendes Gleichgewicht zustande kommt und die Wachstumsintensität konstant und im Vergleich zur früheren, gefördert bleibt.

Diese Verhältnisse seien hier an einigen Beispielen gezeigt (Tab. I—XI):

Tabelle I.

23. 6. 20. Temperatur 21,5° C.

1,2 (26%) 1,2 1,2 1,2 1,2 || **1,7** (58%) **1,7** (65%) 1,4 (70%) 1,4 (74%)
1,8 (76%) **1,9** (80%) 1,6 1,7 1,7 (82%) 1,8 **2,0** 1,6 **1,8** 1,5 1,5

Die Kurve zeigt 4 Maxima und 3 Minima. Bei 70—75 Minuten leichte rasch vorübergehende Krümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 26% Feuchtigkeit — 1,2 Skalenteile, bei 82% — 1,5 Skalenteile.

Tabelle II.

22. 6. 20. Temperatur 20° C.

1,6 (18%) 1,6 1,6 || 1,7 (63%) **1,9** (83%) 1,7 (87%) 1,5 (88%) **1,8**
1,4 (89%) **1,8** **1,8** 1,7 1,7

Die Kurve zeigt 3 Maxima und 2 Minima. Bei 50—60 Minuten leichte Krümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 18% — 1,6 Skalenteile, bei 89% — 1,7 Skalenteile.

Tabelle III.

20. 6. 20. Temperatur 19,5° C.

0,9 (19%) 0,9 0,9 0,9 0,9 0,9 || 1,6 (65%) **2,0** (83%) 1,8 (86%) 1,6 (87%)
1,8 (88%) 1,5 1,4 1,3 1,1 **1,2** 1,1 1,1 1,1

Umstellung sofort nach der Ablesung. Das erste von den 3 Maxima ist das stärkste. Die beiden Minima sind schwach ausgeprägt. Mittlere Wachstumsintensität bei 19% — 0,9 Skalenteile, bei 88% — 1,1 Skalenteile.

Tabelle IV.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.

1,1 (24%) 1,1 || 1,2 (74%) 1,8 (83%) **2,0** (84%) 1,6 (85%) 1,4 (86%)
1,2 (88%) **1,6** 1,3 1,0 1,4 (89%) 1,4 **2,0** 1,4 1,3 1,3

Kurve ziemlich zackig. Bei 30—35 Minuten tritt eine Krümmung ein, bei 50—55 Minuten Rückkrümmung. Mittlere Wachstumsintensität bei 24% — 1,1 Skalenteile, bei 89% — 1,3 Skalenteile.

Tabelle V.

15. 9. 20. Temperatur 17,2—17,5° C.

0,9 (12%) 0,9 1,0 0,8 || 0,8 (31%) 0,9 (70%) **1,1** (81%) 1,0 (85%)
0,9 (86%) **1,2** (88%) 1,1 1,0 1,2 (89%) 1,2 1,2 1,2

Wachstum bei Beginn des Versuches nicht ganz konstant, doch tritt nach der Umstellung eine typische Förderungskurve ein. Mittlere Wachstumsintensität bei 12% — 0,9 Skalenteile, bei 89% — 1,2 Skalenteile. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle VI.

8. 7. 20. Temperatur 21,6° C.

1,2 (19%) 1,2 1,3 1,3 1,2 1,2 || 1,5 (37%) 1,5 (60%) 1,6 (61%) 1,8 (62%)
2,2 (63%) 1,8 (64%) 1,8 1,6 **1,8** **1,8** 1,6 (65%) 1,6 1,5 1,6 **1,8** 1,6
1,5 1,6 1,8 1,8 1,8 1,8

Sehr kräftiger Sporangiumträger. Mittlere Wachstumsintensität bei 19% — 1,2, bei 65% — 1,8 Skalenteile.

Tabelle VII.

22. 6. 20. Temperatur 20° C.

0,9 (18%) 0,9 || 0,9 (73%) 1,1 (85%) 1,3 (88%) **1,7** (90%) 1,2 **1,4** 1,4 1,4 1,4

Die Kurve zeigt nicht so viele Schwankungen wie die meisten anderen. Mittlere Wachstumsintensität bei 18% — 0,9, bei 90% — 1,4 Skalenteile.

Tabelle VIII.

18. 9. 20. Temperatur 18° C.

1,1 (68%) 0,9 1,0 (69%) 1,0 1,2 || 1,2 (76%) 1,6 (82%) **1,8** (85%)
1,5 (86%) 1,3 1,3 (88%) 1,2 (90%) 1,1 1,2 **1,4** 1,2 **1,4** 1,2 1,2 1,2

Das Wachstum vor Beginn des Versuches nicht ganz konstant, da 40 Minuten vorher die Feuchtigkeit von 15% auf 68% umgestellt worden war, trotzdem tritt eine deutliche Wachstumsreaktion ein. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle IX bis X.

20. 9. 20. Temperatur 17,2° C.

0,6 (15%) 0,5 0,4 0,4 || 0,7 (29%) **1,1** (46%) 0,8 (60%) 0,6 (64%)
0,6 (66%) **0,7** (67%) **0,7** (68%) 0,6 0,7 **0,8** 0,6 || **1,0** (80%) 0,7 (85%)
0,5 (88%) 0,4 (89%) 0,5 **1,0** (90%) 0,8 0,8 0,6 — 25 Minuten nicht
beobachtet — 0,5 (90%) 0,4 0,6

Die erste Umstellung 1 Minute nach der Ablesung, die zweite sofort nach der Ablesung. Die mittlere Wachstumsintensität bei 68% Feuchtigkeit größer als bei 90%, sie scheint allmählich abzufallen. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle XI.

15. 9. 20. Temperatur 17,2° C.

1,0 (13%)	1,0	1,0		1,1 (24%)	1,1 (57%)	1,2 (65%)	1,2 (67%)	1,1 (68%)
1,1	1,1		1,3 (75%)	1,3 (81%)	<u>1,1</u> (87%)	1,2 (88%)	<u>1,1</u>	1,3 (89%)
			1,3	1,2	1,2			

Erste Umstellung 1 Minute, zweite 2 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 13% — 1,0, bei 68% — 1,1 und bei 89% — 1,2 Skalenteile. 1 Skalenteil = 35 μ .

Beim Übergang von 13% Feuchtigkeit auf 68% tritt nur ein geringes Maximum ein, bei der prozentual geringeren Änderung von 68% auf 89% dagegen beobachtet man eine typische Förderungskurve. In beiden Fällen war die Wachstumsförderung die gleiche und betrug 0,1 Skalenteil. Es scheint also, daß eine Feuchtigkeitsänderung bei hohem Feuchtigkeitsgehalt eine stärkere Reaktion hervorruft als bei niedrigem.

Überblicken wir nochmals die hier angeführten Tabellen, so sehen wir überall sehr deutlich die Wachstumsschwankungen, die nach der Umstellung auf feuchte Luft eintreten. Sie fangen immer mit einem Maximum an; bei allen ist die endgültige Wachstumsintensität bei größerer Feuchtigkeit gefördert. Die Form der Kurven dagegen variiert ziemlich stark. Man muß aber bedenken, daß die Feuchtigkeit nicht so plötzlich geändert werden kann wie z. B. die Lichtintensität. Auch der Gang des Hygrometers ist in den einzelnen Versuchen etwas verschieden. Dazu kommt noch, daß *Phycomyces nitens* ein sehr stark variierendes Objekt ist. Eine bestimmte Reaktionszeit läßt sich nicht feststellen, meistens trat die Reaktion sofort ein, denn schon bei Ablesungen 3—4 Minuten nach dem Umstellen war oft eine beträchtliche Zunahme der mittleren Wachstumsintensität festzustellen. Auch der Zeitpunkt des ersten Maximums sowie dessen Größe variieren so stark, daß ich ganz davon absah, mittlere Zahlen zu berechnen. Von einem Maximum bis zum nächsten können 10—25 Minuten vergehen. Die Zahl der Schwankungen ist verschieden.

2. Hemmungskurven.

Wenn wir die Feuchtigkeit plötzlich stark verringern, indem wir die Luft durch die Gefäße mit CaCl_2 durchleiten, so wird

das Wachstum gehemmt werden. Es treten als Übergangsreaktion ebenfalls Schwankungen auf, sie beginnen aber immer mit einem Minimum, dem ein schwaches Maximum folgt, wie aus folgenden Tabellen zu ersehen ist (Tabelle XII—XVI):

Tabelle XII.

15. 9. 20. Temperatur 17,2—17,5° C. (Fortsetzung von Tabelle V.)
 1,2 (89%) 1,2 1,2 1,2 || 1,1 0,8 (46%) **1,0** (22%) 0,9 (18%) 0,8 (16%)
 0,7 (14%) 0,7 (13%) 0,7

Umstellung 3 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 89% Feuchtigkeit — 1,2 Skalenteile, bei 13% — 0,7 also etwas geringer als in Tabelle V. 1 Skalenteil = 35 μ .

Tabelle XIII.

20. 6. 20. Temperatur 19,5° C.
 0,8 (88%) 0,8 0,8 0,8 || eine Beobachtung ausgefallen (30%) 0,4 (22%)
 0,5 (20%) **0,6** (18%) **0,6** 0,5 0,6 0,6 0,6

Umstellung 2 Minuten nach der Ablesung. Mittlere Wachstumsintensität bei 88% Feuchtigkeit — 0,8, bei 18% — 0,6 Skalenteile.

Tabelle XIV.

22. 6. 20. Temperatur 20° C. (Fortsetzung von Tabelle VII.)
 1,4 (90%) 1,4 1,4 || 1,4 (29%) 1,4 (22%) 1,3 (20%) 1,1 (19%) 1,0
1,2 (18%) 1,0 0,9 0,9

Die Reaktion tritt ziemlich spät ein. Mittleres Wachstum bei 90% — 1,4, bei 18% — 0,9 Skalenteile. Nach zweimaligem Umstellen bekommen wir also wieder die ursprüngliche Wachstumsintensität (s. Tabelle VII bei 18% Feuchtigkeit).

Tabelle XV.

8. 7. 20. Temperatur 21,6° C.
 1,4 (92%) 1,4 1,4 || 1,3 1,4 (80%) 1,4 (68%) 1,4 (65%) 1,3 (62%)
0,6 (61%) 0,6 **1,1** **1,1** 1,0 1,0

Die Reaktion tritt sehr stark verspätet ein, was auf eine verhältnismäßig langsame Änderung der Feuchtigkeit zurückzuführen ist, da auch der Hygrometer erst nach 10 Minuten langsam zu fallen beginnt.

Tabelle XVI.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.
 2,2 (90%) 2,2 || 1,5 (30%) 1,1 (25%) 0,8 (24%) 0,8 (23%) 1,0 **1,4** 0,8
1,2 **1,2** 1,0 1,0 (22%) 0,8 0,8 0,4 1,2 1,2 1,2 1,2

Langer und schwacher Sporangiumträger, Reaktionsweise von den normalen abweichend: starker Abfall nach der Umstellung, Wachstum längere Zeit hindurch größeren Schwankungen ausgesetzt. Bei 50 Minuten leichte Krümmung, bei 60 Minuten wieder gerade.

Vergleicht man nun die Hemmungskurven mit den Förderungskurven, so fällt einem außer den bereits erwähnten

Unterschieden auf, daß die Schwankungen viel weniger ausgeprägt sind. Meist tritt nach dem Minimum nur ein ganz geringes Maximum ein, worauf das Wachstum wieder gleichmäßig wird.

Tabelle XVI, die scheinbar dem widerspricht, kann nicht als typischer Fall gelten; der Sporangiumträger war sehr lang und schwächlich, und als späterhin auf große Feuchtigkeit umgestellt wurde, trat keine Förderungskurve ein, sondern er reagierte auf ganz abnorme Weise, wie es weiter unten ausgeführt werden wird.

3. Abweichungen von den normalen Typen.

Während normalerweise bei Umstellung auf größere Feuchtigkeit immer Förderungskurven erhalten wurden, zeigte es sich, daß schwächliche und ältere, ziemlich ausgewachsene Sporangienträger ganz abweichend reagierten. Statt der zu erwartenden Förderung trat eine plötzliche Hemmung ein. Die erhaltenen Kurven unterschieden sich aber auch sehr stark von den Hemmungskurven, denn letztere zeigen immer nur ganz leichte Schwankungen, und die Pflanze kommt bald in ein neues Gleichgewicht, bei den abnormen Fällen dagegen hält die Hemmung längere Zeit an, plötzlich steigt dann die Wachstumsintensität rasch, um gleich darauf wieder stark zu fallen. Diese einzelnen stoßweisen Reaktionen halten die ganze Zeit über an, und es tritt kein neues Gleichgewicht ein.

Als Beispiel möge folgende Tabelle dienen:

Tabelle XVII.

1. 7. 20. Temperatur 22° C.													
1,2 (21 ⁰ / ₀)	1,2	1,2	1,2		0,6 (75 ⁰ / ₀)	0,6 (76 ⁰ / ₀)	0,7	0,7 (70 ⁰ / ₀)	0,7	1,0			
1,0	0,8	0,4	0,8	0,6	0,4	0,6	0,4	0,3	0,1	1,0	1,4	0,6	
Sehr zarter Sporangiumträger. Die Schwankungen klingen nicht aus, nach 1 1/2 Stunden noch eine plötzliche stärkere Steigerung, der sofort wieder ein Abfall folgt.													

Diese Reaktionsweise steht aber nicht so schroff den normalen Fällen gegenüber, wie es auf den ersten Blick scheint. Ebenso wie wir einen ganz allmählichen Übergang von den kräftigen Sporangienträgern zu den schwächlichen, wie auch Sporangienträger in allen verschiedenen Altersstufen haben, ebenso können wir alle Zwischenglieder von den typischen Förderungskurven zu den abnormen Fällen beobachten.

Wenn wir uns nochmals die Tabelle IX—X ansehen, so merkt man, daß, während beim Umstellen von 15% auf 68% Feuchtigkeit eine typische Förderungskurve eintritt und die mittlere Wachstumsintensität an Größe zunimmt, bei der Umstellung von 68% auf 90% zwar auch eine Förderungskurve eintritt, aber die mittlere Wachstumsintensität schon deutlich gehemmt wird, da die Minima viel tiefer liegen.

Ebenso sieht man bei der Tabelle XVIII anfangs eine typische Förderungskurve eintreten, mit der Zeit fällt aber das Wachstum immer mehr und mehr ab, wobei gleichzeitig die Kurve eine zackigere Form annimmt.

Tabelle XVIII.

8. 7. 20. Temperatur 21,6° C.

1,0 (65%) 0,9 1,0 1,0 || 1,3 (79%) 1,0 (85%) 1,1 (87%) 1,3 (89%)
1,2 (90%) 1,0 1,2 1,0 1,0 1,0 0,8 0,7 0,5 0,7 0,3 0,5 0,1

Sporangiumträger mittlerer Stärke. Bei 55 Minuten Wachstum fast konstant geworden, bei 70 Minuten fällt es allmählich ab, wobei gleichzeitig wieder Schwankungen auftreten.

Schließlich sei hier noch ein interessanter Fall angeführt:

Tabelle XIX bis XX.

6. 7. 20. Temperatur 20,5° C.

2,8 (20%) 2,8 2,8 || 2,6 (35%) 2,7 (55%) 3,4 (57%) 2,6 (60%) 3,4 3,0
2,9 2,6 2,8 2,8 3,0 3,2 3,0 2,8 3,0 3,0 3,0 || 3,0 (75%) 2,6 (80%)
2,0 (83%) 2,0 (85%) 2,4 (86%) 2,8 (87%) 2,0 (88%) 1,0 2,7 (89%) 2,3
2,0 3,0 (90%) 2,6 1,2 1,6 2,0 2,2 2,6 2,6 2,4 2,2 1,2 1,8 2,2

Umstellung beide Male sofort nach der Ablesung. Bei der Umstellung von 20% auf 60% Feuchtigkeit trat schon als Anomalie eine kleine rasch vorübergehende Hemmung auf; im allgemeinen haben wir aber doch das Bild einer Förderungskurve vor uns. Beim zweiten Umstellen auf 90% trat eine starke Hemmung ein, die Kurve nahm eine äußerst zackige Form an und es trat kein neues Gleichgewicht ein, ganz wie es bei Tabelle XVII der Fall war, nur daß dort die Hemmung schon bei 70% Feuchtigkeit auftrat.

Wir sehen also, daß die Reaktionsweise in sehr hohem Grade von den Ernährungsbedingungen des betreffenden Individuums abhängt und daß schwächliche Sporangienträger ganz anders als die kräftigen reagieren, daß aber diese abnorme Reaktionsweise sich durch allmähliche Übergänge leicht von den typischen Fällen ableiten läßt.

Die erste Umstellung hatte bei der letzten Tabelle nur eine ganz geringe Hemmung zur Folge, die zweite dagegen eine

sehr starke. Dies stimmt mit der allgemein gemachten Beobachtung überein, daß die zweite Umstellung, obgleich die Veränderung der Feuchtigkeit prozentual geringer ist als bei der ersten, doch immer eine viel stärkere Reizwirkung ausübt.

Da außerdem in einzelnen Fällen (z. B. Tabelle XIX—XX, auch IX—X) bei der ersten Umstellung die mittlere Wachstumsintensität noch gefördert wurde, bei der zweiten aber deutlich gehemmt, so müssen wir hier ein Feuchtigkeitsoptimum vor uns haben. Dieses Optimum aber wird kein feststehender Punkt sein, denn in den meisten Fällen wird es überhaupt nicht vorhanden sein oder richtiger, es wird bei 100% liegen, indem die Wachstumsintensität mit der Feuchtigkeit stetig zunimmt. Sie wird aber nicht etwa der Feuchtigkeit proportional sein, sondern erst langsam, dann immer rascher steigen. Denn ebenso wie bei den abnormen Fällen sieht man, daß die zweite Umstellung, bei der die Feuchtigkeit weniger geändert wird als bei der ersten, einen größeren Effekt hervorruft. Als Beispiel diene hier die bereits angeführte Tabelle XI.

III. Wachstumsschwankungen bei anderen Reizen.

Wir haben gesehen, daß bei plötzlichen Feuchtigkeitsänderungen ebensolche Wachstumsschwankungen auftreten, wie sie Blaauw für den Lichtreiz fand. Es liegt nun sehr nahe, anzunehmen, daß diese Schwankungen auch bei allen anderen Reizen auftreten werden, wenn letztere nur rasch genug ihre Intensität wechseln, um die Pflanze plötzlich aus ihrem Gleichgewicht zu bringen. Tatsächlich scheint es bei raschen Temperaturänderungen ebenfalls der Fall zu sein.

Solche Versuche sind von M. Graser ausgeführt worden, indem die Kulturen aus einem Thermostaten in einen anders temperierten gebracht wurden. Da es eine Weile dauerte, bis sich die Temperatur wieder einstellte, so wurde die erste Viertelstunde nicht gemessen; da außerdem die Messungen alle Viertelstunde vorgenommen wurden, so kann man die Schwankungen nicht wahrnehmen, da man Mittelwerte bekommt. Es scheint aber, daß die Zahlen nach der Übertragung in den anderen Thermostaten etwas weniger konstant werden. Nur bei einem

Versuch wurden drei Messungen alle fünf Minuten gemacht, und sofort sieht man ein deutliches Maximum hervortreten¹.

Es läßt sich aber aus diesem Versuche nicht sagen, ob wir bei plötzlicher Temperaturerhöhung eine typische Förderungskurve erhalten werden oder ob nicht zuerst eine kurze vorübergehende Hemmung, wie sie Blaauw bei plötzlicher Erwärmung um $1/10^0$ fand, auftreten wird. Letzteres wäre möglich, da der Temperaturreiz sich von dem Licht- und Feuchtigkeitsreiz insofern wesentlich unterscheidet, als er auch die Atmung stark steigert. Wie wir später sehen werden, läßt sich die starke Hemmung bei den abnormen Fällen leicht durch eine Atmungssteigerung erklären. Jedenfalls wäre eine genaue Wachstumskurve für *Phycomyces nitens* bei plötzlichem Temperaturreiz sehr erwünscht.

Über andere Reize liegen für *Phycomyces* keine Beobachtungen vor. Wodurch die Schwankungen zustande kommen, weshalb die Pflanze nicht direkt aus einem Gleichgewicht ins andere übergeht und wie die abnormen Fälle zu erklären sind — auf alle diese Fragen will ich zum Schluß der Arbeit zu sprechen kommen, da sie längere theoretische Auseinandersetzungen erfordern werden.

IV. Einseitige Einwirkung von Feuchtigkeit — hydrotropische Krümmungen.

Bei allen bisherigen Versuchen wirkte die Feuchtigkeit allseitig ein. Wir bekamen deshalb wohl eine Wachstumsreaktion, aber keine Krümmungen. Nun ist es aber schon seit langem bekannt, daß bei einseitiger Wirkung von Feuchtigkeit die Sporangienträger negative hydrotropische Krümmungen ausführen. Diesen Hydrotropismus zog Errera zur Erklärung der von Elfving² entdeckten physiologischen Fernwirkung des Eisens heran. In einer feuchten Atmosphäre rostet das Eisen, indem es in Hydroxyd übergeht. Es muß also eine bestimmte Menge Wasser absorbieren, wodurch die Luft in nächster Nähe des Eisens nicht ganz mit Wasserdampf gesättigt sein wird. Dank des negativen Hydrotropismus werden sich die Sporan-

¹) M. Graser. 15, 32. (Maximum bei 10^{40} .)

²) Elfving. 10.

gienträger dem Eisen zukrümmen. Diese auf den ersten Blick sehr einleuchtende Erklärung wurde auch von Steyer¹ angenommen und ging in die Lehrbücher der Pflanzenphysiologie über. Da hierbei eine außerordentliche Empfindlichkeit der Sporangienträger gegen Feuchtigkeitsunterschiede angenommen werden mußte, so war es mit ein Grund, weshalb ich gerade den durch Feuchtigkeitsänderung bedingten Reiz zu meinen Versuchen über Wachstumsschwankungen nahm. Die Versuche zeigten aber, daß zwar eine Empfindlichkeit gegen Feuchtigkeitsunterschiede vorhanden ist, diese aber nicht den Erwartungen entsprach, denn selbst bei sehr großen Feuchtigkeitsunterschieden änderte sich das Wachstum doch nicht sehr stark. Die Deutung, die Elfving² neuerdings seinen Versuchen gegeben hat, indem er die Fernwirkung auf positiven Aëotropismus zurückführt, ist auch viel einleuchtender.

Überhaupt findet man über den Hydrotropismus von *Phycomyces nitens* sehr widersprechende Angaben. Zuerst wurde er von Wortmann³ festgestellt. Darauf prüfte ihn Steyer⁴ nach, wobei er fand, daß außer dem negativen von Wortmann festgestellten Hydrotropismus auch positiver besteht. In der Nähe des feuchten Fließpapiers krümmten sich die Sporangienträger ab, bei etwa 89 % sollte ein indifferentes Stadium vorhanden sein, bei geringerer Feuchtigkeit sollten sie positiv reagieren. Da Steyer, wie es scheint, nur einen Versuch ausgeführt hat und *Phycomyces* ein sehr variables Objekt ist, so waren diese Schlußfolgerungen etwas gewagt. Und in der Tat konnte Graser⁵ die Versuche nicht bestätigen. Sie kommt zu keinem definitiven Resultat, sagt aber: »Häufig waren die Träger in nächster Nähe der Feuchtigkeit (3 mm entfernt) von dieser weggekrümmt.« Schon vorher hatte Elfving⁶ gefunden, daß die Sporangienträger vollkommen unempfindlich gegen so starke hygroskopische Körper wie CaCl_2

¹) Steyer. 32, 16.

²) Elfving. 12.

³) Wortmann. 35.

⁴) Steyer 32, 14—19.

⁵) Graser. 15, 60—65.

⁶) Elfving. 11 und auch 12, 1—7.

und KOH sind. Gegen Erreras Erklärung wandte er ebenfalls ein, daß, wenn man Holzkohlestückchen mit verschieden konzentrierter CaCl_2 -Lösung durchtränkt, man ebenfalls keine Zukrümmung bekommt, obgleich bei bestimmten Konzentrationen genau so viel Wasser absorbiert wurde, wie von einer wirksamen Eisenplatte.

Diese sich widersprechenden Angaben veranlaßten mich, nochmals den Hydrotropismus von *Phycomyces* nachzuprüfen.

Die Versuche wurden in verschiedener Weise ausgeführt:

1. Die *Phycomyces*kultur wurde frei in der Dunkelkammer aufgestellt und an sie entweder ein mit Wasser durchtränktes Pappstück oder eine Kalistange herangerückt.

2. Es wurde ein Feuchtigkeitsgefälle hergestellt, indem bei zwei parallelwandigen Glasgefäßen der Boden in einem mit

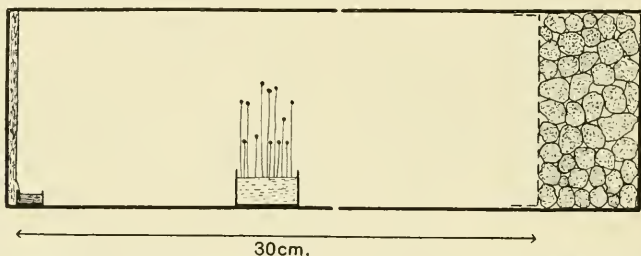


Abb. 4. Die Luftfeuchtigkeit an der Pappe betrug 100⁰/₀, am Kupfernetz ungefähr 30⁰/₀.

nasser Pappe und Filtrierpapier, im anderen mit Chlorkalziumstücken bedeckt wurde. Letztere wurden mit einem Kupfernetz zusammengehalten. Diese beiden Gefäße stellte man dann horizontal und schob sie mit den offenen Seiten aneinander. Um das Filtrierpapier länger feucht zu halten, tauchte man es in ein kleines Schälchen mit Wasser. Die *Phycomyces*kultur wurde in verschiedener Entfernung von der feuchten Fläche resp. dem Chlorkalzium aufgestellt (s. Abb. 4).

Ich beobachtete entweder erst nach sechs Stunden oder aber bisweilen alle Viertelstunde. Nur bei einigen Versuchen wurde ein bestimmter Sporangiumträger ausgesucht und mit dem Horizontalmikroskop das Wachstum genau verfolgt.

Da aus einem einzigen Versuch sich noch nichts sagen läßt, so will ich die Versuche hier nicht einzeln anführen, sondern

nur das Gesamtergebnis mitteilen, das, wie ich glaube, die bisher herrschenden Widersprüche aufklärt.

Die Empfindlichkeit von *Phycomyces* gegen Feuchtigkeitsunterschiede, soweit sie sich in Krümmungen äußert, ist sehr gering. Von allen Sporangienträgern einer Kultur reagieren höchstens 10⁰%, die anderen wachsen entweder gerade oder zeigen ganz unregelmäßige Krümmungen. Von den reagierenden sind die meisten negativ hydrotropisch.

Stellt man die Kultur ganz in die Nähe des feuchten Pappstücks, so nimmt der Prozentsatz der reagierenden Sporangienträger stark zu. Bringt man einen kräftigen Sporangiumträger in unmittelbare Nähe des feuchten Schirmes, so tritt regelmäßige Abkrümmung ein. Gegen Chlorkalzium oder eine Kalistange verhielten sich die meisten indifferent, aber in einzelnen Fällen konnte eine leichte aber deutliche Zukrümmung bemerkt werden.

Die Krümmungen waren im allgemeinen nicht sehr regelmäßig; die Sporangienträger hatten oft folgende Formen (s. Abb. 5):



Abb. 5. Der Pfeil zeigt die Richtung des Feuchtigkeitsabfalles an.

Außer den negativen Krümmungen traten auch positive auf, meist bei schwächlichen Exemplaren, vorwiegend bei größerem Feuchtigkeitsgehalt, selten in der Nähe von Chlorkalzium. Sie waren aber seltener als die negativen.

Hier seien auch die mikroskopischen Wachstumsmessungen angeführt:

1. Verlauf der Reaktion beim Heranschieben eines feuchten Pappschirmes. (Ablesungen alle fünf Minuten.)

Wachstums- intensität Skalenteil in Minuten	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0		1,0	1,2	1,4	0,9	0,7	1,0	1,3	1,1
									Krümmung kaum negativ	Krümmung deutlich	Weiter negativ	Kaum weiter	Gerade	„

Wachstums- intensität in Skalenteil in Minuten	1,2	1,3	1,0	1,0	1,4	1,0	1,3	1,0	1,1	1,1	1,2	1,0	1,2
Gerade		Rückkrümmung deutlich	Rückkrümmung kaum weiter	Gerade	"	"	Krümmung kaum negativ	Krümmung deutlich	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter	Krümmung geht weiter
Krümmung geht weiter	1,3	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2							
Gerade		"	"	"	"								

1. 10. 20. Temperatur 17,2, Zimmerfeuchtigkeit 75 %. 1 Skalenteil = 35 μ . Freistehende Phycomyceskultur. Bei || feuchter Pappschirm bis auf 4 mm an den gemessenen Sporangiumträger herangeschoben. Sporangiumträger kräftig, zu Beginn des Versuches ganz vertikal stehend, zum Schluß 25—30° vom Pappschirm abgekrümmt. Das Wachstum zeigt eine typische Förderungskurve.

2. Verlauf der Reaktion beim Heranschieben einer Kalistange.
(Ablesungen alle fünf Minuten.)

Wachstums- intensität in Skalenteil in Minuten	1,3	1,3	1,3	0,9	0,9	1,1	0,9	1,1	1,3	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	0,9
				Krümmung kaum negativ	Krümmung nicht weiter gegangen			Schwache Rück- krümmung	Nicht weiter gegangen		Vielleicht ganz schwach negativ				

3. 10. 20. Temperatur 17,5° C. Zimmerfeuchtigkeit 73 %. 1 Skalenteil = 35 μ . Freistehende Phycomyceskultur. Bei || eine Kalistange bis auf 7—8 mm an den Sporangiumträger herangerückt. Es tritt eine Wachstumsreaktion (Hemmungskurve) ein, aber keine Krümmung. Wird die Kalistange 7—8 mm an einen Hygrometer herangerückt, so fällt er um 25 %.

Aus der ersten Tabelle geht deutlich hervor, daß die Krümmungen nicht die einzige Reaktion der Pflanze bei einseitiger Einwirkung von Feuchtigkeit sind, und aus der zweiten, daß die Sporangienträger, wenn sie auch keine Krümmungen ausführen, nicht als unempfindlich bezeichnet werden dürfen, denn sie zeigen eine deutliche Wachstumsreaktion. Daß eine solche eintreten muß, ist von vornherein anzunehmen. Denn der Feuchtigkeitsgehalt der Luft wird nicht nur auf einer Seite verändert, sondern durch das Heranrücken eines feuchten Schirmes steigt

der Feuchtigkeitsgehalt der Luft um den ganzen Träger herum, und fällt auf allen Seiten, wenn wir eine Kalistange der Kultur nähern. Wir bekommen deshalb im ersten Falle eine typische Förderungskurve, im zweiten eine Hemmungskurve. Gleichzeitig geht auch die Krümmungsmechanik aus der ersten Tabelle deutlich hervor.

Wir sehen, daß zuerst die Wachstumsreaktion eintritt, und diese ist auf beiden Seiten ziemlich gleich, denn die eigentliche Krümmung tritt erst nach einer Stunde ein. Durch kleine Unterschiede traten schon vorher unbedeutende Krümmungen und Rückkrümmungen auf. Da aber die Feuchtigkeit auf beiden Seiten doch nicht ganz gleich ist und jedem Feuchtigkeitsgehalt eine bestimmte Wachstumsintensität entsprechen muß, so wird das Wachstum auf der feuchten Seite etwas intensiver sein, und mit der Zeit muß es zu einer Krümmung kommen. Wenn auch dank der geringen Dicke eines Sporangiumträgers der Feuchtigkeitsunterschied auf den entgegengesetzten Seiten in einem Gefälle nur ein ganz geringer sein kann, so muß man doch bedenken, daß der Unterschied in der Wachstumsintensität auch nur ganz minimal zu sein braucht, um mit der Zeit zu einer Krümmung zu führen.

Es fragt sich nun, weshalb beim Heranrücken einer Kalistange keine Krümmungen eintreten; auch in diesem Falle muß man doch Feuchtigkeitsdifferenzen annehmen. Um das zu verstehen, müssen wir die Feuchtigkeitskurve, d. h. die Abhängigkeit des Wachstums von der Feuchtigkeit kennen.

Es wurde bereits erwähnt, daß bei den meisten Sporangienträgern die Wachstumsintensität, wenn man von der Übergangsreaktion absieht, normalerweise mit der Feuchtigkeit stetig zunimmt. Dabei zeigte es sich aber, daß eine Feuchtigkeitsänderung bei geringen Feuchtigkeitsgraden einen viel geringeren Einfluß auf das Wachstum ausübt als bei großen Feuchtigkeitsgraden, oder: Um eine bestimmte Änderung der Wachstumsintensität hervorzurufen, muß man bei geringen Feuchtigkeitsgraden eine prozentual größere Veränderung vornehmen als bei großen. Das geht besonders deutlich aus Tabelle XI hervor. Die Wachstumsintensität bei 13 % = 1,0, bei 68 % = 1,1, sie hat sich um 0,1 Skalenteil geändert bei einer Feuchtigkeitsänderung von 55 %. Da jetzt der Feuchtigkeitsgehalt schon bedeutend größer

ist, so genügt eine weitere Änderung von 21% , um die Wachstumsintensität um weitere $0,1$ Skalenteile zu ändern; sie beträgt bei $89\% = 1,2$ Skalenteile. Nehmen wir anstatt des Feuchtigkeitsgehalts das Feuchtigkeitsdefizit bis zu einem dampfgesättigten Raum, so sehen wir bei diesem Beispiel, daß, wenn das Feuchtigkeitsdefizit in geometrischer Progression zunimmt, die Wachstumsintensität in arithmetischer Progression abnimmt — eine Gesetzmäßigkeit, die dem Weberschen Gesetz entspricht. Tatsächlich wird bei Änderung der Feuchtigkeit von 13% auf 68% das Feuchtigkeitsdefizit auf $\frac{1}{3}$ herabgesetzt. $\frac{100 - 13}{100 - 68} = \frac{87}{32}$,

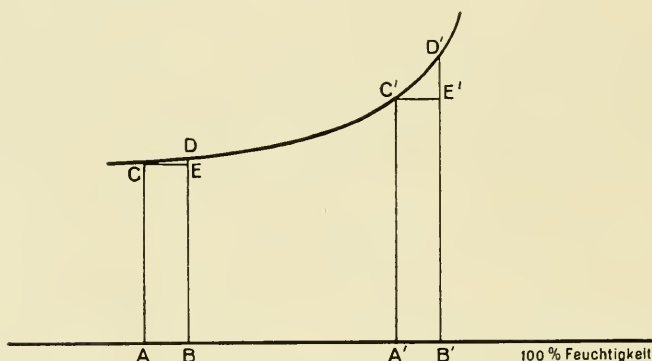


Abb. 6.

dasselbe trifft auch bei der zweiten Umstellung zu: $\frac{100 - 68}{100 - 89} = \frac{32}{11}$.

Beide Brüche sind annähernd gleich 3 und in beiden Fällen nimmt die Wachstumsintensität um ein und denselben Wert zu ($0,1$ Skalenteil).

In allen Fällen wird es nicht zutreffen, wir sahen ja, daß sogar in einigen Fällen ein Optimum eintreten kann. Wir können aber doch sagen, daß die Feuchtigkeitskurve normalerweise mehr oder weniger einer logarithmischen Kurve nahekommen wird, jedenfalls eine nach unten gerichtete Konvexität besitzt.

Aus dieser Form der Kurve lassen sich nun die hydrotropischen Krümmungen leicht erklären:

Nehmen wir ein gleichmäßiges Feuchtigkeitsgefälle und tragen wir an jeder Stelle die entsprechenden Wachstumsintensitäten

eines Sporangiumträgers von *Phycomyces* auf, dann erhalten wir ungefähr folgende Kurve (s. Abb. 6):

Soll nun AB und A'B' die Dicke eines Sporangiumträgers bezeichnen, der einmal in größerer Entfernung, ein anderes Mal in kleinerer Entfernung von einem feuchten Schirm hingestellt ist. Im ersten Falle werden die Wachstumsintensitäten der verschiedenen Seiten AC und BD sein, der Unterschied wird ein verschwindend geringer sein. Bei größerem Feuchtigkeitsgehalt dagegen wird der Unterschied D'E' ein bedeutend größerer sein. Der Zuwachs wird auf den verschiedenen Seiten ein verschiedener sein, und zwar auf der feuchten etwas größer, wodurch eine negative Krümmung zustande kommt.

Zeigt die Feuchtigkeitskurve ein Optimum, wie es in einigen Fällen zutraf, so muß in der Nähe des feuchten Schirmes die ihm zugekehrte Seite stärker gehemmt werden und es müssen positive Krümmungen eintreten. Die Optimalkurve finden wir bei schwächlichen Individuen, und diese reagieren auch meist positiv. Bei einigen Individuen sahen wir, daß nach dem Umstellen auf große Feuchtigkeit das Wachstum zuerst gefördert wurde, dann aber allmählich abfiel (s. Tabelle XVIII, S. 684). In diesem Falle muß anfangs eine negative Krümmung eintreten, die dann später in eine positive übergehen wird, was tatsächlich auch beobachtet wurde.

Wir sehen also, daß sich alle Krümmungserscheinungen beim Hydrotropismus leicht durch die Annahme erklären lassen, daß sie auf ungleichem Wachstum der verschiedenen Seiten beruhen, und dieses wieder durch die Intensitätsunterschiede des Reizes auf den entgegengesetzten Seiten zustande kommt. Man braucht also keine besondere tropistische Reaktion anzunehmen.

Ich will hier nicht auf die älteren Krümmungstheorien eingehen, die auf der Annahme des ausschließlichen Appositionswachstums begründet waren und welche die gleichzeitig bei den Krümmungserscheinungen eintretende Wachstumsreaktion nicht berücksichtigten¹, und will hier nur erwähnen, daß meine Ergebnisse ausgezeichnet mit denen von Blaauw² für den Lichtreiz gefundenen übereinstimmen. Bei Blaauw trat nur die

¹) Wortmann. 37, 38 und 39, Noll 25 und 26.

²) Blaauw. 1, 687—697.

Krümmung schon sehr bald ein, während sie beim Hydrotropismus verhältnismäßig spät eintritt. Dieses ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß bei einseitigem Lichtreiz der Intensitätsunterschied des Reizes auf der Vorder- und Rückseite durch die Lichtbrechungen im zylindrischen Organ ein sehr beträchtlicher sein kann, während er im Feuchtigkeitsgefälle nur ein so minimaler sein wird, daß die Krümmungen erst nach längerer Zeit auftreten oder oft ganz ausbleiben. Dieser Krümmungsmechanismus gilt auch für die anderen Reize.

So sagt Elfving¹ vom Äerotropismus: »Diese Krümmung beruht selbstverständlich auf ungleichem Wachstum. Sie stellt eine tropistische Bewegung dar, und es erscheint als Geschmacksache, ob man sie als äerotropisch oder chemotropisch bezeichnen soll. Ihre Mechanik ist recht durchsichtig. Wir wissen zwar nicht im einzelnen, wie die verschiedenen Dämpfe auf das Plasma wirken, wir sehen aber, daß sie in stärkerem oder schwächerem Grade störend einwirken, was uns ganz natürlich vorkommt. Hieraus schließen wir, daß die dem riechenden Körper zugewandte Seite des Sporangiumträgers durch die Dämpfe mehr in ihrem Wachstum gehemmt wird als die gegenüberliegende, ganz wie es wohl der Fall war in den Versuchen, welche Sammet mit Wurzeln anstellte, wobei sie auf Alkohol-, Äther-, Ammoniak- usw. Dämpfe mit positiven Krümmungen reagierten. Kraß ausgedrückt könnte man sagen, daß die zugewandte Seite des Sporangiumträgers mehr beschädigt wird als die andere; die Krümmung wäre somit traumatotropischer Natur (Pfeffer). Ein solcher Ausdruck kann in extremen Fällen berechtigt sein, in anderen ist er es entschieden nicht. Man denke z. B. an einen Pilz, der sich gegen einen Kampfersplitter von 1 mg krümmt oder gegen eine Glasplatte, die vor mehreren Tagen Ozon absorbiert hat. Von einer Beschädigung kann hier durchaus nicht die Rede sein; die Hyphen wachsen nach Beseitigung des riechenden Körpers ganz normal weiter, wie nach einer geo- oder heliotropischen Krümmung.«

Die Unterscheidung zwischen Traumatotropismus und den anderen Tropismen läßt sich überhaupt bei *Phycomyces* nicht aufrecht erhalten, denn die Krümmungen kommen wohl in allen

¹) Elfving. 12, 33.

Fällen durch ungleiche Hemmung resp. Förderung des Wachstums auf den verschiedenen Seiten zustande.

Wir sahen, daß dieses für den Heliotropismus, Hydrotropismus und Aërotropismus gilt. Dasselbe scheint auch für den Thermotropismus der Fall zu sein. Setzt man einen Sporangiumträger einer einseitigen Wärmestrahlung aus, so muß die Temperatur auf den verschiedenen Seiten etwas differieren, was ungleiches Wachstum und somit Krümmungen zur Folge haben muß. Das Temperaturoptimum soll für *Phycomyces nitens* nach Graser¹ bei etwa 29,4° C liegen, wenn man den achtstündigen Zuwachs der Berechnung zugrunde legt. Wir müssen also erwarten, daß bei niederen Temperaturen negative Krümmungen, bei höheren positive Krümmungen auftreten. Wortmann, in dessen Versuchen die Temperaturen der erwärmten Seite 27,5° C nicht überschritten, fand, daß »die Fruchträger von *Phycomyces nitens* auf der veränderten Seite rascher wachsen, sie krümmen sich von der erwärmten Seite fort«². War das Temperaturgefälle zu gering, so traten keine Krümmungen ein.

Steyer³ leugnet den Thermotropismus überhaupt und behauptet, daß Wortmanns Ergebnisse auf der unvollkommenen Versuchsanordnung beruhen. Doch sind die Wortmannschen Angaben von M. Graser⁴ bestätigt worden. Sie bekam »bei günstigem Gefälle in Temperaturen zwischen 9 und 28° nur negative Krümmungen«, zwischen 27—29° schien eine Zone thermotropischer Indifferenz zu liegen, über 29° neigte sich der Träger immer dem Heizkörper zu, um dann meist zu kollabieren. Diese Versuche bestätigen also die Erwartungen.

Es scheint dabei, daß bei niederen Temperaturen die Empfindlichkeit der Träger, die sich in Form von Krümmungen äußert, geringer ist als bei höheren Temperaturen. Das läßt sich, ebenso wie die geringe Empfindlichkeit bei trockener Luft, leicht erklären, wenn man berücksichtigt, daß die Temperaturkurve eine logarithmische Kurve ist, die mit steigender Temperatur immer steiler ansteigt.

¹) Graser. 15, 27.

²) Wortmann. 36, 3—5.

³) Steyer. 32, 10—14.

⁴) Graser, M. 15, 51—60.

Nimmt man schließlich noch die Kontaktreizbarkeit, so wird durch den Kontaktreiz das Wachstum gehemmt, die berührte Seite wird konkav. *Phycomyces* reagiert also auf Kontaktreize immer positiv.

Über die Art, wie die Schwerkraft auf das Wachstum einwirkt, wissen wir noch zu wenig, um über den Geotropismus was positives sagen zu können, aber es ist klar, daß, wenn ein Sporangiumträger aus der vertikalen Lage gebracht wird, sofort Druckdifferenzen auf der Ober- und Unterseite entstehen und diese ungleiches Wachstum nach sich ziehen können¹.

Die Ansicht Blaauws, daß die Krümmungen nur sekundäre Erscheinungen sind und daß primäre die Wachstumsreaktion ist, wird somit durch die Versuche mit anderen einseitig einwirkenden Reizen für *Phycomyces* vollauf bestätigt.

Der Hydrotropismus kann mit Recht als Ursache der Substratrichtung angesehen werden. Wir wissen, daß die Substratrichtung nur an den aus dem Substrat hervorbrechenden Sporangienträgern auftritt, und zwar nur, solange die Wachstumszone nicht allzuweit vom Substrat entfernt ist. Wird der Sporangiumträger länger, so werden die anderen richtenden Faktoren (Schwerkraft, Licht usw.) die Oberhand gewinnen. Dieses Verhalten ist leicht durch den Hydrotropismus zu erklären. Wir sahen, daß die Sporangienträger in stark feuchter Atmosphäre bei gleichzeitigem Vorhandensein eines Feuchtigkeitsgefälles negativ hydrotropisch reagieren werden. Sie müssen sich also in der Nähe des Substrates senkrecht von diesem wegwachsen. Haben sie sich aber durch das Wachstum in Regionen mit geringerem Feuchtigkeitsgehalt verschoben, so werden sie gegen das Feuchtigkeitsgefälle unempfindlicher, und die anderen Reize bestimmen dann die Richtung des Wachstums.

Dagegen kann man wohl kaum, wie Dietz es macht, auch die Kontaktreizbarkeit zur Erklärung der Substratrichtung heranziehen. Nachdem er gezeigt hat, daß durch den Kontaktreiz beim Sporangiumträger immer die gereizte Stelle konkav wird, der Träger sich also dem Reizgegenstand zukrümmt, sagt er: »Im allgemeinen wird diese Kontaktwirkung dahin wirken, daß der Sporangiumträger senkrecht auf den Ursprungsort, resp. auf

¹) Vgl. Grafe. 14, 7—8.

dessen Tangente zu stehen kommt, da in dieser Stellung die Flanken gewöhnlich in gleicher Weise durch Berührung gereizt werden. Auf einem ebenen Substrate sind dieserhalb die Sporangienträger unter sich parallel, während dieses nicht mehr zutrifft auf einem rauhen . . .¹

Es ist richtig, daß bei senkrechter Stellung alle Flanken gleich gereizt werden, aber dieses Gleichgewicht wird kein stabiles sein, denn wird der Sporangiumträger aus seiner Lage gebracht, oder wächst er nicht ganz senkrecht aus dem Substrat heraus, so muß der Kontaktreiz der Substratrichtung entgegenwirken. Richtiger ist wohl, daß bei Kulturen auf Brot, Agar usw. oder bei ebenen Flächen des Substrats überhaupt kein Kontaktreiz ausgeübt wird und deshalb durch den Hydrotropismus die Substratrichtung bedingt werden kann.

V. Theoretische Betrachtungen.

Den oben mitgeteilten Versuchsergebnissen will ich noch einige theoretische Betrachtungen hinzufügen. Wir haben vor allen Dingen zwei Fragen zu beantworten: 1. Wie haben wir uns eine fördernde oder hemmende Reizwirkung auf das Wachstum vorzustellen? 2. Weshalb geht die Pflanze bei einem plötzlichen Reiz nicht direkt vom früheren Gleichgewicht in das neue Gleichgewicht über, weshalb wird dazwischen eine Übergangsreaktion, die aus abwechselnden Wachstumsmaxima und -minima besteht, eingeschaltet? Dann fragt es sich noch, wie es kommt, daß einige Individuen mit schlechteren Ernährungsbedingungen ein Feuchtigkeitsoptimum zeigen, den anderen ein solches dagegen vollkommen zu fehlen scheint.

Die hier aufgeworfenen Fragen werden in der Physiologie meist mit Ausdrücken wie Reizerscheinungen, Empfindlichkeit, Umstimmung abgetan, man beruft sich auch auf die unendliche Kompliziertheit der Lebenserscheinungen, die ein weiteres Eingehen auf die näheren Ursachen unmöglich macht.

Es soll nicht bestritten werden, daß wir noch unendlich weit davon entfernt sind, irgendeinen Lebensvorgang in eine Kette kausal zusammenhängender Vorgänge gänzlich auflösen und physikalisch-chemisch erklären zu können. Man sollte aber

¹) Dietz. 9, 485—486.

wenigstens einen Versuch machen, ein grobes Schema aufzustellen, wie man sich die Lebensvorgänge vorzustellen hat. Die Einzelheiten können dann mit der Zeit ausgearbeitet werden.

Solche Versuche sind schon öfters gemacht worden, aber sie wurden immer in so allgemeinen Ausdrücken gehalten, daß sie nicht als Arbeitshypothese dienen konnten. Ich will nun den Versuch machen, diese allgemeinen Betrachtungen auf einen speziellen Fall, auf das Wachstum der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* in der vierten Periode anzuwenden. Ich bin mir wohl bewußt, daß ich für meine Erklärung keine zwingenden Beweise vorbringen kann. Es standen mir auch leider nicht die zur Nachprüfung meiner Hypothese notwendigen technischen Hilfsmittel zur Verfügung, was die zu theoretische Behandlung der Fragen entschuldigen möge. In diesem Sinne einer vorläufigen Arbeitshypothese bitte ich die folgenden Seiten aufzufassen. Es mag vorher noch erwähnt werden, daß wir bei unserem speziellen Fall besonders einfache Verhältnisse haben. Der Sporangiumträger besteht aus einer einzigen Zelle, das Wachstum ist morphologisch das denkbar einfachste, indem die Wachstumsregion sich auf eine kleine Stelle, nicht über 2 mm, unter dem Köpfchen beschränkt und das Wachstum aus einer einfachen Membraneinlagerung besteht, wobei die Form immer die gleiche zylindrische bleibt. Auch Reizleitungsvorgänge scheinen gänzlich zu fehlen. Man kann also die folgenden Ausführungen nicht ohne weiteres auf vielzellige höhere Pflanzen, bei denen das Wachstum sich aus den Zuwachsen der einzelnen Zellen zusammensetzt, ausdehnen.

Bei den Wachstumsvorgängen spielen chemische Reaktionen, die mit meßbarer Geschwindigkeit verlaufen, also chemische Gleichgewichte, eine große Rolle. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Reaktionen im Laboratorium des Chemikers und denen in der Pflanze besteht nicht, und wie Blackmann¹ an einigen Beispielen gezeigt hat, lassen sich viele Lebensvorgänge durch das Massenwirkungsgesetz und katalytische Wirkungen erklären. Mit steigender Temperatur wächst die Reaktionsgeschwindigkeit der chemischen Vorgänge in der Pflanze, wie die im Reagenzrohr nach der van t' Hoff'schen Regel, wenn

¹) Blackman. 5.

auch durch sekundäre Prozesse nach einiger Zeit bei den Lebensvorgängen ein Optimum eintreten kann¹.

Für ein chemisches Gleichgewicht, z. B. $\underset{C_1}{\text{CH}_3\text{COOH}} + \underset{C_2}{\text{CH}_3 \cdot \text{OH}} \rightleftharpoons \underset{C_3}{\text{CH}_3\text{COO} \cdot \text{CH}_3} + \underset{C_4}{\text{H}_2\text{O}}$, gilt unter konstanten Bedingungen, daß

$\frac{C_1 \times C_2}{C_3 \times C_4} = \text{konst.}$ wo $C_1 - C_4$ die entsprechenden Konzentrationen der reagierenden Stoffe bedeuten. Wird C_1 oder C_2 vergrößert oder C_3 oder C_4 verringert, so wird das Gleichgewicht nach rechts verschoben, bis wieder die Gleichgewichtskonstante erreicht ist. Eine Verschiebung der Gleichgewichte kann auch durch Änderung der Außenbedingungen (Temperatur, Druck) oder durch Katalysatoren hervorgerufen werden. Es wird dann für jede Kombination der Außenbedingungen eine besondere Gleichgewichtskonstante bestehen. Wenn wir nun aber die ganze Zeit Stoffe der linken Seite zuführen und die entstehenden Verbindungen der rechten Seite entfernen, so kann es zu keinem Gleichgewichte kommen. Wird aber in einer Zeiteinheit immer dieselbe Menge von Stoffen zugeführt und die entsprechende Menge der Reaktionsprodukte auf der anderen Seite entfernt, so können die einzelnen Konzentrationen konstant bleiben, wir werden ein strömendes Gleichgewicht bekommen. Ebenso wird in einer Zeiteinheit die Menge der gebildeten Stoffe konstant sein und der Menge der zugeführten entsprechen.

In der Gleichung $\text{O} + \text{BaO} \rightleftharpoons \text{BaO}_2$ z. B. wird bei gleichem Sauerstoffzustrom und Überschuß von BaO die in einer Zeiteinheit gebildete BaO₂-Menge konstant bleiben. Bei konstanten Temperaturen wird ebenfalls die Sauerstoffkonzentration eine konstante Größe sein. Da außerdem BaO₂ als sehr wenig flüchtiger Körper in den festen Zustand übergeht, also aus der Reaktion ausscheidet, so wird letztere dauernd in einer Richtung verlaufen können.

Was wird nun geschehen, wenn wir in diesem strömenden Gleichgewichte die Temperatur plötzlich so ändern, daß das Gleichgewicht nach rechts verschoben wird? Dann wird im ersten Moment die Konzentration des Sauerstoffs fallen, bis die

¹⁾ Blackman. 4.

neue, dem jetzigem Gleichgewicht entsprechende Konzentration erreicht ist. Es wird im ersten Moment auf Kosten der Konzentrationserniedrigung des Sauerstoffs etwas mehr BaO_2 gebildet werden, wenn aber die Zufuhr von O_2 konstant bleibt, so wird im nächsten Moment wieder die normale Menge gebildet werden. Die Kurve der BaO_2 -Bildung wird also nur ein Maximum zeigen. Wird die O_2 -Zufuhr allmählich stärker, so wird die Kurve nach dem Maximum allmählich ansteigen, Schwankungen werden aber fehlen.

Eine Kette von solchen strömenden Gleichgewichten werden die Wachstumsvorgänge sein. Vom Myzel aus werden dem Sporangiumträger Zucker und andere Stoffe zugeführt, diese werden schließlich in Form von fester Zellmembran aus der Reaktion ausgeschieden. Unter konstanten Außenbedingungen und bei konstantem Zustrom wird das Wachstum eine konstante Intensität haben. Wird das Wachstum intensiver, so muß es bei *Phycomyces*-Sporangienträgern mit stärkerer Zellmembranbildung, d. h. größerem Stoffverbrauch, verbunden sein, denn sollte die Verlängerung in feuchter Luft nur durch stärkere Quellung zustande kommen, so müßte sie beim Einschalten der trockenen Luft rückgängig gemacht werden können, was nicht der Fall ist. Die intensivere Membranbildung kann durch Verschiebung der Gleichgewichte in der Richtung der Membranbildung zustande kommen.

Wenn z. B. das Wachstum durch die strömenden Gleichgewichte ... $A + B \rightleftharpoons C + D \rightleftharpoons E + F \rightleftharpoons G + H \rightleftharpoons I + K \dots$ dargestellt werden kann, wobei links die Stoffe aus dem Myzel zugeführt, rechts die Membranstoffe gebildet werden, so genügt schon die Verschiebung eines dieser Gleichgewichte nach rechts, um die Förderung der Membranstoffbildung hervorzurufen. Wenn z. B. durch eine Änderung der äußeren Faktoren das Gleichgewicht $E + F \rightleftharpoons G + H$ nach rechts verschoben wird, so müssen die Konzentrationen von G und H steigen, infolgedessen wird das Gleichgewicht $G + H \rightleftharpoons I + K$ gestört. Da die Konzentrationen von G und H gestiegen sind, so wird es ebenfalls nach rechts verschoben werden, es wird sich also eine bestimmte Menge von I und K bilden, und infolgedessen muß das nächste Gleichgewicht wiederum nach rechts verschoben werden usf., bis

sich eine größere Menge von Membranstoffen gebildet hat. Aber auch die vorhergehenden Gleichgewichte müssen alle nach rechts verschoben werden. Da die Konzentrationen von E und F gefallen sind, wird das Gleichgewicht $C + D \rightleftharpoons E + F$ gestört, eine gewisse Menge von C und D muß in E und F übergehen, dadurch wird eine Verschiebung auch des vorhergehenden Gleichgewichts nach rechts bedingt usw., der Zustrom wird also gesteigert werden. Ähnliche Überlegungen führen uns zum Schluß, daß eine Verschiebung eines Gleichgewichts durch einen äußeren Reiz nach links — Hemmung der Membranbildung und geringere Zufuhr von Stoffen bedingen wird. Mit der Membranbildung wird auch die Wachstumsintensität steigen und fallen. Das wird in vielen Fällen, z. B. bei Dickenwachstum der Membran, natürlich nicht stimmen, wohl aber für unseren Fall, wo, wie bereits ausgeführt wurde, intensiveres Wachstum mit größerem Stoffverbrauch verbunden sein muß, und wo wohl wenigstens in den ersten Momenten Wachstum durch Intussuszeption stattfindet. Ich verweise hier auf die entsprechenden Ausführungen bei Pfeffer und Schwendener¹, da ein Eingehen auf die Fragen des Appositions- und Intussuszeptionswachstums uns zu weit führen würde. Änderung der Temperatur und vielleicht auch der Feuchtigkeit können auf diese Weise eine direkte Beeinflussung der Wachstumsintensität bedingen und daß tatsächlich die Wachstumsintensität in bestimmten Grenzen der van t' Hoff'schen Regel folgt², spricht dafür. Daß auch das Wasser einen großen oft katalysatorischen Einfluß auf die verschiedensten chemischen Reaktionen hat, ist bekannt. Andere Reize können indirekt wirken. So ist es z. B. für das Licht sehr wahrscheinlich, daß bei dessen Wirkung ein gewisser photochemischer Stoff gebildet wird, der dann wiederum katalysatorisch auf die chemischen Wachstumsvorgänge einwirken kann. Dadurch würde es verständlich sein, daß bei Verdunkelung keine oder keine so auffällige Reaktion einzutreten scheint³ — ein Stoff, einmal gebildet, wird eben nicht sofort verschwinden. Wir sehen also, daß die fördernde oder hemmende Wirkung der

¹) Pfeffer. 28, 240—254. Schwendener. 33.

²) Graser, M. 15, 34—37.

³) Vgl. Vogt. 34, 230 und Sierp. 30, 145.

Reize vom chemischen Standpunkt verhältnismäßig leicht erklärt werden kann. Wie kommen aber nun die Wachstumsschwankungen zustande? Wenn man bei einem strömenden Gleichgewicht plötzlich die äußeren Bedingungen ändert, wobei der Zustrom nicht oder nur langsam geändert wird, so sahen wir, daß man nur ein Maximum, nicht aber Schwankungen bekommen kann.

Da aber die Reize gleichmäßig und nicht mit rhythmischen Unterbrechungen auf die Pflanze einwirken, so können sie nicht die direkte Ursache der Wachstumsschwankungen sein. Dagegen spricht auch, daß letztere bei ganz verschieden auf die Pflanze einwirkenden Reizen, wie z. B. Licht- und Feuchtigkeitsreiz, auftreten. Man muß deshalb annehmen, daß die Reize nur in einer Richtung entweder fördernd oder hemmend das Wachstum beeinflussen, die als Übergangsreaktion auftretenden Schwankungen aber ihre Ursache in der Pflanze selbst haben, also auf innere Ursachen zurückzuführen sind, gleich den Überregulationen bei verschiedenen physikalischen Apparaten, die ebenfalls auf der Konstruktion des Apparates selbst beruhen.

Wollen wir nun versuchen, diesen inneren Ursachen etwas näher zu kommen. Aus dem Vorhergehenden geht hervor, daß es für die weiteren Betrachtungen ziemlich gleichgültig sein muß, was für einen Reiz wir als Ausgangspunkt nehmen, wichtig ist nur, daß eine plötzliche Veränderung der Gleichgewichtslage eintritt.

Wenn bei einer Störung der Gleichgewichtslage Dämpfungsschwankungen auftreten, wie z. B. bei einer elastischen Feder, so sind es immer zwei antagonistische Faktoren, welche dieselben bedingen. Wir müssen sie also auch in unserem Falle annehmen. Das naheliegendste wäre, solche antagonistischen Faktoren in den Wachstumsvorgängen selbst zu suchen, wie z. B. Anlagerung und Zerreißen von Zellwandmembranen, doch liegt dazu kein Grund vor, da erstens Intussusceptionswachstum wenigstens in den ersten Stadien viel wahrscheinlicher ist, zweitens das Wachstum dann auch unter konstanten Bedingungen rhythmisch verlaufen müßte, und bei einer Reizung nur die Amplitude der Schwankungen größer werden würde. Ein dem Wachstum antagonistisch wirkender

Faktor ist vielmehr in der Atmung zu suchen. Um das verständlicher zu machen, muß ich zuerst etwas näher auf die zwischen Wachstum und Atmung bestehenden Beziehungen eingehen.

Alle Energie, die die heterotrophe Pflanze im Laufe ihres Lebens verbraucht, wird ihr von außen durch die Nahrung, also in Form von chemischer Energie, zugeführt. Auch bei den autotrophen Pflanzen wird die Sonnenenergie sofort in chemische umgewandelt, so daß die Pflanze sich gegenüber dem bei der Assimilation gewonnenen Zucker genau ebenso verhält, wie die heterotrophe Pflanze gegenüber dem in der Nährlösung vorhandenen. Aus der Nahrung kann die in ihr gespeicherte chemische Energie nur durch Abbau der komplizierten organischen Verbindungen in einfachere, weniger potenzielle Energie enthaltende Verbindungen frei gemacht werden, z. B. durch Abbau der Kohlehydrate in CO_2 und H_2O , bei den Atmungs- oder Gärungsprozessen. In einer Spore ist natürlich auch eine bestimmte Menge anderer Energien, z. B. Quellungs-Energie enthalten, aber diese Menge ist nur sehr gering und spielt gar keine Rolle, wenn man bedenkt, daß ein Pilz unbegrenzte Zeit wachsen kann und dabei Tausende von neuen Sporen erzeugt.

Wenn es auch falsch ist anzunehmen, daß bei allen energieverbrauchenden Prozessen die Atmung immer direkt die notwendige Energie liefert, so wird sie doch eine bedingende oder vermittelnde Rolle auch bei denjenigen Leistungen spielen, die nicht direkt durch chemische Energie betrieben werden.

Als Ausnahmen, bei denen andere Energien von außen zugeführt werden, seien hier die schon erwähnte Assimilation genannt und die Transpiration, bei der die Temperatur der Pflanze unter diejenige der umgebenden Luft fallen kann, also auch Wärme der Pflanze von außen zugeführt wird.

Aber nehmen wir an, die Pflanze befände sich in einem dampfgesättigten Raume. Der Wasserstrom in der Pflanze wird dabei nicht vollkommen aufhören. Eine Wasserabgabe kann aber nur in dem Falle stattfinden, wenn entweder die Temperatur der Pflanze höher ist als die der umgebenden Luft, was, wenn Zufuhr von strahlender Wärme von außen ausgeschlossen ist, nur durch Atmungsprozesse bedingt werden

kann, oder wenn die Pflanze, was bei Pilzen besonders häufig ist, tropfbar flüssiges Wasser auszuschcheiden vermag. Bei letzterem Vorgang wird Wasser vom Substrat aus eine gewisse Strecke gehoben, von den Lufthyphen ausgeschieden und tropft wieder aufs Substrat herunter. Da dieser Vorgang unbegrenzte Zeit vor sich gehen kann, so kann dabei eine erhebliche Arbeit geleistet werden. Woher stammt aber die Energie? Der Turgor bleibt die ganze Zeit unverändert. Wenn deshalb die osmotischen Kräfte vielleicht die direkte Energiequelle sind, so werden sie wiederum die Energie von chemischen Vorgängen beziehen müssen. Bei der Wasserausscheidung werden vom Myzel mit dem Wasser auch organische Verbindungen aufgenommen, das ausgeschiedene Wasser aber wird viel weniger verbrennbare Stoffe enthalten; mit der Zeit werden also die Nährstoffe des Substrates aufgebraucht und von ihnen stammt auch die Energie — anderenfalls hätten wir ein Perpetuum mobile. Dasselbe wird auch für die durch den Wurzeldruck geleistete Arbeit gelten.

Nehmen wir ein anderes Beispiel, von dem man weiß, daß Turgoränderungen die direkte Energiequelle sind. Eine Mimosa oder Staubfäden von Cynareen, die gereizt werden, sich kontrahieren, darauf wieder ihren normalen Zustand annehmen, wieder gereizt werden usw. Wie Pfeffer¹ ausführt, kann man sich vorstellen, daß durch diese Bewegungen eine kleine Maschine betrieben werden kann, also positive Arbeit geleistet wird. Da aber jedesmal, nachdem sich die Pflanze erholt hat, wieder der frühere Zustand hergestellt ist, so kann die Arbeit zwar durch Turgor geleistet werden, zur Wiederherstellung des früheren Zustandes wird aber noch eine andere Energiequelle notwendig sein. Bei einer Uhr z. B. wird die Arbeit von der gespannten Feder geleistet, aber zur Wiederspannung muß der Mensch die Energie beim Aufziehen liefern. Da aber der Reiz nicht die Energie zu den Reizbewegungen liefert, wir auch jegliche Einfuhr von außen verhindern können, so bleibt wiederum nur die Atmung als alleinige Energiequelle übrig.

Auf den ersten Blick scheint es dieser Anschauung zu widersprechen, daß z. B. Erodium- oder Stipa-Früchte sich

¹) Pfeffer. 28, 234—237.

eingraben können, oder Farnsporangien sich öffnen und wieder schließen — also positive Arbeit leisten, ohne daß lebende Zellen dabei eine Rolle spielen; aber man muß nicht vergessen, daß alle diese Bewegungen nur bei dauerndem Wechsel der äußeren Bedingungen stattfinden können, in dampfgesättigter Luft treten sie niemals auf — die Bewegungen werden also zwar durch Quellungs- oder Kohäsionskräfte hervorgerufen, die Energie aber wird von der Außenwelt zugeführt.

Ich habe hier diese Beispiele erörtert, um zu zeigen, daß, wenn beim Wachstum die Arbeit auch durch Turgor-, Quellungs-, Kristallisationskräfte (oder sonst welche), ausgeführt wird, die Energie letzten Endes doch von der Atmung stammen muß¹.

Das Wachstum ist aber immer mit positiver Arbeit verbunden: erstens wird bei vielen mit dem Wachstum verbundenen synthetischen Vorgängen Energie verbraucht, zweitens muß, wie z. B. in unserem Falle, das Sporangiumköpfchen gehoben werden, drittens, da beim Wachstum »die Länge der Zellhaut und mit ihr die elastische Gesamtverlängerung absolut zunimmt, so wird zugleich eine Zunahme des in der elastischen Dehnung repräsentierten Arbeitswertes erreicht². Vielleicht sind die beim Wachstum immer auftretenden elektrischen Ströme auch mit Energieverlust verbunden. Wenn es auch, wie Pfeffer betont, irrig ist, anzunehmen, daß die zum Wachstum notwendige Energie direkt durch die Atmung geliefert wird, so wird man letzten Endes doch immer auf die chemische Energie herauskommen.

Doch kann im allgemeinen von einer Proportionalität zwischen Wachstum und Atmung nicht die Rede sein, denn erstens gibt es noch die verschiedensten anderen chemischen Umsetzungen in der Pflanze, die die Atmung beeinflussen können, zweitens wird die Atmung, wie alle chemischen Umsetzungen direkt von äußeren Faktoren beeinflusst werden. So steigt sie z. B. mit dem Ansteigen der Temperatur, Feuchtigkeit usw. Vom Licht sagt Kolkwitz, daß mit der Belichtung, die Atmungskurve, ohne daß gleichzeitig Wachstum vorhanden war, um 10% stieg³.« Ob es sich dabei um eine direkte Beeinflussung durch

¹) Vgl. auch Nathansohn, »Stoffwechsel der Pflanzen«.

²) Pfeffer. 28, 233.

³) Kolkwitz. 20, 148.

das Licht, oder um aktinische Erwärmung, wie es Löwshin¹ annimmt, handelt, ist für unsere Betrachtung nicht wesentlich. Wir sehen daraus, daß auch unabhängig vom Wachstum die Atmung sich ändern kann.

Durch diese sekundären Faktoren können die Beziehungen, die zwischen Wachstum und Atmung bestehen müssen, in vielen Fällen vollkommen verdeckt werden, doch ist es bekannt, daß unter sonst gleichen Bedingungen die Atmung bei stärker wachsenden Pflanzenteilen immer am intensivsten ist.

»Im allgemeinen wird jeder Wechsel der äußeren Verhältnisse in etwas auf den Betriebsstoffwechsel influieren und demgemäß wird eine induzierte Veränderung der Wachstums- und Bewegungstätigkeit von einer gewissen Variation der Atmungstätigkeit begleitet sein . . .; die vorliegenden Erfahrungen deuten darauf hin, daß (bei Konstanz der Temperatur) mit dem Wachsen und Bewegen der Regel nach auch die Atmung zunimmt. Eine Beschleunigung der Atmung muß aber nicht umgekehrt eine Beschleunigung der Wachstums- und Bewegungstätigkeit zur Folge haben, die ohnedies endlich ausklingt; während der Betriebsstoffwechsel nur mit dem Leben und der Lebenstätigkeit zum Stillstand kommt².

Wir können uns die Beziehungen vielleicht folgendermaßen vorstellen: Das Wachstum verbraucht Energie, — die Arbeit wird von verschiedenen Kräften, z. B. Turgorkräften, Quellungskräften usw. geleistet, dabei muß die in diesen Kräften aufgespeicherte potentielle Energie abnehmen, und um wieder den früheren Zustand herzustellen, muß bei den Atmungsvorgängen freiwerdende Energie zugeführt werden. Jeder Wachstumssteigerung wird deshalb notwendigerweise eine Atmungssteigerung folgen. Dabei ist die Atmungstätigkeit eine Voraussetzung des Wachstums, denn wird die Energie nicht geliefert, so muß das Wachstum sofort sistiert werden. Bei O₂-Entzug hört deshalb gewöhnlich sofort jede Wachstums- und Bewegungstätigkeit auf.

Diese Beziehungen, die bei den Pflanzen leider noch so wenig experimentell untersucht sind, können wir leicht an uns

¹) Löwshin. 24, 63.

²) Pfeffer. 27, 571.

selbst feststellen. Fangen wir an physisch zu arbeiten, so wird die Arbeit bei der Muskelkontraktion wohl auch von Quellungs- und anderen Kräften geleistet, dabei muß aber die Energie letzten Endes auch von der Atmung stammen. Nachdem wir einige Zeit gearbeitet haben, wird die Atmung intensiver. Dabei wird aber nicht alle Energie in mechanische Arbeit übergeführt, sondern ein Teil geht als Wärme verloren, denn die Körpertemperatur steigt ebenfalls. Der Organismus ist also auch keine ideal arbeitende Maschine. Wenn es bei Pflanzen ebenso ist, und darauf deutet die Wärmeentwicklung bei rasch wachsenden Samen hin, so muß die Atmungssteigerung häufig vielleicht sogar größer sein, als es für die gesteigerte Arbeitsleistung notwendig wäre.

Außerdem müssen aber noch ganz andere Beziehungen zwischen Wachstum und Atmung bestehen. Beim Wachstum wird nicht nur Arbeit geleistet, sondern gleichzeitig auch neue Zellmembran gebildet. Da aber zu der Zellmembranbildung Kohlehydrate verbraucht werden, andererseits gerade Kohlehydrate auch veratmet werden, so kann die Atmung zu einem dem Wachstum antagonistisch wirkenden Faktor werden, indem gesteigerte Atmung mehr Stoffe verbrauchen wird als vorher und infolgedessen das Wachstum durch Stoffmangel gehemmt werden muß.

Es braucht in diesen Fällen niemals ein vollkommener Mangel einzutreten, denn nach dem Massenwirkungsgesetz muß jede Konzentrationserniedrigung schon eine Hemmung der Reaktionsgeschwindigkeit hervorrufen. Es dürfen nur keine Reservestoffe vorhanden sein, die es dem Organismus ermöglichen, die Konzentrationen auch bei stärkerem Verbrauch konstant zu halten. Solche Reserven sind bei Pilzen tatsächlich nicht vorhanden. Aus den Versuchen von Kosinski geht hervor, daß beim Ersetzen der Nährlösung in der Kultur von *Aspergillus* durch Wasser die Atmungstätigkeit sofort fällt und das Wachstum ganz eingestellt wird. Er schließt daraus: »Die plötzliche Erniedrigung der Atmung weist auf sehr schnellen Verbrauch der gebotenen Nahrung hin... Ähnlich verhält sich nach den Untersuchungen Fleroffs *Mucor mucedo*, der ebenfalls nur geringe Mengen von Nahrungsstoffen anzusammeln

befähigt ist und folglich die dem Substrat entnommene Nahrung direkt verarbeitet¹.« Wenn auch bei *Phycomyces* besondere angeschwollene Myzeläste als Reservestoffbehälter angesehen werden können, so sind doch unmittelbar bei der Wachstumszone keine Reserven vorhanden, darauf deutet auch der Umstand, daß mit Beginn des Wachstums des Köpfchens das Wachstum des Hauptträgers sofort eingestellt wird und erst wieder beginnt, wenn mit der Ausbildung der Columella das Wachstum des Köpfchens beendet ist.

Dabei ist zu beachten, daß bei eintretendem Stoffmangel immer das Wachstum zugunsten der Atmung eingeschränkt wird und nicht umgekehrt. Wachstum kann auch nicht vorhanden sein, während »es noch nicht gelungen ist, ohne Tötung und unter normalen Allgemeinbedingungen in der turgeszenten Pflanze einen völligen Stillstand der Atmungstätigkeit herbeizuführen«². Die Atmung ist also eine Voraussetzung des Lebens und unter ungünstigen Lebensbedingungen werden zuerst alle anderen Funktionen eingestellt und die Atmung aufrechterhalten. Tatsächlich sehen wir ja bei den Versuchen Kosinskis, daß bei Nahrungsmangel das Wachstum sofort vollkommen eingestellt wird, während die Atmung wohl rasch abfällt, aber noch lange Zeit auf Kosten der plastischen Stoffe erhalten bleibt. Bei teilweisem Hungerzustand, sagt Kosinski, »braucht der Organismus die ersten Momente zum Sammeln eines genügenden Atmungsmaterials und erst, wenn das Bedürfnis befriedigt ist, wird das Mehrprodukt — das nun regelmäßig auftritt — auf das Wachstum verwendet«³.

Dieselbe Vermutung hat auch Blackman bei der Erklärung des Wachstumsoptimums ausgesprochen: Innere Faktoren, solche wie z. B. der Grad der Translokation von plastischem Material, werden zweifellos die Rolle von Grenzfaktoren (limiting factors) spielen, klare Beispiele für diese Beziehungen sind aber noch nicht vorhanden. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß Mangel an plastischem Material eine Rolle bei Veränderung des Wachstums bei hohen Temperaturen spielt. Wenn die

¹) Kosinski. 22, 142—143.

²) Pfeffer. 27, 575?

³) Kosinski. 22, 149.

Temperatur über das Wachstumsoptimum steigt, so steigt die Atmung immer höher und große Mengen Kohlenstoff gehen für das Wachstum der Pflanze verloren. In einigen Fällen oder womöglich fast immer wird der Mangel an plastischen Stoffen in den stark atmenden Pflanzenteilen dem Wachstum eine Grenze setzen. Nehmen wir den hypothetischen Fall, daß die Stoffleitung in einer Zeiteinheit gerade so viel Stoffe zuführen kann, als für das Wachstum bei der optimalen Temperatur und der Atmung bei dieser Temperatur notwendig ist. Dann muß, wenn die Temperatur höher steigt und die Atmung immer intensiver wird, immer weniger Kohlenstoffmaterial für das Wachstum verbleiben. Der abfallende Schenkel der Wachstumskurve wird dem aufsteigenden Ast der Atmungskurve entsprechen, und es ist interessant, daß diese zwei Kurven im weitesten Maße dieses Aussehen haben¹.

Kehren wir nach diesen schon zu langen Auseinandersetzungen zu unserem Falle eines wachsenden Sporangiumträgers von *Phycomyces nitens* zurück. Nehmen wir einen im Dunkelgleichgewicht befindlichen Sporangiumträger. Die vom Myzel aus zugeführten Stoffe werden einerseits zum Wachstum, andererseits zur Atmung verbraucht. Da im Dunkelgleichgewicht das Wachstum und die Atmung konstant sind, so wird auch die Zufuhr der Stoffe in einer Zeiteinheit die gleiche bleiben. Wir wollen diese Größen der Einfachheit halber als normale bezeichnen. Wirkt jetzt ein plötzlicher wachstumsfördernder Reiz ein, so steigt die Wachstumsintensität stark an. Diese Wachstumszunahme kann, wie wir schon sahen, auch bei gleichbleibender Stoffzufuhr durch die Konzentrationserniedrigung bei Verschiebung des Gleichgewichts ermöglicht werden. Wie bereits erwähnt wurde, müssen wir annehmen, daß jede Wachstumssteigerung eine Atmungssteigerung zur Folge hat. Das muß auch in diesem Falle eintreten — die Atmung wird also über normal werden. Da aber die Stoffzufuhr eine bestimmte Größe hatte, und bei normalem Wachstum und normaler Atmung die in einer Zeiteinheit zugeführten Stoffe verbraucht wurden, so müssen jetzt, wo die Atmung übernormal ist, weniger Stoffe als vorher für das Wachstum zur Verfügung stehen. Es

¹) Blackman. 4, 293.

braucht kein absoluter Mangel einzutreten, schon eine Konzentrationserniedrigung muß nach dem Massenwirkungsgesetz eine Hemmung des Wachstums hervorrufen — dem Maximum wird ein Minimum folgen. Diese Wachstumshemmung muß wiederum einen Abfall der Atmung zur Folge haben, wodurch die Wachstumsintensität wieder ansteigen kann. Hat der Reiz aufgehört zu wirken, so wird das Wachstum jetzt wieder die normale Intensität annehmen — wie wir es auch bei der Blaauwschen Wachstumsreaktion bei Momentbelichtung sehen — die nur aus einem Maximum und einem Minimum besteht (s. Abb. 1). Wirkt aber der Reiz, dem eine größere Wachstumsintensität entspricht, dauernd ein, so steigt das Wachstum wieder übernormal — es tritt ein neues Maximum auf, das wieder einen Anstieg der Atmungskurve bedingt, wodurch das Wachstum wieder gehemmt wird und ein Minimum eintritt. Nach einiger Zeit werden die Schwankungen ausklingen, und da sich die Stoffzufuhr dem erhöhten Verbrauch entsprechend ebenfalls vergrößern wird, so wird ein dem neuen Reiz entsprechendes Gleichgewicht zwischen Wachstum und Atmung zustande kommen, beide werden etwas gefördert werden. Außer den Wachstumsschwankungen müßten wir auch Atmungsschwankungen beobachten können, nur werden letztere im Vergleich zu ersteren etwas nachhinken. Könnte man außer der beobachteten Wachstumskurve auch die Atmungskurve messen, so wäre die hier gegebene Erklärung der Wachstumsschwankungen exakt bewiesen. Leider ist das aber nicht möglich. Die Messungen müßten mindestens alle 5 Minuten gemacht werden. Nun wird aber die CO_2 -Bestimmung gewöhnlich alle $\frac{1}{2}$ —1 Stunde gemacht. Kolkwitz machte die Ablesung alle 10 Minuten. Um das aber zu ermöglichen, mußte er mit großen Kulturen arbeiten; da aber in solchen außer den wachsenden Sporangienträgern auch das Myzel und die reifenden Sporangien mitatmen, die Träger ohnedies in den verschiedensten Stadien vorhanden sein werden, so können wir nur Durchschnittswerte erhalten, und die Schwankungen werden ausgeglichen. Tatsächlich sind bei den Kurven von Kolkwitz deutlich Schwankungen, meist ein Maximum, zu sehen, aber man kann aus ihnen doch keinen endgültigen Schluß ziehen. Pfeffer nimmt jedenfalls für die

Atmung ebenfalls eine Übergangsreaktion an, wenn er sie auch nicht in einen ursächlichen Zusammenhang mit der Wachstumsreaktion bringt. So sagt er: »Bei einem schnellen Wechsel der Außenbedingungen dürfte die Atmung analog wie bei der Selbstregulation in Maschinen und Apparaten nicht nur nachhinken, sondern öfters vor dem definitiven Übergang in die neue Gleichgewichtslage eine gewisse transitorische Überregulation erfahren. Eine solche wird übrigens im gleichen Sinne zuweilen in Wachstums- und Bewegungsvorgängen bemerklich. . . .¹« Eben solche Atmungsschwankungen hat Kuijper in seinen Versuchen mit Lupinen, Erbsen und Weizen beobachtet. Diese Schwankungen traten bei Temperaturen auf, bei welchen das Wachstum am intensivsten war, so daß Kuijper auf das Wachstum als eine mögliche Bedingung der Atmungsschwankungen hinweist².

Ebenso wie die Förderungskurven lassen sich auch die Hemmungskurven durch diese Wechselbeziehungen zwischen Wachstum und Atmung erklären. Die durch den Reiz plötzlich eintretende Wachstumshemmung muß eine Atmungshemmung zur Folge haben. Dadurch werden weniger Stoffe verbraucht als vorher und durch die Ansammlung derselben muß nach dem Massenwirkungsgesetz ein Anstieg der Wachstumsintensität bedingt werden. Da aber durch die Stoffansammlung die Zufuhr sehr bald gehemmt werden muß, so wird es bald zu einer neuen Gleichgewichtslage kommen und die Schwankungen werden von geringer Amplitude sein, was mit den Beobachtungen vollkommen übereinstimmt.

Gehen wir jetzt zu den abnormen Reaktionsweisen über. Diese werden in der Physiologie meist gar nicht berücksichtigt, obgleich man aus ihnen oft interessante Schlüsse ziehen kann. Es ist klar, daß die abnorme Reaktionsweise mit den ungünstigeren Ernährungsbedingungen zusammenhängen muß, da sie bei schwächlichen und alten Trägern auftritt. Um aber den näheren Zusammenhang zu verstehen, müssen wir berücksichtigen, daß die Atmung nicht nur vom Wachstum beeinflusst wird, sondern auch direkt von den äußeren Faktoren abhängt.

¹) Pfeffer. 27, 572.

²) Kuijper. 23.

Der plötzliche Wechsel der Feuchtigkeit kann auch die Atmung beeinflussen. Wie die meisten chemischen Prozesse hängt die Atmung stark von dem Wassergehalt ab. Bei Samen ist sie äußerst gering, zeigte aber nach Kolkwitz eine deutliche Abhängigkeit vom Wassergehalt: die CO_2 -Abgabe in 24 Stunden bei Zimmertemperatur betrug für Gerste bei 10—12% Feuchtigkeitsgehalt 0,3—0,4 mg, bei 14—15% 1,3—1,5 mg, nach dem Einquellen bei 33% Feuchtigkeit stieg sie mit einmal auf 2000 mg¹. Aber nicht nur solche große Unterschiede im Wassergehalt werden einen Einfluß auf die Atmung haben. Änderung der Luftfeuchtigkeit muß eine, wenn auch geringe Änderung im Wassergehalt zur Folge haben. Bonnier und Mangin haben auch tatsächlich gefunden, daß mit steigendem Feuchtigkeitsgehalt die Atmung bei Pilzen steigt.

Sie führen folgende Tabelle an:²

	Hygro- meterstand	Zeit	Tempe- ratur	Ausgeschiedene CO_2 auf 100
Agaricus campestris	{ 17—70 70—75	2 Std.	18°	2,7 3,5
Agaricus campestris	{ 25—73 73—78	2 Std.	18°	2,8 3,8
Polyporus versicolor	{ 48—70 70—80	2 Std.	16°	2,6 3,4

Auch Kuijper macht bei seinen Atmungsversuchen auf den großen Einfluß der Feuchtigkeit aufmerksam.

Bei einem schwächlichen Sporangiumträger kann schon vor der Einwirkung des Reizes der Zustrom seinen Maximalwert erreicht haben, wenn nun durch den Reiz die Atmung auch nur um ein geringes gesteigert wird, so muß das Wachstum gehemmt werden. Statt daß dem einwirkenden Reiz entsprechend die Wachstumsintensität ansteigt, sinkt sie auf sehr niedrige Werte. Diese fast vollkommene Hemmung des Wachstums wird aber eine teilweise Abnahme der Atmung zur Folge haben, es werden also geringe Stoffmengen frei werden, und da dem Reiz eigentlich eine große Wachstumsintensität entspricht, so wird das Wachstum sofort ansteigen. Dadurch wird nach einiger Zeit wieder eine Atmungssteigerung hervorgerufen

¹) Kolkwitz. 20.

²) Bonnier und Mangin. 6, 273.

und das Wachstum muß rasch abfallen. Diese Vorgänge werden sich die ganze Zeit wiederholen und es kann zu keinem Gleichgewicht kommen.

Bei mittelstarken Sporangienträgern kann der erhöhte Verbrauch für die Atmung die erste Zeit noch durch gesteigerten Zustrom gedeckt werden, der Wachstumsabfall wird deshalb nur nach einiger Zeit, wenn Erschöpfung eintritt, bemerkbar. Es ist interessant, daß mit diesem Abfall sofort auch die Wachstumskurve die zackige Form annimmt (s. Tabelle XVIII). Bei starken Sporangienträgern schließlich kann die erhöhte Stoffzufuhr die Stoffe sowohl für intensiveres Wachstum als auch für intensivere Atmung liefern; es wird dann ein neues Gleichgewicht eintreten. Auch die Amplitude der Wachstumsschwankungen wird sehr stark davon abhängen, ob die Stoffzufuhr rasch gesteigert werden kann oder nicht, daraus läßt sich teilweise wohl auch die verschiedene Form der Kurven erklären.

Nimmt man z. B. eine unbedeckte *Phycomyces*-Kultur, so daß die trockene Luft auch direkt auf das Myzel einwirkt, so fällt das Wachstum sehr rasch und darauf etwas langsamer auf Null. Stellt man jetzt auf Feuchtigkeit um, so tritt keine rasche Zunahme ein, sondern eine ganz allmähliche parallel mit der allmählichen Erholung des Myzels.

Stellt man von trockener Luft auf feuchte und darauf wieder auf trockene um, so muß man eigentlich nach dem zweiten Male wieder die ursprüngliche Wachstumsintensität erhalten, was auch zutrifft (s. Tab. XIV). In einzelnen Fällen war sie aber geringer als die anfängliche, was auf teilweise Erschöpfung in feuchter Luft, die durch die große Wachstums- und Atmungsintensität bedingt wird, zurückzuführen ist. Die Nachwirkung wird man bei vielen Reizen hauptsächlich auf die veränderten Ernährungsbedingungen zurückführen können.

Wir hatten die Wachstumshemmung bei den abnormen Fällen durch eine antagonistisch wirkende Atmungssteigerung zu erklären versucht, damit wäre zugleich auch das Feuchtigkeitsoptimum für schwächliche Sporangienträger auf dieselbe Weise erklärt, wie es Blackman für das Temperaturoptimum ausgeführt hat.

Jedenfalls sind Ernährung, Wachstum und Atmung — drei so eng miteinander verbundene Prozesse, daß man nicht nur einen herausgreifen und die anderen unberücksichtigt lassen kann. Jede Pflanze ist ein organisches Ganzes, was bei den physiologischen Versuchen nicht vergessen werden darf.

Auf den vorhergehenden Seiten ist versucht worden, die hemmende oder fördernde Wirkung der Reize, die Wachstumschwankungen und das Auftreten eines Optimums für das Wachstum zu erklären. Wie wir bei der Besprechung der hydrotropischen Krümmungen sahen, stellen diese kein neues Problem vor. Die tropistischen Krümmungen — die auffallendste und bisher fast allein beachtete Reaktion der Pflanze auf einseitige Reize, kommen wenigstens bei *Phycomyces nitens* durch ungleiches Wachstum auf Vor- und Rückseite zustande und dieses wird wieder durch die Intensitätsunterschiede des Reizes bedingt. Je größer die Intensitätsunterschiede des Reizes sind, desto empfindlicher wird die Pflanze sein, daher sind auch die photo- und geotropischen Krümmungen die auffälligsten. Sind die Unterschiede zu gering, so wird wohl eine Wachstumsreaktion, aber keine Krümmung zustande kommen. Die Empfindlichkeit, wenn wir die Krümmungen als ihr Maß ansehen wollen, wird in erster Linie durch die Form der Wachstumskurve, d. h. durch die Abhängigkeit des Wachstums von der Reizgröße bedingt — sie wird die erste Abgeleitete dieser Kurve sein. Das Webersche Gesetz wird in allen Fällen Gültigkeit haben, wenn die Kurve mit zunehmender Reizintensität erst rasch, dann immer langsamer ansteigt resp. abfällt, d. h. einer logarithmischen Kurve mehr oder weniger gleichkommt. Es soll z. B. bei den phototropischen Krümmungen von *Phycomyces* gültig sein¹. Blaauw gibt nun auf Grund allerdings sehr unkonstanter Zahlen an, daß die Wachstumsvermehrung bei der Photowachstumsreaktion proportional mit der Kubikwurzel aus der zugeführten Energiemenge steigt — eine Kurve, die auf eine Verringerung der Empfindlichkeit mit der Reizgröße schließen läßt.

¹) Nach Massart — siehe Stark, »Das Webersche Gesetz in der Pflanzenphysiologie«. Zeitschr. f. allg. Physiol. 18. Heft 3—4. S. 388.

Eine Umstimmung kommt dadurch zustande, daß wir das Optimum überschreiten. Da dieses aber mit zunehmendem Alter oft bei immer niederen Reizwerten liegt, so verstehen wir, daß ältere Individuen den jüngeren entgegengesetzt reagieren können. Da die Krümmungen durch ungleiches Wachstum zustande kommen und Reizleitung fehlt, so treten sie nur in dem Falle ein, wenn der Sporangiumträger im Wachsen begriffen ist und wenn die Wachstumszone unmittelbar vom Reiz getroffen wird. Während der Bildung des Sporangiums tritt deshalb keinerlei Krümmung auf einseitige Reizung ein.

Es ist selbstverständlich, daß die Verhältnisse bei *Phycomyces* sich nicht prinzipiell von denen der höheren Pflanzen unterscheiden. Doch dürfen diese Ausführungen nicht ohne weiteres verallgemeinert werden. Bei höheren Pflanzen treten so viele Komplikationen dazu (wie Vielzelligkeit, Gewebedifferenzierungen, Turgorschwankungen, Reizleitungsvorgänge), daß wir oft auf den ersten Blick widersprechende Resultate erhalten können. Jeder Fall muß nach den neuen Gesichtspunkten einzeln untersucht werden, bevor man ein endgültiges Urteil fällen kann. Erwähnt sei nur, daß die Wachstumsschwankungen auch bei höheren Pflanzen eine allgemein verbreitete Erscheinung sind, und wahrscheinlich bei jedem plötzlichen Reiz auftreten.

Versuchsergebnisse.

1. Die von Blaauw aufgestellte Lichtwachstumsreaktion ist nicht für den Lichtreiz spezifisch. Auch bei plötzlicher Feuchtigkeitsänderung bekommt man bei *Phycomyces nitens* ähnliche Wachstumsschwankungen. Es ist anzunehmen, daß bei jedem plötzlichen Reiz die Pflanze nicht direkt ins neue Gleichgewicht übergeht, sondern daß eine Übergangsreaktion eingeschoben wird.

2. Wird das Wachstum durch den plötzlich einwirkenden Reiz gefördert, so bekommen wir eine Förderungskurve, d. h. die Kurve beginnt mit einem Maximum, wirkt der Reiz hemmend, so bekommen wir eine Hemmungskurve, d. h. sie beginnt mit einem Minimum. Die Hemmungskurven klingen viel rascher aus, als die Förderungskurven, meist bestehen sie nur aus einer Schwankung.

3. Die schwächlichen oder älteren Sporangienträger zeigen eine abnorme Reaktionsweise. Bei größerer Feuchtigkeit tritt plötzlich eine starke Hemmung ein, darauf zeigt die Kurve einen äußerst zackigen Verlauf mit vielen spitzen Maxima, und es kommt kein neues Gleichgewicht zustande.

4. Die abnorme Reaktionsweise läßt sich durch viele allmähliche Übergänge leicht von den Förderungskurven ableiten.

5. Sehen wir von der Übergangsreaktion ab, so steigt die Wachstumsintensität mit zunehmender Feuchtigkeit zuerst langsam, dann rascher an. Bei schwächlichen Sporangienträgern dagegen muß ein Optimum auftreten, da das Wachstum bei größerem Feuchtigkeitsgehalt gehemmt wird.

6. Die hydrotropische Empfindlichkeit von *Phycomyces* in einem bestimmten Gefälle ist je nach dem Feuchtigkeitsgehalt verschieden. Sie wird mit der Größe des Feuchtigkeitsdefizits geringer. Deutlich negativ hydrotropisch reagieren die Sporangienträger deshalb nur in der Nähe eines feuchten Schirmes.

7. Die Krümmungen sind nicht die alleinige Reaktion auf einseitige Feuchtigkeitseinwirkung. Es tritt gleichzeitig immer eine Wachstumsreaktion ein. Diese fehlt auch in den Fällen nicht, wenn überhaupt keine Krümmung auftritt.

8. Wir haben die Krümmungen als sekundäre Erscheinungen aufzufassen, die dadurch zustande kommen, daß bei einseitiger Reizeinwirkung Intensitätsunterschiede auf den entgegengesetzten Seiten vorhanden sind, was ein ungleiches Wachstum zur Folge hat.

9. Da die dem feuchten Schirm zugekehrte Seite rascher wachsen wird, so treten meist negative Krümmungen ein. In einzelnen Fällen, wenn die Feuchtigkeit das Wachstum hemmt, werden die Krümmungen positiv sein.

10. Es wurde versucht, die Wachstumsschwankungen und die abnormen Fälle durch die zwischen Wachstum, Atmung und Stoffzufuhr bestehenden Beziehungen zu erklären.

Heidelberg, Botanisches Institut.

Literaturnachweis.

1. Blaauw, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**. Heft 8.
2. —, Licht und Wachstum II. Ebenda. 1915. **7**. Heft 8.
3. —, Licht und Wachstum III. • XV. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool. 1918.
4. Blackman, Optima and limiting factors. Ann. of Bot. 1905. **19**. No. 74.
5. —, Address to the Botanical Section. British Assoc. f. the Advance of Science. 1918.
6. Bonnier et Mangin, Recherches sur la respiration et la transpiration des vegetaux.
7. Burgeff, Unters. über Variab., Sexual. und Erblichk. bei *Phycomyces nitens* I. Flora. 1914. **7**.
8. —, Unters. über Variab., Sexual. und Erblichk. bei *Phycomyces nitens* II. Ebenda. 1915. **8**.
9. Dietz, Beiträge zur Kenntnis der Substratrichtung der Pflanzen.
10. Elfving, Über die physiologische Fernwirkung einiger Körper. Helsingfors. 1890.
11. —, Zur Kenntnis der pflanzlichen Irritabilität. Öfvers. af Finska Vet. Soc. Förh. **36**.
12. —, *Phycomyces* und die sogenannte physiologische Fernwirkung. Ebenda. **59**. Nr. 18.
13. Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchttägern von *Phycomyces*. Bot. Zeitg. 1884.
14. Grafe, Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verh. der k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1919.
15. Graser, Marie, Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Dissertation. Würzburg. 1919.
16. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena. 1913.
17. —, Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Centralbl. 1906. Nr. 8.
18. Kanitz, Arbeiten über die R-G-T-Regel bei Lebensvorgängen. Biol. Centralbl. 1907. Nr. 44.
19. —, Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Zeitschr. f. physik. Chemie. **70**.
20. Kolkwitz, Über den Einfluß des Lichts auf die Atmung der niederen Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. **33**. Heft 1.
21. —, Über die Atmung der Gerstenkörner. Blätter für Gersten-, Hopfen- und Kartoffelbau. November 1901.
22. Kosinski, Die Atmung bei Hungerzuständen. Jahrb. f. wiss. Bot. **37**. Heft 1.
23. Kuijper, Über den Einfluß der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Extr. du Rec. d. Tr. bot. Néerlandais. 1910. **7**.
24. Löwshin, Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. Beihefte z. Bot. Centralbl. 1907. **1**.
25. Noll, Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen. Flora. 1895. Ergänzungsband.
26. —, Beitrag zur Kenntnis der physikal. Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. **3**.
27. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1897.
28. —, Studien zur Energetik der Pflanze. 1892.
29. Reinke, Untersuchungen über das Wachstum. Bot. Zeit. 1876.

30. Sierp, Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen usw. Zeitschr. f. Bot. 1921. Heft 3.
31. Smith, The application of the Theory of Limiting Factors to Growth Measurements. Ann. of the Royal Bot. Gardens, Peradeniya. 1906.
32. Steyer, Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. Dissertation. Leipzig. 1901.
33. Schwendner und Krabbe, Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893.
34. Vogt, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. Heft 4.
35. Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Bot. Zeitg. 1881.
36. —, Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzenteile. Ebenda. 1883.
37. —, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Ebenda. 1887.
38. —, Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Ebenda. 1889.
39. —, Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Ber. d. d. bot. Ges. 1887.

Neue Literatur.

Allgemeines.

Reinke, J., Biologische Gesetze in ihren Beziehungen zur allgemeinen Gesetzmäßigkeit der Natur. Verl. A. Barth, Leipzig. 1921. 30 S.

Zelle.

Mol, W. E. de, s. unter Fortpflanzung und Vererbung.

Mottier, D. M., On certain plastids, with special reference to the protein bodies of *Zea*, *Ricinus*, and *Conopholis*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 349—365.)

Gewebe.

Barbaini, M., s. unter Physiologie.

Hunziker, J., Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma* Bl. Diss. Zürich. 1920. 77 S.

Morphologie.

Schüepp, O., Zur Theorie der Blattstellung. (Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, 249—257.)

Physiologie.

Barbaini, M., Ricerche anatomo-fisiologiche sulle foglie delle »*Tillandsia*«. (Istituto Botan. della R. Università di Pavia [Labor. crittogamico]. 1921. Milano. 13 S.)

Beckmann, E., und **Liesche, O.**, Physikalisch-chemische Charakterisierung des Lignins aus Winterroggenstroh. (Biochem. Zeitschr. 1921. **120**, 293—310.)

Boresch, K., s. unter Cyanophyceen.

Boyle, C., Studies in the physiology of parasitism. VI. Infection by *Sclerotinia Libertiana*. (Ann. of Bot. 1921. **35**, 337—349.)

Fischer, H., s. unter Bakterien.

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): Walter Heinrich

Artikel/Article: [Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei Phycomyces nitens. Versuch einer Analyse der Reizerscheinungen. 673-718](#)