

Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion.

Von

Leo Brauner.

Mit 6 Abbildungen und 9 Kurven im Text.

I. Das Problem.

»Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, [wenn durch örtlich ungleiche Belichtung örtlich ungleiche Wachstumsreaktionen entstehen.«

So schreibt A. H. Blaauw im dritten Teil seiner Arbeit »Licht und Wachstum« (2, S. 187) und gibt damit eine neue Basis für die Erforschung der Reizkrümmungen. Als primär gilt jetzt das Wachstumsphänomen, die Krümmung ist nur der asymmetrische Sonderfall, hervorgerufen durch asymmetrische Energieeinwirkung.

Daher wird man zur Ergründung des Problems der Lichtkrümmung von der Untersuchung auszugehen haben, ob allseitige Lichtwirkung die Pflanze zu einer Wachstumsänderung veranlaßt, die der beobachteten Krümmung entspricht.

Darüber liegen schon einige Arbeiten vor. Die erste brauchbare Messung der Wachstumsänderung durch Licht führte Vogt an *Avena* aus. Hier wurde noch nicht an einen Zusammenhang der beobachteten Erscheinung mit dem Phototropismus gedacht. — Etwa gleichzeitig erschienen die Blaauwschen Arbeiten, die zur Aufstellung der neuen Lehre führten.

Und ihnen folgten zeitlich die Sierpschen Untersuchungen, die schon zur neuen Theorie Stellung nehmen.

Die »sekundäre Folge« der von diesen Forschern gefundenen Lichtwachstumsreaktion, die Lichtkrümmung, war schon viel länger Gegenstand der Untersuchung gewesen, nicht zuletzt ihres viel klarer in Erscheinung tretenden Reaktionsbildes wegen,

das ja im Gegensatz zu Wachstumsänderungen schon für das unbewaffnete Auge wahrnehmbar ist.

Von älteren wertvollen Untersuchungen nenne ich hier vor allem die Rotherts. — Von neueren kommen die Beobachtungen von Blaauw, Clark und Arisz in Betracht.

Alle diese Arbeiten lassen aber verwendbare Angaben über die Einzelheiten des Krümmungsvorganges vermissen. Es wird stets nur der erreichte Endzustand untersucht, nie aber die Bewegung selbst. — Eine Ausnahme macht nur Arisz, doch gehen in seinen Messungen der großen Beobachtungsintervalle wegen alle Einzelheiten des Prozesses verloren.

Hier sind wir nun an der Stelle angelangt, von der ich glaubte ausgehen zu müssen; es fehlte in allen experimentellen Arbeiten die Brücke zwischen den beiden Phänomenen: Wachstumsreaktion und Krümmung. Selbst Blaauw, der ja schon beide Bewegungen aufeinander zu beziehen versucht, bringt keine zahlenmäßige Schilderung des Krümmungsverlaufs. —

So ergibt sich der Plan meiner Arbeit: zur Entscheidung, ob Lichtkrümmung durch die Blaauwsche Theorie begriffen werden kann, sind Parallelmessungen von Lichtwachstumsreaktion und Lichtkrümmung vorzunehmen; sie müssen unter möglichst gleichen Bedingungen stattfinden, so daß ein direkter Vergleich der beiden gefundenen Bewegungskurven möglich wird.

Vielleicht ergibt sich dann ein neuer Weg zum letzten Ziel unseres Problems, zu Erkenntnis der primären Veränderung, die das Licht in der Zelle hervorruft.

II. Die Methode.

1. Die Versuchspflanze.

Als Versuchsobjekt dient in allen Fällen die Koleoptile von etiolierten Avenakeimlingen, die verwendete Hafersorte war eine reine Linie aus der landwirtschaftlichen Hochschule zu Weihenstephan und trug die Bezeichnung Gh. 31, Ernte 1919.

Ich wählte *Avena sativa* aus mehreren Gründen: erstens gibt es kaum ein günstigeres Objekt für reizphysiologische Untersuchungen. Hohe Empfindlichkeit, geometrisch leicht definierte Form und endlich die Möglichkeit einer schnellen und gleichmäßigen Aufzucht zeichnen es vor den übrigen

Versuchspflanzen aus. — Zweitens ist *Avena* eine der physiologisch am häufigsten untersuchten Pflanzen. Sie spielt gerade in der Literatur über den Phototropismus eine große Rolle und das ist ein Umstand, der das kritische Vergleichen der eigenen Befunde mit denen früherer Beobachter sehr erleichtert. Auch ist es vielleicht zweckmäßig, zuerst einmal ein Objekt nach allen Richtungen hin kennenzulernen.

Ein Einwand Blaauws, daß wir in Gramineenkeimlingen ein komplexes Gebilde vor uns hätten, — da es ja aus zwei Teilen, der Koleoptile und dem eingeschlossenen Primärblatt besteht, — ist wohl nicht ganz stichhaltig. Denn das Primärblatt ist photisch fast indifferent; selbst nach dem Durchbruch wird seine scheinbare Lichtkrümmung hauptsächlich durch die noch tätige Koleoptile verursacht, die es an der Basis umbiegt.

2. Die Aufzucht.

Ausgesuchte, möglichst große Früchte wurden zuerst auf einem besonderen Keimbett ankeimen gelassen. Da sich diese Einrichtung gut bewährte, sei sie kurz beschrieben:

Eine runde Pappscheibe wurde mit zwölf Löchern von etwa 4 mm Durchmesser versehen und gut paraffiniert; sie bildete den Deckel der sonst gebräuchlichen, mit nassem Sägemehl gefüllten Keimschale; das Saatgut kam nun in die Löcher, so daß die Körner etwa zur Hälfte im Sägemehl steckten.

Diese Methode liefert ein Maximum brauchbarer Keimlinge, die den Vorzug gerader Wurzeln haben. Knapp vor dem Hervortreten der Koleoptile, wenn die Würzelchen etwa 5 mm lang waren, wurde das Saatgut eingepflanzt. Kleine Präparatenröhrchen von 7 cm Länge und 2 cm Durchmesser wurden mit sanddurchmischter Humuserde gefüllt und in diese wurden nun die Körner ohne Beschädigung der zarten Wurzeln (ein wichtiger Umstand!) knapp am Rande eingesetzt, je zwei in ein Gläschen. — Von einem Entspelzen der Früchte sah ich ab, da ich mit Vogt (18, S. 196) fand, daß auf diese Weise ein geraderes Wachstum der Koleoptile erzielt wird.

Die so beschickten Präparatengläschen standen in einem elektrischen Thermostaten im Versuchsraum selbst, die Keimlinge wuchsen also schon unter den Versuchsbedingungen heran.

3. Aufstellung zum Versuch.

Zum Versuch wurden Pflänzchen von 25 mm Länge ausgesucht und bei der Auswahl darauf geachtet, daß nur guttierende Exemplare zur Verwendung kamen, deren Wurzel also bestimmt gut entwickelt war. — Außerdem durfte die Koleoptile nicht völlig vom Primärblatt erfüllt sein, da ohne diese Vorsichtsmaßregel stets mit Wachstumsschwankungen, ja selbst mit dem Durchbruch des Primärblattes während des Versuches zu rechnen war.

Die Gläschen wurden nun in ein kleines Kugelgelenkstativ eingeklemmt und geringe Abweichungen der Koleoptilen von der Vertikalen durch Verstellen der Klammer ausgeglichen. Geotropische Störungen wurden dadurch niemals verursacht.

4. Beseitigung störender Faktoren.

Außer der Lichtenergie beeinflussen noch zahlreiche andere Faktoren das Wachstum: am störendsten macht sich hier die Wirkung von Erschütterungen geltend. Diese verursachen stets eine starke Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit, wie schon Sierp (15, S. 122f.) beobachtet hat. — Daher war es nötig, bei der Aufstellung der Keimlinge zum Versuch sehr sorgsam zu Werke zu gehen und alle Stöße zu vermeiden. — Allerdings wird dieser Faktor dadurch für die Versuche unschädlich, daß man seine Wirkung spätestens nach einer halben Stunde bemerkt. Daraus ergibt sich auch die Dauer der notwendigen Vorbeobachtung.

An zweiter Stelle ist der Einfluß von Temperaturschwankungen zu nennen. Auf dessen Charakter wird später eingegangen werden, hier sei nur die Methode geschildert, mit der ich die Temperatur, soweit als nötig, konstant hielt:

Eine doppelwandige Sachssche Glasglocke diene als Trägheitsthermostat. Zur Einführung des Beobachtungsmikroskops war die Doppelwand in geeigneter Höhe durchbrochen und in das entstandene 6,5 cm weite Loch ein genau passender Glaszylinder eingekittet worden, der noch 1 cm weit ins Innere der Glocke ragte. (Dieser Vorsprung wurde zur Befestigung der später geschilderten Beleuchtungsvorrichtung benötigt.) — Als Füllmaterial für den Mantel diene am besten Wasser,

nachdem sich Vakuum als gänzlich ungeeigneter Schutz vor Wärmestrahlung erwiesen hatte¹.

Das Stativ mit der Versuchspflanze stand auf einer 1 cm dicken, harten Filzplatte, welche auch nach unten hin Wärmeisolation sicherte, und geringe Erschütterungen des Tisches gut abdämpfte. — Darüber wurde die Glocke gestülpt.

Diese einfache Vorrichtung verhindert mit Sicherheit während der Versuchsdauer größere Temperaturunterschiede als $0,5^{\circ}\text{C}$ im Innern der Glocke, selbst wenn, was im Winter gelegentlich vorkam, die Außentemperatur um 2°C schwankte.

Außerdem schützt die Glocke den Keimling sicher vor Schwankungen der Feuchtigkeit und vor der Verschlechterung der Luft im Versuchsraum durch die vom Beobachter ausgeatmete Kohlensäure.

Die Durchschnittsversuchstemperatur war $19,5^{\circ}\text{C}$. Sie ergab sich im Sommer von selbst, während des Winters mußte sie durch Ofenheizung erreicht werden. — Nur in einem Fall arbeitete ich bei höherer Temperatur, um deren Wirkung zu untersuchen. Dazu wurde die obere Grenze der durch Störung möglichen Temperatursteigerung im Versuchsraum gewählt: $21,3^{\circ}\text{C}$.

5. Die Lichtquellen.

Die Energie, deren Wirkung untersucht werden sollte, war das Licht, das elektrische Metallfadenlampen ausstrahlen. Die Intensität wurde durch passende Wahl der Leuchtstärken und der Entfernung vom Objekt geregelt, nicht, wie ursprünglich geplant, durch Regulierwiderstände, da auf diese Weise auch die Lichtqualität geändert worden wäre.

Es kamen zur Verwendung:

1. Eine »Wotan« Spiraldrahtlampe von 100 HK.
2. Eine »Osram« Metallfadenlampe von 32 HK.
3. Eine »Osram« Metallfadenlampe von 10 HK.

Die Richtigkeit der auf den Lampen angegebenen Leuchtstärken wurde photometrisch überprüft und dabei auch die räumliche Verteilung der Strahlung berücksichtigt (12).

¹ Später erfuhr ich, daß das günstigste Füllmaterial für derartige Zwecke 3% (HCl-freie) CuCl_2 -Lösung ist. Diese soll schon in 1 cm dicker Schicht alle hier in Betracht kommende Wärmestrahlung restlos absorbieren (Herschkowitsch).

Die Art der Beleuchtung ergab sich aus der jeweiligen Versuchsanordnung. Die Lampe hing stets über der Thermostateglocke und war durch einen Metallkasten derartig abgeblendet, daß das Licht nur seitlich austreten konnte. — In berechneter Entfernung von der Pflanze stand bei Lichtwachstumsversuchen auf zwei gegenüberliegenden Seiten je ein Spiegel, bei Krümmungsversuchen war nur ein Spiegel seitlich angebracht; die Strahlen fielen in beiden Fällen senkrecht zur Beobachtungsachse ein.

Im Innern der Thermostateglocke war auf dem schon erwähnten Vorsprung des eingeführten Glasrohrs eine Beleuchtungsvorrichtung aufgesetzt. Diese bestand im wesentlichen aus einer 5 cm langen, 6,5 cm weiten Messingröhre, die an der Unterseite mit einem Ausschnitt zum Einführen des Keimlings versehen war und seitlich je ein Fenster zur Aufnahme von Milchglas- oder Pappscheibchen besaß.

Zur Messung der Lichtwachstumsreaktion stand der Keimling zwischen zwei gleichmäßig durch die Spiegel erleuchteten Milchglasscheibchen, zur Bestimmung des Lichtkrümmungsverlaufes war ein Scheibchen durch eine schwarze Pappblende ersetzt, so daß die Beleuchtung nur mehr einseitig erfolgen konnte.

Jetzt war noch der Absorptionskoeffizient des ganzen Systems: Glasglocke + Wasserschicht + Milchglasscheibchen zu bestimmen. Dazu verfuhr ich folgendermaßen: die Glocke wurde über eine kleine, vorher ausphotometrierte Glühlampe derart gestülpt, daß diese die Stelle des Keimlings zwischen den Milchglasscheibchen einnahm. Jetzt wurde wieder photometriert und aus dem sich ergebenden Lichtverlust der Absorptionsfaktor berechnet. Er betrug für die sichtbare Strahlung 77,4 %, bis zum Keimling gelangten also nur 22,6 % des einfallenden Lichtes. — Wir setzen dabei willkürlich die Empfindlichkeit des Auges und des Keimlings gleich, doch zeigen die Kurven Blaauws (2, Taf. XXIII), daß dieses Verfahren bis zu einem gewissen Grade gestattet ist.

6. Das rote Licht.

Die Beobachtung der Keimlinge erfolgte beim roten Licht einer photographischen Dunkelkammerlampe; bei einer Licht-

stärke von 16 HK der eingesetzten Glühbirne ließ der Überfang Strahlung bis 610 $\mu\mu$ hindurch; die physiologische Brauchbarkeit war durchaus befriedigend, selbst bei mehrstündiger Einwirkung war niemals Krümmung der Keimlinge gegen die Lampe zu beobachten. — Zur Auswahl der Keimlinge im Dunkelschrank und zur Beleuchtung beim Schreiben diente mir eine elektrische Handlampe mit ebensolchem Überfang.

Selbst unter der Voraussetzung, daß das verwendete Beobachtungslicht das Wachstum beeinflusst (20), schien es mir richtiger, seine Wirkung dadurch konstant zu halten, daß ich es dauernd brennen ließ. — Jedenfalls verursacht diese Anordnung nie eine Störung, möglicherweise deshalb, weil die ultrarote Strahlung durch den Wassermantel fast vollständig absorbiert wird.

7. Die Feuchtigkeitsverhältnisse.

Grundbedingung für regelmäßiges Wachstum ist die gleichmäßige Wasserversorgung. Wie schon früher erwähnt, war mir das Guttieren der Keimlinge ein Maßstab für die optimale Erfüllung dieser Bedingung. Die relative Luftfeuchtigkeit im Arbeitsraum schwankte zwischen 60 und 75 %, in der Thermostateglocke war sie während des Versuchs etwa 10 % höher. Doch dürfte diese Größe kein Maßstab für die Verhältnisse beim Keimling selbst sein, da er sich ja neben einer freien Wasseroberfläche, dem Guttationstropfen, befand.

Nebenbei die seltsame Beobachtung, daß der Tropfen — selbst an der Spitze — nie durch die eigentlich zu erwartende Linsenwirkung Beleuchtungsdifferenzen und damit Krümmung hervorrief.

8. Die Messung des Reaktionsverlaufs.

Zu allen in diese Arbeit aufgenommenen Messungen benutzte ich ein älteres Horizontalmikroskop, dessen Vergrößerung durch Auseinanderschrauben des Objektivs verändert werden konnte. Die Okularskala hatte vorteilhafterweise sehr lange Teilstriche, wodurch ein zu häufiges Neueinstellen vermieden wurde. Die stets benutzte Vergrößerung war 55fach, ihr entsprach ein Wert von 17 μ für den Abstand zweier Teilstriche im Okular. — Der Objektabstand betrug 20 mm.

Als Maß für die Wachstumsgeschwindigkeit wurde die Zuwachsgröße in μ pro Minute gewählt.

Bei der Bezeichnung des Krümmungsvorganges entschied ich mich für die Angabe der horizontalen Spitzenabweichung in μ pro Minute. Dabei wird eigentlich ein Fehler gemacht, denn die praktisch gemessene Größe setzt sich aus dem sin. des Krümmungswinkels (Abb. 4, k) und der Horizontalprojektion des Zuwachswertes (Abb. 4, p) zusammen, doch bleibt diese letztere klein im Vergleich mit den Krümmungswerten. Daß ich den sin. des Krümmungswinkels messe, kommt mir bei der späteren Berechnung zugute.

Das günstigste Beobachtungsintervall war 5 Minuten. Dabei werden die Störungen durch den stoßweisen Reaktionsverlauf (Abb. 2, Intervall 1 Minute!) schon teilweise ausgeglichen, ohne daß die Einzelheiten des Vorganges verloren gehen. Außerdem mißt man in diesem Zeitraum schon so große Werte, daß das etwa notwendige Schätzen sehr erleichtert wird.

Das Magnet-Auxanometer.

Ich will noch einen anderen Weg beschreiben, den man zur Messung geringer Zuwachsgrößen einschlagen kann. — Ursprünglich ging ich von der Voraussetzung aus, daß man bei der Untersuchung von Lichtwirkungen auf die Pflanze auch jedes rote Licht ausschließen müsse und konstruierte dementsprechend — angeregt durch eine Beschreibung des Boseschen Auxanographen — ein Magnet-Auxanometer, das mir ermöglichte, das Wachstum der im Dunkeln aufgestellten Pflanze von einem Außenraum aus zu beobachten. — Es bestand im wesentlichen aus zwei Teilen (Abb. 1): ein ungleicharmiger Aluminiumhebel Mh war auf Schneiden ausbalanciert. Er ruhte infolge eines minimalen Übergewichtes, dessen Regulierung das Laufgewicht G gestattete, mit seinem kurzen Hebelarm auf dem Keimling Pfl. Die Auflagefläche bildete ein Deckgläschen. Am Ende des langen Hebelarms war ein leichtes, magnetisiertes Stahlstäbchen M befestigt.

Soweit stand der Apparat mit der Pflanze völlig im Dunkeln, und zwar derart, daß der Magnet in die Fensteröffnung der Dunkelkammer ragte, die für meinen Zweck mit schwarzer

Pappe W lichtdicht verschlossen war; nur an der Stelle gegenüber dem Magneten war die Pappwand durchbrochen und durch dünnes, aber völlig lichtdichtes Plattenpapier ersetzt.

Im Raum, der an die Dunkelkammer grenzte, befand sich der zweite Teil des Apparates. Genau gegenüber dem Magneten, nur durch das Papier von ihm getrennt, war ein leichtes, 1 cm langes Eisenhebelchen Sph leicht beweglich auf Schneiden gelagert. Seine Drehachse trug am einen Ende ein Spiegelchen,

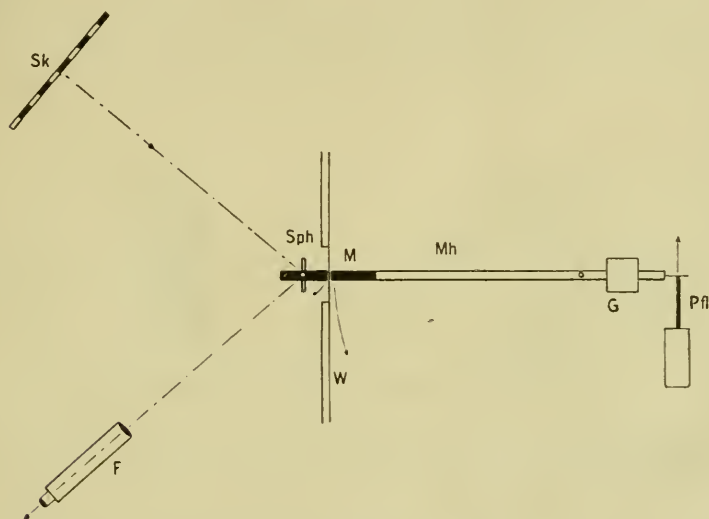


Abb. 1.

am anderen ein in Paraffinöl tauchendes Deckgläschen zur Dämpfung der Bewegung. Die Wirkungsweise ist folgende: durch das Wachstum der Pflanze wird der Magnethebel gedreht, der Magnet senkt sich und nimmt durch seine Anziehungskraft den Spiegelhebel im Außenraum mit. Dessen Drehung wird durch Poggendorfsche Spiegelablesung bestimmt (F = Ablesefernrohr, Sk = Skala) und ist nach empirischer Eichung das Maß für die Wachstumsgröße der Versuchspflanze¹.

¹) Zur Eichung dient am besten ein Mikrotom, das definierte Hebung des Keimlings erlaubt.

Durch die zweimalige Hebelübertragung und die Anwendung von Spiegelablesung wird leicht eine achthundertfache Vergrößerung erzielt. Der durchschnittliche Wachstumswert des Avenakeimlings von $15\ \mu$ pro Minute ergab in dieser Zeit eine Skalenverschiebung von 12 mm!

Dennoch war der geschilderte Apparat für meine Versuche nicht recht geeignet. Vor allem erwies sich der mir für diesen Zweck verfügbare Dunkelraum als für Spiegelablesung nicht erschütterungsfrei genug, auch verursachte das bei Erschütterungen auf der Koleoptilspitze vibrierende Deckgläschen Shockreaktionen; und endlich konnte ich bei meinen Versuchen die hohe Vergrößerungsmöglichkeit nicht voll ausnützen.

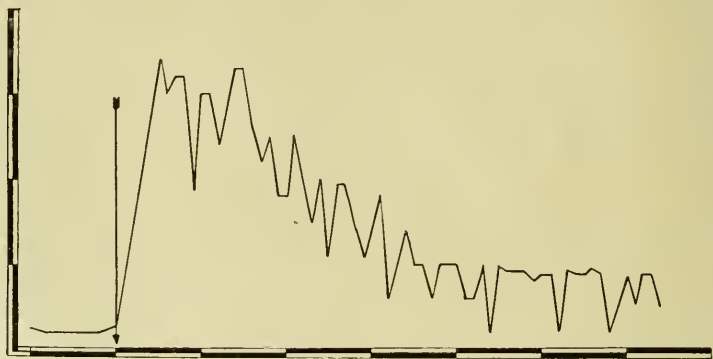


Abb. 2.

Weil ich aber glaube, daß mein Apparat für andere Untersuchungen, vielleicht in abgeänderter Form, von Nutzen sein könnte, habe ich auf seine Beschreibung nicht verzichtet. Ich füge auch eine mit ihm aufgenommene Kurve bei, die die Wirkung kräftigen Gießens auf einen vorher trocken gehaltenen Keimling veranschaulicht (Abb. 2). Vgl. auch Sierp 13, S. 650.

Der Zeichenapparat.

Da mir daran lag, den Krümmungsverlauf auch bildlich darzustellen, wandte ich mich an die Zeiß-Werke um Rat, wo mir dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Köhler folgender, sehr brauchbarer Apparat zusammengestellt wurde, der bequemes Zeichnen selbst bei schwachem roten Licht er-

möglichst (Abb. 3). Am Ende einer langen optischen Bank ist ein mikrophotographisches Objektiv »Planar 75 mm« aufgestellt, das ein vergrößertes Bild des Keimlings auf ein System von zwei 23 cm Kondensoren wirft. Die Planfläche der hinteren Linse ist Bild- und Zeichenebene; — um sie in größter Helligkeit zu sehen, mußte man sie von ihrem Augenpunkt aus betrachten, dessen Lage deshalb durch einen Blendenring fixiert war.

Durch geeignete Wahl des Abstandes zwischen Planar und Kondensor lassen sich leicht verschiedene Vergrößerungen einstellen.

Als Zeichenfläche benutzte ich möglichst durchsichtiges Pauspapier, das mit niedrigschmelzendem Paraffin an die Linsenfläche angeklebt war.

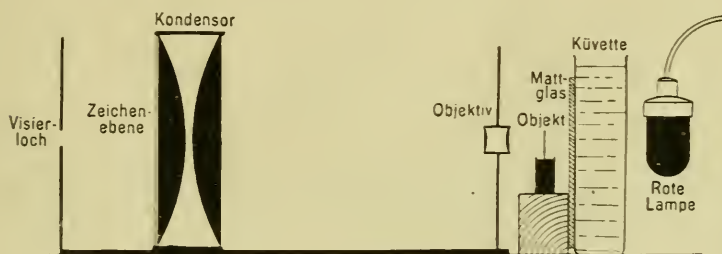


Abb. 3.

Eine der erwähnten roten Lampen beleuchtete durch Wasserkuvette und Mattglas hindurch den Keimling in der Richtung der optischen Achse und entwarf auf der Zeichenfläche sein scharfes Schattenbild, dessen Konturen in bestimmten Zeitabständen mit Bleistift nachgezogen wurden. — Das Reizlicht fiel natürlich senkrecht zur optischen Bank ein.

Die ganze Einrichtung entspricht einem zusammengesetzten Mikroskop, dem die Augenlinse des Okulars fehlt.

9. Der Versuchsraum.

Die Untersuchungen wurden in zwei verschiedenen Dunkelräumen ausgeführt. Für die Vorversuche diente eine kleine, durch Ausbau einer Zimmerecke gewonnene Dunkelkammer im ersten Stockwerk des Institutsgebäudes. Sie zeigte erstaunliche thermische Konstanz, ihr Hauptfehler dagegen war neben allzu

geringer Geräumigkeit, daß sie allen Erschütterungen des Hauses nachgab. Daher konnte hier das Magnet-Auxanometer auch nicht zur vollen Wirkung gelangen.

Unterdessen war ein Kellerraum des Instituts als physiologische Dunkelkammer ausgebaut worden, wo ich nun alles zum bequemen Arbeiten Nötige vorfand: Heiz- und Ventilationsanlage und eine Schalttafel. Vor allem war ich durch den Zementboden vor allen Erschütterungen gesichert. Gasleitungen waren vermieden worden. Das für den Zeichenapparat benötigte Paraffin wurde auf einer elektrischen Heizplatte geschmolzen.

III. Die Versuche.

Vorbemerkungen.

Wie schon in der Einleitung gesagt worden war, suchte ich der Lösung des Problems dadurch näher zu kommen, daß ich die Beziehung zwischen Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion in Parallelmessungen untersuchte.

Der Arbeitsplan war folgender: durch geeignete Wahl der Lichtmenge und der Beleuchtungsart mußte eine Anzahl voneinander möglichst verschiedener Formen der Lichtwachstumsreaktion erhalten werden, worauf zu prüfen war, wie unter den gleichen Bedingungen die Lichtkrümmung verlief.

Danach ergaben sich acht Versuchsserien, jede aus je zehn, resp. fünf Einzelmessungen des Wachstums- und des Krümmungsverlaufs bestehend. Der Durchschnitt zeigte dann den mehr oder weniger objektiven Verlauf der Reaktion an. Die Versuchsdauer war so bemessen, daß wenigstens ein klarer Scheitelpunkt der stets wellenförmig verlaufenden Bewegungskurve beobachtet werden konnte.

Noch eine kurze Erklärung der Tabellen: die Wachstumskurven sind mit »W«, die Krümmungskurven mit »K« bezeichnet. In beiden ist die Bewegungsgeschwindigkeit in μ pro Minute eingetragen. — Als Nullinie gilt für die »K«-Kurven die Krümmungsgröße vor der Reaktion. (Völlig vertikal wachsende Keimlinge sind überaus selten.)

Die Bezugslinie für die Berechnung der Wachstumsdifferenz wird durch die von der großen Periode bedingte Zuwachsteigerung von $\sim 5\%$ pro Stunde bestimmt.

Der Ordinatenmaßstab der »K«-Kurven ist gegen den der »W«-Kurven auf $\frac{1}{5}$ verkleinert.

Abwärts gerichteter Pfeil $\downarrow$ = »Licht an«.

Aufwärts „ „ $\uparrow$ = »Licht aus«.

In der graphischen Darstellung fällt $\downarrow$ mit der Ordinate zusammen, in Tabelle I der Belichtungszeit entsprechend auch $\uparrow$.

1. Erste Serie. 200 MKS. Keimling vollbelichtet. (Tabelle I.)

In dieser ersten Reihe sollte eine Energiemenge zur Anwendung kommen, die die sogenannte erste positive Krümmung



Tabelle I, graphisch.

der Avenakoleoptile verursacht. Dementsprechend wählte ich 200 MKS mit dem Zeitfaktor 6''. Die Versuchstemperatur war durchschnittlich $19,7^{\circ}\text{C}$, die Keimlingslänge betrug 25 mm, eine Größe, bei der die Pflänzchen am gleichmäßigsten reagieren.

Betrachten wir nun den in Tabelle I wiedergegebenen Reaktionsverlauf: die »W«-Kurve bleibt die erste halbe Stunde nach erfolgter Belichtung ziemlich unverändert. Dann aber beginnt der Zuwachswert beträchtlich abzusinken und erreicht nach 80 Minuten ein Minimum von $64,5\%$ des Ausgangswertes,

Tabelle I. 200 MKS.
Durchschnittskein ling länge: 25 mm. Durchschnittstemperatur: 19,7° C.
W.

Nr.	0	↑	5	10	15	20	25	30	35	40	45
126	20,4		20,4	15,3	15,3	15,3	13,9	18,3	22,1	22,1	17,0
127	24,6		26,5	25,5	25,8	26,9	27,2	27,2	27,2	32,3	28,2
128	18,7		18,7	22,1	23,8	27,2	27,2	27,2	22,1	22,8	23,1
129	17,0		17,0	16,0	17,7	17,3	20,4	17,0	17,0	15,3	10,2
130	25,5		17,0	13,6	20,4	25,5	29,6	26,5	20,4	23,8	34,0
132	17,0		13,6	15,3	15,3	15,3	18,7	20,4	17,7	19,7	17,7
133	18,7		17,0	17,0	17,0	18,7	20,4	19,7	17,7	20,4	17,0
139	23,8		23,8	20,4	22,1	19,0	17,3	22,3	18,0	17,0	18,0
140	27,2		27,2	30,6	34,0	30,6	26,5	26,1	27,2	27,2	23,8
141	23,8		23,8	20,4	18,7	17,0	15,6	20,0	17,0	18,7	19,7
$1/_{10} \Sigma$	21,66		20,50	19,62	21,01	21,28	21,68	22,47	20,64	21,93	20,87

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
126	18,7	13,6	10,2	10,2	13,6	15,3	10,2	11,9	16,0
127	26,2	27,2	27,2	23,8	23,8	22,1	25,5	25,5	27,2
128	20,4	22,1	18,7	20,4	18,7	18,7	14,3	14,6	5,3
129	9,5	5,1	3,0	2,3	2,0	3,4	3,4	4,1	6,1
130	30,6	23,8	20,4	27,2	25,5	22,1	22,1	28,9	34,0
132	17,7	17,0	16,3	13,6	14,3	11,9	11,9	13,6	10,7
133	20,4	20,4	18,7	18,7	17,0	13,6	8,5	15,3	13,6
139	18,0	17,0	20,4	18,7	17,0	13,6	17,0	20,4	20,4
140	25,5	23,8	25,5	27,2	23,8	20,4	17,0	17,3	20,4
141	17,0	17,0	17,0	5,3	11,9	11,9	10,2	8,5	8,5
$1/_{10} \Sigma$	20,40	18,70	17,74	17,74	16,76	15,30	14,01	16,01	17,17

K.

Nr.	0	↑	5	10	15	20	25	30	35	40	45
119	20,4—		20,4—	13,6—	6,8—	0	20,4+	17,0+	20,4+	23,8+	27,2+
120	34,0+		30,4+	20,4+	17,0+	3,4+	3,4+	10,2+	10,2+	13,6+	34,0+
121	17,0—		20,4—	20,4—	30,6—	34,0—	34,0—	27,2—	20,4—	10,2—	13,6+
122	6,8—		10,2—	17,0—	23,8—	17,0—	17,0—	13,6—	6,8—	3,4—	0
123	57,8—		37,4—	47,4—	68,0—	74,8—	57,8—	20,4—	13,6+	57,8+	64,6+
134	27,2—		17,0—	27,2—	40,8—	47,6—	20,4—	3,4—	10,2+	23,8+	34,0+
135	0		13,6+	6,8+	6,8—	20,4—	30,6—	34,0—	30,6—	30,6—	20,4—
136	30,6—		23,8—	13,6—	17,0—	10,2—	23,8—	30,6—	30,6—	20,4—	6,8+
137	13,6+		3,4+	0	6,8+	0	6,8—	17,0—	8,5—	5,1+	10,2+
138	13,6+		0	10,2+	17,0+	17,0+	20,4—	20,4+	17,0+	10,2+	17,0+
$1/_{10} \Sigma$	—9,9		—8,2	—10,2	—15,3	—18,4	—18,7	—9,9	—2,6	+7,0	+18,7

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
119	34,0+	44,2+	54,4+	64,6+	78,2+	74,8+	78,8+	71,4+	64,6+
120	51,0+	78,2+	54,4+	68,8+	64,6+	61,2+	40,8+	23,8+	20,4+
121	54,4+	88,4+	98,6+	54,4+	17,0+	30,6+	34,0+	17,0+	34,0—
122	0	3,4+	17,0+	27,2+	37,4+	44,2+	54,4+	57,8+	34,0+
123	51,0+	34,0+	34,0+	37,4+	27,2+	13,6+	10,2+	6,8+	20,4+
134	51,0+	64,6+	68,0+	95,2+	88,4+	91,0+	74,0+	113,6+	102,0+
135	6,8—	57,8+	85,0+	102,0+	102,0+	102,0+	122,4+	142,8+	119,0+
136	27,2+	34,0+	40,8+	54,4+	68,0+	68,0+	81,6+	71,4+	74,8+
137	17,0+	27,2+	34,0+	27,2+	23,8+	20,4+	17,0+	13,6+	10,2+
138	34,0+	47,6+	40,8+	44,2+	54,4+	57,8+	31,0+	47,6+	44,2+
$1/_{10} \Sigma$	+34,3	+47,9	+52,7	+57,5	+56,1	+56,4	+54,4	+56,6	+45,6

worauf er wieder, etwa symmetrisch zur bisherigen Abnahme, ansteigt.

Der Vorgang wurde noch weitere 10 Minuten verfolgt, so daß sich eine Versuchsdauer von 90 Minuten ergab.

In der Literatur findet sich bei Sierp (15, S. 132ff.) eine vergleichbare Wachstumskurve, die etwa denselben Charakter zeigt, wenn auch mit kleinen zeitlichen Verschiebungen, welche aber vielleicht den doppelt so großen Beobachtungsintervallen zuzuschreiben sind. — Vogt (18, S. 214) fand, wohl, weil er von oben beleuchtete, bei Lichtmengen unter 2880 MKS seltsamerweise überhaupt keine klare Reaktion.

Die Krümmung verläuft unter den gleichen Bedingungen folgendermaßen: zuerst erfolgt eine geringe negative »Schreck«-Bewegung, die ihr Maximum von $8,8 \mu$ pro Minute 25 Minuten nach erfolgter Belichtung erreicht. In den nächsten 5 Minuten kommt sie aber schon zum Stillstand und jetzt setzt dann die starke positive Krümmung ein, die das bei dieser Lichtmenge schon bekannte Endkrümmungsbild verursacht. — Diese positive Bewegung zeigt kein scharfes Maximum, die 65 Minuten nach der Belichtung erreichte Größe von $67,4 \mu$ pro Minute wird 20 Minuten lang etwa beibehalten, und erst dann beginnt ein dem früheren Anstieg symmetrischer Abfall.

Der Vergleich.

Schon ein flüchtiger Blick läßt erkennen, daß die beiden Kurven der Tabelle I symmetrisch zueinander verlaufen. Einem Anstieg der Krümmungsbewegung entspricht ein Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit und umgekehrt. Dieser Charakter war nach der Blaauwschen Theorie zu erwarten, wenn man bedenkt, daß bei der Avenakoleoptile die dem Licht zugekehrte Seite auch die stärker beleuchtete ist. Soll eine positive Krümmung erfolgen, so muß die Lichtseite ihr Wachstum gegenüber dem der Schattenseite verzögern. Dementsprechend wird allseitige Beleuchtung die allgemeine Wachstumsgeschwindigkeit vermindern. — Daraus ergibt sich auch die beobachtete Symmetrie der Kurve.

Es findet sich allerdings eine kleine Ungenauigkeit in der Übereinstimmung: der ersten negativen Phase des Krümmungs-

k = die horizontale Spitzenabweichung.

w = die Wachstumsdifferenz von Licht und Schattenseite,

d = die Dicke der Koleoptile,

gesucht: l = die Entfernung der Krümmungsstelle von der Spitze.

(Alle vier Größen sind durch Messung zu ermitteln. Es bleibt uns überlassen, welche von ihnen wir rechnerisch aus den übrigen drei gemessenen bestimmen wollen.)

Aus diesen Strecken setzen sich zwei ähnliche Dreiecke ABC und abc zusammen. Daher können wir die Proportion aufstellen:

$$\frac{l}{k} = \frac{d}{w} \text{ daraus } l = \frac{kd}{w}. \text{ — Jetzt wird auch klar, welchen Vor-}$$

teil man dadurch gewinnt, daß man den Sin. des Krümmungswinkels k mißt. — Es ist noch auf den Fehler hinzuweisen, den man bei der Konstruktion beider Dreiecke begangen hat. Im großen Dreieck setzen wir statt der Strecke k in die Rechnung den Wert $k + p$ ein, im kleinen Dreieck dagegen ist die Strecke w zu groß eingezeichnet; doch zeigt selbst die stark übertriebene Zeichnung, wie klein diese Abweichungen sind.

Ich will nun zur Probe in die oben gefundene Formel die Werte der ersten Versuchsserie einsetzen.

Die Summe der Wachstumserniedrigung im Laufe von 90 Minuten, vom Zeitpunkt der Belichtung an, ergibt unter Berücksichtigung des normalen, durch die große Periode bedingten Anstiegs der Zuwachsgröße den Wert von 314μ .

Die in diesem Zeitraum gemessene horizontale Spitzenabweichung betrug 2893μ .

Die durchschnittliche Dicke einer Koleoptile kann man mit 1400μ annehmen.

Diese Zahlen setzen wir in unsere Formel ein und erhalten:

$$l = \frac{2893 \cdot 1400}{314} \mu = 12998 \mu \cong 13 \text{ mm.}$$

Dies ist ungefähr die mittlere Entfernung des Krümmungs-ortes von der Spitze, wie ich aus zahlreichen Messungen ersehen konnte. — Tatsächlich wird in diesem Fall der Wert rechnerisch zu hoch gefunden. Das ist folgendem Umstand zuzuschreiben: die schon erwähnte Ungenauigkeit in der Bestimmung des Horizontalabstandes macht den Zähler des Bruches zu groß.

Nun kann unter Umständen noch ein zweiter Fehler unterlaufen: die Wachstumsdifferenz wird stets so berechnet, als ob die Schattenseite ihr Dunkelwachstum beibehielte. Das ist nun bei Reaktionen, die durch geringe Lichtmengen verursacht werden, wohl tatsächlich der Fall, etwa deshalb, weil das die Schattenseite erreichende Licht nicht mehr den Schwellenwert besitzt. — Bei größeren Energien jedoch müßte eine derartige Berechnung falsche Resultate liefern. Das ist aber nicht der Fall, und zwar aus folgendem Grunde: die zuletzt geschilderte Störung beeinflußt den Wert des Nenners unserer Formel. Wir setzen durch Nichtbeachtung der auch die Schattenseite betreffenden Wachstumshemmung den Differenzwert zu groß ein. Infolgedessen ist jetzt Zähler und Nenner gleichsinnig geändert, die Fehler kompensieren einander ungefähr.

So erklärt es sich, daß unsere Rechnung bei geringen Lichtstärken schlechter stimmt als bei mittleren.

Endlich könnte man noch an Störungen durch den Geotropismus denken (Arisz 1). Dieser Faktor kann sich tatsächlich am Ende meiner Versuche, wenn der Ablenkungswinkel groß genug geworden ist, störend bemerkbar machen.

Ihm ist es wahrscheinlich zuzuschreiben, daß die Übereinstimmung der Kurven mit zunehmender Versuchsdauer abnimmt. — Dagegen wäre es natürlich fehlerhaft, den Kurvenverlauf der Krümmung dem Geotropismus zuzuschreiben. Denn wir erhalten ja die entsprechenden Phasen auch in unserer Wachstumsmessung, die ja nicht dem Einfluß veränderter Schwererichtung unterliegt. — Wenn Arisz (1, S. 57) den Krümmungsverlauf, der sich bei Kompensation der Schwerkraft ergab, ganz geradlinig ansteigend fand, so liegt das daran, daß das Beobachtungsintervall volle 40 Minuten betrug. Was für eine Lichtwachstumsreaktion würde man mit derartigen Ablesungszeiten erhalten haben!

Ich will den geschilderten Berechnungen aber nur so viel Wert beimessen, als sie zeigen, daß die Lichtwachstumsreaktion auch quantitativ, wenigstens der Größenordnung nach, der Lichtkrümmung entspricht.

Zweite Serie 50000 MKS. Keimling vollbelichtet. (Tabelle II.)

Für die zweite Versuchsreihe wollte ich ursprünglich eine Lichtmenge wählen, welche die von Arisz (1) und Clark (7) geschilderte negative Krümmung verursacht. Doch fand ich, daß sich dieses Reaktionsgebiet durchaus nicht zu quantitativen Bestimmungen eignete. Außer in einer geringen Zahl gelungenener Versuche blieb die negative Bewegung teils ganz aus, teils war sie nur ein kurzes Zwischenstadium. Es wäre möglich,

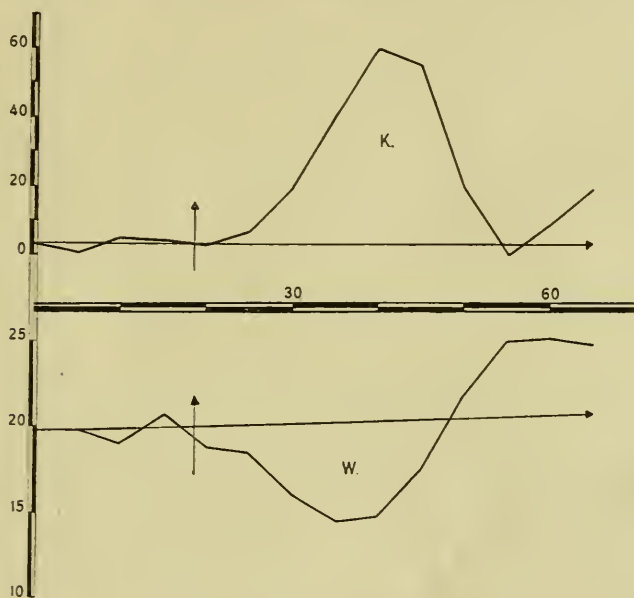


Tabelle II, graphisch.

daß dieses unerwartete Verhalten mit einer physiologischen Eigenart meiner Haferasse zusammenhängt.

Daher entschied ich mich für den Bereich der sogenannten zweiten positiven Krümmung und wählte dementsprechend die Energiemenge von 50000 MKS mit dem Zeitfaktor 18' 15'', die bei meinen Keimlingen stets gleichmäßige positive Reaktion zur Folge hatte. Versuchstemperatur war durchschnittlich 18,6° C, Keimlingslänge 26,3 mm.

Hier finden wir nun ein bedeutend schärferes Reaktionsbild als im ersten Fall. Die Wachstumskurve hat etwa den

Tabelle II. 50 000 MKS.

Durchschnittskleinlingslänge: 26,3 mm. Durchschnittstemperatur: 18,6° C.
K.

Nr.	0	5	10	15	↑	20	25	30
82	14,6—	34,0—	27,0—	44,0—	37,0—	34,0—	7,0—	
81	34,0—	17,0—	7,0+	0	10,2+	47,0+	71,0+	
86	10,2+	3,4+	6,8+	44,0+	68,0+	58,0+	65,0+	
90	27,0+	17,0+	20,4+	17,0+	24,0+	37,0+	41,0+	
103a	3,4+	0	6,7—	6,7—	10,2—	6,7—	6,7—	
104	6,7+	6,7+	13,6+	0	24,0—	37,4—	18,7—	
105	11,9+	24,0+	44,2+	47,6+	37,4+	20,4+	17,0—	
106	6,8+	3,4+	6,8+	3,4+	0	3,4—	10,2+	
107	30,6+	17,0+	3,4—	6,8—	17,0—	10,2—	3,4—	
108	13,6—	13,6—	13,6—	17,0—	17,0—	3,4—	10,2—	
$1/10 \Sigma$	+3,4	+0,7	+4,8	+3,8	+3,4	+6,7	+18,5	

Nr.	35	40	45	50	55	60	65
82	20,4+	44,0+	20,4+	17,0—	34,0—	20,4—	7,0—
81	112,0+	128,0+	78,0+	7,0—	10,2+	41,0+	30,6—
86	82,0+	71,0+	3,4+	75,0—	51,0—	27,0+	68,0—
90	58,0+	88,0+	82,0+	34,0+	30,6+	58,0+	61,0+
103a	3,4+	6,7+	24,0+	30,6+	27,0+	17,0+	17,0—
104	18,7+	51,0+	68,0+	58,0+	3,4+	24,0—	18,7—
105	34,0+	58,0+	68,0+	6,8+	47,6—	37,4—	13,6—
106	44,2+	78,0+	92,0+	68,0+	10,2+	17,0—	27,0—
107	10,2+	13,6+	34,0+	51,0+	61,0+	47,6+	47,6—
108	34,0+	58,0+	78,2+	37,4+	5,1—	3,4—	28,7—
$1/10 \Sigma$	+41,7	+59,6	+54,8	+20,1	+0,5	+8,8	+18,7

W.

Nr.	0	5	10	15	↑	20	25	30
80	22,1	20,4	19,4	24,8	20,4	22,1	17,3	
91	19,0	18,4	17,3	20,1	18,7	17,0	15,6	
94	18,7	20,4	17,0	20,4	15,3	15,3	11,9	
95	15,3	13,6	13,6	12,2	13,2	13,6	15,3	
96	20,4	18,7	20,4	20,4	18,7	17,0	13,6	
97	18,7	20,4	20,4	23,8	22,1	22,1	18,7	
99	25,5	25,5	20,4	22,1	20,4	20,4	15,3	
100	18,7	20,4	21,1	22,1	18,7	20,4	17,0	
101	21,1	20,4	20,4	20,4	20,4	20,4	18,7	
102	17,0	18,7	20,4	20,4	18,7	17,0	15,3	
$1/10 \Sigma$	19,7	19,7	19,0	20,7	18,7	18,5	15,9	

Nr.	35	40	45	50	55	60	65
80	17,0	20,4	32,0	35,7	30,6	27,0	20,4
91	16,3	17,0	20,7	27,9	28,9	26,5	25,5
94	10,2	8,5	10,2	15,3	20,4	27,2	30,6
95	14,3	13,6	16,0	14,3	18,4	19,0	25,2
99	13,6	12,9	16,0	25,5	30,6	32,3	28,9
97	13,6	12,6	12,6	15,6	20,4	22,1	20,4
99	13,6	15,3	17,0	27,2	30,6	30,6	27,2
100	17,0	13,9	16,7	17,7	24,8	19,0	18,4
101	17,0	17,0	17,3	20,1	22,4	25,2	27,0
102	12,6	15,6	16,0	18,7	23,0	23,0	25,5
$1/10 \Sigma$	14,5	14,7	17,5	21,8	25,0	25,2	24,9

Charakter einer Kosinuslinie. Deutlicher Reaktionsbeginn wurde 17 Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung bemerkt, nach weiteren 18 Minuten war ein Minimum von 26 % des Ausgangswertes erreicht. Die sich anschließende Aufwärtsbewegung fand 60 Minuten nach erfolgter Belichtung ihr Maximum, das die ursprüngliche Größe um 28 % übertraf, worauf sie ihre Richtung umkehrte und einem zweiten Minimum zustrebte.

Dies ist die bekannteste Form der Lichtwachstumsreaktion. Wir finden ihre Beschreibung bei Vogt und später bei Sierp (18, S. 208 für 90000 MKS und 15, S. 142 für 40000 MKS), der ihren wellenförmigen Verlauf durch die Annahme einer doppelten Wirkungsweise des Lichtes zu erklären versuchte.

Mich interessierte aber an ihr vielmehr die Frage, wie die starke Wachstumssteigerung nach dem ersten Minimum in der entsprechenden Krümmungsphase zum Ausdruck kommen würde, man mußte nämlich nach einer anfänglich positiven Krümmung eine völlige Umkehr der Bewegung erwarten, eine Annahme, die zuerst paradox schien und die Sierp dazu führte, den Einfluß dieser ersten Reaktionsphasen auf den Krümmungsverlauf zu leugnen (15, S. 168).

Betrachten wir nun das Krümmungsbild der Tabelle II: auch hier wird die Reaktion etwa zur selben Zeit sichtbar wie in der Wachstumskurve, 20 Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung beginnt der Keimling sich in zunehmender Geschwindigkeit positiv zu krümmen und diese Bewegung erreicht ihren Höhepunkt nach weiteren 20 Minuten mit einer Größe von $56,2 \mu$ pro Minute. Und nun kehrt sich der Vorgang tatsächlich um: die Krümmungsgeschwindigkeit nimmt rapide ab und hat 15 Minuten nach ihrem positiven Maximum schon den negativen Wert von $-3,9 \mu$ pro Minute. Nach diesem Minimum kehrt die Kurve, ihrem Sinuscharakter entsprechend, die Richtung abermals um.

Wir finden also auch in diesem Energiebereich Übereinstimmung zwischen Lichtwachstumsreaktion und Krümmung. Nur in der letzten Versuchsphase wird sie ungenau. Hier wäre dem starken Ansteigen der Wachstumskurve entsprechend eine stärkere negative Krümmung zu erwarten gewesen, als die Messung tatsächlich ergeben hat, ein Fehler, der vielleicht in der geotropischen Gegenwirkung seine Ursache hat.

Dagegen stimmt die Berechnung des Krümmungsortes hier wieder sehr gut, wenn wir von der erwähnten fehlerhaften Zone absehen wollen. Unter Benutzung der angegebenen Formel finden wir die Spitzenentfernung im Krümmungsmaximum mit 14 mm, die Durchschnittsmessung ergibt 13 mm. Der Fehler beträgt also nicht ganz 8 %!

Dritte Serie 12,8 MK Dauerlicht, Keimling voll belichtet. (Tabelle III.)

Die nächste Untersuchung galt dem Verlauf von Wachstum und Krümmung im Dauerlicht. Die Lichtstärke betrug dabei

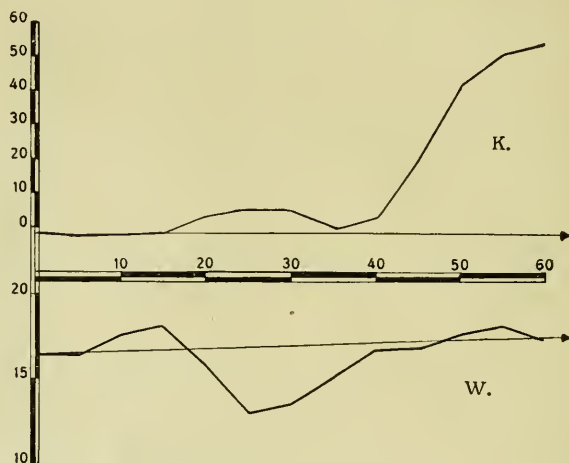


Tabelle III, graphisch.

12,8 MK, die Durchschnittstemperatur $19,9^{\circ}$ C, Durchschnitts-keimlingslänge 25 mm.

Hier werden die Reaktionsbilder beider Bewegungen wieder unschärfer, zahlenmäßiger Vergleich wird ganz unmöglich. Wir können nur feststellen, daß dem Minimum in der Wachstumskurve 25 Minuten nach einsetzender Lichtwirkung in der Krümmungskurve qualitativ ein kleines Maximum entspricht. Hier hört aber die Vergleichbarkeit auf.

Ich nahm an, daß das Ausbleiben der bisher gefundenen Gesetzmäßigkeit auf den wesentlich höheren Zeitfaktor des Reizmengenproduktes zurückzuführen sei. Denn die hier angewandte Gesamtenergiemenge von 46100 MKS (während des

Tabelle III. 12,8 MK Dauerlicht.
Durchschnittskeimlänge: 25 mm, Durchschnittstemperatur: 19,9° C.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
37	10,8	23,0	19,0	17,0	11,0	4,4	4,0	5,9	12,1	18,7	17,6	14,3	12,1
63	13,6	13,6	12,9	11,2	9,9	8,5	10,2	10,2	11,9	13,9	18,4	18,7	17,7
64	15,3	13,6	17,0	25,5	18,7	13,6	18,7	27,0	34,0	32,3	30,6	40,8	30,6
163	18,7	17,0	18,7	13,6	13,6	11,9	11,9	13,6	13,6	10,2	13,6	11,9	17,0
164	20,4	20,4	20,4	20,4	22,1	20,4	17,0	17,0	17,0	17,0	17,0	17,0	15,3
165	6,8	6,8	8,5	7,8	7,5	4,1	4,8	4,8	3,7	1,7	2,4	3,4	6,1
166	17,0	17,0	22,1	20,4	18,7	15,3	16,0	16,3	16,8	15,0	18,0	17,0	17,0
167	20,4	18,7	18,7	22,1	20,4	18,7	15,3	17,0	17,0	17,0	18,7	18,7	20,4
168	12,2	16,7	22,1	22,1	17,0	12,6	15,3	17,0	18,7	18,0	17,0	15,3	13,6
169	20,4	17,0	17,0	20,4	20,4	20,4	22,1	22,1	22,1	22,8	23,1	23,8	22,1
$\frac{1}{10} \Sigma$	16,5	16,4	17,6	18,1	15,9	13,0	13,5	15,1	16,7	16,7	17,6	18,1	17,2

K.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
173	6,8+	37,4+	30,6+	13,6+	6,8—	10,2—	0	6,8+	6,8+	20,4+	54,4+	78,2+	98,6+
174	0	40,8—	40,8—	37,4—	0	10,2+	6,8—	17,0—	10,2—	10,2+	37,4+	54,4+	64,6+
175	10,2—	20,4—	17,0—	3,4—	3,4+	3,4—	0	6,8+	10,2+	23,8+	40,8+	54,4+	47,6+
176	10,2+	13,6—	10,2—	0	6,8+	3,6+	17,0+	23,8+	37,4+	67,8+	64,6+	61,2+	61,2+
177	30,6—	20,4—	27,2+	51,0+	57,8+	64,6+	34,0+	23,8+	3,4—	13,6—	47,6+	64,6+	57,8+
178	23,8+	20,4+	6,8+	10,2+	23,8+	23,8+	6,8+	20,4—	34,0—	34,0—	20,4—	10,2—	17,0—
179	23,8—	10,2—	10,2+	20,4+	3,4+	27,2—	44,2—	37,4—	27,2—	23,8—	10,2—	20,4+	54,4+
180	27,8+	10,2+	34,0—	51,0—	10,2—	34,0+	27,2+	27,2—	17,0—	51,0+	71,4+	54,4+	57,8+
181	17,0—	27,8—	20,4—	10,2—	23,8—	17,0—	6,8—	3,4—	10,2+	37,4+	61,2+	71,4+	64,6+
182	10,2—	34,0+	20,4+	13,6—	47,6—	27,2—	20,4+	34,0+	51,0+	68,0+	68,0+	57,8+	44,2+
$\frac{1}{10} \Sigma$	2,3	— 3,1	— 2,7	— 2,0	+ 2,7	+ 5,1	+ 4,8	— 1,0	+ 2,4	+ 19,7	+ 41,5	+ 50,7	+ 53,4

einstündigen Versuchs) unterscheidet sich nur unwesentlich von den 50000 MKS der vorigen Reihe. — Während der langen Lichtwirkung trat vermutlich bereits Adaptation ein, die die Gültigkeit des Reizmengengesetzes aufhebt. Außerdem nahmen wohl auch sonst unbeteiligte Zonen an der Reaktion teil¹.

Schließlich macht sich im Dauerlicht noch eine neue Störung bemerkbar: mit zweiseitiger Beleuchtung erhält jede Flanke des Keimlings mehr Licht als mit entsprechender einseitiger; mit diesem schwer zu übersehenden Faktor hatten wir aus einem schon einmal erwähnten Grund wahrscheinlich bisher nicht zu rechnen gehabt: das die Koleoptile durchsetzende Licht ist nach dem Durchgang vielleicht bis unter Schwellenwert herabgemindert worden. Mit zunehmender Belichtungszeit fällt diese Korrektur natürlich weg.

Ich versuchte nun die Zahl der im Dauerlicht nebeneinander reagierenden Zonen zu beschränken.

Vierte Serie. 12,8 MK Dauerlicht, Spitze des Keimlings 10 mm weit verdunkelt. (Tabelle IV.)

Das geschilderte Ziel ließ sich durch Verdunklung der Keimlingsspitze mittels 10 mm langer Stanniolkappen erreichen. Diese Operation wurde immer schon am Tage vor dem Versuch vorgenommen, um haptische Erregung zu vermeiden. — Daher war die Keimlingslänge zur Zeit der Messung etwas größer als bisher, sie betrug durchschnittlich 30,7 mm, die Durchschnittstemperatur 19,6° C.

Die erwähnte Anordnung veränderte den Gang der Reaktion vollkommen. Die Krümmungskurve zeigt wieder stark hervortretenden $+-+$ Charakter und ähnelt darin und in der Lage der Kardinalpunkte der Bewegung bei 50000 MKS, eine Erscheinung, die nach Guttenberg (8, S. 302) so zu deuten ist, daß eine Verringerung der beleuchteten Fläche auch das Reizmengenprodukt verringert.

¹) Diesem Umstand ist wahrscheinlich die eigentümlich »S«-förmige Krümmung zuzuschreiben, die man schließlich in Dauerlicht erhält. Sie kommt dadurch zustande, daß neben der normalen positiven Krümmung der Spitze eine negative der Basis einhergeht. — Eine genaue Analyse dieses Vorgangs steht noch aus. (Vgl. auch Abb 5.)

Jetzt zeigen die beiden Bewegungskurven bedeutend bessere Übereinstimmung. Selbst der quantitative Vergleich gibt ein, wenigstens der Größenordnung nach, brauchbares Resultat. Wir berechnen unter Berücksichtigung des ganzen Reaktionsverlaufes die Spitzenentfernung des Krümmungsortes mit 22,4 mm, während die Messung 28 mm ergibt.

Die Wirkung unserer Maßnahme war primär der Ausschluß der oberen 10 mm des Keimlings von der Belichtung und damit auch wohl von der Reaktion, wenn man nicht »akropetale«

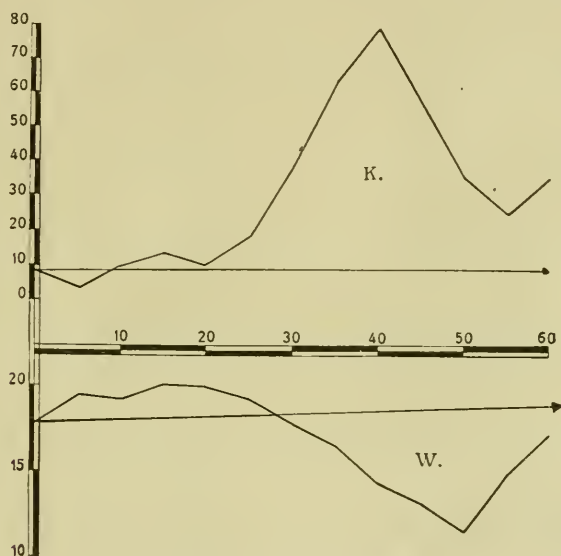


Tabelle IV, graphisch.

Reizleitung annehmen will. — Eine merkwürdige sekundäre Folge war dagegen die völlige Umgestaltung des Charakters der Krümmung. Wir beobachten nämlich unter diesen Umständen, daß die Reaktion an der Basis auftritt, während der ganze obere Teil gerade bleibt. Die Bewegung gleicht etwa dem Umlegen eines Stabes an einem basal angebrachten Gelenk.

Diesen Mechanismus fanden wir allerdings schon bei den bisherigen Reaktionen, doch tritt bei ihnen dieser Charakter infolge des dort nur etwa halb so langen oberen Hebelarms

Tabelle IV. 12,8 MK Dauerlicht. (Spitze 10 mm verdunkelt)
Durchschnittskeimlänge: 30,7 mm, Durchschnittstempertur: 19,6° C.
K.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
183	34,0—	51,0—	10,2—	3,4+	34,0—	0	27,2+	57,8+	68,0+	51,0+	34,0+	68,0+	91,2+
184	37,4+	23,8+	10,2+	13,0—	23,8—	6,8—	20,4+	37,4+	51,0+	51,0+	27,2+	17,0—	17,0—
185	6,8+	20,4+	23,8+	34,0+	68,0+	54,4+	68,0+	81,6+	102,0+	102,0+	102,0+	61,2+	40,8+
186	27,2—	3,4—	13,0+	10,2+	10,2+	27,2+	54,4+	68,0+	51,0+	3,4+	23,8—	13,0—	34,0+
187	61,2+	27,2+	10,2+	30,0+	27,2+	13,6+	20,4+	71,4+	112,2+	71,4+	34,0+	6,8+	27,2+
$1/6 \Sigma$	+ 8,8	+ 3,4	+ 9,5	+ 12,9	+ 9,5	+ 17,7	+ 38,1	+ 63,2	+ 76,8	+ 55,8	+ 34,7	+ 24,5	+ 35,2

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
189	13,6	17,0	18,7	22,1	22,1	18,7	15,3	15,3	13,6	15,3	13,6	13,6	12,2
40	17,6	13,2	17,0	17,7	19,7	17,7	13,6	12,9	11,9	6,8	2,0	3,1	6,8
41	17,0	20,9	17,6	20,9	22,0	22,0	26,4	22,0	22,0	19,8	19,8	25,3	29,9
42	20,4	22,1	20,4	18,7	18,7	17,0	13,6	15,3	11,9	11,7	11,9	13,6	17,7
188	20,4	23,8	22,1	20,4	17,0	20,4	20,4	17,0	11,9	11,9	10,2	18,7	18,7
$1/5 \Sigma$	17,9	19,4	19,2	20,0	19,9	19,2	17,9	16,5	14,3	13,1	11,5	14,9	17,1

nicht so klar hervor, so daß wir unwillkürlich eine bogenförmige Krümmung statt eines Knicks zu sehen glauben.

Ich muß allerdings darauf hinweisen, daß dies nur der zuerst hervortretende Reaktionserfolg ist. Durch nachträgliche Fixierung der aufeinander folgenden Knickstellen kommt nämlich etwa anderthalb Stunden nach Beginn der Lichtwirkung tatsächlich eine bogenförmige Deformation zustande.

Hier muß noch darauf eingegangen werden, warum zu Beginn der Reaktion die Lage des Krümmungsortes meist so definiert ist und ferner, wie ihre Verschiebung im Käppchenversuch zustande kommt: die Messung der Wachstumsverteilung im geraden Keimling ergab das Auftreten zweier bevorzugter Zonen. Die erste fand ich in Übereinstimmung mit Rothert (11, S. 28) 10 mm unter der Spitze, die zweite, bisher wenig beachtete, an der Basis, ~ 1 mm über dem nicht hervorgetretenen Hypokotyl. Da wir nun den Phototropismus als einen Wachstumsvorgang erkannt haben, ergibt sich daraus ohne weiteres der Ort der Krümmung: normalerweise fällt er mit der oberen Wachstumszone zusammen. Wenn wir aber dieses Gebiet durch das Aufsetzen von Staniolkappen von der Reaktion ausschließen, übernimmt die Basis dessen Funktion.

Fünfte Serie. Verdunklung nach einstündiger Vorbelichtung mit 12,8 MK. (Tabelle IV.)

Diese Versuchsreihe sollte zeigen, wie einseitige Verdunklung nach zweiseitiger einstündiger Vorbelichtung mit 12,8 MK auf Wachstum und Krümmung wirkt.

Daß der Keimling sich unter dieser Bedingung von der Schattenseite wegkrümmt, war bekannt. Dagegen herrschte noch keine Übereinstimmung in der Frage, ob Dunkelheit selbst als Reiz wirkt und das Wachstum beeinflusst. Vogt (18, S. 226f.) leugnet dies, während Sierp (15, S. 145ff.) eine deutliche Reaktion fand. Daher schien mir eine neue Untersuchung dieses Phänomens notwendig¹.

¹) Nach Abschluß meiner Arbeit erhalte ich Kenntnis von einer neuen Untersuchung von D. Tollenaar und A. H. Blaauw: »Light- and dark-adaptation of a plant cell« (Proceedings Ak. v. Wetensch. t. Amst., 1921, 24), in der die ausgesprochene Reizwirkung von Verdunklung an *Phycomyces* einwandfrei nachgewiesen wird.

Die Methode war folgende: Die Pflanze stand eine Stunde lang unter Einwirkung beider Beleuchtungsspiegel; um die Reaktion einzuleiten, wurde darauf ein resp. beide Spiegel entfernt.

Die Krümmungskurve ergibt sich ohne weiteres: schon nach 5 Minuten wird die Reaktion sichtbar. Sie beginnt mit einer geringen Bewegung zur Dunkelseite, die gleichförmig 43 Minuten lang andauert, dann kehrt sie ihre Richtung um und führt endlich zu einer starken positiven Krümmung zum Licht hin.



Tabelle V, graphisch.

Die entsprechende Wachstumskurve setzt sich dagegen aus zwei Komponenten zusammen: aus der Einwirkung des Lichtes und aus der tatsächlichen Reaktion auf die Verdunklung. Um diese letztere zu isolieren, müssen wir die Lichtwachstumskurve von der zweiten Einwirkungsstunde ab beobachten, um das Maß der erreichten Adaptation kennen zu lernen. Aus dem Unterschied der Gesamtreaktion auf Verdunklung von dieser Lichtbewegung ergibt sich unsere Kurve Vb W, aus der wir annähernd die gesuchte Komponente entnehmen können.

Tabelle V. 12,8 MK. (Verdunklung nach 1stünd. Vorbelichtung.)
 Durchschnittskeimlingslänge: 27,1 mm. Durchschnittstemperatur: 19,6° C.
 K.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
143	durchschnittlich: 19,2	10,2+	17,0+	0	10,2—	6,8—	23,8—	20,2—	10,2—	20,2—
144		6,8+	10,2+	6,8—	10,2—	6,8—	20,4—	13,6—	17,0—	30,0—
145		17,0—	27,2+	17,0—	47,6—	44,2—	34,0—	40,8—	44,2—	17,0—
146		17,0—	17,0—	10,2—	34,0—	34,0—	6,8—	10,2—	10,2—	37,4+
147		13,6+	6,8+	6,8—	17,0—	23,8—	30,6—	47,0—	54,4—	54,4—
148		85,0+	74,8+	23,8—	3,4—	13,6—	20,4—	0	17,0—	34,0—
149		17,0—	44,2—	64,6—	40,8—	23,8—	20,4—	44,2—	64,6—	18,0—
150		17,0—	20,4—	3,4—	6,8—	0	3,4—	6,8+	23,8—	37,4+
151		20,4+	23,8+	23,8—	13,6—	6,8—	30,6—	20,4—	17,0—	40,8—
152		23,8+	17,0—	57,8—	64,6—	34,0—	3,4—	10,2—	27,2—	30,0—
Σ	-9,2	+9,2	-6,1	-6,5	-5,1	-1,0	-1,7	-5,1	-4,1	-0,3

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
143	40,8—	13,6—	78,2—	40,8—	57,8+	51,0—	17,0—	0	20,4—
144	10,2—	17,0—	34,0—	51,0—	57,8+	30,6—	30,6—	51,0—	64,6—
145	3,4—	10,2—	0	47,6—	34,0—	3,4—	0	20,4—	51,0—
146	40,8—	44,2—	30,6—	37,4+	34,0+	13,6—	3,4—	23,8—	3,4—
147	34,0—	23,8—	10,2—	10,2—	27,2+	23,8—	23,8—	34,0—	44,2—
148	30,6—	13,6—	13,6—	30,6—	13,6—	30,6—	74,8—	115,6—	98,0—
149	20,4—	37,4—	54,4—	57,8—	47,0+	54,4—	95,2—	122,4—	122,4—
150	27,2—	17,0—	23,8—	44,2—	17,0+	0	17,0—	34,0—	51,0—
151	44,2—	27,2—	6,8—	13,6—	44,2+	51,0—	44,2—	10,2—	6,8—
152	3,4—	27,2—	51,0—	34,0—	6,8—	34,0—	40,8—	51,0—	51,0—
Σ	-13,3	+16,3	+25,5	-30,6	-20,9	-29,2	-34,7	-41,5	-50,7

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
153	10,2	10,2	13,6	17,0	10,2	5,1	6,8	17,0	25,5	25,5
154	22,1	25,5	23,8	23,8	23,8	25,5	23,8	25,5	23,8	25,5
155	17,0	17,0	20,4	18,7	17,0	8,5	10,2	3,4	5,1	5,8
156	22,1	22,1	18,7	18,7	17,0	15,3	15,9	10,3	20,4	21,1
157	15,3	15,3	15,3	17,0	11,9	10,2	10,2	8,5	6,8	6,8
158	18,7	18,7	15,3	15,3	11,9	12,0	11,2	15,3	15,3	22,1
159	19,7	22,8	22,5	23,8	22,5	20,4	20,4	18,7	22,5	22,5
160	25,5	25,5	27,2	25,5	25,5	23,8	28,9	28,9	30,6	27,2
161	10,2	8,5	8,5	5,1	6,8	5,1	6,8	8,5	8,5	11,0
162	15,3	13,6	11,9	11,0	10,2	10,2	10,2	8,5	8,5	6,8
Σ	17,61	17,92	17,72	17,68	15,68	13,67	14,44	15,06	16,70	17,52

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
153	18,7	17,0	23,8	22,1	20,4	23,8	27,2	34,0	30,6
154	32,3	30,6	30,6	28,9	35,7	34,0	34,0	28,9	25,5
155	9,5	10,2	15,3	22,1	32,3	37,4	34,0	27,2	18,7
156	19,7	17,0	20,4	23,8	30,6	30,6	34,0	34,0	22,1
157	8,5	13,6	18,7	23,8	27,2	25,5	20,4	20,4	17,0
158	22,1	18,7	18,7	15,3	17,0	11,0	10,2	10,2	11,0
159	18,7	19,4	16,3	13,6	8,5	0	0	0	6,8
160	23,8	17,0	17,0	17,0	18,7	10,2	1,7	3,4	10,2
161	12,6	14,6	15,3	17,0	20,4	20,4	15,3	11,9	10,2
162	8,5	10,2	8,5	5,1	9,5	10,9	8,5	6,8	12,6
Σ	17,44	16,83	18,46	18,87	22,03	20,47	18,53	17,68	16,66

Tabelle Va. 12,8 MK.

Wachstumsverlauf im Dauerlicht. 1 Stunde nach ↓. R. W. = auf Null-Wert der Tab. V bezogen.

W.

Nr.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
163	17,0	19,4	21,4	18,7	17,0	18,7	18,7	17,0	15,3	18,7
164	15,3	15,3	13,6	13,6	12,0	12,6	11,9	13,6	17,0	20,4
165	6,1	8,5	6,8	7,8	6,8	6,1	6,5	5,1	3,4	3,4
166	17,0	18,7	17,7	19,7	17,7	17,7	19,3	19,7	20,4	20,4
167	20,4	18,7	18,7	17,0	17,0	22,1	25,5	25,5	22,1	20,4
168	13,6	15,3	13,6	15,3	14,3	14,6	18,7	20,4	22,1	25,5
169	22,1	22,1	23,8	22,1	22,1	21,4	19,4	18,7	18,7	18,7
170	13,6	13,6	17,0	18,7	20,4	18,7	17,0	15,3	14,6	16,0
171	18,7	18,7	18,0	17,0	16,0	13,6	13,6	10,5	13,6	13,6
172	25,8	18,4	20,4	25,5	30,6	20,4	17,0	18,7	22,1	23,8
$\frac{1}{10} \Sigma$	16,96	16,87	17,10	17,54	17,48	16,59	16,76	16,45	16,93	18,09
R. W.	17,6	17,5	17,7	18,1	18,1	17,2	17,4	17,1	17,5	18,7

Nr.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
163	17,0	18,7	20,4	17,0	22,5	27,2	30,6	29,9	22,8
164	20,4	23,8	20,4	17,0	13,6	11,9	10,2	6,8	5,1
165	3,4	3,4	3,7	4,8	6,8	7,8	7,5	10,2	8,5
166	23,8	23,8	23,8	23,8	25,5	25,5	30,6	34,0	31,3
167	15,3	13,6	8,5	6,8	10,2	14,6	19,4	23,8	18,7
168	27,2	27,2	27,2	25,5	25,5	25,5	22,1	22,1	20,4
169	22,5	23,8	23,1	21,1	20,4	20,4	27,2	27,2	23,8
170	17,0	18,7	20,4	18,7	18,7	20,4	17,0	18,4	19,0
171	16,7	16,7	15,6	15,6	16,7	17,0	20,4	18,4	17,0
172	20,4	22,1	22,1	28,9	25,5	25,5	20,4	20,4	22,5
$\frac{1}{10} \Sigma$	18,37	19,18	18,52	17,92	15,84	19,58	20,54	21,12	19,81
R. W.	19,0	19,9	19,1	18,5	19,1	20,3	21,2	21,8	19,6

Tabelle Vb. Korrektur von Tab. V durch Tab. Va.

Dunkel	17,6	17,9	17,7	17,7	15,7	13,7	14,4	15,1	16,7	17,5
Licht	17,6	17,5	17,7	18,1	18,1	17,2	17,4	17,1	17,5	18,7
Reaktion	0	+ 0,4	0	- 0,4	- 2,4	- 3,5	- 3,0	- 2,0	- 0,8	- 1,2
Dunkel	17,4	16,8	18,5	18,9	22,0	20,5	18,5	17,7	16,7	
Licht	19,0	19,9	19,1	18,5	19,1	20,3	21,2	21,8	19,6	
Reaktion	- 1,6	- 3,1	- 0,6	+ 0,4	+ 2,9	+ 0,2	- 2,7	- 4,1	- 2,9	

Wenn wir hier einen Vergleich zwischen Wachstums- und Krümmungsvorgang anstellen wollen, müssen wir daran denken, daß wir es mit einer Reaktion der Schattenseite zu tun haben. Daher ist in diesem Fall nicht Symmetrie, sondern Kongruenz zu erwarten. Dementsprechend finden wir auch wirklich anfangs eine Abnahme des Wachstums, dann aber Steigerung. Nach 70 Minuten hört jedoch die Übereinstimmung vollständig auf. — Unter so komplexen Bedingungen kann man aber — nach dem bisher Gefundenen — eine gute Übereinstimmung gar nicht erwarten.

Vom Krümmungsverlauf der ersten fünf geschilderten Serien wurden mit dem Zeichenapparat Aufnahmen gemacht; in diesen sind die einzelnen Krümmungsphasen in Zeitabständen von je 10 Minuten aufeinander projiziert, wobei sich die richtige Reihenfolge aus dem gleichzeitigen Längenzuwachs leicht ergibt (Abb. 5). — Zur Wiedergabe wählte ich aus einer großen Zahl von Zeichnungen solche aus, die dem Durchschnittsreaktionsverlauf der Kurven am meisten entsprachen. — Diese »kinematographische« Darstellung zeigt deutlich den Charakter der Bewegung, außerdem läßt sich auf diese Weise leicht der Ort der Krümmung feststellen.

Betrachten wir z. B. das Krümmungsbild bei 50000 MKS: wie in der kurvenmäßigen Darstellung sehen wir auch hier Latenzzeit, Beginn und Zunahme der positiven Krümmung, dann Stillstand und Umkehr der Bewegung und schließlich abermalige positive Krümmung. —

In ganz ähnlicher Weise finden wir in den anderen Zeichnungen den Krümmungsverlauf der übrigen Serien bildlich wiedergegeben, den wir schon aus den entsprechenden Kurven her kennen.

Wenn wir die Ergebnisse der geschilderten Versuche überblicken, können wir zwar im allgemeinen Übereinstimmung zwischen Wachstums- und Krümmungsverlauf feststellen, doch ist fast in jedem Falle eine gewisse Einschränkung notwendig: gegen Ende des Versuches, also etwa 60 Minuten nach erfolg-

ter Belichtung wird die Symmetrie der Kurven ungenau und zwar stets im selben Sinn: die beobachtete Krümmung ist

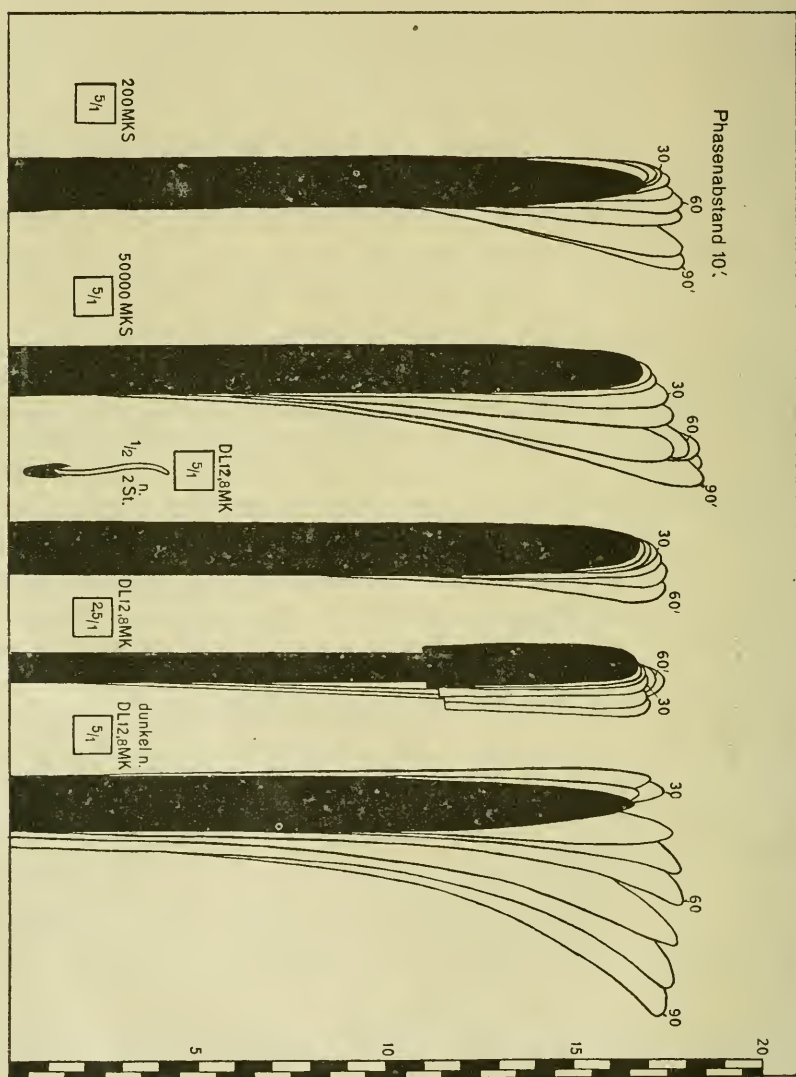


Abb. 5.

größer, als es nach dem Gang der Wachstumsreaktion zu erwarten war.

Obgleich ich schon einige vermutliche Ursachen dieser Erscheinung vorgebracht habe, sollte doch versucht werden, auf experimentellem Wege die verborgene Komponente aufzudecken, die den Krümmungsvorgang offenbar mitbestimmt. — Zunächst war daran zu denken (vgl. auch S. 520, Anm. 1), daß die einzelnen Zonen der Koleoptile auf gleiche äußere Reize verschieden reagieren; es wäre z. B. möglich, daß die Basis auch auf einseitige Belichtung mit bestimmten Energiemengen nur ihr Längenwachstum veränderte, etwa beschleunigte. Dann würde symmetrische und asymmetrische Reizeinwirkung gleiche Reaktionen zur Folge haben, wir würden also in der Wachstumskurve eine positive Phase finden, die den Krümmungsverlauf nicht mitbestimmt.

Zur Prüfung dieser Annahme wurden Versuche mit partieller Belichtung des Keimlings angestellt und zwar unter Anwendung der beststudierten Lichtmenge von 50000 MKS. Aus äußeren Gründen mußte ich in den folgenden Serien die Zahl der Einzelversuche auf 5 beschränken.

Serie VI. 50000 MKS. Spitze 10 mm weit verdunkelt.

Zuerst sollte untersucht werden, wie sich die Wirkung von Spitzenverdunklung bemerkbar macht, wenn wir das Dauerlicht

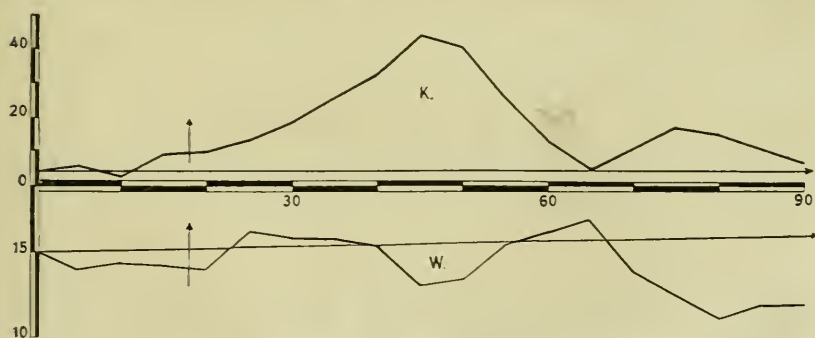


Tabelle VI, graphisch.

der Serie IV durch kürzere Energieeinwirkung ersetzen. Es wurden also wieder Keimlinge mit 10 mm langen Staniolkappen versehen und nun aber einer 18 Minuten langen Belichtung mit insgesamt 50000 MKS. ausgesetzt. Um die frag-

Tabelle VI. 50 000 MKS. (Spitze 10 mm verdunkelt.)

Durchschnittskeimlingslänge: 25,2 mm. Durchschnittstemperatur: 19,7° C. T = °C, L = Länge in mm.

K.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	25	6,8—	6,8—	3,4+	34,0+	30,6+	30,6+	23,8+	34,0+	30,6+	51,0+
20	25	40,8+	34,0+	17,0+	6,8+	10,2+	13,6+	17,0+	17,0+	23,8+	34,0+
20	29	10,2—	6,8+	0	3,4+	0	13,6+	20,4+	34,0+	51,0+	51,0+
20	23	20,4—	15,3—	8,5—	0	0	13,6+	20,4+	20,4+	34,0+	47,6+
20	25	18,7+	11,9+	1,7+	0	5,1+	8,5+	13,6+	20,4+	27,2+	37,4+
20	25,4	4,4+	6,1+	2,7+	8,8+	9,2+	13,3+	17,7+	25,2+	33,3+	44,2+

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	25	71,4+	51,0+	13,6+	17,0—	10,2—	27,2+	37,4+	20,4+	3,4+
20	25	20,4+	17,0+	17,0+	13,6+	27,2+	27,2+	13,6+	0	0
20	29	40,8+	17,0+	10,2+	0	0	3,4+	3,4+	10,2+	10,2+
20	23	40,8+	34,0+	20,4+	10,2+	6,8+	0	0	6,8+	17,0+
20	25	27,2+	6,8+	6,8+	17,0+	27,2+	34,0+	20,4+	13,6+	3,4+
20	25,4	40,1+	25,2+	13,6+	4,8+	10,2+	17,0+	15,0+	10,2+	6,8+

W.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
19,5	25	14,3	14,0	14,0	12,9	10,2	10,2	9,5	8,2	8,8	7,5
19,0	25	18,7	15,3	17,0	18,7	20,4	27,2	28,9	28,9	27,2	18,7
19,5	25	15,3	15,3	15,3	17,0	20,4	23,8	18,7	18,7	20,4	20,4
19,5	25	13,6	13,6	15,3	15,3	11,9	11,9	10,2	11,9	10,2	11,9
19,5	25	18,7	17,0	15,3	11,9	11,9	13,6	17,0	17,0	15,2	11,9
19,4	25	16,1	15,0	15,4	15,2	15,0	17,3	16,9	16,9	16,4	14,1

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
19,5	25	7,5	10,2	9,5	11,9	10,2	8,5	6,8	8,5	10,2
19,0	25	18,7	20,4	22,1	25,5	23,8	18,7	18,7	20,4	20,4
19,5	25	20,4	20,4	22,1	18,7	13,6	13,6	8,5	10,2	11,9
19,5	25	11,9	12,9	13,6	13,6	11,9	12,6	11,9	13,6	11,9
19,5	25	13,6	18,7	18,7	20,4	15,2	13,6	15,2	11,9	10,2
19,4	25	14,4	16,5	17,2	18,0	14,9	13,4	12,2	12,9	12,9

liche Reaktionsphase genau studieren zu können, wurde die Beobachtungsdauer auf 90 Minuten verlängert.

Die Ergebnisse dieser Versuchsanordnung sind wenig übersichtlich. Die Krümmungskurve entspricht unerwarteterweise etwa der bei unverdunkelter Spitze (Serie II): Die Wachstumskurve zeigt dagegen zwei Maxima (nach 25 und 65 Minuten) die ein Minimum (nach 45 Minuten) einschließen. Die allgemeine Depression der Wachstumsgeschwindigkeit ist bei dieser Anordnung nun tatsächlich geringer, allerdings auch die Steigerung in der positiven Phase, so daß das Gesamtreaktionsbild etwas charakterlos erscheint.

Obwohl die beiden Kurven einander vom Minimum der Wachstumskurve an zeitlich und ihrem allgemeinen Verlauf nach einigermaßen zu entsprechen scheinen, läßt sich dennoch der ausgesprochen positive Charakter der Krümmung, besonders im ersten Teil der Reaktion keineswegs aus der Wachstumskurve erklären. Scheint auch der Gang der basalen Wachstumsreaktion der Annahme Recht zu geben, daß die Basis im allgemeinen durch Licht im Wachstum gefördert wird, so spricht doch die erzielte positive Lichtkrümmung dagegen.

Ich versuchte nun durch Umkehrung des Versuchs zu günstigeren Ergebnissen zu gelangen.

Serie VII. 50000 MKS. Spitze 2 mm belichtet.

Die neue Anordnung bestand darin, daß ich jetzt die Basis dunkel hielt und nur eine 2 mm lange Zone der Spitze belichtete. Das erreichte ich mit Hilfe einer Vorrichtung, die der schon von Sierp (15.) beschriebenen und zu ähnlichen Versuchen benutzten ungefähr entspricht: ein schwarzes Pappröhrchen von 2 cm Länge und einem Durchmesser von 3 mm wurde in geeigneter Weise mit dem Zahntrieb eines Lupenstativs derart verbunden, daß es leicht genau vertikal über den Keimling gesenkt werden konnte; eine weitere Papphülle umgab das Kulturgläschen und griff etwa 1,5 cm weit über den unteren Rand des herabgesenkten Röhrchens. — Auf diese Weise glaubte ich die Basis sicher vor jeder Belichtung zu schützen, zumal die Lichtquelle so weit als möglich abgeblendet war. — Vor dem Versuch wurde das Röhrchen so weit über den Keim-

ling gesenkt, daß dessen Spitze genau 2 mm weit hervorragte, was mit dem Meßmikroskop überprüft werden konnte. In dieser Stellung verblieb die Blende während der Belichtungsdauer; nach dem Löschen des Reizlichtes wurde sie mit dem Zahntrieb wieder hochgehoben, um eine Behinderung der Krümmungsbewegung zu vermeiden. Eine Berührung der Koleoptile durch das Röhrchen wurde nach kurzer Übung sicher vermieden.

Unter diesen Bedingungen verläuft die Reaktion folgendermaßen: Der Charakter der Krümmungskurve ist etwa der gleiche geblieben wie bei vollbelichteten Keimlingen, wir finden nach

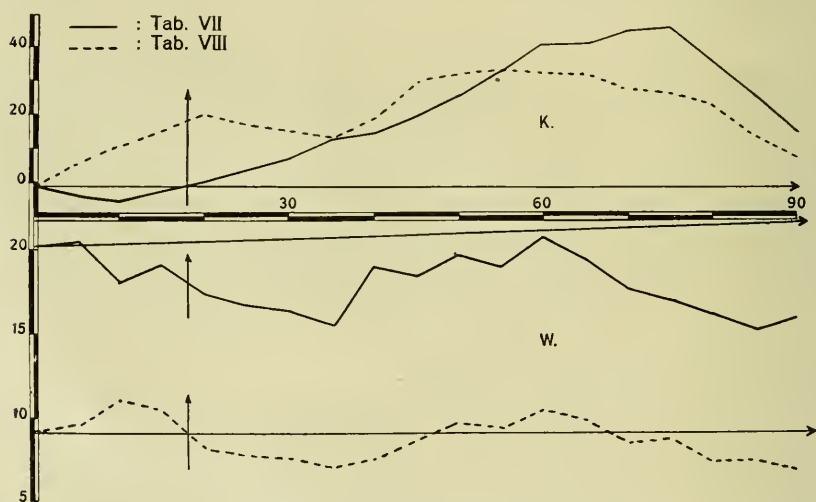


Tabelle VII und VIII, graphisch.

35 Minuten ein Minimum und nach 60 Minuten ein Maximum der Bewegung. Jedoch fällt ein Unterschied auf: selbst das Maximum bleibt unter dem Anfangswachstumswert zurück, die ganze Kurve liegt also unter der Normallinie. Diese Beobachtung entspräche ja der Annahme, daß die positive Komponente der Wachstumskurve vor allem der Wirkung der basalen Zone zuzuschreiben ist.

Der Krümmungsverlauf entspricht aber auch in dieser Serie nicht der Wachstumsreaktion. Wir beobachten nämlich stetige Zunahme der Bewegung bis zu einem Maximum nach 75 Minuten. Daran schließt sich eine gleichmäßige Abnahme, bis

Tabelle VII. 50 000 MKS. (Spitze 2 mm belichtet.)

Durchschnittskeimlingslänge: 24,9 mm. Durchschnittstemperatur: 20,0° C.

T = °C, L = Länge in mm.

K.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20,0	25	10,2—	6,8—	6,8—	0	6,8—	17,0—	13,6—	13,6—	10,2—	20,4—
19,5	22	6,8—	6,8—	10,2—	6,8—	0	6,8—	17,0—	23,8—	27,2—	34,7—
20,0	25	6,8—	17,0—	13,6—	3,4—	6,8—	13,6—	0	17,0—	27,2—	27,2—
20,0	27	0	17,0—	17,0—	3,4—	0	6,8—	10,2—	13,6—	13,6—	17,0—
20,0	25	3,4—	6,8—	6,8—	6,8—	0	0	6,8—	6,8—	6,8—	0
19,9	24,8	—1,4	—4,1	—5,4	—2,7	0	+3,4	+6,8	—12,2	—14,3	—19,9

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20,0	25	34,0—	34,0—	37,4—	20,4—	20,4—	6,8—	0	0	3,4—
19,5	22	51,0—	61,2—	74,8—	78,2—	74,8—	68,0—	51,0—	37,4—	27,2—
20,0	25	10,2—	5,1—	11,9—	27,2—	40,8—	61,2—	44,2—	20,4—	0
20,0	27	20,4—	34,0—	47,6—	47,6—	44,2—	47,6—	40,8—	34,0—	17,0—
20,0	28	13,6—	30,4—	34,0—	34,0—	44,2—	44,2—	44,2—	40,8—	34,0—
19,9	24,8	—25,8	—32,9	—41,1	—41,5	—44,9	—45,6	—36,0	—26,5	—15,0

W.

T.	L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20	25	20,4	20,4	17,0	18,7	15,3	13,6	15,3	15,3	20,4	18,7
20	25	20,4	23,8	23,8	22,1	18,7	20,4	18,7	18,7	22,1	20,4
20	23	22,1	22,1	20,4	20,4	17,0	17,0	13,6	10,2	11,9	17,0
20	27	14,3	13,6	10,2	13,6	11,9	11,9	13,6	17,0	20,4	17,0
20	25	23,8	22,1	18,7	20,4	23,8	20,4	20,4	17,0	20,4	18,7
20	25	20,2	20,4	18,0	19,0	17,3	16,7	16,3	15,6	19,0	18,4

T.	L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20	25	20,4	17,0	20,4	18,7	17,0	15,3	11,9	13,6	11,9
20	25	22,1	18,7	18,7	17,0	15,3	17,0	15,3	13,6	13,6
20	23	20,4	22,1	25,5	25,5	22,1	20,4	22,1	20,4	23,8
20	27	17,0	17,0	17,0	17,0	15,3	13,6	15,3	11,9	13,6
20	25	18,7	20,4	22,1	18,7	18,7	18,7	17,0	17,0	17,0
20	25	19,7	19,0	20,7	19,4	17,7	17,0	16,3	15,3	16,0

nach etwa 2 Stunden die Reaktion ihr Ende erreicht hat. Die ganze positive Phase der Wachstumskurve, vor allem deren Maximum nach 60 Minuten findet sich im Krümmungsverlauf nicht einmal angedeutet!

Die Keimlinge waren bei diesen Versuchen etwa 25 mm lang, es war daher an die Möglichkeit einer Reizleitung von der belichteten Spitze in die verdunkelte Basis zu denken. — Um auch davor sicher zu sein, wählte ich zu den folgenden Versuchen ganz kurze Keimlinge, bei denen eine physiologische Differenzierung der Basis vielleicht noch nicht erfolgt war und beleuchtete nun wieder die ganze Koleoptile.

Serie VIII. 50000 MKS. Kurze Keimlinge voll belichtet.

Die Länge der Keimlinge betrug jetzt ~ 5 mm, ein Maß, unter welches der auch hier schon beträchtlich verringerten Wachstumsgeschwindigkeit wegen nicht gegangen werden konnte; während der Dunkelwachstumswert der ~ 25 mm langen Koleoptilen zwischen 16 und 20μ pro Minute lag, betrug er bei ~ 5 mm langen Koleoptilen nur noch $9,2 \mu$ pro Minute. Ich benutzte infolgedessen, um ungenaues Schätzen zu vermeiden, eine stärkere Vergrößerung (85fach, ein Teilstrich gleich 11μ).

Das Ergebnis dieses Versuches entspricht weitgehend dem der Serie VII. Der besseren Vergleichbarkeit wegen wurden bei der graphischen Darstellung die beiden Kurvenpaare deshalb nebeneinander gezeichnet.

Diese große Ähnlichkeit im Reaktionsverlauf legt den Schluß nahe, daß bei Spitzenbeleuchtung großer und Vollbeleuchtung kleiner Keimlinge analoge Verhältnisse vorliegen. Ob wir aber die Wirkung der Basis ausgeschaltet haben, läßt sich nicht entscheiden, denn auch beim kleinen Keimling kann bereits die über dem Hypokotyl liegende, noch von der Spelze umschlossene Zone als Basis reagieren und etwa zugeleitete Reize aufnehmen.

Mehr Wahrscheinlichkeit hat eine andere Annahme zur Erklärung der teilweisen Unstimmigkeit zwischen Wachstumsverlauf und Krümmung für sich. Es wäre daran zu denken,

Tabelle VIII. 50 000 MKS.

Durchschnittskeimlingslänge: 5,3 mm. Durchschnittstemperatur: 20° C. T = ° C, L = Länge in mm.

K.

T. L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20 7	3,4+	10,2+	20,4+	23,8+	30,6+	30,6+	27,2+	23,8+	30,6+	44,2+
20 5	6,8—	0	6,8+	17,0+	27,2+	27,2+	20,4+	17,0+	18,5+	18,5+
20 6	10,2—	23,8+	44,2+	54,4+	51,0+	34,0+	20,4+	17,0+	20,4+	44,2+
20 5	0	6,8—	10,2—	6,8—	0	3,4+	10,2+	6,8+	10,2+	13,6+
20 5	6,8+	0	6,8—	13,6—	13,6—	10,2—	3,4—	0	13,6—	23,8+
20 5,6	-1,4	+5,4	+10,9	+15,0	+19,0	+17,0	+15,0	+12,9	+18,7	+28,9

T. L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20 7	51,0+	57,8+	51,0+	51,0+	37,4+	40,8+	40,8+	30,6+	20,4+
20 5	13,6+	20,4+	23,8+	30,6+	34,0+	30,6+	34,0+	27,2+	27,2+
20 6	47,6+	37,4+	34,0+	27,2+	27,2+	20,4+	13,6+	0	6,8+
20 5	20,4+	20,4+	30,4+	34,0+	30,6+	30,6+	23,8+	13,6+	10,2+
20 5	27,2+	30,6+	23,8+	17,8+	10,2+	10,2+	3,4+	3,4+	13,6+
20 5,6	+32,0	+33,3	+32,6	+32,0	+27,9	-26,5	-23,1	-13,6	+7,5

W.

T. L.	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
20 5	8,5	8,5	7,8	8,5	6,8	6,8	7,5	6,8	7,5	6,1
20 5	7,7	8,8	11,0	11,0	9,5	8,2	7,0	6,6	7,2	7,2
20 5	13,2	11,0	12,1	12,1	8,8	8,8	6,6	6,6	7,3	9,2
20 5	8,8	11,0	13,2	9,9	7,7	7,7	9,9	8,8	11,0	10,5
20 5	7,7	8,8	11,0	11,0	8,8	7,7	7,7	6,6	4,4	4,4
20 5	9,2	9,6	11,0	10,5	8,3	7,8	7,7	7,1	7,5	8,7

T. L.	50	55	60	65	70	75	80	85	90
20 5	5,4	6,1	7,5	7,5	7,8	8,2	7,5	6,8	6,5
20 5	7,7	7,2	8,6	7,7	7,7	8,8	6,6	6,6	6,6
20 5	11,0	9,9	11,0	9,9	8,8	9,5	9,2	9,9	7,7
20 5	16,5	15,4	15,4	13,2	9,9	8,8	6,6	6,6	6,6
20 5	7,7	8,8	9,9	11,0	8,8	8,8	7,7	7,7	7,7
20 5	9,7	9,5	10,5	9,9	8,6	8,8	7,5	7,5	7,0

daß die einzelnen Zonen der Koleoptile zwar an sich gleich, jedoch unter Phasenverschiebung reagieren. Daraus würden sich bei dem stets wellenförmigen Charakter der Reaktionen die kompliziertesten Interferenzerscheinungen ergeben und die Übereinstimmung der Kurven trüben. Derartige Phasendifferenzen werden ihr Höchstmaß voraussichtlich dann erreichen, wenn einzelne Zonen verschieden beeinflußt werden. So erklärt sich vielleicht die so überaus schlechte Übereinstimmung und Vergleichbarkeit der Kurven bei Spitzenbeleuchtung. Auch ist es denkbar, daß durch derartige Interferenz basalwärts wandernder Wachstumswellen die im Dauerlicht zuweilen auftretende negative Basiskrümmung verursacht wird. (Vgl. dazu auch Zollikofer 25.)

Diese Erwägungen sind natürlich rein hypothetisch und einer experimentellen Prüfung nur schwer zugänglich.

IV. Zusammenfassung und Schlußfolgerung.

1. Es wurde unter den Bedingungen der Serien I, II, IV, VI mehr oder weniger weitgehende Übereinstimmung des Krümmungsverlaufes mit der Wachstumsreaktion gefunden und zwar sowohl im positiven, als auch im negativen Teil der Bewegung, derart, daß einer Zunahme der Krümmung Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit entspricht und umgekehrt.
2. Diese Übereinstimmung wird durch eine Reihe von Faktoren beeinträchtigt, die unter den Bedingungen der Serien III, V, VII und VIII besonders zur Geltung kommen. Daraus ließe sich über ihre Natur folgendes vermuten:
 - a) Dauerlicht bewirkt Adaptation und ermöglicht schwer zu übersehende Superponierung mehrerer Reaktionen. (Ser. III und V.)
 - b) Bei der zweiseitigen Beleuchtung im Wachstumsversuch wirkt mehr Energie auf die Flanke des Keimlings ein als bei einseitiger im Krümmungsversuch. (Ser. III und V.)
 - c) Der wellenförmige Verlauf der Wachstumsreaktion führt bei Phasendifferenz verschiedener Zonen zu Interferenzerscheinungen. Damit wird besonders im Dauerlicht und bei Spitzenbeleuchtung zu rechnen sein. (Ser. III, V, VII, VIII.)

Aus a—c folgt die ungünstige Wirkung des Dauerlichts auf die Richtigkeit der Analyse, die sich aber durch Spitzenverdunklung (Ser. IV) weitgehend beseitigen läßt.

- d) Bei großen Ablenkungswinkeln und langer Versuchsdauer wirkt geotropische Aufrichtung der Lichtkrümmung entgegen.
3. Der Ort der Krümmung wird durch die Lage der beiden Hauptwachstumszonen bestimmt: normalerweise reagiert die obere, ~ 10 mm unter der Spitze gelegene Region, wenn dies aber künstlich verhindert wird, kommt die basale Zone zur Wirkung.
4. Bei Übereinstimmung der Kurven kann der Ort der Krümmung aus Wachstumsreaktion und Krümmungsverlauf berechnet werden. Die Genauigkeit des Resultats nimmt unter den Bedingungen zu, die den Einfluß der unter 2 genannten Faktoren herabsetzen.
5. Auch Verdunkelung nach Vorbelichtung hat Wachstums- und Krümmungsreaktion zur Folge.
6. Diese Ergebnisse sprechen für die Blaauwsche Theorie. Die Annahme Sierps, daß die ersten Phasen der Lichtwachstumsreaktion keinen Einfluss auf den Krümmungsverlauf haben, kann ich nicht bestätigen.

V. Phototropismus und Permeabilität.

Zum Schluß will ich noch über einige fremde und eigene Beobachtungen berichten, die mich zu einer neuen Anschauungsweise über die Wirkung des Lichts auf phototropisch empfindliche Organe führten.

Daß wir es bei Lichtkrümmungsreaktionen mit physikalisch-chemischen Vorgängen zu tun haben, hat Blaauw schon in seiner ersten Arbeit wahrscheinlich gemacht. (2.) Worin sich aber diese Lichtwirkung primär äußert, ließ er noch offen. Nun scheinen sich mir folgende Beobachtungen zu einer Kette zusammenzuschließen:

1. Boysen-Jensen, Páal und Stark haben es wahrscheinlich gemacht, daß die Reizleitung in Gramineenkeimlingen durch Diffusion von Reizstoffen erfolgt, die von der Koleoptilenspitze nach abwärts strömen. (6, 10, 16).

2. Starks Versuche lassen vermuten, daß diese Reizstoffe hemmenden Charakter besitzen.
3. Lepeschkin (9.) und Tröndle (17.) fanden, daß Licht die Permeabilität der lebenden Zelle beeinflusst. Und zwar ändert sich dieser Effekt rhythmisch mit wachsender Lichtmenge und Zeit.

Diese Befunde wurden an der Koleoptile von *Avena* überprüft.

Zur Bestimmung der Permeabilität wurde die verbesserte Methode angewendet, die zuerst Fitting und dann Tröndle (in seiner letzten Arbeit 24) angibt. Als Plasmolytikum diente NaNO_3 , das Konzentrationsintervall zwischen den einzelnen Lösungen betrug $\frac{1}{20}$ Mol. — Die Koleoptilen wurden vom Primärblatt abgezogen, durch einen Längsschnitt in zwei Streifen zerlegt und von diesen Streifen mit der Schere kleine Stücke abgeschnitten und in die Lösungen verteilt.

Es wurde nun die plasmolytische Grenzkonzentration nach 3 und 10 Minuten langen Einwirkungen der Lösungen ermittelt. Die Differenz ergab die aufgenommene Salzmenge und bildete das Maß für die Permeabilität. — Alle diese Operationen wurden bei rotem Licht ausgeführt, zur Mikroskopischen Beobachtung diente schwaches gelbes Licht.

In Tabelle IX findet man die Werte zusammengestellt, die auf diese Weise aus je 8 Einzelversuchen erhalten worden waren.

Tabelle IX. Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Koleoptile *Avena sativa* für NaNO_3 . — Lichtmenge 50 000 MKS.

In der Lösung:	Dunkelwert		30' n. „Licht an“		60' n. „Licht an“	
	3'	10'	3'	10'	3'	10'
Plasmolytische Grenz- konzentrationen	1. 0,20	0,25		0,30		0,20
	2. 0,20	0,30		0,35		0,25
	3. 0,20	0,30		0,35		0,25
	4. 0,20	0,30		0,35		0,25
	5. 0,25	0,30		0,35		0,25
	6. 0,30	0,35		0,35		0,30
	7. 0,30	0,35		0,35		0,30
	8. 0,30	0,40		0,35		0,30
Mittelwert	0,24	0,32	0,24	0,34	0,24	0,26
Aufgenommen (Mol.)		0,08		0,10		0,02
Änderung in % . .				+ 25%		— 75%

Bei Dunkelpflanzen hatte ich die plasmolytische Grenzkonzentration nach 3 Minuten langer Einwirkung bei 0,24 Mol., nach 10 Minuten bei 0,32 Mol. gefunden (Mittelwert aus 8 Versuchen). Daraus ergab sich als Maß für die Permeabilität eine Salzaufnahme von 0,08 Mol.

Im nächsten Versuch waren die intakten Koleoptilen mit 50000 MKS. belichtet worden und darauf in gleicher Weise auf ihre Permeabilität hin untersucht. — 30 Minuten nach Beginn der Belichtung (die Gewebestreifen waren dementsprechend nach 20 Minuten in die Lösungen eingebracht worden) fand ich die plasmolytische Grenzkonzentration nach 10 Minuten langer Einwirkung der Lösungen im Durchschnitt bei 0,34 Mol., daraus folgt eine Salzaufnahme von 0,10 Mol., und daraus wieder ein Anstieg der Permeabilität um 25% gegen den Dunkelwert.

Noch deutlicher zeigt sich die Wirkung des Lichtes, wenn wir die Bestimmung 60 Minuten nach Einsetzen der Belichtung ausführen. Wir finden dann die plasmolytische Grenzkonzentration nach 10 Minuten langem Aufenthalt in den Lösungen durchschnittlich schon bei 0,26 Mol. Es wurden also nur 0,02 Mol. aufgenommen. Die Permeabilität ist jetzt um 75% geringer als bei einer Dunkelpflanze.

So finden wir die Tröndleschen Befunde auch an *Avena* bestätigt.

Schon dieser grobe Überblick zeigt eine gewisse Analogie der Wirkung des Lichtes auf Wachstum und Permeabilität: Die Wachstumsgeschwindigkeit hat etwa dann ihren niedrigsten Wert, wenn die Permeabilität am größten ist. Andererseits entspricht dem Maximum der Wachstumskurve zeitlich eine starke Abnahme der Permeabilität.

Daraus scheint mir hervorzugehen, daß der Prozeß der Lichtkrümmung aus folgenden Phasen besteht:

- a) Vergrößerung der Permeabilität der Lichtseite.
- b) Erleichtertes Herabströmen der Hemmstoffe¹ zu den Hauptwachstumszonen auf der Lichtseite.
- c) Stärkere Hemmung des Wachstums an der Lichtseite.
- d) Lichtkrümmung.

¹) Deren Bildung das Licht wahrscheinlich begünstigt.

4. Ich versuchte nun festzustellen, ob die Hemmstoffe *a priori* vorhanden sind, oder ob das Licht die doppelte Wirkung der Erzeugung dieser Stoffe und der Permeabilitätsänderung ausübt.

Dazu diente folgender Versuch: Avenakeimlingen wurden nach der Starkschen Methode die Koleoptilspitzen etwa 5 mm weit abgenommen¹ und dunkel aufbewahrt. Darauf erfolgte einseitige Belichtung der Stümpfe mit 200 MKS. — Die im Dunkeln gebliebenen Spitzen wurden nun bei rotem Licht auf einen Teil der belichteten Stümpfe wieder aufgesetzt und dabei für guten Kontakt gesorgt. Nach dieser Operation kamen die



Abb. 6. 1—3 mit aufgesetzter Spitze gekrümmt, darunter 3 basal, 4 ohne Spitze ungekrümmt, 5 intakt als Kontrollpflanze.

Keimlinge für 4 Stunden in den Dunkelschrank. Während dieser Zeit konnte ich folgende Reaktion beobachten:

Von 32 Keimlingen mit aufgesetzter Spitze hatten sich 21, also ca. 66 %, in der Lichtrichtung gekrümmt, die spitzenlosen dagegen waren gerade geblieben, obwohl sie den gleichen Bedingungen ausgesetzt worden waren. Die Krümmung erfolgte dabei oft basal, wohl infolge Schädigung der oberen Wachstumszone durch den Schnitt² (Abb. 6). Lichtwirkung auf die die Reaktion auslösende Spitze kam bei dieser Methode nicht

¹) Bei rotem Licht.

²) Die letzte Tröndlesche Arbeit läßt vermuten, daß der Schnitt auch die Permeabilität des Stumpfes, allerdings symmetrisch, herabsetzt; dadurch wird das Herabströmen der Hemmstoffe erschwert und die Reaktion verzögert.

in Frage. Daraus schloß ich, daß die Hemmstoffe schon a priori vorhanden sind. (Vgl. aber S. 539, Anm. 1.)

5. Eine Hauptschwierigkeit für meine Auffassung vom Tropismus lag in der bekanntlich sehr geringen Diffusionsgeschwindigkeit gelöster Stoffe. Und eine solche regulierte Diffusion der Hemmstoffe setzte ich ja voraus. Da gelang mir folgende Beobachtung: in der intakten, geotropisch nicht gereizten Koleoptile zeigen fast alle Zellen so starke Plasmaströmung, daß zuweilen sogar die Statolithenstärke mitgerissen wird. Als maximale Geschwindigkeit maß ich an mitgeführten Stärkekörnern $2\ \mu$ pro Sekunde.

Diese Plasmabewegung trägt den Charakter einer rhythmisch pulsierenden Rotation und läßt sich so lange beobachten, bis Schädigung des Keimlings durch Wassermangel eintritt.

Ein Wort zur Methodik dieses Versuchs: Keimlinge mit vom Primärblatt noch nicht erfüllter Koleoptilspitze eignen sich ihrer Durchsichtigkeit wegen naturgemäß am besten zur Beobachtung. — Man nimmt ein solches Exemplar vorsichtig aus der Erde und klebt es, ohne seine vertikale Lage zu verändern, mit seinem Korn auf einem Objektträger durch Kakaobutter fest. So kommt es auf den Tisch eines horizontal umgelegten Mikroskops. —

Der durchsichtige Spitzenteil wird mit Kondensor (als Lichtquelle dient am besten eine starke Mikroskopierlampe mit vorgeschalteter CuCl_2 Küvette) scharf beleuchtet und kann nun selbst mit starken Trockensystemen beobachtet werden. — Als Optik dient am besten ein Objektiv mit Korrekationsfassung (z. B. Zeiß E) in Verbindung mit einem Kompensationsokular. So erzielt man selbst bei 975facher Vergrößerung noch scharfe Abbildung. — Dabei wird selbstverständlich auf die obersten Zellschichten eingestellt.

Diese Plasmabewegung kann begreiflicherwise dadurch sehr fördernd in den Diffusionsprozeß eingreifen, daß sie rein mechanisch den Transport der Hemmstoffe besorgt oder doch wenigstens durch stetes Durchmischen des Zellinhaltes sehr beschleunigt¹.

¹) Solange man die Natur der Hemmstoffe noch nicht näher kennt, dürfte es schwer sein, ihre Wanderungsgeschwindigkeit zu bestimmen. Dagegen wäre es möglich, mit der Methode, die Tröndle bei Wundreiz anwendet (24, S. 368f.), festzustellen, wie schnell die Permeabilität verändert wird und ferner, ob und wie weit sich diese Änderung bei partieller Belichtung ausbreitet.

6. Nach meiner Auffassung kommt der Koleoptilspitze eine andere Rolle zu, als bisher angenommen wurde:

Sie ist nicht Perzeptionsorgan, sondern Produktionsort für die Hemmstoffe¹.

So erklärt sich das Ausbleiben der Krümmung bei dekapitierten Keimlingen, das so lange andauert, bis diese Zone physiologisch regeneriert ist², ein Vorgang, den schon Rotherth beobachtet hat (11, S. 50, 200ff.). — Wenn Versuchspflanzen mit von der Lichtwirkung ausgeschlossener Spitze sich im Endeffekt weniger stark krümmen, so liegt das wahrscheinlich daran, daß gleichzeitig die obere Wachstumszone an der Reaktion verhindert wird (durch die Hülle oder den Schnitt) und nicht etwa nur an der Ausschaltung des »Perzeptionsorgans«. — Es scheint aber natürlich keineswegs ausgeschlossen, daß die Permeabilität der einzelnen Zonen in verschiedenem Grade durch das Licht beeinflussbar ist, obgleich wir bei allseitiger Beleuchtung der »unempfindlichen« Basis weder Verzögerung der Geschwindigkeit, noch Herabsetzung der Intensität der Reaktion finden konnten. (Tab. IV!)

7. Daß die phototropische Reaktion aus den beiden Phasen: primäre Lichtwirkung auf die Plasmahaut, sekundäre Wachstumsänderung — besteht, macht auch der von mir beobachtete Einfluß der Temperatur auf die Krümmungskurve wahrscheinlich: in Tab. X (graphisch) sehen wir zwei Krümmungskurven übereinandergezeichnet, die gestrichelte Linie gibt den Reaktionsverlauf bei 21,3° C wieder, die ausgezogene bei 18,6° C. (Tab. II K.) Außer der Temperaturdifferenz von 2,7° C bestand kein Unterschied in der Versuchsanordnung.

Aus dieser Darstellung geht nun hervor, daß die Temperatur hauptsächlich die Intensität der Reaktion beeinflusst, weniger ihren zeitlichen Verlauf. Beide Maxima treten z. B. gleichzeitig nach 40 Minuten auf, das bei 21,3° C liegt aber um 25% höher. — Das Minimum der gestrichelten Kurve finden wir allerdings ein Beobachtungsintervall früher. Seine Tiefe,

¹) Vgl. S. 539, Anm. 1.

²) Vielleicht ist diese Erscheinung auch so zu erklären, daß die Hemmstoffe so lange nicht herabströmen können, wie der Wundreiz die Permeabilität des Stumpfes herabsetzt. Nach Aufhören seiner Wirkung träte dann die Reaktion ein.

— es liegt etwas unter der Null-Linie — entspricht aber, wie leicht einzusehen ist, in diesem Fall genau dem des andern. Ein stärkeres Negativwerden der Krümmung, das den Umfang der Nutationsbreite (in der Durchschnittskurve also $\pm 5 \mu$ pro Minute) überschritte, würde ja Charakteränderung der Reaktion bedeuten. Eine solche ist hier offenbar nicht eingetreten¹.

Das geschilderte Verhalten läßt sich so deuten:

Der primäre Lichteffekt ist ein rein photochemischer und es ist bekannt, daß derartige Prozesse in hohem Maße von der Temperatur unabhängig verlaufen.

Der sekundär davon betroffene Faktor ist das Wachstum

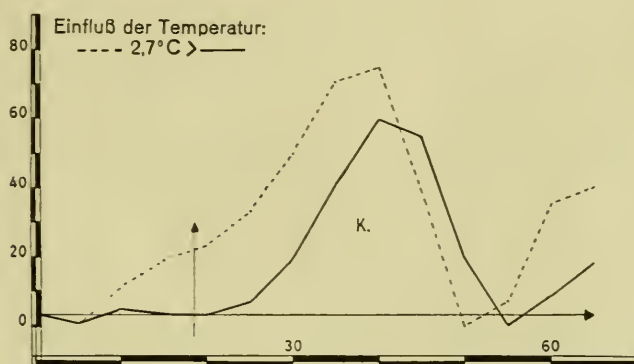


Tabelle X, graphisch.

und dieses ist als Stoffwechselvorgang durch Temperatursteigerung im Sinne einer Optimumkurve beeinflussbar.

Die Beobachtungen von M. S. de Vries (19.), daß auch die Reaktionszeit dem van t'Hoff'schen Gesetz folgt, entspricht ihrer Versuchsanordnung: sie mißt die zur Erreichung einer bestimmten Krümmung notwendige Zeitdauer, und diese hängt natürlich von der Temperatur ab. Denn der Endeffekt der Reaktion ist ja durch die Wachstumsgeschwindigkeit bestimmt, also durch den sekundären Faktor. — Meine Beobachtung dagegen bezieht sich darauf, daß der Phasencharakter des Vor-

¹) Daß größere Temperatursprünge auch den Charakter der Reaktion geringfügig beeinflussen, zeigt Tabelle XI.

Tabelle X. 50 000 MKS.
Durchschnittskeimlingslänge: 25,8 mm, Durchschnitts-
temperatur: 21,3° C.
K.

Nr.	5	10	15	20	25	30	35
				↑			
90	10—	6—	10—	3—	11+	14+	32+
88	3—	27+	41+	31+	38+	64+	79+
86	7—	4—	34+	58+	49+	55+	72+
87	21—	21—	9+	12+	10+	20+	33+
85	14+	17+	11+	21+	21+	14+	41+
84	20+	35+	48+	52+	62+	73+	83+
83	5—	2—	0	7+	11+	20+	30+
82	20—	15—	30—	25—	20—	6+	35+
81	16+	40+	34+	45+	80+	105+	145+
79	16+	43+	43+	35+	70+	132+	165+
$1/10 \Sigma$	0	+11,4	+18,0	+23,3	+33,2	+50,3	+71,5
	↓						
Nr.	40	45	50	55	60	65	
90	60+	55+	7+	4+	32+	35+	
88	75+	45+	10—	0	54+	34+	
86	61+	6—	85—	60—	17+	58+	
87	44+	20—	14—	8—	10+	23+	
85	78+	58+	14+	14—	18+	44+	
84	94+	105+	65+	47+	35+	49+	
83	52+	54+	48+	28+	17+	27+	
82	58+	35+	4—	20—	7—	6+	
81	165+	115+	45+	50+	80+	70+	
79	61+	60—	65—	48+	108+	55+	
$1/10 \Sigma$	+74,8	+38,1	+0,1	+7,5	+36,4	+40,1	

Tabelle XI. Einfluß der Temperatur auf die Lage der
Kardinalpunkte.

T = Temperatur in ° C. + = Maximum. — = Minimum.

T.	+	—		T.	—	+	
16,5	50′	65′	Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung	16,5	40′	60′	Minuten nach Einsetzen der Lichtwirkung
17,0	45′	65′		16,5	40′	70′	
17,0	45′	60′		17,5	40′	65′	
17,5	45′	55′		17,5	40′	60′	
18,0	40′	60′		18,0	35′	65′	
18,0	45′	55′		18,5	40′	65′	
18,5	40′	50′		18,5	40′	50′	
19,5	40′	55′		19,0	35′	55′	
19,5	45′	60′		21,6	35′	50′	
20,0	45′	60′		22,6	30′	55′	
20,2	45′	60′		Wachstum			
21,0	50′	65′					
22,2	35′	50′					
22,5	40′	55′					
22,6	40′	55′					

Krümmung

ganges, der allein durch die primäre Lichtwirkung bestimmt wird, von der Temperatur relativ unabhängig ist.

8. Endlich will ich noch mit einigen Worten auf den ausgesprochen wellenförmigen Verlauf aller beschriebener Reaktionen eingehen.

Sierp (15, S. 137) beobachtet diese Rhythmik nur bei Wachstumsvorgängen und schreibt sie einer doppelten Wirkung des Lichtes zu, von denen (15, S. 162) nur die eine für die Lichtkrümmung in Betracht kommen soll. — (Daß auch der Krümmungsvorgang wellenförmig verläuft, hat er allerdings nicht beachtet.)

Schon Blaauw (2, S. 110ff.) weist darauf hin, daß wir in der Photochemie ähnlichen rhythmischen Reaktionsformen begegnen. Die Solarisationsvorgänge der photographischen Platte z. B. können in diesem Sinne recht gut mit den Lichtreaktionen der Pflanze verglichen werden. So, wie die Krümmung des Avenakeimlings bei geringen Lichtmengen positiv, bei stärkeren aber negativ ausfällt, um bei noch weiterer Energiesteigerung wieder positiv zu werden, so sehen wir auch, wie auf der photographischen Platte »normale« Lichtmengen von 10 MKS. ein Negativ hervorrufen, während »Überlichtung« ein Positiv zur Folge hat, das bei stärkster Lichtwirkung wieder in ein Negativ übergehen kann.

Diese, Solarisation genannte Erscheinung fand erst in den letzten Jahren eine Erklärung: das normale Negativ kommt dadurch zustande, daß Silberbromid an den belichteten Stellen zu Subbromid reduziert wird. — Bei diesem Prozeß entsteht natürlich freies Brom. Setzt man nun die Belichtung noch weiter fort, so tritt das jetzt in zu großer Menge vorhandene Halogen wieder in Reaktion mit dem Subbromid und oxydiert es zum Bromid. So entsteht das positive Bild. — Bei noch längerer Einwirkungsdauer des Lichts wird endlich auch das sekundär entstandene Silberbromid reduziert, wir bekommen daher wieder ein Negativ.

Ich habe vor, in weiteren Arbeiten den photochemischen Charakter der Lichtwachstumsreaktionen zu untersuchen und

vor allem den Solarisationsverlauf der Permeabilitätsänderungen zu verfolgen.

Außerdem werde ich auch andere Reizvorgänge daraufhin studieren, ob der primäre Effekt der einwirkenden Energie eine Permeabilitätsveränderung ist, die dann den Bewegungsvorgang lenkt.

Am Ende der Arbeit möchte ich Herrn Prof. Dr. O. Renner für das große Interesse und die Anregungen danken, durch die er meine Untersuchungen gefördert hat, und ebenso auch für die großzügige Anschaffung der technischen Hilfsmittel.

Für das bereitwillige Entgegenkommen, das mir den Bau meines Auxanometers in den Werkstätten des physikalischen Instituts ermöglichte, bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. M. Wien zu großem Dank verpflichtet, für die freundliche Beratung in optischen und physikalisch-chemischen Fragen den wissenschaftlichen Mitarbeitern der Zeiß-Werke Herrn Dr. Köhler und Dr. M. Herschkowitsch.

Botanisches Institut der Universität Jena.
Februar 1922.

Literaturverzeichnis.

I. Experimentelle Arbeiten.

1. Arisz, H. W., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1915. **12**. Livr. 1.
2. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Ebenda. 1909. **5**.
3. —, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**.
4. —, Licht und Wachstum II. Ebenda. 1915. **7**.
5. —, Licht und Wachstum III. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool. 1918. **15**.
6. Boysen-Jensen, P., Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**.
7. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5**.
8. Guttentberg, H. v., Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**.
9. Lepeschkin, W. W., Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beih. bot. Centralbl. 1909. **24**. (I.)
10. Pál, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1919. **58**.

11. Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 1896. **7**.
12. Sierp, H., Über Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen. Biol. Centralbl. 1918. **38**.
13. —, Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10**.
14. —, Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegungen der Koleoptile von *Avena sativa*. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**.
15. —, Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen usw. Zeitschr. f. Bot. 1921. **13**.
16. Stark, P., Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60**.
17. Tröndle, A., Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Ebenda. 1910. **48**.
18. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7**.
19. Vries, M. S. de, Einfluß der Temperatur auf den Phototropismus. (Rec. trav. bot. Néerlandais. 1914. **11**.
20. Zollikofer, C., Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1920. **23**, 4.

II. Theoretische Arbeiten.

21. Bremekamp, C. E. B., Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1918. **15**.
22. Sande-Bakhuyzen, H. L. v. d., Photo-growth reaktion and disposition to light in *Avena sativa*. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1919. **22**, 1.

III. Nach Abschluß der Untersuchungen erschienene Arbeiten.

23. Blaauw, A. H., and Tollenaar, D., Light- and dark-adaptation of a plant-cell. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceedings. 1921. **24**, 1—3.
24. Tröndle, A., Über den Einfluß von Verwundungen auf die Permeabilität. Beih. bot. Centralbl. Abt. II. 1921. **38**, 3.
25. Zollikofer, C., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1921. **18**, 3.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Brauner Leo

Artikel/Article: [Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. 497-547](#)