Über negativen Phototropismus bei Avena sativa.

Von

Orton Loring Clark.

Mit Tafel VIII und 7 Textfiguren.

Oltmanns (1892) hat schon vor 20 Jahren gefunden, daß Volvox und Phycomyces bei einseitiger Beleuchtung sich je nach der Lichtintensität sehr verschieden benehmen können; bald reagieren sie positiv, bald negativ, bald bleiben sie indifferent. Die Sporangienträger von Phycomyces krümmen sich bei schwacher Beleuchtung dem Licht zu, bei stärkerer bleiben sie gerade und bei sehr hoher Intensität schließlich ergeben sie negative Krümmungen. — Schon früher hatte Strasburger ähnliche Verhältnisse bei seinen Versuchen mit Schwärmsporen beobachtet.

Neuerdings hat Blaauw (1909), nachdem er und Fröschel (1908) die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die positive phototropische Krümmung von Avena und Phycomyces entdeckt hatten, die Versuche von Oltmanns mit Phycomyces wiederholt. Seine Resultate bestätigen vollständig die Erfahrungen Oltmanns und zeigen weiter, daß die Reaktionsweise nicht von der Lichtintensität, sondern von der Lichtmenge abhängt. Nach einseitiger Einwirkung von 800—1500 MKS macht sich eine negative Tendenz geltend, die sich lediglich in einer Verlängerung der Reaktionszeit der noch positiven Krümmung äußert; bei 100000—200000 MKS tritt Indifferenz ein, und endlich von 2000000 MKS ab zeigt sich ausgesprochene negative Krümmung, die am kräftigsten bei 4—12 Millionen MKS ist.

Bei Avena hat Blaauw ähnliches gefunden: Stärkste positive Krümmungen mit kürzester Reaktionszeit erfolgen bis zu einer Lichtmenge von 400 MKS; dann nimmt die Reaktionszeit zu und die Stärke der Krümmung ab. Bei 40000 MKS ist

die Reaktionszeit fast verdoppelt. Bei 2 400 000 bis 24 000 000 MKS ist Indifferenz erreicht und bei 240 Millionen tritt sehr verspätet positive Krümmung ein.

Auch bei einem dritten Objekt, den Keimwurzeln von Sinapis alba sind entsprechende Verhältnisse durch Linsbauer und Vouk (1909; vergl. auch Vouk, 1912) aufgefunden worden.

Kehren wir nochmals zu den Versuchen von Oltmanns mit Phycomyces zurück (Oltmanns, 1897), so ist noch über ein zweites Resultat zu berichten. Sporangienträger, die am ersten Versuchstage 10 Stunden lang, beleuchtet und darauf 15 Stunden verdunkelt waren, zeigten am nächsten Tag folgende interessante Erscheinung: bei einseitiger Beleuchtung mit einer Lichtintensität, die am Tag zuvor stets negative Krümmungen ergeben hatte, machten die Fruchtträger jetzt zwar anfangs auch noch negative Krümmungen; bald aber wurden diese ausgeglichen und machten positiven Bewegungen Platz, die nun mit viel größerer Energie ausgeführt wurden, d. h. zu schärferen und länger dauernden Krümmungen führten, als tags zuvor. Daß »diese letzteren durch die vorausgehende intensive Beleuchtung bedingt waren, daß infolge gesteigerter Lichtstimmung die Bewegungen energischer ausfielen, ist klar« sagt Oltmanns.

An diese Erfahrungen Oltmanns hat Pringsheim angeknüpft. Sein Hauptziel war die Aufklärung dieser Stimmungsänderung. Nachdem er 1907 durch Untersuchung der Reaktionszeiten bei verschiedenen Lichtintensitäten die Frage bearbeitet hatte, suchte er mit besserem Erfolg 1909 dem Problem durch Studium von Präsentationszeiten beizukommen. Inzwischen waren die Arbeiten von Fröschel und Blaauw erschienen, von denen schon die Rede war. — Auf die Resultate Pringsheims soll hier nicht eingegangen werden. Dazu wird sich später Gelegenheit finden; denn die ganzen Untersuchungen, über die hier berichtet werden soll, schließen sich eng an Pringsheims Studien an. Eine Durchsicht der zweiten, wichtigsten Arbeit Pringsheims hatte nämlich ergeben, daß weder die Tatsachen, über die er berichtet, noch die Theorie, die er aus ihnen ableitet, lückenfrei sind. Deshalb erschien eine ausführliche Nachuntersuchung zweckmäßig.

Ausführung der Versuche.

Die Versuche wurden ausschließlich mit den Keimsprossen von Avena sativa ausgeführt. Die Erfahrungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß diese Pflanze wegen ihrer hohen Sensibilität für Licht und ihrer geringen Empfindlichkeit für die sog. Laboratoriumsluft zu phototropischen Versuchen außerordentlich geeignet ist. Auch war die Wahl dieser Pflanze schon deshalb geboten, weil Pringsheim fast ausschließlich mit ihr experimentiert hat. Endlich zeigten mir auch eigene Untersuchungen, daß z. B. Phycomyces, Lepidium, Panicum, Hordeum und die Wurzeln von Sinapis sehr viel weniger geeignet sind.

Die Kultur der Avenakeimlinge war die übliche. Die Früchte wurden über Nacht in Wasser eingeweicht und am nächsten Morgen (ohne Entfernung der Spelzen) in Sägespäne eingebracht. Aus diesen wurden dann zwei Tage später auserlesene Exemplare jeweils zu 5—12 in kleine viereckige Glaskästen (ca. 6×6×8 cm), die mit feingesiebter Gartenerde gefüllt waren, sorgfältig eingepflanzt. All das wie auch die weitere Kultur erfolgte in einem dunklen Raum von annähernd konstanter Temperatur (18—21°). Vor etwaigen Lichteinflüssen waren die Versuchspflanzen noch dadurch geschützt, daß sie in einem mit zweifacher Türe versehenen Dunkelschrank gehalten wurden. In diesen kamen sie auch nach phototropischer Reizung zurück.

Die phototropische Reizung erfolgte durch elektrisches Glühlicht (Metallfadenlampe Wotan) von 5, 16, 50 und 100 Kerzen. Eine Prüfung der auf den Lampen angegebenen Lichtstärke wurde nicht vorgenommen, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß mit den mir zur Verfügung stehenden photometrischen Mitteln eine wirklich exakte Bestimmung derselben doch nicht möglich war. Ebensowenig wurde untersucht, wie stark die Abnahme der Leuchtkraft der einzelnen Lampen im Laufe der Versuche war. Demnach machen alle meine Angaben über Lichtintensitäten (und dann auch Lichtmengen) keinen Anspruch auf große Genauigkeit. Ein Blick auf die Gesetzmäßigkeiten meiner Resultate zeigt aber, daß die approximativen Angaben genügen.

Nachdem die Pflanzen im Dunkelschrank die gewünschte

Länge erreicht hatten (1—3 cm; in manchen Versuchen auch etwas mehr) wurden sie bei ausschließlicher Verwendung von rotem Licht[1] in einer bestimmten Entfernung von der Wotanlampe aufgestellt. Folgende Versuchsreihen wurden ausgeführt:

1. Gewöhnliche phototropische Reizung mit verschiedenen Lichtintensitäten von 0,3 bis zu 2500 MK.

2. Die Keimlinge wurden zuerst bei einer bestimmten Lichtintensität allseitig beleuchtet und dann erst phototropisch gereizt. Die allseitige Beleuchtung erfolgte in der Weise, daß die Pflanzen mit Hilfe des Klinostaten vor der Lampe rotierten. Nach dem Vorgang Pringsheims wurden an einen Pfefferschen Klinostaten mehrere Achsen angeschlossen, deren Umdrehungsdauer im allgemeinen 35" betrug. Auf jeder Achse befand sich ein Glaskasten mit 5—12 Keimlingen. Dabei waren zweierlei Fehlerquellen gegeben: die Keimlinge konnten sich gegenseitig unregelmäßig beschatten und sie waren auf ihrer Bahn nicht immer in der gleichen Entfernung von der Lampe. Doch zeigten alle Kontrollen, daß durch diese Fehler keinerlei phototropische Krümmungen induziert wurden.

3. Die Pflanzen wurden nach der phototropischen Reizung allseitig beleuchtet.

Bei jedem Versuch kamen Kontrollen zur Aufstellung, die in Serie 1 dauernd dunkel gehalten, in Serie 2 nur allseitig beleuchtet, in Serie 3 nur phototropisch gereizt waren. Nach Beendigung der Belichtung kamen die Versuchspflanzen (und auch die Kontrollen, sofern diese überhaupt ans Licht gebracht waren) wieder in den Dunkelschrank. Die Anzucht des Materials und die Ausführung der Versuche erfolgte in ein und demselben Dunkelraum, dessen Temperatur bei den einzelnen Versuchen konstant gehalten wurde und im ganzen sich zwischen 17^0 und 22^0 bewegte. Über alle Versuche wurde eingehend Protokoll geführt. Von jedem Keimling wurde bei jeder Beobachtung eine Skizze entworfen. Von diesen Protokollen sind nur einige mitgeteilt worden. Um die Resultate anschaulich hervortreten zu lassen, wurde zur graphischen Darstellung

[1]) Benutzt wurde eine 16kerzige photographische Lampe mit rotem Glas (Pintschs photographische Lampe). Spektroskopische Untersuchung ergab, daß sie nur rotes Licht durchläßt.

gegriffen. Ein ausgewähltes Beispiel aus jeder Versuchsreihe wurde in der Weise dargestellt, daß auf der Abscisse Lichtmengen in MKS angegeben werden, die einseitig oder allseitig den Pflanzen zugeführt wurden; die Ordinaten geben jeweils den Erfolg eines einzelnen Versuches an. Es bedeuten nämlich die nach oben von der Abscisse errichteten Ordinaten positive Krümmungen, die nach unten gerichteten dagegen negative Krümmungen; eine Punktierung der Abscisse bedeutet, daß weder positive, noch negative Reaktion eingetreten ist, also sog. Indifferenz besteht. Die Höhe der Ordinaten dient als Maß der Reaktion. Nicht etwa in dem Sinn, daß der Grad der Krümmung dadurch angedeutet werden soll. Vielmehr wird der Prozentsatz der überhaupt gekrümmten Keimlinge angegeben. Eine Ordinate von 8 mm Höhe sagt aus, daß sämtliche Versuchspflanzen die betreffende Krümmung ausgeführt haben. Dementsprechend ist eine Ordinate von 4 mm Länge aufgezeichnet, wenn 50% gekrümmt und die anderen 50% gerade geblieben sind. Jede Ordinate gibt das Resultat aus einem Versuch mit meist 8—12, manchmal auch weniger Exemplaren. Die meisten Versuche wurden aber mehrmals ausgeführt. Im Anhang finden sich noch einige Protokolle. Man kann aus ihnen ersehen, daß die Ergebnisse unter gleichen Bedingungen nicht weit voneinander abweichen.

Über die Größe der Krümmungen orientieren die Photographien (Taf. VIII), die von einigen Versuchsergebnissen angefertigt wurden.

I. Erfolg der einseitigen Beleuchtung mit verschiedenen Lichtintensitäten.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Textfig. 1 zusammengestellt. Ein Blick auf diese zeigt, daß mit 10 verschiedenen Lichtintensitäten gearbeitet wurde. Um die Versuche und die Art ihrer graphischen Darstellung deutlich zu machen, erörtern wir zunächst als Beispiel eine Versuchsserie mit der Lichtintensität 16 MK.

Versuch vom 17. Oktober 1913. 14 Glaskästchen mit je 5—8 Keimlingen wurden verschieden lang, von 5″—35′ einseitig beleuchtet und dann sofort in den Dunkelschrank gebracht

Ihr weiteres Verhalten wurde in den nächsten 2 Stunden bei ausschließlicher Beleuchtung durch rotes Licht beobachtet. Die Resultate sind in Tabellenform gebracht:

Expositions-dauer	Lichtmenge	Reaktionszeit in h nach Beginn der Exposition	Erfolg	Erfolg in %
5″	80 MKS	1	alle positiv	100% pos.
10″	160 „	1	„ „	100% „
1′	960 „	1	„ „	100% „
3′	2 880 „	2	7 neg. 1 gerade	80% neg.
5′	4 800 „	2	4 „ 1 „	80% „
7′	6 720 „	2	5 „ 4 „	55% „
8′	7 680 „	2 ½	3 „ 6 „	33% „
9′	8 640 „	2	4 „ 3 „	62% „
10′	9 600 „	2	1 „ 4 „	20% „
15′	14 400 „	2	0 „ 5 „	indiff.
20′	19 200 „	1 ½	3 pos. 2 „	60% pos.
25′	23 500 „	1 ½	6 „ 0 „	100% „
30′	28 800 „	1 ½	5 „ 0 „	100% „
35′	33 600 „	1	5 „ 0 „	100% „

In ähnlicher Weise wurden sowohl mit dieser Lichtintensität wie auch mit anderen eine große Reihe von Versuchen ausgeführt, von denen eine Auswahl in Fig. 1 dargestellt ist.

Überblickt man nun die sämtlichen Kurven dieser Figur, so lassen sich folgende Resultate aus ihr ablesen:

1. Die minimale Lichtmenge, die zu einer positiven phototropischen Reaktion nötig ist, wurde im allgemeinen nicht bestimmt, oder, wo das geschah, doch nicht in die Figur eingezeichnet, weil der Maßstab der Figur das nicht erlaubt. In Übereinstimmung mit Fröschel wurde diese Minimalmenge zu etwa 20 MKS gefunden. — Die in der Figur eingezeichneten Lichtmengen beginnen mit 160 oder mehr MKS und ihr Erfolg ist überall zunächst eine positive Krümmung bei allen Versuchspflanzen (100% positiv).

2. Nach Überschreitung einer Lichtmenge von 500—2500 MKS aber treten negative Krümmungen auf (Taf. VIII, Fig. 1, b). Bei kleinen Lichtintensitäten von 0,3—5,0 MK fangen sie schon etwa nach Einwirkung von 500—900 MKS an, aber bei Intensitäten von 16—2500 MK liegt ihr Beginn überall ungefähr bei 2000 bis 2500 MKS. Wenn also das Reizmengengesetz für die negative Krümmung überhaupt gilt, so machen jedenfalls die kleinen Intensitäten eine Ausnahme.

Phototropische Reizung durch verschiedene Lichtintensitäten.

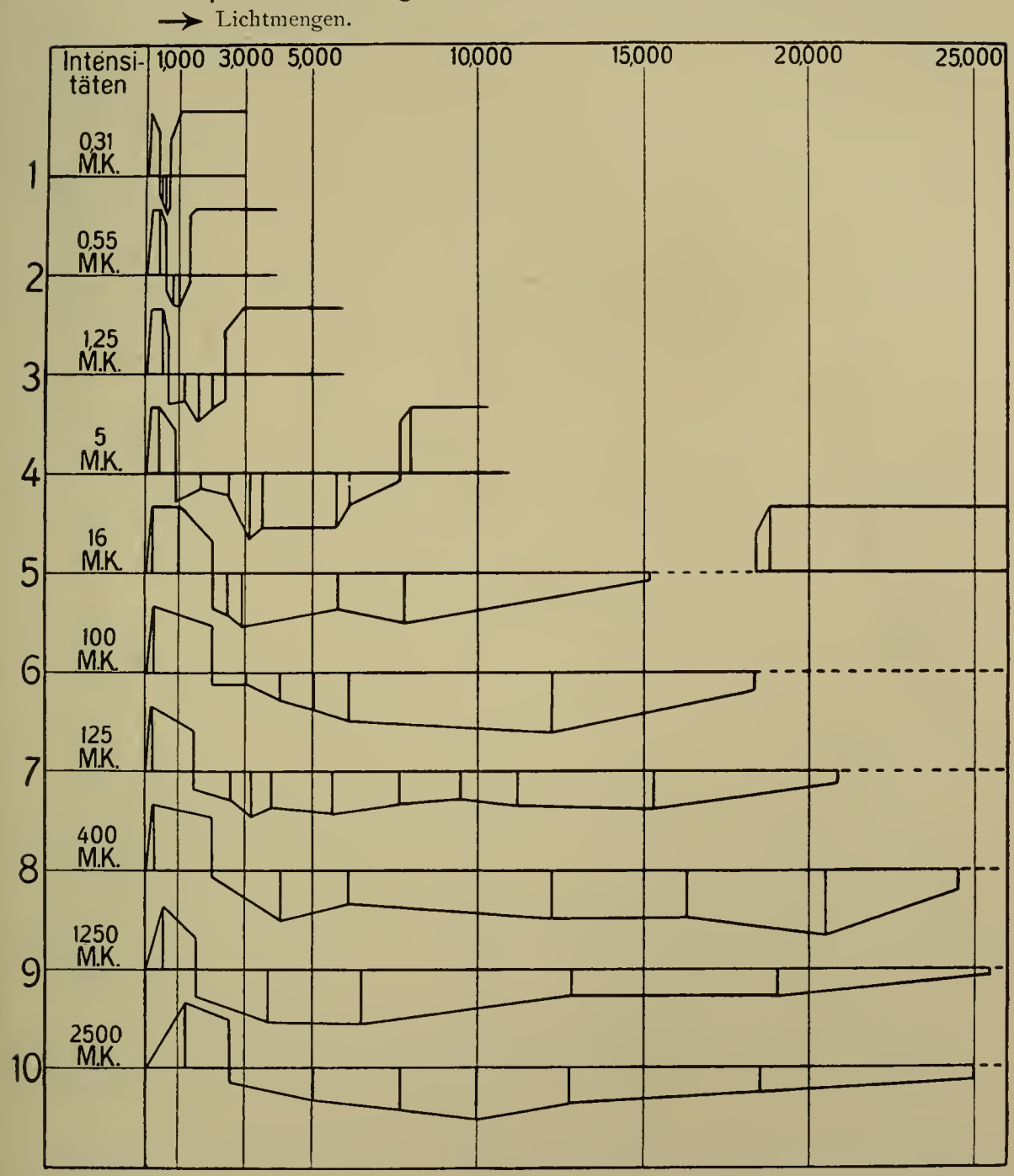

Fig. 1.

3. Der Spielraum von der kleinsten Lichtmenge, die eben negative Krümmung bewirkt, bis zur größten, die sie noch herbeiführt, hängt außerordentlich von der Lichtintensität ab. Bei schwachen Intensitäten ist die negative Reaktion ein rasch vorübergehendes und deshalb leicht zu übersehendes Stadium.

Mit Zunahme der Intensität wird ihr Bereich immer größer. Oberhalb von 400 MK ist aber keine Zunahme mehr zu beobachten: ihr Ende liegt bei 400 wie bei 2500 MK etwa bei 25000 MKS.

4. Nach Überschreitung der Lichtmenge, die negative Reaktion veranlaßt, tritt wieder positive Krümmung (wir nennen sie zweite positive Krümmung) ein. Doch geht ihr bei allen Intensitäten, die 16 MK oder mehr betragen, ein Indifferenzstadium voraus. Auch die Länge dieses Stadiums nimmt mit der Lichtintensität beträchtlich zu; und zwar nicht nur bis zu 400 MK, sondern bis zur höchsten untersuchten Intensität (2500 MK).

5. Die zweite positive Krümmung folgt also in keiner Weise dem Reizmengengesetz. Ihr Eintritt verzögert sich mit wachsender Intensität immer mehr, so daß der Raum der Tafel schon bei 100 MK nicht mehr ausreicht, ihn aufzuzeichnen. Deshalb geben wir diese Werte in Zahlen:

Intensität	0,3	0,55	1,25	5	16	100	125	400	1250	2500
Lichtmenge für 2. pos. Krümmung	700	1300	2300	7500	18000	34000	75000	480000	1500000	4500000

Über die Zeit, in der die positive oder negative Reaktion einzutreten pflegt, gibt die Figur keinen Aufschluß. Deshalb müssen noch einige Bemerkungen hierüber gemacht werden. Die erste positive Krümmung ist in der Regel nach einer Stunde schon sehr deutlich zu sehen. Dagegen vergehen bis zum Eintritt der negativen Reaktion immer 2, selbst $2^1/_2$ Stunden. Vor Eintritt der negativen Krümmung kann der Keimling sich entweder zuerst positiv gekrümmt haben, oder er kann gerade geblieben sein. Der letztere Umstand verbietet es, die negativen Krümmungen als einfache autotropische Gegenreaktionen zu betrachten. — War die anfängliche positive Reaktion stärker, so kommt es nachträglich nur an der äußersten Spitze des Keimlings zu einer negativen Krümmung (Taf. VIII, Fig. 2b) und es entstehen S-förmige Gestalten. — Die zweite positive Krümmung erfolgt nach etwa $1^1/_4$ Stunden, sie beansprucht also erheblich weniger Zeit, als die negative und kaum mehr, als die erste positive.

Vergleich mit den Resultaten Pringsheims. — Pringsheim hat die Resultate seiner Untersuchungen in zwei Tabellen (1909, S. 427—428) zusammengefaßt. Die Tabelle 1 gilt für eine Auerlampe von 45 Kerzen, Tabelle 2 für eine Nernstlampe von 30 Kerzen. Er gibt nur die Induktionszeit an, d. h. die Zeit, während der er phototropisch gereizt hat. Für den Vergleich mit meinen Beobachtungen ist es nötig, aus den Induktionszeiten und den Lichtintensitäten die Lichtmengen zu berechnen. Dann nehmen seine Tabellen folgende Gestalt an:

Tabelle 1. Auerlampe (45 K).

Entfernung	Intensität	Positive Reaktion	Indifferenz	Zweite positive Reaktion
25 cm	720 MK	720—1440 MKS	3600—432000 MKS	648000—864000 MKS
1 m	45 „	225—1350 „	2700— 67500 „	94500—121500 „
2 „	11 „	33— 44 „		660— 26400 „
3 „	5 „	25 „		50— 3600 „

Tabelle 2. Nernstlampe (30 K).

25 cm	480 MK	480—2400 MKS	4800—345600 MKS	432000 MKS
1 m	30 „	30—3600 „	5400— 36000 „	45000 „
3 „	3,3 „	594—5940 „		

Es zeigt sich also, daß Pringsheim ähnlich wie ich eine erste positive Reaktion nach Einwirkung kleiner Lichtmengen und eine zweite positive Reaktion nach sehr großen Lichtmengen gefunden hat; bei Lichtmengen, die zwischen diesen beiden Werten liegen, fand er Indifferenz. Im einzelnen aber bestehen zahlreiche Verschiedenheiten zwischen seinen und meinen Befunden, nämlich:

a) Am auffallendsten erscheint der vollkommene Mangel an negativen Krümmungen bei Pringsheim. Nach dem bisher Mitgeteilten liegt ja zwischen den beiden positiven Krümmungen Pringsheims nur eine Indifferenzzone. Tatsächlich hat aber Pringsheim an anderer Stelle mitgeteilt, daß ihm die negativen Reaktionen nicht entgangen sind. Er schreibt (1909, S. 430): »Schließlich kommt . . . . eine Belichtungszeit, wo . . . . nach einiger Zeit eine Gegenbewegung einsetzt, die bald zu S-förmiger Krümmung führt. Diese schlägt häufig in eine Form um, die man ohne weiteres für eine rein negative Krümmung halten würde, wenn man ihre Entstehung nicht

kennte. Offenbar geht die inzwischen tiefer gerückte primäre positive Krümmung autotropisch schneller zurück, als die später einsetzende negative Spitzenreaktion.«

»Die Natur der letzteren konnte nicht aufgehellt werden. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie eine wirkliche negative Reaktion darstellt. Die Gründe für diese Auffassung sollen im theoretischen Teile dargelegt werden. Daß die Gegenkrümmung nicht rein autotropisch ist, geht daraus hervor, daß sie um so früher bemerkbar wurde, je länger die Belichtung war, während die eigentliche Gegenreaktion erst nach dem Ausklingen der primären Reizung erscheint, so daß also der autotropische Ausgleich um so früher erfolgt, je kürzer die Reizung ist. Außerdem setzt sie an der Spitze ein, während die eigentlichen Ausgleichskrümmungen nur das gestörte Gleichgewicht wiederherstellen und die gekrümmte Zone gerade richten. Ganz besonders spricht aber gegen diese Erklärung, daß die Gegenkrümmungen oft energischer waren, als die Zukrümmung, ja daß selbst dann allerdings schwache, negative Reaktion beobachtet werden konnte, wenn eine positive Krümmung vorher nicht sichtbar ausgeführt worden war. An geotropische Reaktion, die etwa durch die Abweichung von der Vertikalen hervorgerufen worden sein könnte, war somit auch nicht zu denken. Die rein negativen Spitzenkrümmungen traten besonders, aber nicht immer nur dann ein, wenn die Belichtung nicht wesentlich länger gewesen war, als sie zur Verhinderung positiver Krümmung sein mußte.«

Somit besteht also in diesem Punkt zwischen meinen Beobachtungen und denen Pringsheims kein Unterschied; nur in der Bezeichnungsweise differieren wir insofern, als er alles, was hier negativ und indifferent genannt wird, als »indifferent« zusammenfaßt.

b) Pringsheim findet diese »Indifferenz« an eine bestimmte Lichtintensität gebunden. Für die Auerlampe soll (S. 427) ungefähr in einer Entfernung von 200—250 cm von der Lichtquelle, also bei 7—11 MK, für die Nernstlampe bei 150—200 cm, also bei 7—14 MK, die Grenze für das Auftreten der Indifferenz liegen; bei geringeren Intensitäten[1] sollen nur positive

[1]) Die Berechnung der Intensitäten ist bei Pringsheim (S. 427 4 Zeilen oberhalb der Tabelle I) unrichtig! Statt 120 MK bei der Nernstlampe ist 480 MK zu lesen, statt 160 bei der Auerlampe 720.

Krümmungen zu erzielen sein. Demgegenüber muß betont werden, daß bei allen von mir untersuchten Intensitäten negative Krümmungen auftraten; dabei sind unter den in Fig. 1 dargestellten Kurven die vier obersten mit Intensitäten gewonnen, die unter die von Pringsheim angegebene Grenze fallen (0,3—5 MK). Es ist zu vermuten, daß Pringsheim das bei schwachen Intensitäten rasch vorübergehende Stadium der negativen Krümmung übersehen hat.

c) In seiner Tabelle 1 hat Pringsheim bei Entfernungen von 200—300 cm von der Lampe für Expositionszeiten von 1′, 2′ und 3′ Indifferenz angegeben und die später auftretenden positiven Krümmungen als zweite angesprochen. Das ist wohl ein bloßes Versehen, da in Tabelle 2 die in einer Entfernung von 300 cm von der Nernstlampe gefundenen positiven Krümmungen richtig als erste aufgefaßt werden.

II. Phototropische Reizung nach vorausgegangener allseitiger Beleuchtung.

Schon in seiner ersten Arbeit hat Pringsheim die Beobachtung gemacht (S. 282), daß nicht die ganze Lichtmenge, die zur Erzielung der Indifferenz oder der zweiten positiven Reaktion erforderlich ist, einseitig auf die Pflanzen einfallen muß. Vielmehr kann ein Teil davon auch allseitig einwirken. Wichtiger für diese Frage ist aber Pringsheims zweite Arbeit. Sie enthält S. 438 eine experimentelle Untersuchung über den Einfluß einer Vorbeleuchtung unter Rotation auf die Präsentationszeit für positive Krümmung. Pringsheim hat gefunden, daß die Präsentationszeit erst langsam, dann schneller und dann wieder langsam zunimmt, wenn die Vorbeleuchtung verlängert wird. Nach einer Vorbeleuchtung von 20′ konnte keine weitere Veränderung der Präsentationszeit mehr beobachtet werden, diese war vielmehr auch nach 4stündiger Vorbeleuchtung ebenso groß, wie nach einer solchen von 20′. Aus den Tabellen Pringsheims S. 438—439 stelle ich folgende nähere Angaben zusammen:

Lichtintensität	Vorbeleuchtung	0′	1′	2′	3′	5′	10′	15′	20′	4 Stunden
100 cm von abged. Auerlampe = 2,2 MK	Präsentationszeit	9″	25″	115″	150″	6′	7′		7′	
150 cm von Nernstlampe = 11 MK	Präsentationszeit	11″				1′	2′	2′	2′	2′
300 cm von Nernstlampe = 3,3 MK	Präsentationszeit	3″				1′—1,5′	3′	3′—4′	3′—4′	3′—4′

Für die zu lösenden Fragen schien es mir wichtig, nicht nur die Veränderung der Präsentationszeit für die phototropische positive Krümmung durch Vorbeleuchtung zu studieren, sondern die gesamte Reaktionsweise vorbelichteter Pflanzen zu studieren, zumal da Pringsheim anmerkungsweise (S. 438) andeutet, daß auch bei vorbelichteten Pflanzen negative Krümmungen auftreten können.

Die Ergebnisse meiner Versuche mit einer Lichtintensität von 16 MK (sowohl für die Vorbeleuchtung, wie für die phototropische Reizung) sind in Fig. 2 zusammengestellt. Zum Vergleich ist am Schluß dieser Figur nochmals aus Fig. 1 der Erfolg einer solchen Reizung ohne Vorbeleuchtung übernommen. — In der Fig. 2 ist zunächst in der ersten Spalte die Dauer der Vorbeleuchtung unter Rotation sowie die dadurch erzielte Lichtmenge zahlenmäßig angegeben. Graphisch ist dann in derselben Weise wie in Fig. 1 die Reaktion bei den verschiedenen, bei einseitiger Beleuchtung gewonnenen Lichtmengen dargestellt.

Ergebnisse.

1. Eine Vorbeleuchtung von 35″, d. h. bei meiner Versuchsanstellung eine einmalige Rotation vor der Lampe, hat keinen wesentlichen Einfluß auf die phototropische Krümmung. Die Kurve 1 gleicht der Normalkurve (7) sehr: nach einseitigen Expositionen von 800 MKS treten gute positive Krümmungen auf; nach 2800 MKS sind 40% der Keimlinge negativ, und die negative Krümmung erreicht ihren Maximalwert von 75% bei 7000 MKS. Was bei weitergehender Exposition erfolgen würde, ob da auch, wie zu erwarten, eine zweite positive Krümmung sich bemerkbar macht, wurde leider nicht untersucht.

2. Eine Vorbeleuchtung von 1′ 45″ (dreimalige Rotation) ergibt schon eine Kurve, die von der Normalkurve weit abweicht: die ersten positiven Krümmungen sind schwach und machen z. T. schon bei einseitiger Einwirkung von 400 MKS

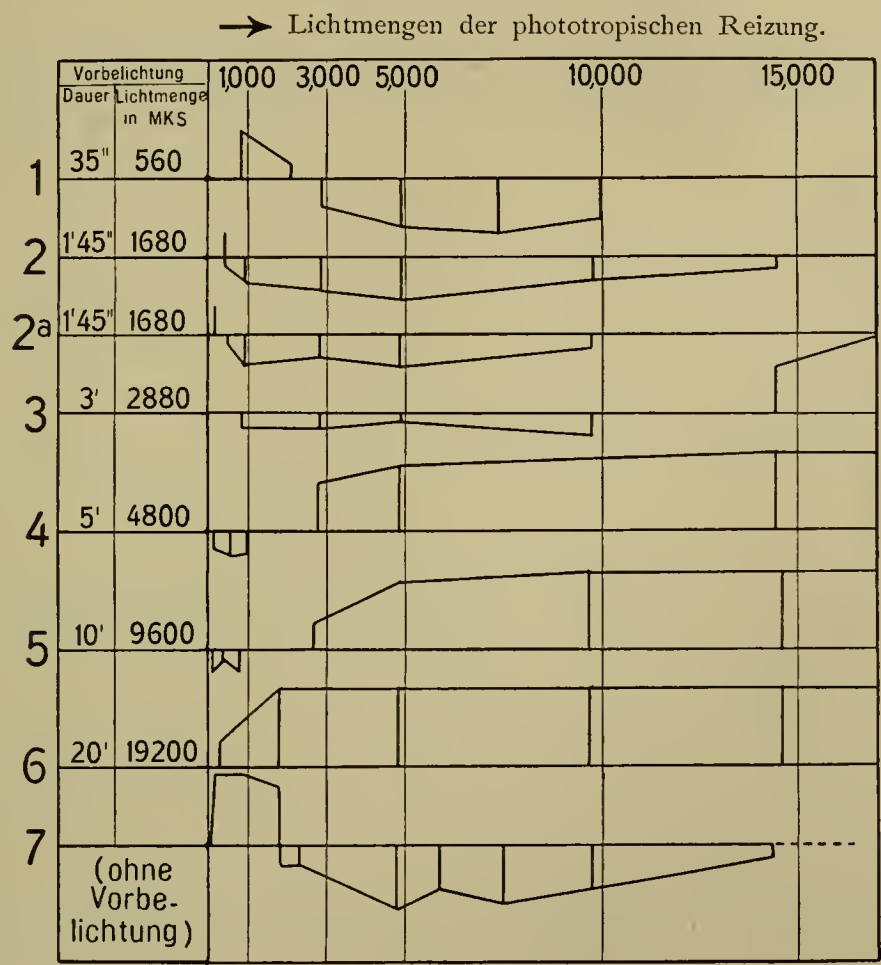

Fig. 2.

späterhin negativen Reaktionen Platz. Bei allen längeren Expositionen bis zu mehr als 14000 MKS treten immer negative Krümmungen auf, die freilich nie über 50% hinausgehen. In einem zweiten, ebenfalls dargestellten Versuche (Kurve 2a) ist das Resultat sehr ähnlich, nur klingen die negativen Krümmungen schon bei rund 10000 MKS aus.

3. Nach Vorbeleuchtung von 3 Minuten ist die erste positive Krümmung nicht mehr gefunden worden. Die Keimlinge bleiben

nach kurzer einseitiger Reizung gerade, um schon bei 800 MKS negativ zu werden und so bis zu etwa 10000 MKS zu bleiben. Nach einer Indifferenzzone beginnt bei 14000 MKS eine ausgeprägte zweite positive Reaktion.

4. Bei noch längerer Vorbeleuchtung (Kurven 4—6) rückt diese zweite positive Reaktion rasch vor; sie tritt nach 5 Minuten Vorbeleuchtung schon nach 2800 MKS ein, also bei einer Lichtmenge, die ohne Vorbeleuchtung den Beginn der negativen Krümmung bezeichnet (vergl. Kurve 7). Bei Vorbeleuchtung von 20′ tritt überhaupt nur noch die zweite positive Reaktion zutage. Die negative, die schon bei 5′ schwach war, ist verschwunden.

Hieraus sind folgende Schlüsse zu ziehen:

1. Die vorbeleuchteten Pflanzen verhalten sich nicht prinzipiell anders als die nichtvorbeleuchteten, insofern, als man auch bei ihnen positive, negative und abermals positive Reaktion findet.

2. Die allseitige Vorbeleuchtung kürzt die Präsentationszeit für die negative wie für die zweite positive Krümmung um so mehr ab, je länger die Vorbeleuchtung dauert. Ob auch eine Abkürzung der Präsentationszeit für die erste positive Krümmung erfolgt, wurde nicht untersucht. Es müßten Expositionen von außerordentlicher Kürze angewendet werden. — Wenn Pringsheim zu dem Resultat kam, daß die Präsentationszeit durch Vorbeleuchtung verlängert werde, so hat er zweifellos an die Präsentationszeit für die zweite positive Krümmung gedacht. Diese nimmt in meinen Versuchen, wenn auch nicht sehr gleichmäßig, so doch sehr stark ab, in dem Maß, als die Vorbelichtung zunimmt. Wie diese Differenz zu erklären ist, kann ich nicht angeben.

III. Theorie der phototropischen Vorgänge nach Pringsheim.

Auf die Beobachtung der Verlängerung der Präsentationszeit durch allseitige Vorbeleuchtung hat Pringsheim eine Theorie aufgebaut, die erklären soll, warum bei gewöhnlicher einseitiger Beleuchtung mit steigender Lichtmenge erst positive, dann negative Krümmung bzw. Indifferenz, und dann wieder positive Krümmung erfolgt. Er stellt sich vor, daß die »Erregung« durch einseitig einwirkendes Licht proportional der

Lichtmenge gesteigert wird, daß aber bald durch Einsetzen der autotropischen Gegenreaktion das weitere Ansteigen der Erregung verlangsamt wird. Stellt man die Zunahme der Erregung graphisch dar, so wird der anfangs gradlinige Verlauf durch die Gegenreaktion bald derartig modifiziert, daß die Gestalt der Kurve 1 resultiert (vergl. die Kopie der Figur aus Pringsheim in Fig. 3). In dem Moment, wo die hemmende Wirkung der Gegenreaktion der Zunahme der Erregung durch Fortdauer der Reizung das Gleichgewicht hält, muß die Erregungskurve horizontal verlaufen.

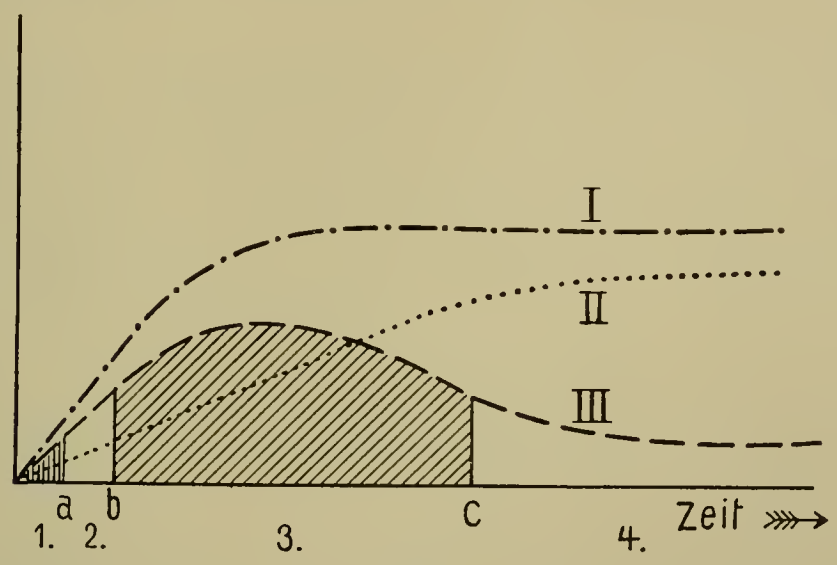

Fig. 3.
Kopie der Fig. 6 aus Pringsheim 1909, S. 459.

Eine zweite Veränderung dieser Kurve wird nun nach Pringsheim durch die Lichtstimmung bewirkt. Diese nimmt mit der Dauer der Beleuchtung sehr allmählich etwa so zu, wie die Kurve 2 in Fig. 3 und erreicht nach einiger Zeit ihren maximalen Wert. Eine Zunahme der Stimmung soll nun die Erregung herabdrücken. Wenn mit der Stimmung die Präsentationszeit steigt, so heißt das ja nichts anderes, als daß die Erregung abnimmt. Kombiniert man nun die beiden Kurven 1 und 2, zieht man 2 von 1 ab, so erhält man den tatsächlichen Anstieg der Erregung unter dem Einfluß von Reizung, Gegenreaktion und Stimmung. Die resultierende Kurve ist in 3 dargestellt; sie wächst, erreicht ein Maximum und fällt dann wieder.

Nun argumentiert Pringsheim in folgender Weise weiter (S. 457): »Eine gewisse Erregungshöhe ist Bedingung, nicht nur für die Überschreitung der heliotropischen Reizschwelle, sondern auch für das Zustandekommen einer negativen Reaktion oder der Indifferenz«. Er nimmt also an, daß je nach der Höhe der Erregung die Reaktion positiv oder negativ ausfällt. Die Kurve 3 zeigt nun an ihrem Anfang (links) Höhen der Erregung an, die mit positiver Reaktion beantwortet werden, sie steigt dann so, daß bei b diejenige Höhe erreicht ist, die zu Indifferenz oder negativer Krümmung führt und erreicht in ihrem weiteren Verlauf bei c wieder einen Wert, der positive Reaktion veranlaßt.

Diese Theorie läßt sich aus mehreren Gründen mit den von mir beobachteten Tatsachen nicht vereinigen, schon deshalb nicht, weil die Beobachtung von der Zunahme der Präsentationszeit mit der Stimmung nicht zutrifft. Wir wissen, daß die Präsentationszeit für die zweite positive Krümmung wie für die negative mit der Vorbeleuchtung abnimmt und wir müssen abwarten, ob nicht vielleicht das gleiche für die erste positive Reaktion gilt. Jedenfalls steht soviel fest, daß die zweite positive und die erste negative Reaktion durchaus nicht von einer bestimmten Dauer des einseitigen Lichteinfalles abhängt. Vielmehr zeigen meine Versuche, wie auch einige Versuche Pringsheims selbst, daß ein großer Teil der einseitig zugeführten Lichtmenge durch allseitig zugeführtes Licht ersetzt werden kann. In bestimmten Fällen tritt negative Krümmung oder zweite positive (vergl. Kurve 4 und 6 in Fig. 2) beinahe sofort nach Beginn der einseitigen Lichtzufuhr ein. Das zeigt, daß Pringsheim im Unrecht ist, wenn er schreibt (S. 457) »so wird eine einseitige[1] Belichtung während der ganzen Zeit (Präsentationszeit für die negative Krümmung) nötig sein, um sie hervorzurufen«.

Übrigens hat Pringsheim an dieser Stelle (S. 457) noch folgende Bemerkung gemacht: »Früher hielt ich es auch für möglich, daß dieser Zustand des negativen Krümmungsbestrebens nur durch die Stimmung[2] der Pflanze bedingt und durch jede Belichtung hervorgerufen würde.« Mir scheint,

[1]) Von mir gesperrt.

[2]) Von mir gesperrt.

daß die hier mitgeteilten Beobachtungen zeigen, daß die frühere Ansicht Pringsheims jedenfalls der Wahrheit näher kommt, als die neue. Die Höhe der »Stimmung« ist jedenfalls ausschlaggebender für den Ausfall der Reaktion, als die Höhe der tropistischen Reizung.

Ob aber die Stimmung, wenn sie die Höhe der zweiten positiven Reaktion erreicht hat, weiterhin dauernd konstant bleibt, ist ganz ungewiß. Manche Beobachtungen in der Literatur lassen vermuten, daß auf die zweite positive Krümmung eine zweite negative eintritt, der dann eine dritte positive folgen dürfte. So hat Oltmanns (1897, S. 17) mit Gerste bei Intensitäten von 300000—500000 HK nach Beleuchtung von mehreren Stunden — also nach Einwirkung von ungeheuren Lichtmengen — schwache negative Krümmungen beobachtet, die unmöglich mit der hier beobachteten ersten negativen Krümmung identisch sein können. Ob es sich aber bei solchen periodisch wechselnden Reaktionserfolgen einfach um Veränderung des Zustandes handelt, den man Stimmung nennt, oder ob andere komplizierende Erscheinungen hinzukommen, das kann nur durch weitere experimentelle Untersuchungen entschieden werden. Die im folgenden mitgeteilten Tatsachen machen es aber sehr wahrscheinlich, daß solche Komplikationen eine Rolle spielen.

IV. Allseitige Beleuchtung nach der phototropischen Reizung.

Pringsheim hat (1909, S. 445) die höchst auffallende Beobachtung gemacht, daß unter Umständen eine nachträgliche allseitige Belichtung mit der gleichen Lichtintensität, die zu der phototropischen Reizung gedient hat, zu negativer Krümmung führen kann, wenn die einfache phototropische Reizung eine positive Reaktion auslöst. Die verwendete Lichtintensität war sehr gering (2,2 MK). Die negativen Krümmungen wurden am besten erhalten, wenn 5 Minuten einseitig und ebensolange dann allseitig beleuchtet wurde. Über andere Expositions- und Rotationszeiten schreibt Pringsheim wie folgt (S. 446): »daß nach 3 Minuten Induktion durch eine Rotation von 3 und 5 Minuten die Reaktion verhindert, aber keine negative Krümmung hervorgerufen wurde. Bei 7 Minuten Reizung wurde durch 6 und 8 Minuten lange Rotation die positive Reaktion

ausgeschaltet und eine negative Krümmung erzeugt, die aber wesentlich schwächer war, als die bei 5 Minuten langer Induktion und Rotation. Ein anderer Versuch zeigte, daß bei noch längerer Rotation wiederum keine negative Krümmung auftrat. Längere Reizung als solche von 7 Minuten wurde daher nicht versucht, da hiermit schon das Optimum für das behandelte Phänomen überschritten war, das freilich nach diesen Versuchen gleich rätselhaft bleibt. Jedenfalls dürfte sich aber seine Bedeutung nicht von der der Auslöschung durch nachträgliche Rotation trennen lassen.«

Demnach soll diese eigenartige Wirkung einer nachträglichen allseitigen Beleuchtung einen recht beschränkten Bereich besitzen. Um diese Behauptung zu prüfen, habe ich systematisch derartige Versuche ausgeführt, deren Resultate zunächst einmal für eine Lichtintensität von 16 MK in Fig. 4 eingetragen sind. Die Einrichtung dieser Tafel ist ohne weiteres verständlich. In der ersten Kolumne ist die Expositionsdauer und die Lichtmenge bei der phototropischen Reizung in Zahlen angegeben. Graphisch dargestellt sind die Erfolge der Lichtmengen, die während der Rotation auf die Pflanze einwirkten. Im Gegensatz zu früheren Versuchen wurde der Reaktionserfolg hier manchmal für mehr als einen Versuch über einer Abscisse aufgetragen.

Aus diesen Versuchen läßt sich entnehmen, daß in der Tat, wie Pringsheim beobachtet hat, ein Reiz, der an und für sich (d. h. bei nachträglicher Verdunkelung) zu positiver Krümmung führen müßte, bei nachträglicher Beleuchtung negative Reaktion auslöst oder zu Indifferenz führt; so bei den Versuchen, die in Kurve 1—3 dargestellt sind. — Die folgenden Versuche der Fig. 4 mit phototropischer Reizung während 2—15 Minuten (Lichtmengen 1920—14000 MKS) würden schon ohne nachträgliche Beleuchtung negative Krümmung veranlaßt haben; letztere wird aber durch die Rotationsbeleuchtung verstärkt. Bei noch längerer einseitiger Beleuchtung (15'—55'; Lichtmengen = 14000—52800 MKS) wäre ohne nachträgliche Beleuchtung eine zweite positive Krümmung eingetreten; eine solche machte sich auch in den Versuchen anfangs schwach (15' Exposition), dann rasch zunehmend (45' 100% positiv!) bemerkbar. Sie wurde aber in

Phototropische Reizung mit nachfolgender allseitiger Belichtung.

→ Lichtmengen der allseitigen Beleuchtung.

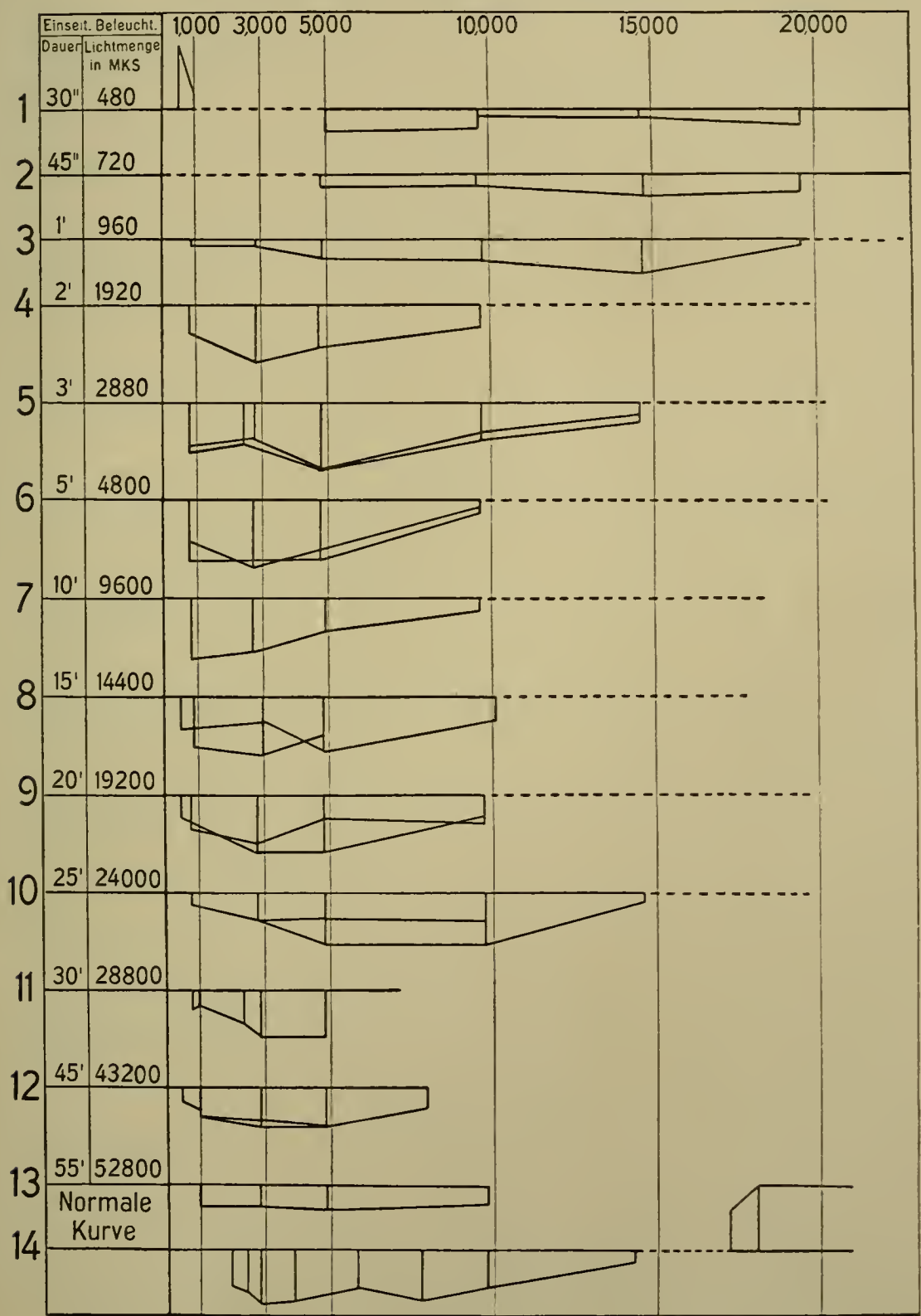

Fig. 4.

der Figur nicht eingetragen, weil sie rasch wieder zurückging und nach etwa 3 Stunden negativer Reaktion Platz machte. S-förmige Stadien traten als Übergänge auf. Ob man diese Erfolge als zweite negative Reaktion betrachten muß, bedarf noch weiterer Untersuchung.

Ehe Schlüsse aus diesen Erfahrungen gezogen werden, soll noch über weitere Versuche berichtet werden, die mit anderen Lichtintensitäten ausgeführt wurden. Es war einmal zu prüfen, was für ein Ergebnis eintrat, wenn statt 16 MK eine geringere oder größere Lichtintensität (5 MK und 100 MK) verwendet wurden, jedoch so, daß wieder zu der phototropischen Reizung die gleiche Intensität diente, wie zur Nachbelichtung. Andererseits war auch bei den beiden Lichteinwirkungen eine verschiedene Lichtintensität zu verwenden.

Aus den in Fig. 5 niedergelegten Ergebnissen dieser Versuche lassen sich folgende Ergebnisse entnehmen:

1. Lichtintensität bei beiden Belichtungen gleich, nämlich 5 MK. Die Kurven 1, 4 und 7 zeigen keine großen Unterschiede. Ob die Lichtmenge bei der phototropischen Reizung 600, 1500 oder 4500 MKS beträgt, ist ziemlich gleichgültig; überall tritt bei nachträglicher Beleuchtung rasch eine negative Krümmung auf, die nicht lange anhält, vielmehr bald zu Indifferenz führt.

2. Lichtintensität bei beiden Belichtungen gleich, nämlich 100 MK. Die bei der phototropischen Reizung der Pflanze zugeführten Lichtmengen sind die gleichen wie bei 1, nämlich 600, 1500 und 4500 MKS; allein die allseitig einwirkende Lichtmenge kann hier unter 3500 MKS gar nicht gewonnen werden, da schon die einmalige Rotation diesen Wert ergiebt. Die Kurven 12, 13 und 14 zeigen, daß hier überall Indifferenz eintritt, der freilich, wenigstens in 12 und 13, eine kurze negative Krümmung vorausgeht.

3. Phototropische Reizung durch 5 MK, Nachbelichtung bei stärkerem Licht.

a) Phototropisch mit 600 MKS gereizt (Kurven 1—3). Je stärker die zur Nachbelichtung verwendete Intensität ist, desto später tritt die negative Krümmung auf, desto länger hält sie an und eine desto größere Indifferenzzone geht ihr voraus.

Phototropische Reizung mit nachfolgender allseitiger Belichtung.

→ Lichtmengen der allseitigen Beleuchtung.

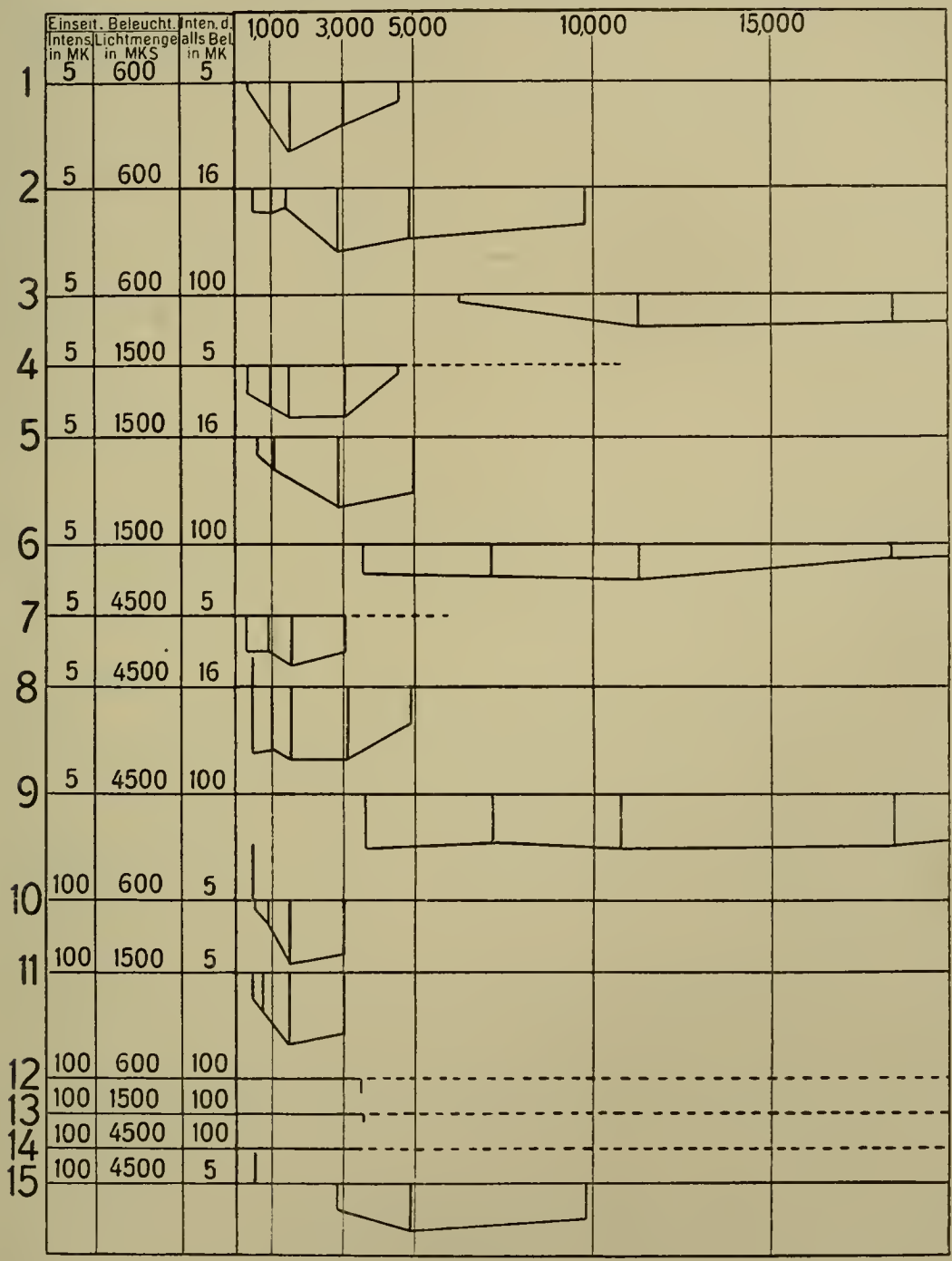

Fig. 5.

b) Phototropisch mit 1500 und 4500 MKS gereizt (Kurven 4—6 und 7—9). Die Erfolge sind ganz ähnlich wie bei a). Es entspricht 2 den Kurven 5 und 8, und 3 den Kurven 6 und 9.

4. Phototropische Reizung durch 100 MK, Nachbe-

lichtung 5 MK. Es traten (Kurve 10) zuerst rasch vorübergehende positive Krümmungen bis zu 100% auf. Dann negative Reaktion, die schon bei 3000 MKS Indifferenz Platz macht. Kurve 11 fast ebenso. Bei längerer einseitiger Beleuchtung (Kurve 15) erfolgt die negative Krümmung erst später.

Um einen besseren Überblick über diese Versuche zu bekommen, ist es zweckmäßig, die Extreme aus ihnen herauszugreifen und miteinander zu vergleichen: Man kann zunächst zwei Hauptfälle unterscheiden, je nachdem bei der tropistischen Reizung eine kleine (600 MKS) Lichtmenge oder eine große (4500 MKS) zugeführt wird:

a) Bei der tropistischen Reizung sind 600 MKS zugeführt.

1. Es zeigt sich, daß es ganz gleichgültig ist, ob diese Lichtmenge durch die Lichtintensität 5 MK oder 100 MK erzielt worden ist; Kurve 1 und 10, bei denen die nachträgliche Beleuchtung in gleicher Weise mit 5 MK erfolgt, sind fast ganz gleich[1].

2. Ebenso sind die Kurven 3 und 12 unter sich sehr ähnlich. In beiden war die allseitige Nachbelichtung durch 100 MK erfolgt. Wenn bei 12 Indifferenz, bei 3 aber negative Krümmungen angegeben werden, so ist dieser Unterschied nicht so groß, wie man zunächst denken könnte; denn die negativen Krümmungen sind nicht stark, sie treten nur bis höchstens 50% auf.

3. Die beiden Kurvenpaare, 1 und 10 auf der einen, 3 und 12 auf der anderen Seite zeigen sehr große Unterschiede! Damit ist gesagt, daß bei dem nachträglich allseitig einwirkenden Licht die Lichtmenge an Bedeutung hinter der Lichtintensität zurücksteht.

b) Bei der tropistischen Reizung sind 4500 MKS zugeführt.

Jetzt zeigt sich auch bei der tropistischen Reizung ein Einfluß der Lichtintensität. Die Kurven 7 und 15, die sich nur dadurch unterscheiden, daß die Intensität des Lichtes bei der tropistischen Reizung verschieden war, sind ganz total

[1]) In Kurve 10 sind freilich zunächst 100% positive Krümmungen gefunden worden; wahrscheinlich sind diese bei 1 nur übersehen worden!

verschieden. Das gleiche gilt für Kurve 9 und 14. Man kann das auch so ausdrücken, daß man sagt, einseitig einfallendes Licht hat, wenn es in größerer Menge einfällt, nicht nur tropistische Wirkung.

Die Gesamtresultate dieses Abschnittes lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Wird bei der tropistischen Reizung eine kleine Lichtmenge der Pflanze zugeführt, so spielt zwar bei der nachträglichen allseitigen Beleuchtung, nicht aber bei der einseitigen Beleuchtung die Intensität eine Rolle. Wird aber eine größere Lichtmenge einseitig zugeführt, so spielt schon hierbei und nicht nur bei der nachträglichen allseitigen Beleuchtung die Intensität eine Rolle.

2. Die nachträgliche allseitige Beleuchtung hat in den Fällen, wo sich ihr Einfluß klar angeben läßt (d. h. nach einseitiger Reizung mit nur 600 MKS) folgenden Effekt: Sie führt bei schwacher Intensität eine Förderung negativer Krümmungen herbei und sie verzögert und schwächt bei höherer Intensität die negativen Krümmungen schließlich so sehr, daß Indifferenz auftritt. Offenbar werden aber auch die zweiten positiven Reaktionen gehemmt, denn solche traten nirgends auf.

3. Pringsheim hat angegeben, daß negative Krümmungen nur dann auftreten, wenn die tropistische Reizung und die allseitige Beleuchtung eine ganz bestimmte Zeit dauern (vergl. S. 753). Es mag genügen, auf eine einzige Kurve (Kurve 3 in Fig. 4) hinzuweisen, um zu zeigen, daß die durch allseitige Beleuchtung bedingte negative Reaktion keinesfalls in so enge Grenzen gebannt ist, wie Pringsheim glaubte. Auch andere meiner Kurven beweisen dasselbe. Eine systematische Untersuchung über diese Grenzen habe ich nicht vorgenommen.

V. Vergleich der Wirkung der allseitigen Beleuchtung vor und nach der tropistischen Reizung.

Ein derartiger Vergleich kann mit Hilfe der Fig. 2 und 4, obwohl in beiden nur mit 16 MK gearbeitet wurde, doch nicht gut ausgeführt werden, weil in Fig. 2 die Abhängigkeit der Reaktion von den Lichtmengen der einseitigen Beleuchtung, in Fig. 4 dagegen von den Lichtmengen der allseitigen

Beleuchtung dargestellt ist. Nun ließe sich freilich die Fig. 2 in eine andere Form bringen, doch wurde es vorgezogen, neue Versuche anzustellen, die in Fig, 6 zusammengestellt sind und die den Vergleich mit 4 gestatten. In dieser Figur sind in der ersten Kolumne die Lichtmengen zahlenmäßig angegeben, die der Pflanze bei der tropistischen Reizung, also einseitig zugeführt wurden — aber diese Reizung erfolgte im Gegensatz zu Fig. 4 nach der allseitigen Beleuchtung, deren Licht-

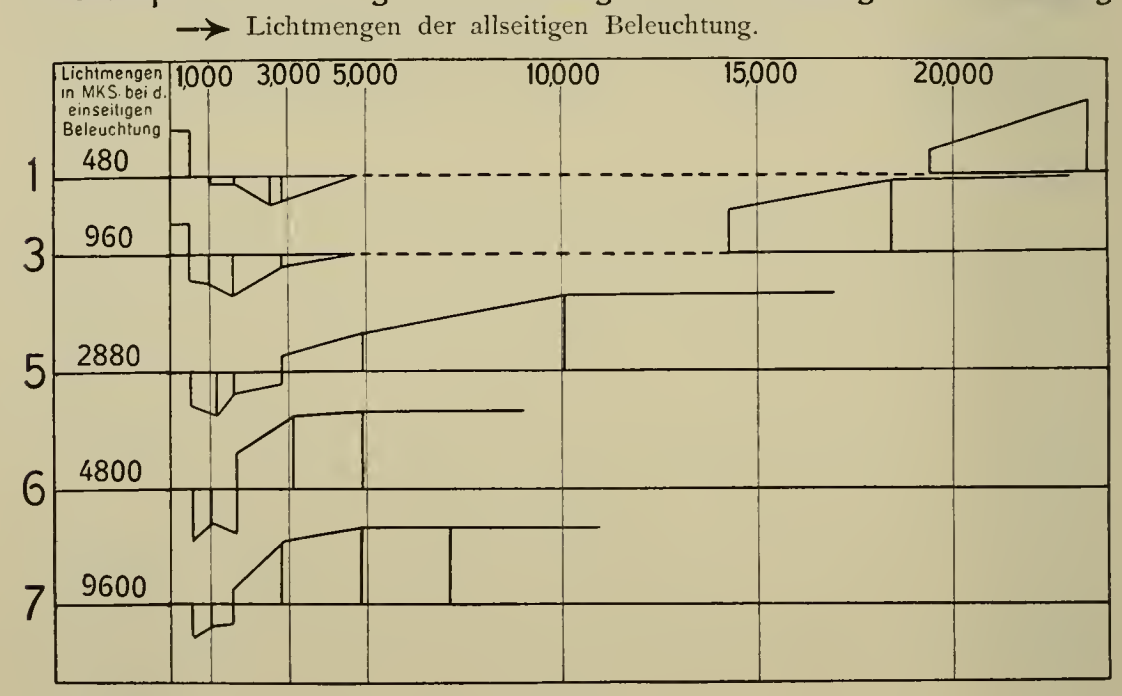

Fig. 6.

mengen rechts von dem Vertikalstrich aufgezeichnet sind. Die 5 Kurven der Fig. 6 sind der Reihe nach als No. 1, 3, 5, 6 und 7 bezeichnet, wodurch sie direkt vergleichbar mit den gleichen Nummern der Fig. 4 werden. Zwei gleiche Nummern der beiden Tafeln haben also die gleiche Lichtmenge bei der einseitigen Beleuchtung erhalten und sie zeigen an, welcher Erfolg nach Einwirkung verschiedener Lichtmengen durch allseitige Beleuchtung erzielt wurde. Der Unterschied zwischen beiden liegt eben nur darin, daß bei 4 zuerst die einseitige, bei 6 zuerst die allseitige Beleuchtung einwirkte.

Überblickt man die Kurven von Fig. 6, so fällt zunächst auf, daß auch sie einen ganz gesetzmäßigen Verlauf haben.

Beim Vergleich mit Fig. 4 aber bemerkt man die weitgehendsten Unterschiede. Das soll an einigen Beispielen erläutert werden.

Bei einseitiger Beleuchtung von 960 MKS (Kurve 3) sieht man, wenn zuerst allseitig beleuchtet wird (Fig. 6), positive Krümmungen, wenn die allseitige Beleuchtung 600 MKS nicht überschreitet. Beträgt diese aber 1000—5000 MKS, so findet man negative Krümmungen; bei 5000—14000 Indifferenz, und dann wieder positive Reaktion. Bei nachträglicher Allseitsbeleuchtung dagegen (Fig. 4) fällt die erste positive Krümmung ganz weg und es tritt eine weitausgedehnte negative Reaktion von 800—15000 MKS ein, der dann wohl Indifferenz aber keine zweite positive Krümmung folgt.

Bei einer tropistischen Reizung von 10′ Dauer, also einer Lichtmenge von 9600 (Kurve 7) treten, wenn zuerst allseitig beleuchtet wird, negative Krümmungen bis 1500 MKS ein und es folgt dann sofort positive Krümmung, ohne jede zwischenliegende Indifferenz. Bei nachträglicher Allseitsbeleuchtung dagegen sind negative Krümmungen bis 10000 MKS und darauf Indifferenz zu bemerken.

Daraus muß man schließen, daß die allseitige Beleuchtung nach der einseitigen einen total anderen Einfluß hat als vor derselben. Und wenn wir die Allseitsbeleuchtung, die der phototropischen Reizung folgt, als stimmungerregend bezeichnet haben, so muß man sagen, daß es sich bei der vorhergehenden Allseitsbeleuchtung um eine andersartige »Stimmungsänderung« oder überhaupt um etwas anderes als eine Änderung der Stimmung handeln muß.

Somit mußte versucht werden, eine andere Deutung für die nachträgliche Allseitsbeleuchtung zu finden. Da in diesem Fall die Seite des Keimlings, die der zuerst phototropisch gereizten gegenüberliegt, nachträglich phototropisch gereizt werden muß, war daran zu denken, daß eine solche Gegenreizung zum Teil oder vollständig den Effekt der nachträglichen Allseitsbeleuchtung bedingt. Es wurde deshalb nach erfolgter einseitiger Beleuchtung die Gegenseite ebenfalls einseitig beleuchtet. Über die ausgeführten Versuche berichtet die Fig. 7. Alle Versuche sind mit 16 MK ausgeführt. Die Lichtmenge, die auf die zuerst gereizte Seite zur Geltung kam, ist zahlenmäßig an-

gegeben, rechts vom Strich sind die auf die Gegenseite einwirkenden Lichtmengen graphisch eingetragen. Der Sinn der Reaktion ist wie bisher behandelt, jedoch ausschließlich mit Bezug auf die zuerst gereizte Seite dargestellt. Wenn also die Kurve oberhalb der Horizontalen geht, so heißt das, es ist im Sinn der erstgereizten Seite positive Krümmung eingetreten; entsprechend gelten die negativen Reaktionen ebenfalls nur für die erstgereizte Seite. Wir nennen im folgenden die erstgereizte Seite A-Seite, die andere B-Seite.

Zweiseitige phototropische Reizung.

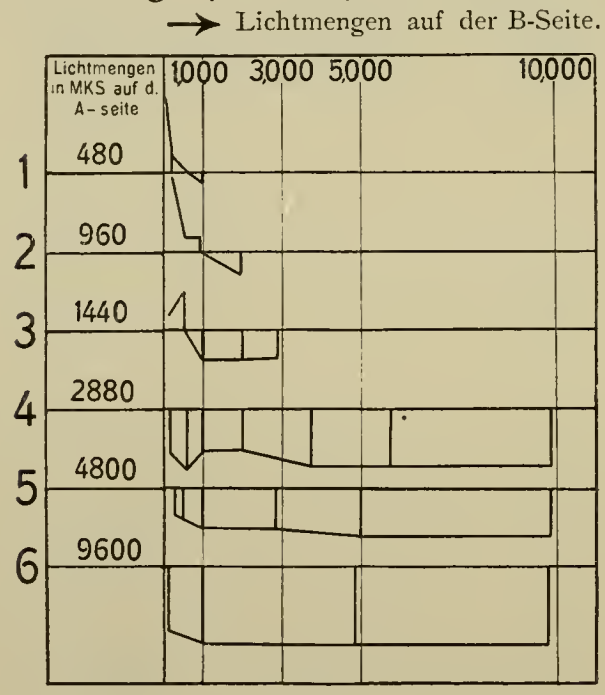

Fig. 7.

Die Resultate kann man so zusammenfassen:

1. Bei Reizung der A-Seite mit 480 und 960 MKS treten positive Reaktionen auf, wenn die Exposition auf der B-Seite nicht größer ist als auf der A-Seite; negative Reaktionen aber dann, wenn die B-Seite mehr Licht empfangen hat. Bei längerer Exposition der A-Seite, sehr deutlich z. B. schon bei 3 Minuten (2880 MKS), tritt stets negative Reaktion ein. Das ist wenigstens z. T. ohne weiteres zu begreifen. Eine negative Krümmung sollte man ja erwarten, wenn durch die Exposition der B-Seite die an sich negative Reaktion der A-Seite nicht unterdrückt wird. Darauf aber sollte man einen Ausgleich beider Reizungen, also Indifferenz erwarten, dann wieder (bei immer mehr gesteigerter Exposition der B-Seite) positive Krümmung im Sinn von B (also negative im Sinn von A), und endlich negative im Sinn von B (also positive im Sinn von A). Daß dieser Verlauf der Kurve nicht eintritt, daß erstens die Indifferenz und zweitens die positive Reaktion ausbleibt, zeigt, daß komplizierte und im einzelnen noch zu studierende Beein-

flussungen des in A gesetzten Reizprozesses durch nachträgliche phototropische Reizung der B-Seite erzielt werden. Diese stimmen aber mit den durch allseitige Beleuchtung erzielbaren Beeinflussungen nur in dem einen Punkt überein, daß eine starke Tendenz zu negativen Krümmungen erzielt wird. In allen Einzelheiten findet man den Effekt der nachträglichen einseitigen Gegenreizung völlig verschieden von dem der nachträglichen Allseitsreizung.

Es ist mir also so wenig wie Pringsheim gelungen, den Erfolg der nachträglichen Allseitsreizung aufzuklären. Es hat mir aber ein weiterer Versuch gezeigt, daß die Erklärung auf einem Gebiet liegt, auf dem man sie vielleicht am wenigsten gesucht haben würde. Die nachträgliche Beleuchtung muß offenbar in die Prozesse eingreifen, die nach dem Perzeptionsvorgang eintreten, die man als Reaktionsvorgänge des Reizprozesses bezeichnen kann. Es hat sich nämlich ergeben, daß auch eine durch geotropische Reizung bewirkte Induktion durch nachträgliche Allseitsbeleuchtung in ihrem Sinn verändert werden kann.

Die Versuche wurden ebenfalls mit Avena ausgeführt. Nachdem die Keimlinge 20′ lang im Dunkeln horizontal gelegt worden waren, kamen sie für 35″ bis 10′ zur Rotation in Entfernung von einem Meter von der 16kerzigen Lampe und wurden dann im Dunkeln vertikal gestellt. Alle machten nach 50 Minuten eine starke negativ geotropische Bewegung. Allein diese ging — an den vertikal stehenden Keimlingen — rasch zurück, überschritt die vertikale Ruhelage mit eigentümlichen S-Krümmungen, um schließlich sehr deutliche positive Krümmung (im Sinn der geotropischen Induktion!) zu geben. An den Kontrollen, die nach der geotropischen Reizung ohne Beleuchtung im Dunkelschrank vertikal gestellt worden waren, traten freilich ebenfalls S-Krümmungen auf, aber diese gingen nicht über das gewöhnliche Maß der ausgleichenden Rückkrümmung hinaus.

Auch bei geotropischen Induktionen von 15′ und 30′ Dauer wurden ähnliche Erfolge erzielt. Sehr schwach traten sie nach geotropischer Reizung von 10′ auf.

Wenn wirklich, wie wir z. Z., besonders nach den Erfah-

rungen von Rutten-Pekelharing, annehmen, Geotropismus und Phototropismus in den Perzeptionsvorgängen total verschieden sind, dann muß die geschilderte Beeinflussung der geotropischen Krümmung durch nachträgliche Allseitsbeleuchtung im Reaktionsprozeß vor sich gehen. — An der Ausführung weiterer Versuche wurde ich durch meine Abreise aus Europa verhindert.

VI. Zusammenfassung einiger Resultate.

Die Resultate können nur unter stetigem Hinweis auf die Figuren dargestellt werden, deren Einrichtung S. 741 oben erläutert worden ist.

1. Es ist schon lange bekannt, daß der Erfolg einer einseitigen Beleuchtung auf die Koleoptile von Avena sehr verschieden ausfällt, je nach der Intensität und der Dauer des verwendeten Lichtes. Bei den hier beschriebenen Versuchen, die in Fig. 1 zusammengestellt sind, wurden Intensitäten von 0,3 bis zu 2500 MK benutzt und ihre Einwirkungsdauer auf die Pflanze wurde nach den erzielten Lichtmengen bezeichnet. Aus der Fig. 1 geht hervor, daß bei jeder Intensität eine Belichtungsdauer gefunden werden kann, die positive Krümmung bewirkt, eine höhere Belichtungsdauer, die zu negativer und eine noch höhere, die zu abermaliger positiver Krümmung führt.

Daß die Lichtmenge, die gerade eben zur ersten positiven Krümmung führt, bei allen Intensitäten die gleiche ist, haben schon Fröschel und Blaauw gezeigt (Reizmengengesetz). Das Minimum von Licht aber, das für Eintreten der negativen Reaktion erforderlich ist, zeigt sich nicht in dem gleichen Maß unabhängig von der Intensität. Bei kleinen Intensitäten genügt schon eine geringere Lichtmenge als bei höheren Intensitäten. Von 16 MK aufwärts wurde aber keine Steigerung der Lichtmenge mehr beobachtet; hier gilt also wie für die erste positive Krümmung das Reizmengengesetz.

Die Dauer negativer Reaktionen erweist sich sehr stark abhängig von der Lichtintensität. Bei niedrigen Intensitäten treten negative Krümmungen nur innerhalb sehr begrenzter Lichtmengen auf; sie sind deshalb hier leicht zu übersehen. Je

mehr die Intensität des Lichtes zunimmt, desto länger kann man die einseitige Beleuchtung einwirken lassen, ohne später im Dunkelschrank etwas anderes als negative Krümmungen zu sehen.

Schließlich geht aber bei jeder Intensität die negative in die zweite positive Krümmung über. Bei niedrigen Intensitäten erfolgt der Übergang sehr plötzlich, bei höheren ist zwischen negative und positive Reaktion ein Indifferenzstadium eingeschoben.

2. Von Pringsheim rührt die wichtige Beobachtung her, daß man einseitige Beleuchtung z. T. durch der einseitigen vorausgehende allseitige ersetzen kann, ohne daß ein anderes Resultat erzielt würde. Bei den hier (Fig. 2) systematisch durchgeführten Versuchen wurden Vorbelichtungen von 35″ bis zu 20′ mit 16 MK angewendet, und es hat sich gezeigt, daß die spätere einseitige Beleuchtung bei schwacher Vorbelichtung ungefähr den gleichen Effekt hat, wie ohne Vorbelichtung, daß aber in dem Maße wie die Vorbelichtung steigt, die negativen Krümmungen immer früher erfolgen und kürzer währen, bis sie schließlich ganz aufhören. Im selben Maß erfolgt die zweite positive Krümmung immer früher, bis sie schließlich allein übrig bleibt.

Pringsheim hat beobachtet, daß durch die Vorbelichtung die Präsentationszeit für positive Krümmung steigt; hier wurde umgekehrt festgestellt, daß die Präsentationszeit für negative und zweite positive Reaktion mit der Vorbeleuchtung abnehmen. Dadurch wird aber einer Theorie Pringsheims, die sich auf seinen eben erwähnten Beobachtungen aufbaut, der Boden entzogen.

3. Es wurden Versuche angestellt, den Einfluß einer allseitigen Belichtung, die der einseitigen Reizung folgt, zu studieren. Pringsheim hatte für gewisse Fälle gezeigt, daß durch solche nachträgliche Allseitsbeleuchtung ebenfalls negative Krümmungen erzielt werden können, wenn die phototropische Reizung ohne die nachträgliche Lichtwirkung zu positiven Reaktionen geführt hätte. Hier wurde gezeigt, daß solche Wirkungen der nachträglichen Belichtung bei weitem nicht so beschränkt sind, wie Pringsheim angenommen hatte.

Im übrigen ergab sich aus diesen Versuchsreihen (Fig. 4 und besonders Fig. 5), daß die nachträgliche Allseitsbelichtung die negativen Krümmungen mehr fördert, wenn sie geringe Intensität hat; bei höheren Intensitäten werden die negativen Krümmungen verspätet und schließlich so wenig intensiv, daß nur eine Indifferenz übrig bleibt.

4. Von besonderem Interesse war der Vergleich zwischen einer der phototropischen Reizung vorausgehenden und einer ihr folgenden Allseitsbelichtung von gleicher Lichtmenge (Fig. 4 und 6). Es ergab sich, daß diese Wirkungen ganz verschieden sind. Demnach kann man den Erfolg dieser beiden Reizungen nicht unter den Begriff »Stimmungsänderungen« zusammenfassen.

5. Eine nach einseitiger Beleuchtung einsetzende Reizung der Gegenseite hat wieder einen anderen Erfolg als eine nachträgliche Allseitsbeleuchtung.

6. Besonders wichtig erscheint, daß auch eine geotropische Krümmung durch nachträgliche, d. h. der Induktion (nicht erst der Krümmung!) folgende Allseitsbelichtung aus einer negativen zu einer positiven gemacht werden kann. Das zeigt, daß die nachträgliche Beleuchtung nicht in den Perzeptionsakt des Reizprozesses, sondern in die Reaktionsvorgänge eingreift.

7. Die Ergebnisse, die in Fig. 1 dargestellt sind, können z. Z. weder durch die Erfolge der nachträglichen oder vorausgehenden Allseitsbelichtung, noch durch die Reizung der Gegenseite voll verstanden werden. Die Prozesse, die sich in einer längere Zeit einseitig beleuchteten Pflanze abspielen, sind offenbar außerordentlich kompliziert. Äußere Gründe verhinderten mich, sie weiter zu studieren.

Zum Schluß möchte ich Herrn Prof. Jost, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, für die vielseitige Anregung und Belehrung meinen herzlichen Dank aussprechen. Nicht minder danke ich Herrn Prof. Kniep für das dauernde Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

Literatur.

Blaauw, A. H. (1909). Die Perzeption des Lichtes. Rec. des Travaux bot. néerl. **5.**
Fröschel, P. (1908). Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. **117.**
Linsbauer, K., und Vouk, V. (1909). Ber. d. d. bot. Ges. **27.**
Oltmanns, Fr. (1892). Flora. **75.**
—, (1897). Ebenda. **83.**
Pekelharing, C. J. (1909). Onderzoekingen over de perceptie van den zwaartekrachtprikkel door planten Utrecht. Übersetzt im Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. 1910. **7.**
Pringsheim, E. (1907). Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). **9.**
—, (1909). Ebenda.
—, (1910). Ebenda. **10.**
Rothert, W. (1896). Ebenda. **7.**
Strasburger, E. (1878). Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena.
Vouk, V. (1912). Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. 1. **121.**

Erklärung der Tafel VIII.

Alle Töpfe mit Keimlingen waren dauernd im Dunkeln erzogen worden. Die eingesteckten Streichhölzchen bedeuten die während der Exposition vom Lichte abgekehrte Seite.

Fig. 1. Exposition bei 2500 MK. (»Wotan«-Metallfadenlampe.) a) $^1/_2$ Sek., b) 4 Sek., c) 10 Min. und d) 40 Min. Aufnahme 2 Stunden nach der Reizung. Im ersten Topf (links) sieht man die erste positive Krümmung und bei drei Keimlingen schwache negative Spitzenkrümmung. Im zweiten Topf (b) deutliche negative Krümmung bei fünf Keimlingen; im dritten Topf (c) Indifferenz oder schwache zweite positive Krümmung — im letzten Topf (d) deutliche zweite positive Krümmung.

Fig. 2. Alle drei Töpfe um 8 Uhr bei 16 MK 45 Sek. einseitig, darauf bei derselben Lichtintensität allseitig beleuchtet.

a nach $1^1/_2$ h 5 Min. photographiert.
b „ 2 h „
c „ $3^1/_2$ h „

Die Keimlinge in a zeigen starke positive Krümmungen, welche $^1/_2$ h später (b) mit eigenartigen S-förmigen Krümmungen eine negative Spitzenreaktion zeigen. Nach $3^1/_2$ Stunden (Topf rechts) sind einige zuerst stark positiv gekrümmte Keimlinge in deutliche negative Krümmungen übergegangen.

Fig. 3. Die Keimlinge waren zuerst bei 100 MK 45 Sek. einseitig gereizt und nachher bei 5 MK 5 Min. allseitig beleuchtet. Starke negative Krümmungen.

Protokolle.

I. Einseitige Beleuchtung.

1. 5 K in 1 m Entfernung = 5 MK.

MKS	4. Juli	3. Aug.	25. Juni	18. Dez.
25	100% +		100% —	
50	100% +	100% +	100% +	
300	100% +	100% +	100% +	100% +
900	14% —	33% —	36% —	11% —
1 500	36% —	20% —	55% —	
2 100			50% —	
2 250	50% —	28% —		36% —
3 000		100% —	56% —	40% —
3 300	60% —			
3 750		86% —		63% —
3 900	72% —			
4 500	50% —	86% —	88% —	45% —
5 250		82% —		
6 000	100% +	42% —		40% —
7 500		14% —		
9 000		100% +		
10 500				
12 000				

2. 16 K in 1 m Entfernung = 16 MK.

MKS	7. Okt.	23. Okt.	13. Dez.	7. Feb.
16	100% +	100% +	100% +	100% +
80	100% +		100% +	100% +
160	100% +			100% +
960	100% +	100% +		
1 920		18% —	25% —	54% —
2 400				63% —
2 880	88% —	45% —		81% —
3 840		66% —		75% —
4 800	80% —	66% —	44% —	
5 760				54% —
6 720	55% —			
7 200		90% —	50% —	
8 640	62% —			77% —
9 600	20% —		45% —	56% —
14 400			18% —	18% —
19 200	0		12% —	11% —
20 000			100% +	
24 400	100% +		100% +	

3. 100 K in 1 m Entfernung = 100 MK.

MKS	2. Okt.	7. Dez.	11. Feb.
100	100% +	100% +	100% +
500	100% +	100% +	100% +
1 000	60% +		100% +
2 000	40% —	20% —	37% —
2 500			
3 000	50% —	20% —	70% —
3 500			66% —
4 000		42% —	50% —
4 500	90% —		
5 000		35% —	56% —
6 000	72% —	72% —	
7 500			
9 000		90% —	
12 000			
18 000	0	33% —	
24 000	0		
120 000	20% +		
180 000	100% +		

II. Erst einseitig, dann allseitig mit 16 MK beleuchtet.

1. Einseitige Beleuchtung bei allen 45′ = 43 200 MKS.

Alls. Beleucht.		26. Februar			19. Februar		
Dauer	Lichtmenge	nach 1 h	nach 2 h	nach 3 h	nach 1 h	nach 2 h	nach 3 h
35″	560	100% +	S-Krümm.	20% —	100% +	S-Krümm.	36% —
1′10″	1080	,,	,,	36% —	,,	,,	40% —
3′	2880	,,	,,	49% —	,,	,,	53% —
5′	4800	,,	,,	56% —	,,	,,	54% —
8′	7680	,,	,,		,,	,,	25% —
10′	9600	,,	,,		,,	,,	

2. Einseitige Beleuchtung bei allen 1′ = 960 MKS.

Alls. Beleuchtung Lichtmenge	10. Dezember nach 3 h	Kontrolle (nur einseitig beleuchtet)
800	9% —	100% +
2 880	9% —	
4 800	21% —	
9 600	33% —	
14 400	55% —	

3. Einseitige Beleuchtung bei allen 2′ = 1920 MKS.

Alls. Beleuchtung Lichtmenge	6. Dezember nach $2^1/_4{}^h$	Kontrolle (nur einseitig beleuchtet)
800	38% —	
2 880	88% —	25% —
4 800	56% —	
9 600	30% —	
14 400	0	
19 200	0	

4. Einseitige Beleuchtung bei allen 3′ = 2880 MKS.

Alls. Beleuchtung Lichtmenge	22. Oktober nach $2^1/_4{}^h$	15. Oktober nach $2^1/_4{}^h$	Kontrolle (nur einseitig beleuchtet)
800	63% —	81% —	42% —
1 920	86% —		
2 880	62% —	60% —	33% —
4 800	95% —	100% —	
9 600	56% —	45% —	
14 400	39% —	18% —	
19 200	0		

5. Einseitige Beleuchtung bei allen 5′ = 4800 MKS.

Alls. Beleuchtung Lichtmenge	17. Oktober	Kontrolle	18. Oktober
800	60% —	37% —	88% —
1 600	75% —		86% —
2 880	100% —		
4 800	72% —		87% —
9 600	9% —		11% —
14 400	8% —		0
19 200	0		0

III. Zuerst allseitig, dann einseitig beleuchtet.

16 MK.

Alls. Beleuchtung Lichtmenge	Einseitige Beleuchtung 30″	1′	3′	5′	10′
560 MKS	56% +	33% erst +, dann −	42% —	56% —	42% —
1 120 „	8% —	40% —	50% —	36% —	33% —
1 680 „	8% —	56% —	20% —	50% —	33% —
2 880 „	33% —	20% —	30% —	22% —	80% +
4 800 „	0	0	50% +	80% +	100% +
9 600 „	0	0	60% +	100% +	100% +
14 400 „	30% +	100% +	100% +		

1d.

1c.

3.

1b.

1a.

2c.

2b.

2a.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Clark Orton Loring

Artikel/Article: Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. 737-770