

Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe.

Von

Konrad Noack.

Mit 4 Textfiguren.

Einleitung.

Seit Jahrzehnten ist man bemüht, die Erscheinungen der interessantesten tropistischen Reize, des Heliotropismus und des Geotropismus, kennen zu lernen. Von allen Tropismen sind sie am besten dem Experiment zugänglich und gestatten am meisten einen Einblick in die komplizierten Vorgänge, die sich bei diesen Reizbewegungen abspielen. Durch eine große Zahl von Untersuchungen gelang es, die Reizkette in einzelne Glieder aufzulösen und diese der Erkenntnis näher zu bringen. Man studierte den Einfluß der Dauer der Reizung und der Intensität des Reizes und viele andere Fragen wurden behandelt oder in Angriff genommen. Aber erst vor nicht allzulanger Zeit begann man mit der experimentellen Lösung der Frage, welchen Einfluß auf die tropistischen Vorgänge in der Pflanze die Richtung hat, in der das Reizagens einen Pflanzenteil trifft.

Die ersten eingehenden Arbeiten in dieser Hinsicht beschäftigten sich mit dem Geotropismus und versuchten zu ermitteln, unter welchem Winkel die Schwerkraft auf einen parallelotropen Pflanzenteil wirken muß, damit in der Pflanze der größtmögliche Effekt ausgelöst wird. Es handelte sich also hier um die Frage nach der optimalen geotropischen Reizlage. Nachdem die verschiedensten Ansichten hierüber geäußert worden waren, beendigte Fitting 1905 (7) den Streit, indem er die Schwerkraft in verschiedenen Winkeln auf die Pflanze

wirken ließ, und deren Einfluß auf die Größe der geotropischen Erregung festlegte. Es zeigte sich, daß die Größe der Erregung zunimmt proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage, so daß der Schwerereiz dann also am stärksten auf einen parallelotropen Pflanzenteil wirkt, wenn er an diesem unter einem Winkel von 90^0 angreift, wenn also die Pflanze horizontal zu liegen kommt. Es zeigte sich ferner, daß es für die Größe der Erregung einerlei ist, ob die Schwerkraft unter einem bestimmten Winkel von oben oder von unten an dem Versuchsobjekt angreift.

Für den Heliotropismus wurde die Frage, welche Wirkung der Lichteinfall unter verschiedenen Winkeln auf die Größe der heliotropischen Erregung ausübt, bisher noch nicht näher untersucht. H. Müller-Thurgau (18) scheint der erste gewesen zu sein, der diese Frage experimentell in Angriff nahm. Er kam zu dem Resultat: »Daß auch dann, wenn auf ein bestimmtes Stück der Vorderfläche eines Stengels dieselbe Lichtmenge auffällt, die Wirkung doch geringer wird, je kleiner der Winkel ist, den die Lichtstrahlen mit der Längsachse des Stengels bilden.« Aus diesen Worten geht hervor, daß die Helligkeit auf der Oberfläche der Versuchsobjekte künstlich auf gleicher Höhe gehalten wurde, ob nun das Licht die Pflanze unter 90^0 oder unter schiefer Winkel traf. Aus der Physik wissen wir ja, daß die Helligkeit einer von parallelen Strahlen beleuchteten Fläche abnimmt mit dem Kosinus des Ablenkungswinkels vom rechtwinkligen Lichteinfall, resp. mit dem Sinus des Komplementwinkels. Nachdem Fröschel (10) und Blaauw (3) nun gezeigt haben, daß zur Erreichung der heliotropischen Reizschwelle immer dieselbe Lichtmenge der Pflanze zugeführt werden muß, ergibt sich von selber, daß zunächst einmal diese Intensitätsabnahme bei schiefwinkliger Beleuchtung berücksichtigt werden muß, wenn man Untersuchungen über die Reizschwelle unter solchen Bedingungen anstellen will. Würde unter solchen Umständen die Reizschwelle bei Lichteinfall unter verschiedenen Winkeln dieselbe sein, so würde dies vollständig dem beim Geotropismus gefundenen Sinusgesetz entsprechen. Nach Müller-Thurgaus Angaben scheint aber ein Lichtstrahl, der unter spitzem Winkel ein parallelotropes Organ trifft, außerdem noch

eine Abnahme seiner Wirkung zu erfahren. Die Methode seiner Versuche teilt Müller leider nicht mit. Aber schon deswegen sind dieselben nicht ganz einwandfrei, weil er die Größe der Reaktion als Maßstab für die Größe der Erregung benützt; dies ist jedoch, wie wir nunmehr durch die Untersuchungen von Fitting wissen, nicht zulässig. Auch gibt Müller darüber keine Auskunft, ob er die Versuchsobjekte nur in verschiedenen Winkeln von oben belichtete, oder ob er auch Belichtungen von unten in den Kreis seiner Untersuchungen zog.

Aus den beim Geotropismus gefundenen Daten darf man nicht ohne weiteres auf ein gleiches Verhalten beim Heliotropismus schließen. Infolgedessen ist auch in keiner Weise bewiesen, daß der Lichteinfall unter 90^0 wirklich die optimale heliotropische Reizlage einer Pflanze darstellt, wie man bisher immer stillschweigend angenommen hat. Es schien also wichtig die Wirkung schiefen Lichteinfalls von oben und von unten mit einer ausreichenden Methodik zu untersuchen.

Als die vorliegenden Versuche bereits im besten Gange waren, erschien eine Arbeit von Wiesner (37): Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleich zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. In dieser Arbeit, die hauptsächlich Erörterungen theoretischer Art enthält, teilt Wiesner Versuche mit, welche die Wirkung schiefen Lichteinfalls untersuchen sollen. Er benutzt als Maßstab der Erregungshöhe die Reaktionszeiten bis zum Beginn der Reaktion und bis zur Erreichung einer gewissen Krümmungsgröße. Da Wiesner, wie er ausdrücklich hervorhebt, die Intensitätsabnahme des Lichtes bei schiefer Beleuchtung nicht berücksichtigt, so sind seine Resultate mit denen von Müller-Thurgau in keiner Weise zu vergleichen und sprechen weder für noch gegen dessen Befunde, obwohl auch er eine geringere Wirkung schief einfallenden Lichtes konstatierte. Seine Versuche ließen also eine eingehende Untersuchung der Frage durchaus nicht überflüssig erscheinen.

Die vorliegende Untersuchung wurde ferner in der Hoffnung unternommen, einiges Licht auf die immer noch strittige Frage zu werfen, ob einseitig auf ein Pflanzenorgan treffendes Licht vermöge seiner Lichtrichtung einen phototropischen Effekt aus-

löst, wie Sachs (33, 34) es will, ober ob der Helligkeitsunterschied auf Vorder- und Rückseite des gereizten Organs ausschlaggebend ist; letztere Auffassung wurde zuerst von N. I. C. Müller (17) und Ch. Darwin (4), dann von Wiesner (35, 37) und später besonders von Oltmanns (21, 22) vertreten.

Ungefähr zu gleicher Zeit wie Wiesners Studien über die Lichtrichtung erschienen, veröffentlichte Pringsheim (28) seine »Reizbewegungen der Pflanzen«. In diesem Buch hebt der Verf. den Wert erneuter Versuche über die Wirkung schiefen Lichteinfalls hervor und weist auch auf die Bedeutung hin, die solche Versuche für die Auffassung der heliotropischen Erregung haben könnten. Er schreibt S. 167: »Möglicherweise hängt die Reizwirkung nur von der Helligkeit auf der Oberfläche der Pflanze ab. Nach optischen Gesetzen müßte sie dann umgekehrt proportional dem Sinus des Winkels der Strahlen gegen die Fläche sein. Das entspräche dem beim Geotropismus gefundenen Verhalten.« »Würde man Versuche mit der Schwellen- oder Kompensationsmethode anstellen, so könnten sich möglicherweise Abweichungen von der obigen mathematischen Formulierung ergeben. Hingegen aber wirklich die Reizwirkung nicht allein von der induzierten Helligkeit ab, so könnte das für unsere Auffassung vom Wesen der phototropischen Perzeption bedeutungsvoll werden. Treffen nämlich die Lichtstrahlen ein zylindrisches Organ schräg zu seiner Längsachse, so wird ihr Weg durch die Pflanze länger und die Differenzen der Helligkeit der Vorder- und Hinterseite relativ größer sein als bei senkrechtem Einfall. Wäre der letztgenannte Umstand ausschlaggebend für die Perzeption, so könnte man eine höhere Reizwirkung schrägen Lichtes erwarten als sie der Oberflächenhelligkeit entspricht.« Würden die von Pringsheim ange deuteten Verhältnisse tatsächlich durch Experimente bestätigt werden, so würde dieser Befund sehr für die Richtigkeit der Oltmannsschen Auffassung von der Wirkung einseitig einfallenden Lichtes sprechen und würde auch für die optimale heliotropische Reizlage nicht ohne Bedeutung sein. Es schien also sehr wünschenswert, durch das Experiment zu entscheiden, welchen Einfluß schiefe Beleuchtung auf die heliotropische Erregung parallelotroper Organe hat.

Da der Lichteinfall unter verschiedenen Winkeln zunächst einen direkten Einfluß auf die Perzeption des Reizes ausüben wird, so war es ziemlich selbstverständlich, daß zur Untersuchung dieser Frage nur eine Methode angewendet werden konnte, die eventuelle Veränderungen in der Perzeption des Reizanlasses vor Augen führen würde. Deshalb waren Reaktionszeitbestimmungen und Messungen der Größe des Ausschlagswinkels nicht zulässig, da sie beide bis zu einem gewissen Grad unabhängig sind von der Größe der Perzeption; man kann weder aus der Reaktionszeit noch aus der maximalen Krümmung eines Keimlings Schlüsse ziehen auf eine Veränderung der Perzeption.

Es eignen sich hierzu nur zwei Methoden, die Kompensationsmethode und die Schwellenbestimmung. Die Anwendung der Kompensationsmethode ist sehr kompliziert und mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft; insbesondere ist sie beim Heliotropismus deswegen nicht zulässig, weil wir in diesem Falle mit Dauerbelichtung arbeiten müssen, deren Einfluß auf die physiologische Disposition der Versuchspflanzen sich unserer Wahrnehmung gänzlich entzieht, besonders dann, wären die Ergebnisse wenig verwendbar, wenn antagonistische Reizung mit verschiedenen Intensitäten stattfände. So wurde die Anwendung der Schwellenmethode beschlossen, um über die vorliegenden Fragen Aufschluß zu erhalten. Es galt also zu ermitteln, welche Verschiebungen die phototropische Reizschwelle aufweist, wenn das Licht unter verschiedenen Winkeln von oben oder unten ein parallelotropes Pflanzenorgan trifft.

In neuerer Zeit ist von verschiedenen Seiten das Bestehen einer Reizschwelle angezweifelt worden. Es ist daher wohl nicht ganz ohne Interesse zu prüfen, ob wir berechtigt sind aus Versuchen, die mit dieser Methode angestellt sind, irgendwelche einwandfreien Schlüsse zu ziehen. Auf die Behauptung von Polowzow, es gäbe keine Reizschwelle, haben schon Blaauw und Pekelharing (23) geantwortet. Es ist wohl nicht nötig, hier noch einmal anzugeben, was diese beiden Autoren gegen Polowzow angeführt haben. Trotzdem erschien 1911 eine vorläufige Mitteilung von Arisz (1), in der an Hand von Versuchen abermals das Vorhandensein einer Reizschwelle abgestritten wird. Leider sind in dieser Mitteilung

zu wenig Einzelheiten angegeben, als daß man sich ein definitives Urteil darüber bilden könnte, ob die von Arisz angeführten Versuche und Kurven wirklich gegen das Vorhandensein einer Reizschwelle sprechen.

Nybergh (20) schließt sich der Ansicht von Arisz an und hält die Schwellenwerte, die bis jetzt experimentell bestimmt wurden, für relative Werte, die von der Genauigkeit der Beobachtung abhängig seien: »Theoretisch wird die Schwelle als diejenige Entfernung von der Lichtquelle bestimmt, wo die Zahl der eben merkbar gekrümmten und der ungekrümmten Keimlinge gleich ist. In Wirklichkeit sind aber die beiden Kategorien von Pflanzen durch kontinuierliche Übergänge verbunden und die Zahl der gekrümmten hängt ganz von der Genauigkeit der Beobachtung ab. Hat doch Arisz gezeigt, daß auch die winzigsten Lichtmengen als Reizbeantwortung eine deutlich merkbare Asymmetrie der überaus lichtempfindlichen konischen Spitzen der Avena-Koleoptilen hervorrufen.«

Bei meinen Versuchen konnte ich jedoch bei ungekrümmten Exemplaren nur in den seltensten Fällen ein solches Asymmetrischwerden der Koleoptilspitzen beobachten.

Mir scheint der scharfe Knick, den die Kurven der Fig. 2 von Arisz am Grunde aufweisen, viel eher dafür zu sprechen, daß Blaauws Auffassung der Reizschwelle die richtige ist, wenn er sagt: »Es wird also mit Nachdruck hervorgehoben, daß das makroskopisch eben Merkwürdigen der phototropischen Reaktion nicht nur ein willkürlich gewähltes Moment in einer schon lange Zeit eingetretenen Reaktion ist, sondern daß dieses makroskopische Sichtbarwerden sehr bestimmt den allerersten Anfang einer neuen Phase angibt, in welche die Reaktion eben oder höchstens seit 2—3 Minuten getreten ist.«

Auch van der Wolk (39) beruft sich auf Arisz und verwirft für seine Versuche die Anwendung der Schwellenbestimmung. Als Maß für die Empfindlichkeit eines Pflanzenteils gebraucht er die Zeit, in der bei bestimmter Temperatur eine durch eine gewisse Lichtmenge hervorgerufene maximale Krümmung erreicht wird. Diese Methode ist meines Erachtens gänzlich unzulässig, da die Krümmungsfähigkeit eines Organs und anderer Faktoren bei dem früheren oder späteren Erreichen einer

maximalen Krümmung soviel mitsprechen, daß aus dieser Reaktionszeit irgendwelche Schlüsse auf die Größe der Erregung nicht gezogen werden können. Überdies zeigen die übereinstimmenden Resultate der verschiedenen Autoren, die in letzter Zeit Schwellenbestimmungen vorgenommen haben, wie Bach (2), Fröschel (10), Blaauw (3), Pekelharing (23), Rutgers (32) u. a., sehr deutlich, daß wir es bei Versuchen mit Schwellenreizung mit einem festen Punkt im Krümmungsprozeß zu tun haben, der wohl zu Vergleichen herangezogen werden kann.

Aus diesen verschiedenen Gründen hielt ich mich für berechtigt, bei meinen Versuchen die Schwellenmethode anzuwenden, und meine Resultate bestätigten meine Vermutung, daß wir es hier mit einem bestimmten festen Punkt im Krümmungsprozeß zu tun haben.

Der größte Teil der vorliegenden Experimente wurde mit Koleoptilen von *Avena sativa* ausgeführt, da sich dieselben wegen ihres physiologisch radiären Baues ihrer großen heliotropischen Empfindlichkeit und der relativ geringen individuellen Verschiedenheiten am besten dazu eignen.

Um nachzuprüfen, ob die bei *Avena* getroffenen Befunde auch für andere Objekte Gültigkeit haben, wurden dieselben Versuche mit *Sinapis alba* wiederholt. Und schließlich wurden noch die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* in den Kreis der Untersuchung gezogen, um zu konstatieren, ob sich bei einzelligen Gebilden die Dinge gerade so verhalten, wie bei vielzelligen Keimlingen der höheren Pflanzen. Die Versuche mit *Sinapis* und *Phycomyces* tragen nur den Charakter von Kontrollversuchen, auf genaue Zahlenwerte kam es mir hier nicht an. Es sollte lediglich gezeigt werden, daß die Dinge im Prinzip hier gerade so liegen wie bei *Avena*.

Experimenteller Teil.

Methodik.

Die vorliegenden Versuche wurden in einem kleinen Gewächshaus des Freiburger botanischen Gartens ausgeführt. Dasselbe war etwa 6 Meter lang und in der Mitte durch eine Querwand in zwei Hälften geteilt. Die hintere Hälfte war dadurch zur Dunkelkammer eingerichtet, daß die schiefe Glasüberdachung

mit Stroh, Brettern und Erde bedeckt war. Die Zwischenwand, welche die vordere Hälfte von dem hinteren dunklen Teil des Hauses trennte, besaß eine Türöffnung, die durch einen Vorhang aus schwarzem Tuch lichtdicht verschlossen war. Außerdem befand sich nach dem hellen Teil des Gewächshauses zu ein kleiner Vorbau vor der Türöffnung, der ebenfalls mit schwarzem Tuch überspannt und mit einem Vorhang versehen war. Diese Einrichtung gestattete es, jederzeit die Dunkelkammer zu betreten, ohne daß Licht in dieselbe gelangen konnte, und ähnelte in ihrer Ausführung derjenigen, die Nathanson und Pringsheim (19) angeben.

In der Hinterwand des Gewächshauses befand sich eine kreisrunde Öffnung von etwa 35 cm Durchmesser, in welcher ein Ventilator eingebaut war, der durch einen starken Elektromotor betätigt werden konnte. Durch eine vor der Ventilatoröffnung angebrachte Blechkappe wurde Lichtzutritt von außen vermieden. Sie war nach Art der bekannten Lichtfänger auf den Zylindern der photographischen Dunkelkammerlampen gebaut. Da der Motor mit dem Ventilator nur mittels einer Riementransmission verkuppelt war, konnte man je nach Bedarf den Ventilator in der einen oder anderen Richtung laufen lassen. Zum Lüften der Dunkelkammer wurde Luft ausgepumpt, zur Regelung der Temperatur im Gewächshause wurde sie eingesaugt. Die lichtdichte Blechkappe vor der Außenöffnung gestattete es, daß auch gegebenenfalls Ventilation während eines Versuchs vorgenommen werden konnte.

Die Heizung bestand in der üblichen Warmwasserheizung der Gewächshäuser und wurde so reguliert, daß die Temperatur in der Dunkelkammer etwa 20° betrug. Zwar verhinderte die dicke Verdunkelungseinrichtung über dem Glasdach im Winter eine starke Wärmeabgabe und im Sommer ein wesentliches Steigen der Temperatur durch die Sonnenstrahlen, aber es gelang doch wegen der schlechten Konstruktion der veralteten Heizungsanlage nicht immer, die Temperatur auf gleicher Höhe zu halten, so daß ich mich darauf beschränken mußte, während der Versuche die Temperatur auf etwa 20° C zu halten. Tiefer als 19° sank die Temperatur nie. In der Regel schwankte sie zwischen 20 und 22° C, und in Ausnahmefällen stieg sie auf

23 oder 24⁰ C. Wie wir durch die Untersuchungen von Nybergh (20) wissen, ist die Größe der phototropischen Erregung unabhängig von der Temperatur, im Gegensatz zum Geotropismus [Bach (2), Rutgers (32)]. Die oben angeführten geringen Schwankungen dürften also auf die Resultate keinen Einfluß haben. Um die Luftfeuchtigkeit auf der nötigen Höhe zu halten, standen auf den Heizröhren Tongefäße mit Wasser, die ständig gefüllt gehalten wurden. Es gelang so, eine Luftfeuchtigkeit von durchschnittlich 80—90 % zu erzielen.

Das Innere der improvisierten Dunkelkammer, vor allem die Innenseite des Glasdaches waren naturgemäß nicht mattschwarz gestrichen. Es war daher nötig, die Versuchsobjekte durch besondere Einrichtungen, über die weiter unten berichtet werden soll, vor reflektiertem Licht zu schützen.

Zur Beleuchtung des Gewächshauses wurde ausschließlich elektrisches Licht verwandt, so daß der Raum gänzlich frei war von irgendwelchen schädlichen Verbrennungsgasen (Richter [29, 30]). Einige Schwierigkeiten bot zunächst die Wahl der Lichtquelle, mit der die Versuchsobjekte belichtet werden sollten. Die Hauptbedingung war natürlich, daß paralleles Licht zur Anwendung kam, da man sonst dessen Einfallswinkel auf die Keimlinge nicht einwandfrei festlegen konnte. Zunächst lag es nahe, als Lichtquelle einen Projektionsapparat mit Bogenlampe und Linseneinrichtung zu verwenden, doch stellten sich bei dieser Art von Beleuchtung schwer zu beseitigende Nachteile heraus. Erstlich war es schwer, in der nur 3 Meter langen Dunkelkammer eine große Projektionslampe unterzubringen; zweitens ist das Licht der Bogenlampe so stark, daß man auch bei Anwendung von Rauchgläsern sehr präzise Apparate benötigt hätte, um die einer so hohen Intensität entsprechenden kurzen Belichtungszeiten einigermaßen genau einzuhalten, und die Schwellenbestimmungen wären auf diese Weise wenig genau geworden. Und schließlich ist die Helligkeit auf dem Querschnitt des so erhaltenen parallelen Lichtbündels durchaus ungleich verteilt; die Mitte ist am hellsten und die Intensität nimmt nach dem Rande des Bündels zu ziemlich stark ab. Aus diesen Gründen wurde vom Gebrauch eines Linsensystems zur Erzeugung parallelen Lichtes Abstand genommen.

Nach einigem Suchen entschloß ich mich dann, eine Nernstlampe mit Vertikalbrenner zu verwenden, die bei 1,0 Amp. und 125 Volt etwa 170 M.-K. abgab. Die Lampe befand sich ohne Glasglocke in einem Blechkasten, der in der Vorderwand lichtdicht abgeschlossen einen photographischen Fallverschluß trug. Man kann die divergenten Strahlen einer solchen Lichtwelle als parallel annehmen, wenn eine Entfernung von mindestens 5 Meter von derselben eingehalten wird. Nimmt man die Länge des Versuchskeimlings mit etwa 3 cm an, und berücksichtigt, daß die Länge des leuchtenden Stabes des Nernstbrenners auch etwa 3 cm beträgt, so ergibt eine einfache Winkelberechnung, daß in 5 Meter Abstand von der Lichtquelle die maximale Abweichung der Strahlen von der parallelen nur etwa $\frac{1}{2}^\circ$ beträgt, eine Größe, die man gewiß als weit unterhalb der Fehlergrenzen liegend bezeichnen kann. Es wurde also Sorge getragen, daß bei den Versuchen die Objekte mindestens in 5 Meter Abstand von der Lichtquelle aufgestellt waren. Meist standen sie in 6—8 Meter Entfernung, in einigen wenigen Fällen betrug der Abstand 5,15 Meter und 5,25 Meter.

Da die Länge des Gewächshauses nicht ausreichte, um derartige Entfernungen herzustellen, so wurde der Lichtstrahl vermittlems zweier Spiegel im Raume hin- und hergeschickt (Fig. 1).

Der Blechkasten mit der Lampe stand an der Hinterwand der Dunkelkammer, möglichst hoch, und schickte die Strahlen horizontal auf den ersten Spiegel, der sich neben der Tür an der Querwand befand. Von dort fiel das Lichtbündel je nach Bedarf horizontal oder etwas geneigt auf den zweiten Spiegel, der sich neben dem Lampenkasten befand, und seinerseits den Lichtstrahl in dem gewünschten Winkel von oben nach unten oder horizontal über den Tisch hinweg reflektierte. Da diese Spiegel bei allen Versuchen benützt wurden, und es bei diesen Versuchen nur auf relative Schwellenwerte ankommt, so habe ich die an und für sich geringe Absorption der beiden Spiegel unberücksichtigt gelassen.

Vermittels der Nernstlampe erhält man ein sehr konstantes, an chemisch wirksamen Strahlen reiches Licht. Eine Zeitlang wurde der Strom durch ein Ampèremeter kontrolliert und es zeigte sich hierbei, daß die Schwankungen im Netz nur ganz

unbedeutend waren und also für das konstante Brennen der Lampe nicht in Betracht kamen. Da die Lebensdauer der *difficilen* Brenner gewöhnlich nicht sehr groß ist, so war eine Abnahme der Helligkeit während dieser kurzen Zeit nicht zu befürchten.

Es genügte also die Helligkeit der einzelnen Brenner vor Gebrauch einmal zu bestimmen, doch mußte ein neuer Brenner zunächst 1—2 Stunden brennen, um in Zukunft konstant zu sein. Nur ein einziger Brenner war solange brauchbar, daß es geraten schien, seine Helligkeit einige Male zu kontrollieren, alle anderen brannten sehr frühzeitig durch. Das Bestimmen der Lichtstärke wurde im physikalischen Institut¹ mit einem Lummer-Brodhumschen Photometer und einer Vergleichs-Metallfadenlampe vorgenommen, welche letztere mit bestimmter Stromstärke (72 Volt, 0,407 Amp.) 25,8 Meter-Kerzen abgab. Die Nernstlampe wurde jeweils einige Minuten vor Versuchsbeginn eingeschaltet, um die Gewähr zu haben, daß sie bis zur Belichtung der Keimpflanzen ihre normale Helligkeit erreicht hatte.

Um die Intensität des Lichtes abzuschwächen, standen drei Wege offen. Entweder stellte man die Versuchsobjekte in noch größerer Entfernung von der Lichtquelle auf als bisher; dies konnte bei dem kleinen Raum, den die Dunkelkammer bot, nur durch Anwendung von noch mehr Spiegeln erreicht werden. Abgesehen von Raumschwierigkeiten, schien auch sonst diese Anordnung wenig zweckmäßig. Oder aber der Strom, der die Nernstlampe speiste, konnte mit Widerstand und Ampèremeter erniedrigt werden; doch ändert sich hierbei die Zusammensetzung des Lichtes so wesentlich, daß auch hier einheitliche Resultate nicht hätten erhalten werden können. So war denn die dritte Möglichkeit die zweckmäßigste, die Intensität durch Vorschalten von Rauchgläsern zu verringern, die auf den strahlenförmigen Gang des Lichtes und auf dessen Zusammensetzung keinen Einfluß hatten. Es standen drei Rauchglasplatten zur Verfügung, die, wie umfangreiche sorgfältige Bestimmungen zeigten, dieselbe Absorption hatten; der Absorptions-Koeffizient betrug

¹) Für liebenswürdiges Entgegenkommen in dieser Hinsicht bin ich Herrn Geheimrat Himstedt zu Dank verpflichtet.

bei einem Glas 2,345, so daß bei Anwendung von einem Glas die Intensität etwa auf die Hälfte reduziert wurde, bei zwei etwa auf ein Fünftel, und bei drei Gläsern etwa auf ein Zwölftel. Es lag nicht in meiner Absicht, das Reizmengengesetz nachzuprüfen, die Anwendung verschiedener Intensitäten sollte lediglich eine Kontrolle der einzelnen Resultate bieten. Jedoch zeigten die Resultate, daß auch bei Lichteinfall unter den verschiedensten Winkeln das Reizmengengesetz seine Gültigkeit beibehält.

An der Öffnung des Momentverschlusses befand sich ein innen mattschwarz gestrichenes Ansatzrohr, das eine Kappe aus schwarzem Papier trug. In dieser war ein viereckiger Ausschnitt angebracht, der gerade so groß war, daß das Lichtbündel, das den ersten Spiegel traf, eben den ganzen Spiegel beleuchtete. Hinter dem zweiten Spiegel war ein Stück schwarzes Tuch angebracht, um eine diffuse Reflektion von der hellen Gewächshauswand zu verhindern. Sollten die Versuchsobjekte in der Horizontalen, also unter einem Winkel von 90° belichtet werden, so wurden, wie schon angedeutet, die Spiegel so gestellt, daß das Lichtbündel, vom zweiten horizontal über den Tisch an der Längsseite der Dunkelkammer fiel (Fig. 1, S. 63). Das schiefe Glasdach über dem Versuchstisch wurde in diesem Falle mit einem großen Stück schwarzen Tuches überspannt; den Lichtabschluß nach der Mitte der Dunkelkammer zu bewirkte ein hochziehbarer Vorhang aus ebensolchem Stoff. Die Querwand, welche die beiden Hälften des Gewächshauses schied, war an der Stelle, wo sie vom Lichtbündel getroffen wurde, schwarz gestrichen. Auf diese Weise befanden sich die Versuchsobjekte in einer heliotropischen Kammer, in die das Licht nur von der Seite des zweiten Spiegels aus einfallen konnte. Irgendwelche Lichtwirkung des durch den Raum kreuzenden Lichtbündels war also vollständig ausgeschlossen.

Auf dem Versuchstisch befand sich ein zwei Meter langes schwarzes Brett, auf dem die Entfernung von der Lichtquelle von 5:5 cm aufgetragen war. Auf diesem Brett wurden bei den ersten Versuchen die Objekte, die sich zu zwei bis drei in kleinen Tonzylindern befanden, in Abständen von 5 cm aufgestellt, in ähnlicher Weise, wie es Blaauw (3) angibt. Da das Lichtbündel aber nur eine Breite von ca. 20 cm hatte, so

war es nicht möglich, die Tonzylinder in einer langen schiefen Reihe aufzustellen, ohne daß die Keimlinge einander beschatteten. Es wurden daher immer 6 Köpfe in einer Staffellinie über die Breite des Brettes verteilt und die dritte und vierte Staffellinie wurde durch untergelegte schwarze Leisten erhöht, so daß gegenseitige Beschattung der Keimlinge auf diese Weise ausgeschlossen war. Die Tonzylinder waren während des Versuchs mit Hülsen aus schwarzem Papier umgeben, um eventuelle Reflektionen an den hellen Töpfen zu vermeiden. Gerade wie bei Blaauw wurde auch hier versucht, diejenige Entfernung vom Licht von bekannter Intensität zu finden, in der bei bestimmter Belichtungsdauer die gekrümmten Keimlinge aufhören und die geraden anfangen sollten. Es zeigte sich jedoch, daß infolge der individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Keimlinge diese Grenzzone ziemlich lang und undeutlich war, so daß die Schwellenbestimmung nicht sehr genau ausfiel. Dies dürfte wohl mit ein Grund sein, warum die Zahlen von Blaauw so relativ starke Abweichungen vom Mittel zeigen.

Es galt also, eine Methode zu finden, bei der eine größere Zahl Keimlinge gleichzeitig in derselben Entfernung vom Licht beleuchtet werden konnten. Zur Anwendung gelangte dann in etwas modifizierter Form die Methode, die Rutgers (32) bei seinen geotropischen Präsentationszeitbestimmungen gebrauchte. Die Keimlinge wurden in ein oder zwei Reihen unter Vermeidung gegenseitiger Beschattung in Holzkästen von 20 cm Länge, 4 cm Breite und 6 cm Höhe gepflanzt. Von diesen Kästen wurden drei in je 50 cm Abstand voneinander auf dem schwarzen Brett quer zur Lichtrichtung aufgestellt. Der zweite und dritte Kasten wurde entsprechend erhöht, um Beschattung der Keimpflanzen zu vermeiden. Die Belichtungsdauer wurde dann so gewählt, daß in dem mittleren Kasten (B) ungefähr 50% gerade und 50% gekrümmte Keimlinge gefunden wurden. Im vorderen Kasten (A) krümmten sich dann etwa 70—80% und im hinteren (C) 20—30%. Aus den Prozentzahlen einer größeren Anzahl solcher Einzelversuche wurde dann das Mittel genommen, und durch Interpolieren der Punkt festgestellt, an dem theoretisch 50% gerade und 50% gekrümmte Keimlinge auftreten sollten. Die Lichtintensität, die an diesem Punkte herrschte,

multipliziert mit der Belichtungsdauer in Sekunden, ergab dann die Reizschwelle unter den gegebenen Bedingungen in Meter-Kerzen-Sekunden.

Nachdem so die Schwelle bei horizontalem Lichteinfall festgestellt war, wurde dazu übergegangen, das Licht unter verschiedenen Winkeln von oben und von unten auf die Versuchsobjekte einwirken zu lassen (Fig. 2 u. 4, S. 63). Hierzu wurde eine Leiter mit drei Sprossen in je 50 cm Abstand voneinander hergestellt, die von einem mit schwarzem Tuch bespannten Lattengestell überbaut war. An der einen Längswand wurde das Tuch am unteren Ende nicht befestigt, so daß dasselbe hier wie ein Vorhang herunterhing und die drei Kästen mit den Objekten von dieser Seite her auf die drei Sprossen gestellt werden konnten. Die Latten des Gestells waren schwarz gestrichen (Fig. 3, S. 63). Das ganze Gestell konnte unter verschiedenen Winkeln gegen die Vertikale geneigt aufgestellt werden. Die Winkel lagen wurden dadurch bestimmt, daß ein rechtwinkeliges Komplementdreieck aus Pappe an eine der Seitenlatten angelegt wurde, und die Neigung so lange geändert wurde, bis eine auf die obere Kathete des Pappdreiecks aufgelegte Wasserwaage horizontal stand. Das Gestell befand sich dann so unter dem zweiten Spiegel, daß dessen Licht von oben in dasselbe hineinfiel. Waren die Versuchsobjekte dann in normaler vertikaler Lage auf den drei Sprossen der Leiter aufgestellt, so mußte das Licht, um die Keimlinge unter dem gewünschten Winkel zu treffen, den Seitenlatten der Leiter parallel laufen. Dies wurde dadurch kontrolliert, daß am oberen dem Licht zugekehrten Ende des Gestells ein Lineal auf die Leiterlatten gelegt wurde. Hatte das Licht die gewünschte Winkellage zur Vertikalen, so mußte am unteren Ende der Leiter der Schatten des Lineals den Seitenlatten des Gestells gerade so anliegen, wie dies das Lineal oben selbst tat. Auf diese Weise gelang es mit sehr großer Genauigkeit, das Licht unter bestimmtem Winkel auf die Versuchspflanzen auffallen zu lassen. Beim Anbringen der drei Sprossen an der Leiter war von vorneherein darauf achtgegeben worden, daß die Versuchspflanzen beim Belichten sich nicht gegenseitig beschatten konnten.

Nach der Belichtung wurden die Versuchskästen jeweils

unter einen großen Dunkelsturz gestellt. Die Beobachtung der Krümmungen geschah bei einer starken roten elektrischen Dunkelkammerlampe.

Die gewöhnlichen roten Birnen aus Rubinglas von 25 Kerzen fanden deswegen keine Anwendung, weil dieselben, wenn sie wirklich monochromatisch rot sind, nur geringe Helligkeit besitzen, und infolgedessen die Beobachtung sehr erschwert wird. Nach verschiedenen mißglückten Versuchen gelang es, eine rote Überglocke ausfindig zu machen, die, wie die spektroskopische Prüfung zeigte, wirklich nur rotes Licht durchließ, und in die eine 50kerzige Omegalampe hineinpaßte. Diese Lampe gab genügend helles Licht zur Beobachtung der Krümmungen und erwärmte sich relativ wenig. Der größte Teil der Versuche wurde mit Hilfe dieser Lampe ausgeführt.

Versuche mit *Avena sativa*.

Als Versuchspflanzen dienten bei den meisten Versuchen, wie schon angedeutet, die Koleoptilen von *Avena sativa*. Eine sehr großkörnige Sorte, die ausgezeichnet keimte, erhielt ich von einem Gut in der Wetterau. Von Herbst 1911 bis Herbst 1912 verwandte ich ausschließlich dieses Saatgut. Da ich infolge des nassen Sommers im Herbst 1912 leider von dort keinen Hafer mehr bekommen konnte, so sah ich mich gezwungen, mich nach einer anderen Quelle umzusehen. Nach längerem Suchen entschloß ich mich, mit Ligowo-Hafer weiterzuarbeiten, den ich von I. C. Schmidt in Erfurt bezog.

Gleich hier möchte ich bemerken, daß ich bei den verschiedenen Sorten, die ich auf ihre Tauglichkeit prüfte, die gleiche Schwelle bei horizontalem Lichteinfall von ungefähr 12,2 M.-K.-S. fand.

Die Haferkörner wurden zunächst entspelzt und darauf 24 Stunden gequellt. Das Quellen wurde auf dieselbe Weise vorgenommen, die Pringsheim (27) angibt. Die Körner befanden sich in einer großen Glasdose auf feuchtem schwarzem Lodenstoff. Nach 24 Stunden waren dann die Samen sehr gleichmäßig gekeimt, so daß die Coleorrhiza ihre größte Ausbildung erreicht hatte. Darauf wurden die Samen in die eben erwähnten Holzkästen in gesiebten Reinsand gesetzt und gut

feucht gehalten. Die weißen Coleorrhizen hoben sich sehr schön von der dunklen Tuchunterlage ab und es fiel sehr leicht, auf diese Weise ganz gleichmäßig gekeimte Samen herauszusuchen. Die Samen waren in den Kästen alle in gleicher Weise orientiert, so daß die Hauptnutationsebene (Rothert) [31] der späteren Keimlinge mit der Längsachse der Kästen zusammenfiel, daß also die Belichtung und die heliotropische Krümmung senkrecht zu dieser Ebene stattfand. Die Holzkästen wurden dann in der Dunkelkammer unter große Dunkelstürze gesetzt und täglich begossen; das geschah nur bei rotem Licht, so daß die Keimlinge vor der Belichtung mit der Nernstlampe von phototropisch wirksamem Licht nicht getroffen wurden. Am dritten Tage nach dem Setzen hatten die Keimlinge dann eine Höhe von 1,5—3 cm erlangt und waren gebrauchsfähig.

Einige Worte möchte ich noch sagen über die in der Literatur schon verschiedentlich berührten Fragen, worauf das zeitweilig auftretende starke Auswachsen des Hypokotyls der Avena-Keimlinge beruht. Pringsheim (27) 1909 gibt an, daß er *Phalaris* zu Versuchen nicht brauchen konnte, »weil es im Dunkel sehr bald (wie später auch *Avena*)¹ sein Hypokotyl entwickelt . . .«. Eine Angabe, welches der Grund hierfür sein könnte, macht er nicht. Blaauw (3) hält dann zu tiefe Temperatur für den Grund dieser Erscheinung und sagt: »Eine günstige Temperatur ist für die Kultur brauchbarer Pflänzchen sehr erwünscht, da bei niedrigerer Temperatur das Internodium sich oft stärker, die Koleoptile sich oft weniger gut entwickelt«. Und dann weiter unten: »Bei Kultur unter günstigen Verhältnissen bleibt das Internodium aber fast immer kurz und die Koleoptile stand immer senkrecht in der Erde«. Rutgers (32) bezweifelt die Richtigkeit dieser Angabe und deutet an, zu hohe Temperatur bei der Kultur könne eher diese Erscheinung hervorrufen als tiefe. Als Hauptgrund sieht er das Fehlen frischer Luft an, stützt aber diese Annahme nicht auf Versuche. Nach Nyberg (20) ist das Auswachsen der Hypokotyle nicht von der Temperatur abhängig.

Auf Grund einiger Versuche bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß mangelnde Feuchtigkeit die Hauptursache des Aus-

¹⁾ Von mir gesperrt.

wachsens der Hypokotile ist. Werden gut angequellte Samen, deren Wurzeln gerade im Begriff sind, die Coleorrhiza zu durchbrechen, in Sand gesetzt und feucht gehalten, so entstehen niemals Hypokotile, ob die Kulturen sich nun in höherer oder tieferer Temperatur befinden. Sind jedoch die Samen schlecht gequellt, so zeigen die Hypokotile sich sehr leicht, wenn die Kulturen nicht sehr sorgfältig feucht gehalten werden. Aus diesem Grunde ist es wenig empfehlenswert, die Samen ganz mit Wasser bedeckt oder zwischen Fließpapier zu quellen, da auf diese Weise, wohl unter dem Einfluß des Sauerstoffmangels, die Samen niemals so schnell und gleichmäßig keimen wie sie das tun, wenn man sie offen auf eine feuchte Unterlage legt.

Daß nicht mangelnder Sauerstoff an der Entwicklung der Internodien schuld ist, geht daraus hervor, daß Samen, welche ungequellt in mäßig feuchten Sand gesetzt werden, bei denen der Sauerstoff also ungehindert Zutritt hat, immer ein sehr starkes Hypokotil entwickeln. Andererseits gelang es mir, aus ausgezeichnet vorgequellten Samen dadurch gute Internodien zu erhalten, daß ich dem Sand gerade nur soviel Wasser gab, daß er eben nicht trocken wurde. Wenn Rutgers die Vermutung ausspricht, zu hohe Temperatur sei hierfür maßgebend, so glaube ich dies darauf zurückführen zu können, daß bei hoher Temperatur die Feuchtigkeit in seinen Kulturgefäßen zu rasch verdunstete, und daß infolgedessen die Internodien auswuchsen. Aus demselben Grunde wuchsen seine Keimlinge wieder normal, als er die Kulturen ins Freie stellte; hier herrschte, wie aus seinen Worten hervorgeht, eine tiefere Temperatur, die das Wasser des Kulturbodens nicht so sehr zum Verdunsten brachte. Ich hielt es für nicht unwichtig, diese Erfahrungen hier etwas ausführlicher mitzuteilen, weil die Experimente oft durch das Auswachsen der Hypokotile unliebsame Unterbrechungen erfahren und es doch möglich zu sein scheint, durch sorgfältiges Gießen der Pflanzen solchen lästigen Aufenthalt zu vermeiden.

Hatten die Koleoptile eine Länge von 2—3 cm erreicht, so wurden sie zu Versuchen verwandt. Es ist nicht ratsam, die Keimlinge größer als 3 cm werden zu lassen, da sie dann, wie schon Boysen Jensen (13) angibt, eine erhöhte Tendenz zu

Nutationen zeigen. Waren die Keimlinge gebrauchsfertig, so wurden die Kästen bei rotem Licht unter den Dunkelstürzen hervorgeholt. Die schlechtgewachsenen Exemplare wurden mit einer Pinzette entfernt und solche, die nicht ganz vertikal standen, wurden durch Andrücken des Sandes gerichtet. Da die Koleoptile bei der herrschenden hohen Luftfeuchtigkeit immer Wassertropfen an der Spitze hängen hatten, so wurden diese mit Hilfe der Pinzette vorsichtig an den Keimlingen herabgeführt, ohne das Stengelchen zu berühren. Das Entfernen der Wassertropfen ist deswegen von wesentlicher Bedeutung, weil sonst unkontrollierbare Strahlenbrechungen beim Belichten die Folge sein könnten, die den Wert der Resultate hätten in Frage stellen können. Während der Belichtung fehlten also solche Wasseransammlungen vollständig. Die Tropfen bildeten sich erst nach $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Stunden wieder.

Drei in dieser Weise vorbereitete Kästen wurden dann an den vorher bestimmten Plätzen auf dem Tisch oder auf den drei Sprossen der Leiter in je 50 cm Abstand voneinander aufgestellt. Alsdann wurde der Momentverschluß durch einen Drahtauslöser geöffnet und nach bestimmter Zeit wieder geschlossen. Die Belichtungszeiten wurden auf einer Stoppuhr abgelesen. Nach der Exposition kamen die Kästen unter einen Dunkelsturz. Nach einer Stunde fand die erste Ablesung statt. Wie bei Blaauw, so zeigte sich auch bei meinen Versuchen, daß die Keimlinge nach etwa einer Stunde zu reagieren begannen. Es wurden dann in Abstand von je einer Viertelstunde 5 Ablesungen vorgenommen, bei denen jeweils die gekrümmten Keimlinge notiert wurden. Es ist besser, wenn jeder Keimling seine bestimmte Nummer hat und im Protokoll immer nur die Keimlinge notiert werden, die eine deutliche Krümmung zeigen, als wenn man wie Rutgers (32) nur jeweils die Anzahl der gekrümmten Keimlinge aufschreibt. Wie schon Rother t (31) angibt, führen die Keimlinge während der heliotropischen Krümmung Oscillationen in der Krümmungsebene aus, die bei so kleinen Krümmungen, wie wir sie bei Schwellenbestimmungen erhalten, häufig einen Keimling bei der zweiten Ablesung ungekrümmt erscheinen lassen, der vorher gekrümmt war und späterhin sich wieder mit etwas verstärkter Amplitude deutlich

krümmt. Nach zwei Stunden nehmen die Krümmungen dann an Größe ab, und die Keimlinge beginnen sich wieder gerade zu strecken. Weitere Ablesungen haben dann keinen Zweck mehr. Es wurden immer nur ganz einwandfreie Krümmungen notiert; solche Keimlinge, bei denen die Krümmungen nicht ganz sicher waren, wurden außer acht gelassen, da sie, wenn wirklich eine minimale heliotropische Krümmung vorgelegen hatte, bei einer der nächsten Ablesungen sicher einwandfrei gekrümmt waren.

Ich lasse nun das Protokoll eines einzelnen Versuchs folgen, um zu zeigen, in welcher Weise die einzelnen Versuche angestellt wurden.

Vorausschicken will ich noch folgendes: Der Kasten, der der Lichtquelle am nächsten stand, wurde immer mit A bezeichnet, der zweite mit B und der letzte mit C. In jedem Kasten befanden sich zwei Reihen Keimlinge, die sich gegenseitig nicht beschatten konnten, da die Keimlinge der zweiten Reihe hinter den Zwischenräumen zwischen denen der ersten Reihe standen. Im A-Kasten wurde die dem Licht näher stehende Reihe mit A bezeichnet, die zweite Reihe mit a; desgleichen hießen die beiden Reihen im B-Kasten und im C-Kasten B und b resp. C und c. Im Kopf der Protokolle ist jeweils angegeben, wieviel Koleoptile jede Reihe enthielt und hinter den Ablesungen folgt jeweils eine Zusammenstellung aller Pflanzen, die sich im Laufe des Versuchs gekrümmt hatten. Am Schluß ist dann noch die Zahl der gekrümmten Pflanzen in den drei Kästen in Prozentsen angegeben. Die Winkel, unter denen das Licht die Pflanzen traf, beziehen sich auf die Richtung der Lichtstrahlen zur Vertikalen, so daß ein Winkel von 15^0 eine Beleuchtung steil von oben darstellt, 90^0 bedeutet horizontalen Lichteinfall, und 150^0 Beleuchtung schief von unten.

Versuch No. 196.

27. 7. 12. Avena sativa. Nernstbrenner 4b.

78 Keimlinge 1—2 cm groß.

3 Kästen 6,45 m; 6,95 m; 7,45 m Entfernung von der Lampe.

Relative Luftfeuchtigkeit 97 %. 21^0 C.

Belichtung 9 Sekunden. 1 Rauchglas.

Lichteinfall unter 65° .

Beginn 9 Uhr 25 Minuten.

A 10; a 13; B 14; b 13; C 14; c 14.

10 Uhr 25. A 1 2 3 6 10; a 11; B 2 6 7 10; b 5 8 10; C 3 10; c 9 13.

10 Uhr 40. A 1 2 3 6 9 10; a 2 10 12; B 1 2 5 6 7 10; b 5 8 9 10;
C 3 4 5 10; c 6 7 8 9 13.

10 Uhr 55. A 1 2 3 4 6 9 10; a 1 2 8 9 11 12; B 1 2 5 6 7 10; b 5 8
9 10; C 3 4 5 10; c 7 8 9 13.

11 Uhr 10. A 1 2 3 4 6 9 10; a 1 2 8 9 11 12; B 1 2 5 6 7 8; b 5 8
9 10; C 3 4 5 10; c 7 8 9 13.

11 Uhr 25. A 1 2 3 4 6 9 10; a 1 2 11; B 1 2 5 6 7 8; b 5 8 9 10;
C 3 4 5 10; c 6 7 9 13.

A 1 2 3 4 6 9 10; a 1 2 8 9 11 12; B 1 2 5 6 7 8 10; b 5 8 9 10;
C 3 4 5 10; c 6 7 8 9 13.

A = 57%. B = 41%. C = 32%.

Dieser Versuch mag als Beispiel für sämtliche mit Hafer und Senf ausgeführten Versuche gelten. Die Verwertung der Einzelversuche habe ich schon früher angegeben. Es ist nur noch dazu zu bemerken, daß natürlich nur solche Prozentzahlen zur Berechnung eines Mittels verwendet werden konnten, die mit ein und demselben Brenner mit der gleichen Zahl von Rauchgläsern und zur gleichen Belichtungszeit erhalten waren.

Ich lasse nun in Tabellenform die Resultate der einzelnen Versuche mit verschiedenem Lichteinfall folgen und zwar ungefähr in der Reihenfolge, in der ich die Wirkung der verschiedenen Winkellagen untersuchte.

I. Lichteinfall unter 90° .

Zunächst galt es, die Schwelle bei horizontalem Lichteinfall festzustellen. Zur endgültigen Berechnung wurden nur die Versuche verwandt, die mit den Holzkästen ausgeführt wurden. Bei den wenigen Versuchen mit Tonzylindern fand ich fast genau dieselbe Schwelle wie bei den späteren Versuchen. Als mittlere Reizschwelle wurde eine Lichtmenge von 12,2 M.-K.-S. festgestellt. Diese Zahl resultiert aus im ganzen 33 Versuchen, die mit 2200 Keimlingen angestellt waren. Tabelle 23 und 24 geben die Einzelwerte der Anfangsbestimmung, die mit zwei verschiedenen Intensitäten angestellt wurden. Später führte ich eine Anzahl von Kontrollversuchen mit drei verschiedenen

Intensitäten aus, die dasselbe Resultat ergaben und die sich Tabelle 25, 26, 27 finden. Als ich dann Herbst 1912 meine Versuche mit einer anderen Hafersorte fortführen mußte, stellte ich bei dieser zunächst ebenfalls die Schwelle für horizontalen Lichteinfall fest; diese Versuche sind in Tabelle 28 zu finden. Diese Bestimmungen ergaben Werte, die so genau mit denen der früheren Hafersorten übereinstimmten, daß ich mich für berechtigt hielt, sie mit zur Mittelberechnung zu verwenden. Die durch all diese Versuche erhaltene Schwelle stimmt wenig mit derjenigen überein, die Blaauw bei seinen Haferversuchen erhielt. Bei Blaauw ist der Mittelwert für die Lichtmenge, die im Dunkeln gerade noch eine Nachwirkung bei 50% der Versuchspflanzen hervorruft, ungefähr 20 M.-K.-S. Recht gut stimmen dagegen die oben angegebenen Resultate mit denen von Nybergh (20) überein. Dieser fand für Avena-Koleoptile eine Schwelle von etwa 15 M.-K.-S.; zu seinen Versuchen verwandte er eine 15kerzige Kohlenfadenlampe. Berücksichtigt man den größeren Reichtum an chemischen wirksamen Strahlen der Nernstlampe, so ist die noch etwas tiefer liegende Schwelle, die ich fand, leicht zu erklären.

II. Lichteinfall unter 45° .

Den Versuchen mit einem Lichteinfall von 45° auf die Pflanze wurde der bei 90° erhaltene Schwellenwert von 12,2 M.-K.-S. zugrunde gelegt. Nachdem das oben beschriebene Tuchgestell unter einem Winkel von 45° aufgestellt und gut befestigt war, wurde der Lichtstrahl entsprechend gerichtet, und die Lattensprossen der Leiter mit der Wasserwage horizontal gestellt. Es wurde nun die Entfernung vom Nernstbrenner bis zur zweiten, mittleren Sprosse festgestellt. Die Intensität des Brenners wurde multipliziert mit dem Kosinus von 45° , um die auf die Keimlinge wirksame Intensität des Lichtes zu erhalten.

Mit Hilfe dieser Daten wurde dann die Belichtungszeit berechnet, während welcher der Reiz wirken mußte, um den Pflänzchen im B-Kasten eine Energie von 12,2 M.-K.-S zu induzieren. Mit dieser Belichtungszeit wurden die ersten Versuche unter 45° angestellt. Da ich, wie aus der Tabelle 17 hervorgeht, ungefähr dieselbe Schwelle fand wie bei horizontalem

Lichteinfall, so legte ich letzterer Schwelle auch die Berechnung der Belichtungsdauer bei anderen Intensitäten zugrunde. Die Resultate finden sich in Tabelle 17, 18 und 19. Die Versuche aus Tabelle 19 wurden viel später ausgeführt als die aus Tabelle 17 und 18 und trugen den Charakter von Kontrollversuchen, da ich erkannt, daß die anderen Versuche, die bisher unter 45° angestellt worden waren, nicht zahlreich genug waren, um einwandfreie Zahlen zu liefern.

Als Resultat dieser Versuche ergab sich ein Mittelwert für die Schwelle bei einem Lichteinfall von 45° von 11,9 M.-K.-S. Dieser Wert weicht so wenig von der für horizontalen Lichteinfall gefundenen Schwelle ab, daß ich vermutete, die Änderungen der Schwelle bei Lichteinfall unter verschiedenen Winkeln hänge nur vom Kosinus des Ablenkungswinkels von der Richtung horizontaler Lichtstrahlen ab. Die kleine Abweichung, welche die Versuche aus Tabelle 17—19 ergab, liegt wohl innerhalb der Fehlergrenzen. Demnach würde beim Heliotropismus dasselbe Sinusgesetz Gültigkeit haben, das Fitting (7) für den Geotropismus aufstellte.

III. Lichteinfall unter 15° .

Schon die nächste Lichtrichtung, die ich untersuchte, zeigte, daß meine Vermutung nicht richtig sein konnte. Die Aufstellung des Tuchgestelles fand in derselben Weise statt, wie bei 45° , nur daß der Winkel mit der Vertikalen diesmal nur 15° betrug. Der Berechnung der Belichtungszeit wurde wieder der Wert von 12,2 M.-K.-S., der bei horizontalem Lichteinfall gefunden worden war, zugrunde gelegt, unter Berücksichtigung der Intensität der Lampe, der Entfernung der Keimlinge von derselben und der Intensitätsabnahme, die das Licht erfährt, wenn es die Pflanzen unter einem Winkel von 15° trifft. Die Intensität der Lampe mußte also mit dem Sinus von 15° resp. dem Kosinus von 75° multipliziert werden. Es zeigte sich bei dem ersten Versuche, daß dieser Schwellenwert offenbar viel zu hoch lag. Die Zahl der Gekrümmten im C-Kasten betrug etwa 80%.

Bei den nächsten Versuchen wurde dann mit der Belichtungszeit langsam heruntergegangen, bis ich die Zeit gefunden hatte,

bei der sich im B-Kasten wieder 50 % der Koleoptilen krümmten. Mit dieser Lichtmenge und vier verschiedenen Intensitäten wurden dann eine große Zahl von Versuchen ausgeführt, deren Resultate sehr schön übereinstimmten, wie aus den Tabellen 4—8 zu ersehen ist. Dabei ist noch zu bemerken, daß mit jeder neuen Intensität, die zu Versuchen herangezogen wurde, zunächst einige Versuche angestellt wurden, deren Belichtungszeit einer Lichtmenge von 12,2 M.-K.-S. entsprach. Jedesmal zeigte sich, daß diese Lichtmenge ein gutes Stück oberhalb der Schwelle lag. Späterhin wurden mit dem Erfurter Hafer noch einige Kontrollversuche angestellt, die in Tabelle 9 und 10 zu finden sind, und dieselbe Übereinstimmung mit den übrigen Schwellenbestimmungen bei einem Winkel von 15° zeigten, welche bei horizontalem Lichteinfall mit den zwei verschiedenen Hafersorten erzielt wurde.

Als Resultat dieser Versuche, die etwa 70 an der Zahl mit rund 5000 Keimpflanzen vorgenommen wurden, ergibt sich eine Reizschwelle von 7,3 M.-K.-S., wenn der von oben kommende Lichtstrahl mit der Vertikalen einen Winkel von 15° einschließt.

Dieses Resultat war völlig unerwartet und sprach dafür, daß wie Pringsheim (28) andeutet, in der Tat der Unterschied in der Beleuchtung der Vorder- und Rückseite des Keimlings für die Größe der Perzeption von Bedeutung sei, wenn die Versuche mit weiteren Winkeln ein entsprechendes Resultat zeitigten. Allerdings könnte man einwenden, die erhaltene Zahl läge innerhalb der Fehlergrenzen, besonders, da Blaauw bei seinen Schwellenbestimmungen bei Hafer noch viel größere Abweichungen vom Mittel erhielt. Aber ich glaube, daß dieser Einwand hinfällig ist, wenn man die große Übereinstimmung meiner Einzelwerte berücksichtigt; die Abweichung vom Mittel betrug bei diesem Einfallswinkel im höchsten Fall 1,1 M.-K.-S.

Als ich dann mit den Versuchsobjekten vertraut geworden war, und mich in die Methoden eingearbeitet hatte, waren die Abweichungen, wie aus den späteren Tabellen hervorgeht, viel geringer.

IV. Lichteinfall unter 30° .

Nun wurde ein Einfallswinkel von 30° untersucht und zwar prinzipiell in der gleichen Weise wie vorher. Es wurde wieder

mit den Versuchen begonnen, deren Belichtungszeiten so berechnet waren, daß die Koleoptilen des mittleren Kastens eine Energie von 12,2 M.-K.-S. zugeführt bekamen. Es zeigte sich, daß diese Energiemenge oberhalb der Schwelle gelegen war (vgl. Tabelle 11, 13, 15). Durch allmähliches Herabmindern der Belichtungszeit wurde wieder ein Wert gefunden, der im B-Kasten ca. 50% Krümmungen auslöste. Mit drei Intensitäten und 4000 Keimlingen wurden 39 Versuche ausgeführt, deren Resultate in der Tabelle 12, 14, 16 angegeben sind. Als mittlere Reizschwelle für eine Abweichung der Lichtstrahlen von 30° von der Vertikalen wurden 9,5 M.-K.-S. gefunden. Dies Resultat entsprach völlig den Erwartungen; es zeigt eine größere Reizschwelle als die Versuche mit 15° und eine geringere als die mit 45° .

V. Lichteinfall unter 55° .

Es fragte sich nun, findet eine Herabminderung der Schwelle erst von Winkeln statt, die steiler sind als 45° , oder ist der für 45° erhaltene Wert von 11,9 M.-K.-S. durch kleine Ungenauigkeiten, die innerhalb der Fehlergrenzen liegen, etwas hoch geraten. Soviel war jedenfalls zu ersehen, daß für die Winkel zwischen 90° und 45° die Herabminderung der Schwelle nur gering sein konnte. Es hätte daher wenig Zweck gehabt, noch zwei Winkelstellungen 60° und 75° einzuschalten, wie ich ursprünglich vorhatte, es genügte einen Winkel zu prüfen, der ungefähr in der Mitte zwischen 45° und 90° lag. Ich wählte zu diesem Zweck eine Abweichung der Lichtrichtung von der Vertikalen von 65° . Tabelle 20, 21, 22 geben Auskunft über die Einzelresultate. Die mittlere Reizschwelle bei 65° beträgt demnach 11,8 M.-K.-S. Es ist wenig wahrscheinlich, daß dieser Wert nur deswegen von dem Wert 12,2 bei horizontalem Lichteinfall abweicht, weil kleine Fehler, die nicht in der Hand des Experiments liegen, ihr Spiel treiben. Viel wahrscheinlicher ist die Annahme, daß aus derartigen Gründen die Schwelle bei 45° etwas zu hoch ausgefallen ist.

VI. Lichteinfall unter 9° .

Betrachtet man die Ergebnisse, die die Schwellenbestimmungen bei Lichteinfall unter diesen verschiedenen Winkeln ergeben

haben, so drängt sich die Frage auf, ob es möglich ist, bei noch steilerem Lichteinfall als 15^0 die phototropische Reizschwelle noch weiter herunter zu drücken. Um diese Frage zu prüfen, wurde noch eine Reihe Versuche angestellt, bei denen die Keimlinge steil von oben unter einem Winkel von 9^0 belichtet wurden.

Es war nicht ganz leicht, in dem engen Raum, der zur Verfügung stand, das Gestell so aufzubauen, daß die Lichtstrahlen ungehindert kreuzen konnten, und trotzdem der erste Kasten mindestens 5 Meter von der Lichtquelle entfernt stand. Mit Hilfe noch eines dritten Spiegels gelang es schließlich, die verschiedenen Schwierigkeiten zu überwinden. Bei diesen Versuchen hieß es besonders darauf zu achten, daß die Keimlinge ganz senkrecht standen, da wie schon Pekelharing (23) bei den entsprechenden Versuchen über Geotropismus hervorhebt, der Kosinus dieser Winkel sehr stark steigt und eine geringe Abweichung der Koleoptilen von der Vertikalen eine beträchtliche Änderung in der Intensität hervorruft, mit der sie beleuchtet werden. Die Krümmungen bei diesen Versuchen waren naturgemäß nicht sehr stark, immerhin war es recht gut möglich, die gekrümmten von den ungekrümmten zu unterscheiden. Die Versuche wurden mit drei verschiedenen Intensitäten angestellt; die Resultate sind in den Tabellen 1, 2 und 3 wiedergegeben. Als mittlere Reizschwelle ergibt sich eine Lichtenergie von 7,5 M.-K.-S. Dies ist fast genau derselbe Wert, den wir bei 15^0 erhielten, und ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich vermute, daß bei einem Lichteinfall unter 9^0 die Schwelle wieder um einiges tiefer gelegen sein wird als bei 15^0 , und daß wir bei unseren Versuchen nur deshalb denselben Schwellenwert erhielten, weil ein großer Teil des Lichtes bei so steilem Auftreffen auf die Koleoptilen reflektiert wird und so für den Effekt verloren geht. Überdies könnte die Lichtabsorption des dritten Spiegels einen geringen Einfluß in derselben Richtung auf das Resultat ausüben. An Hand theoretischer Betrachtungen werden wir weiter unten noch sehen, daß in der Tat diese Annahme viel für sich hat.

Hiermit wurden die Belichtungen in Winkeln oberhalb der Horizontalen abgeschlossen, und es wurde dazu übergegangen,

zu untersuchen, welchen Einfluß auf die Reizschwelle die Belichtung schief von unten hat.

VII. Lichteinfall unter 150° .

Wie wir sahen, entsprechen die Resultate, die wir mit Belichtung in verschiedenen Winkeln oberhalb der Horizontalen erhielten, ganz den Erwartungen, die eintreffen müssen, wenn für die Richtung der heliotropischen Krümmung der Unterschied der Beleuchtung auf Vorder- und Hinterseite der gereizten Koleoptile maßgebend ist. Bei schiefem Lichteinfall legt der Lichtstrahl in der Pflanze einen größeren Weg zurück als bei horizontalem, die Absorption seitens des Keimlings ist eine größere, und damit steigt der relative Unterschied der Beleuchtung auf Vorder- und Rückseite.

Belichten wir die Versuchsobjekte schief von unten, so müßten wir das nämliche Resultat erhalten wie früher, mit steigendem Winkel müßte der Effekt des Lichtes auf die Keimlinge größer werden. Es müßte auch hier eine geringere Lichtmenge genügen, um denselben Erfolg hervorzurufen, den eine größere Energie bei horizontalem Lichteinfall auslöst, da die Bedingungen, denen der Lichtstrahl beim Auftreffen auf die Versuchspflanzen unterliegt, genau dieselben sind, wie bei den entsprechenden Winkeln oberhalb der Horizontalen. Um diese Verhältnisse zu prüfen, wurden eine Reihe von Winkeln unterhalb der Horizontalen untersucht.

Bisher hatten die Keimlinge immer in zwei Reihen in den Holzkästen gestanden. Sollten sie nun schief von unten belichtet werden, so konnten sie nur jeweils in einer Reihe ganz dicht an einer der Längswände der Kulturkästen aufgestellt werden. Die Holzwände von $\frac{1}{2}$ cm Dicke warfen aber besonders bei Belichtung steil von unten viel zu hohe Schatten auf die Koleoptilen, so daß es unmöglich war, auf diese Weise einwandfreie Schwellenbestimmungen zu erhalten. Es war daher nötig, die eine Längswand der Kästen durch eine Zinkblechwand von etwa $\frac{1}{3}$ mm Dicke zu ersetzen. Wurden die Samen dann direkt an diese Blechwand gesetzt, so ließen sich später die Belichtungen ganz gut ausführen, ohne daß wesentliche Schatten die Koleoptile bedeckten. Zwar standen die

Keimlinge schließlich meist nicht ganz direkt an der Wand, sondern waren durch einen geringen Zwischenraum von etwa 1 mm von ihr getrennt, so daß bei Belichtung unter einem Winkel von 150^0 im ungünstigsten Fall etwa 1 cm der Keimlinge beschattet war, trotzdem aber ließen sich die Schwellenbestimmungen ganz gut ausführen, nachdem Kontrollversuche bei horizontalem Lichteinfall gezeigt hatten, daß es durchaus keinen Einfluß auf die Größe der Reizschwelle ausübte, wenn die ganze untere Hälfte von 1,5 cm der 3 cm langen Koleoptilen durch schwarze Papierstreifen verdunkelt wurde.

Leider zeigte sich nun sehr bald, daß die Nähe der Blechwand einen ungünstigen Einfluß auf das Wachstum der Haferkeimlinge ausübte. Sie kamen oft stark verkrümmt aus dem Boden heraus und zeigten sehr intensive Nutation. Auch schien ihre Lichtempfindlichkeit bedeutend herabgemindert, daher entschloß ich mich dazu, die Blechwände wieder durch Holzwände zu ersetzen, die an der oberen Kante schief abgedacht waren, so daß sie oben nur etwa 1 mm Dicke besaßen. In diesen Kulturkästen wuchsen die Keimlinge nun wieder ganz normal und es konnte nunmehr mit Versuchen begonnen werden.

Zu allen diesen Versuchen war es nötig, noch einen dritten Spiegel zur Anwendung zu bringen (Fig. 4). Derselbe wurde in der Weise dicht über den Boden der Dunkelkammer befestigt, daß das Licht des zweiten Spiegels schief nach abwärts auf den dritten reflektiert wurde, und von diesem dann von unten in das Lattengestell fiel. Im übrigen war die Versuchsanstellung wie gewöhnlich. Den Belichtungszeiten wurde wieder eine Lichtenergie von 12,2 M.-K.-S. zugrunde gelegt. Die Versuche ergaben jedoch, daß diese Lichtmenge bei weitem nicht ausreichte, um auch nur im A-Kasten 50% Krümmungen hervorzurufen. Daher wurden die Belichtungszeiten so lange vergrößert, bis in den B-Kästen wieder 50% gerade und 50% gekrümmte Koleoptilen auftraten. Die Krümmungen waren durchaus relativ stark und deutlich zu sehen. Die Resultate der zählenden Versuche finden sich in Tabelle 36—38. Die mittlere Reizschwelle beträgt demnach bei einer Belichtung schief von unten und einem Winkel von 150^0 32,4 M.-K.-S. Dieses Resultat steht in krassem Widerspruch zu der oben besprochenen

Annahme, daß die Perzeption durch den Unterschied der Beleuchtung auf Vorder- und Rückseite der Koleoptile beeinflußt werde.

Anstatt abzunehmen, wächst die Reizschwelle vielmehr bei Belichtungen schief von unten sehr beträchtlich an. Ich will zunächst auf einen Erklärungsversuch dieser merkwürdigen Tatsache nicht eingehen, sondern anhand weiterer Winkel zeigen, wie die Verhältnisse bei zunehmendem Ablenkungswinkel aus der Horizontalen nach unten zu liegen.

VIII. Lichteinfall unter 135° .

Der nächste Winkel, der auf seinen Einfluß auf die Reizschwelle untersucht wurde, war 135° , bildete also mit der Horizontalen nach unten zu einen Winkel von 45° . Mit 2 Intensitäten wurden etwa 800 Keimlinge auf ihr Verhalten geprüft. Die Versuche sind in den Tabellen 34 und 35 angegeben und lieferten eine Reizschwelle von 23,7 M.-K.-S.

IX. Lichteinfall unter 120° .

Das Resultat bei 135° ließ es notwendig erscheinen, noch weitere Winkel unterhalb der Horizontalen zu prüfen, um zu ermitteln, ob die starke Abnahme der Reizschwelle bei steiler werdenden negativen Winkeln durch eine kontinuierliche Reihe mit den Werten bei horizontalem Lichteinfall zu verbinden sei.

Zu diesem Zweck wurde zunächst ein Winkel von 120° geprüft. Die Richtung des Lichtstrahls bildete also mit der Horizontalen einen Winkel von 30° nach unten. Mit 2 Intensitäten wurde eine Reihe von Versuchen angestellt, die in den Tabellen 32 und 33 angeführt sind. Die mittlere Schwelle betrug demnach bei einem Winkel von 120° 20,3 M.-K.-S. Dies Resultat entsprach also ganz den Erwartungen.

X. Lichteinfall unter 105° .

Es erübrigte nur noch einen Winkel zwischen den zuletzt untersuchten und der Horizontalen mit Versuchen zu belegen, um die Reihe vollständig zu machen. So wurden also wieder mit 3 Intensitäten Versuche angestellt, die die Reizschwelle bei einem Lichteinfall von 105° , also mit 15° Abweichung von der

Horizontalen nach unten zu ermitteln sollten (vgl. Tabelle 30 und 31). Sie ergaben als mittlere Reizschwelle einen Wert von 15,8 M.-K.-S.

XI. Lichteinfall unter 160° .

Überblickt man die Resultate, die wir bisher bei Belichtungen in verschiedenen Winkeln von unten erhalten haben, so fällt auf, daß die Reizschwelle von der Horizontalen ab erst ganz allmählich, dann aber immer stärker zunimmt. Zwischen den Werten bei horizontalem Lichteinfall und einem Winkel von 105° , also bei 15° Unterschied finden wir einen Schwellenunterschied von 3,6 M.-K.-S., während zwischen den Winkeln von 135° und 150° die Schwelle um 8,8 M.-K.-S. zunimmt, obwohl der Unterschied in den Winkellagen auch hier nur 15° beträgt.

Das erweckt den Anschein, als ob zwischen der Richtung, in der das Licht auf eine Pflanze trifft, und dem Effekt, den dieses Licht in der Pflanze hervorruft, eine tiefere Beziehung bestünde, als man bisher annahm.

Beruhet das unverhältnismäßig starke Anwachsen der Reizschwelle bei zunehmender Ablenkung des Lichtstrahls von der Horizontalen nach unten zu auf Wirklichkeit, so ist leicht einzusehen, daß eine Winkellage, die nur wenig größer ist als 150° , ihrerseits wieder eine ganz bedeutende Schwellenerhöhung hervorrufen muß. Es schien daher wünschenswert, einen noch steileren Winkel von unten zu prüfen als 150° bot, und es wurde versucht, ob bei einem Winkel von 160° noch brauchbare Resultate zu erzielen seien. Allerdings wird bei so steilen Winkeln die Beschattung der Keimlinge so groß, daß diese eventuell die Resultate trüben konnte. Es wurde daher ganz besonders darauf geachtet, daß die Koleoptilen direkt an der Wand der Kulturkästen standen, und außerdem ließ ich die Keimlinge etwas länger werden als bei den früheren Versuchen, so daß also ganz sicher nicht mehr als höchstens die untere Hälfte der Keimpflanzen von der Wand des Kulturkastens beschattet wurde. Auf diese Weise wurden dann mit 2 Intensitäten Versuche angestellt, deren Resultate in den Tabellen 39 und 40 mitgeteilt sind. Die Versuche entsprechen allen Erwartungen. Als Reizschwelle wurde eine Lichtenergie von 59,6 M.-K.-S.

festgestellt. Eine Vergrößerung dieses Winkels von nur 10^0 ruft hier also ein Steigen der Schwelle von 27,2 M.-K.-S. hervor.

In den vorliegenden Versuchen wurde die Wirkung untersucht, die ein Lichtstrahl auf die parallelotropen Avena-Koleoptile ausübt, wenn er den Keimling unter verschiedenen Winkeln trifft. Es war von vorneherein klar, daß das beim Geotropismus gefundene Sinusgesetz beim Heliotropismus seine Gültigkeit behalten mußte, nachdem Fröschel und Blaauw gezeigt hatten, daß eine bestimmte konstante Lichtmenge, das Produkt aus Zeit und Intensität, nötig ist, um einen bestimmten Effekt hervorzurufen; denn wie wir aus der Physik wissen, nimmt die Helligkeit einer beleuchteten Fläche mit dem Kosinus des Ablenkungswinkels von dem rechtwinkligen Lichteinfall ab.

Bei unseren Versuchen hat sich jedoch gezeigt, daß noch eine zweite Beziehung zwischen Lichtrichtung und Effekt besteht. Die Belichtungen in Winkeln oberhalb der Horizontalen ließen die Annahme gerechtfertigt erscheinen, daß für die Perzeption nicht die Lichtrichtung, sondern die Lichtdifferenz auf antagonistischen Flanken der Versuchspflanze maßgebend sei.

Die Belichtungen in Winkeln von unten zeigten jedoch, daß die Verhältnisse doch wohl nicht ganz so einfach liegen, und daß noch andere Faktoren bei der Perzeption des Lichtes mitspielen; es wäre sonst nicht erklärlich, warum die Belichtungen von unten, die doch in physikalischer Hinsicht ganz denen von oben entsprechen, einen anderen Effekt auslösen sollten. Es müssen also physiologische Faktoren bei der Perzeption der Lichtrichtung mitsprechen, doch soll erst im theoretischen Teil erörtert werden, wie wir die erhaltenen Resultate verwerten können. Zunächst galt es noch festzustellen, ob die bei Avena gefundenen Eigentümlichkeiten auch bei anderen Pflanzen nachzuweisen sind.

Versuche mit *Sinapis alba*.

Es war wünschenswert, einen dikotylen Keimling zur Nachprüfung der bei Avena erhaltenen Resultate näher zu untersuchen.

Pringsheim (27) gibt in seiner Abhandlung über Stimmungsänderung bei Heliotropismus eine Anzahl Keimpflanzen an, die sich für heliotropische Versuche in der einen oder anderen Hinsicht besonders eignen. Für meine Versuche kamen von diesen

Pflanzen nur *Brassica nigra*, *Lepidium sativum* und *Sinapis alba* in Betracht. Von allen dreien stand mir Samen zur Verfügung; es wurden daher zunächst eine Anzahl Keimversuche angestellt, um festzustellen, welches Objekt für unsere Zwecke am günstigsten schien. Dabei zeigte sich, daß der Senf am gleichmäßigsten und besten wuchs, und relativ geringe Nutationen zeigte. Außerdem krümmte er sich leicht und gut sichtbar nach dem Lichte. *Lepidium*, das eventuell auch in Betracht gekommen wäre, wurde wegen seiner zarten diffizilen Keimlinge gemieden.

Bei den Schwellenbestimmungen mit *Sinapis* kam es mir nicht so sehr darauf an, genaue Zahlenwerte zu erhalten, sondern es war mir lediglich darum zu tun, festzustellen, ob auch bei diesem Objekt die Schwelle bei Belichtung von oben abnimmt, im entgegengesetzten Falle aber zunimmt. Es sollte nur nachgeprüft werden, ob im großen und ganzen hier dieselben Beziehungen bestehen zwischen Lichtrichtung und Effekt wie bei *Avena*. Die Versuche tragen also rein qualitativen Charakter.

Bekanntlich sind die Dikotylenkeimlinge bilateral symmetrisch; sie zeigen, wie die Hafer-Koleoptilen, eine Hauptnutationsebene. Es war daher nötig, die Keimlinge bei der Belichtung so zu orientieren, daß das Licht senkrecht zu dieser Nutationsebene einfiel. Dies wird erreicht, wenn man die Keimlinge von einer der Flanken belichtet. Leider ist es nicht möglich, schon die Samen so zu orientieren, daß die Keimlinge später dem Licht ihre Flanken zuwenden; man ist vielmehr darauf angewiesen, alle Keimlinge, die nicht richtig orientiert sind, vor dem Versuch zu entfernen und nur diejenigen stehen zu lassen, die unsere Bedingungen erfüllen. Das ist nun meist ein recht geringer Prozentsatz. Es gelingt allerdings, diesen Prozentsatz etwas heraufzuschrauben, wenn man beim Aussäen der Samen diese auf die schmale Kante zu setzen sucht. Das Setzen der Körner ist dann wohl recht mühsam und zeitraubend, immerhin erhält man auf diese Weise schließlich etwa 30—40% brauchbare Keimlinge. Von einem vorhergehenden Quellen der Senfkörner wurde Abstand genommen, nachdem sich gezeigt hatte, daß die Keimlinge ohne das gerade so gleichmäßig und gut wurden.

Die Anzucht geschah wieder völlig im Dunkeln im Gewächshaus. Nach etwa 3 Tagen waren die Keimlinge ungefähr

3—4 cm hoch und eigneten sich dann sehr gut zu Versuchen. Sie wurden ausgelesen, eventuell etwas gerade gerichtet und dann auf die Sprossen der Leiter gesetzt, gerade so wie es oben bei den Haferversuchen beschrieben wurde.

Bei der Beschreibung der Versuche kann ich mich kurz fassen, da dieselben gegenüber dem Hafer nichts Neues bieten.

I. Lichteinfall unter 90° .

Zunächst wurde auch hier wieder die Schwelle bei horizontalem Lichteinfall bestimmt. Nach einigen falschen Ablesungen gelang es ganz gut, die geraden Keimlinge von den gekrümmten zu unterscheiden, nachdem ich mit dem Versuchsobjekt etwas vertraut geworden war. Da bei den einzelnen Versuchen eine viel geringere Zahl Keimlinge zur Verwendung kam als beim Hafer, und die Bestimmungen hier auch nicht in so großer Zahl ausgeführt wurden, so darf man den Zahlen natürlich keinen sehr großen absoluten Wert beilegen. In Tabelle 43 und 44 finden sich die Versuche bei horizontalem Lichteinfall; sie ergeben eine Schwelle von 239 M.-K.-S.

II. Lichteinfall unter 45° .

Es folgten dann Versuche mit einem Lichteinfall von 45° von oben, die in derselben Weise angestellt wurden, wie die entsprechenden Bestimmungen beim Hafer. Es wurde also auch hier bei der Berechnung der Belichtungszeit zunächst der bei horizontalem Lichteinfall gefundene Wert von 239 M.-K.-S. zugrunde gelegt. Erst als es sich zeigte, daß dieser Wert zu hoch lag, wurde die Belichtungszeit entsprechend herabgemindert. Die eigentlichen Schwellenbestimmungen sind in Tabelle 42 zusammengestellt. Es ergibt sich daraus eine Lichtenergie von 223 M.-K.-S.

Dieser Wert ist ein gutes Stück kleiner als der bei horizontalem Lichteinfall gefundene, und diese Tatsache bestärkt mich in der Ansicht, daß der entsprechende Wert bei Avena tatsächlich durch kleine Versuchsfehler etwas zu hoch ausgefallen ist.

III. Lichteinfall unter 15° .

Der dritte Winkel, dessen Wirkung bestimmt wurde, war 15° steil von oben. Hier könnte eventuell die Beschattung, die

manche Keimlinge durch die Kotyledonen erfuhren, die Schwellenbestimmung beeinträchtigen, trotzdem erhalten wir aber, wie aus Tabelle 41 hervorgeht, eine recht starke Verminderung der Schwelle. Die Berechnungen ergaben einen Wert von 169 M.-K.-S.

IV. Lichteinfall unter 120° .

Die Resultate, die bei diesen beiden Winkeln oberhalb der Horizontalen erhalten wurden, genügen, um zu zeigen, daß bis jetzt die Verhältnisse bei *Sinapis* gerade so liegen wie bei *Avena*. Es konnte daher direkt zu Schwellenbestimmungen mit Winkeln unterhalb der Horizontalen übergegangen werden. Die Versuche unter einem Winkel von 120° (30° Abweichung von der Horizontalen nach unten) waren in der nämlichen Weise angestellt, wie die bei Hafer. Sie sind in Tabelle 45 angeführt und ergaben einen Wert von 259 M.-K.-S.

V. Lichteinfall unter 150° .

Als letzter Winkel wurde 150° in Angriff genommen. Es entspricht dies einer Ablenkung von 60° von der Horizontalen nach unten. Die Versuche sind in Tabelle 45 zusammengestellt und ergaben als Reizschwelle eine Lichtenergie von 345 M.-K.-S.

Das Gesamtergebnis der Versuche bei Senf ist das folgende: Wie bei *Avena* zeigt die Reizschwelle bei allmählichem gleichmäßigen Anwachsen des Ablenkungswinkels von der Vertikalen zuerst eine geringere, dann aber eine sehr starke Zunahme. Diese Zunahme ist durch die vorliegenden Versuche bei Senf nicht quantitativ zahlenmäßig festgelegt, sondern es ist lediglich ihr Vorhandensein experimentell nachgewiesen. Um sichere Zahlen zu bekommen, hätte eine viel größere Zahl von Versuchen mit viel zahlreicheren Keimlingen ausgeführt werden müssen, was bei der Unhandlichkeit der Objekte großen Schwierigkeiten begegnet wäre. Für die Folgerungen, die aus diesen Versuchen gezogen werden können, gilt dasselbe, was oben schon beim Hafer angedeutet wurde.

Versuche mit *Phycomyces nitens*.

Ebenso wie die Versuche mit *Sinapis*, so tragen auch diejenigen mit *Phycomyces* nur orientierenden Charakter. An und

für sich war es interessant zu untersuchen, inwieweit die bei Keimlingen höherer Gewächse gefundenen Erscheinungen auch bei *Phycomyces* auftreten; ganz besonders mußten in diesem Fall jedoch derartige Versuche wertvoll sein, da gerade das Verhalten einzelliger parallelotroper Organe der Theorie der Unterschiedempfindlichkeit entgegen gehalten wurden. Es wurde daher noch eine Reihe von Versuchen ausgeführt, die untersuchen sollten, ob bei *Phycomyces* auch die bei Hafer und Senf gefundenen charakteristischen Schwellenverschiebungen bei schieferm Lichteinfall vorhanden sei.

In bezug auf die Anzucht des Pilzes lehnte ich mich weitgehend an die Angaben von Blaauw an. Tonzylinder von 3 cm Durchmesser und 6 cm Höhe wurden mit Brot vollgestopft und sterilisiert. Nach dem Erkalten wurde jeder Topf mit einem Sporangienköpfchen geimpft. Nachdem das Mycel entstanden war, und die ersten dünnen Sporangienträger sich gebildet hatten, wurden diese mit einer sterilisierten Schere abgeschnitten und die Kultur mit einer Stanniolkappe versehen, die einen Spalt von etwa 3 cm Länge und 2—3 mm Breite besaß. Darauf wurden die Kulturen ins Dunkel gestellt, wo sie bis zu den Versuchen blieben. Jede Kultur konnte mehrmals zu Versuchen verwendet werden, wenn man die gekrümmten Sporangienträger mit schwarzen Köpfen wegschnitt und die schon darunter stehende nächste Generation mit gelben Köpfen auswachsen ließ. Zum Wegschneiden der alten Sporangienträger wurden die Töpfe auf ganz kurze Zeit ans Helle gebracht.

Es zeigte sich sehr bald, daß die *Phycomyces*kulturen viel besser gediehen, wenn sie wenig feucht gehalten wurden, als wenn man ihnen zuviel Feuchtigkeit zuführte. Es wurde daher davon Abstand genommen, die Kulturen unter Glasstürzen mit Wasserabschluß zu halten, ganz besonders auch deswegen, weil es nicht möglich gewesen wäre, die Töpfe während der Versuche mit schieferm Licht unter Glasgefäßen zu belassen. Lichtabsorption und Lichtreflektion an den Glaswänden hätte die Versuche wenig einwandfrei gestaltet und außerdem wäre es nicht gut möglich gewesen, drei solcher Glasdosen auf den drei Sprossen der Leiter unterzubringen, ohne daß die beiden hinteren wesentlich durch die vordere beeinträchtigt worden wäre. Zu

den Versuchen hätten also die Kulturen unter den Glasstürzen hervorgeholt werden müssen und wären so in Luft von ganz anderer Feuchtigkeit gekommen. Die Tonzylinder wurden daher frei im Gewächshaus aufgestellt und mit Dunkelstürzen aus Pappe überdeckt. Zu den Versuchen wurden sie dann gerade so wie Hafer und Senf auf die Sprossen der Leiter gestellt und belichtet; nach der Belichtung kamen die Töpfe wieder unter die Dunkelstürze. Nach etwa 15 Minuten traten die ersten Krümmungen auf und nach weiteren 15 Minuten war der Höhepunkt der Reaktion schon überschritten. Es wurden daher die Krümmungen 15, 20 und 25 Minuten nach der Belichtung beobachtet.

Ich verzichtete darauf, mit einer einzigen Reihe weniger Sporangienträger zu experimentieren, wie es Blaauw tat. Eine viel größere Zahl von Sporangienträger konnte gleichzeitig verwandt werden, wenn der Spalt im Stanniol etwa 2—3 mm breit war. Das verringerte den ungünstigen Einfluß der individuellen Verschiedenheiten wesentlich. Allerdings war es dann unmöglich, jeden Faden einzeln zu beobachten, und ich begnügte mich damit, jeweils die Prozentzahl der Gekrümmten abzuschätzen, und diese Methode lieferte hinlänglich genaue Resultate für meine Zwecke. In jedem Tonzylinder befanden sich etwa 30—50 Sporangienträger.

I. Lichteinfall unter 90° .

Zunächst wurde wieder die Reizschwelle bei horizontalem Lichteinfall festgestellt. Trotz der Launen der Versuchsobjekte und der großen individuellen Verschiedenheiten ließen sich relativ gut übereinstimmende Werte erhalten. Die Bestimmungen wurden mit zwei verschiedenen Intensitäten vorgenommen. Die Versuche sind in den Tabellen 49 und 50 angegeben und ergaben als Reizschwelle einen Wert von 60 M.-K.-S.

Der Schwellenwert von Hafer, den ich bei meinen früheren Versuchen erhielt, war etwa halb so groß wie derjenige, den Blaauw in seiner Arbeit angibt. Blaauw fand, daß bei Anwendung einer Lichtenergie von etwa 20—24 M.-K.-S. im Dunkeln gerade eine Nachkrümmung von 50% der Versuchs-

objekte zu erzielen war, während bei meinen Versuchen eine Schwelle von 12,2 M.-K.-S. ermittelt wurde. Die bei *Phycomyces* von mir gefundene Schwelle ist ebenfalls etwa halb so groß wie der von Blaauw festgestellte Wert von ca. 110 M.-K.-S. Insofern zeigt sich also eine gute Übereinstimmung zwischen Blaauws und meinen Resultaten.

II. Lichteinfall unter 30° .

Es wurde nun direkt zu einem Winkel von 30° steil von oben übergegangen, in der Hoffnung, daß dieser eine Winkel genüge, um eine eventuelle Übereinstimmung mit den Befunden bei den beiden anderen Versuchsobjekten klar vor Augen zu führen. Diese Erwartung wurde jedoch nicht erfüllt. Es zeigte sich vielmehr, daß bei einer Anwendung von 60 M.-K.-S. nur sehr wenige Krümmungen zustande kamen, und daß diese Lichtenergie weit unterhalb der Schwelle lag. Würden die Dinge bei *Phycomyces* gerade so liegen wie bei *Avena*, so müßte die Beleuchtung mit 60 M.-K.-S. unter einem Winkel von 30° einen viel größeren Effekt ergeben als bei horizontalem Lichteinfall. Erst als die Belichtungszeit auf das vierfache erhöht worden war, erhielt ich im B-Topf 50% Krümmungen. Die Resultate sind in Tabelle 57 mitgeteilt und ergeben eine Schwelle von etwa 248 M.-K.-S.

III. Lichteinfall unter 65° .

Dies überraschende Resultat machte die Nachprüfung des Befundes mit einem anderen Winkel nötig. Es wurde ein Winkel gewählt, der etwa in der Mitte zwischen 30° und 90° lag, und zwar kam ein solcher von 65° von oben zur Anwendung, der auch schon bei den Versuchen mit Hafer benutzt worden war. Wie bei der vorigen Bestimmung, so zeigte sich auch hier, daß die Energie von 60 M.-K.-S. unterhalb der Schwelle lag. Die Versuche sind in Tabelle 48 angeführt und ergeben den Wert von etwa 64 M.-K.-S., der sich in die Reihe sehr gut einfügen läßt.

IV. Lichteinfall unter 135° .

Es wurde nun dazu übergegangen, den Effekt einer Belichtung schief von unten zu prüfen. Zu diesem Zweck wurden

die Einschnitte im Stanniol, mit dem die Kulturen bedeckt waren, bogenförmig am Rande der Tonzylinder in einer Länge von etwa wieder 3 cm und einer Breite von 2 mm angebracht. Auf diese Weise gelang es ganz gut, die Schattenwirkung der Topfwände soweit wie möglich einzuschränken. So gut wie bei Avena war die Einrichtung allerdings nicht, und es wurde daher auch kein gar zu steiler Winkel in Anwendung gebracht. Unter 135° , 45° von unten, wurden die Versuche angestellt, die in Tabelle 51 angeführt sind. Es wurde dazu eine Energiemenge von 60 M.-K.-S. zugeführt. Die Zahlen der Tabellen zeigen, daß die Schwelle dann zwischen dem B- und C-Topf liegt, was bei der Berechnung einen Wert von etwa 57 M.-K.-S. ergibt. Dieser Befund scheint eine Abnahme des Schwellenwertes bei einer Beleuchtung von unten anzudeuten, obwohl das erhaltene Resultat gerade so gut innerhalb der Fehlergrenzen liegen könnte.

V. Lichteinfall unter 150° .

Um hierüber Aufschluß zu erhalten, wurden noch einige Versuche unter 150° von unten angestellt. Als störendes Moment könnte bei diesem steilen Winkel die Schattenwirkung des Topfrandes sich geltend machen. Gelang es nicht, eine weitere Abnahme der Schwelle festzustellen, so war damit noch nicht bewiesen, daß das Licht bei Winkeln von unten keinen größeren Effekt in der Pflanze auslöse; eventuell hätte die Schattenwirkung des Topfrandes die Schwellenabnahme verdecken können. Es zeigt sich jedoch, daß dies nicht der Fall war. Nachdem Belichtungen mit einer Energie von 60 M.-K.-S. gezeigt hatten, daß dieser Wert viel zu hoch war, wurde als Schwelle 48 M.-K.-S. festgestellt. Die Versuche finden sich in Tabelle 52.

Überblicken wir die bei *Phycomyces* erhaltenen Resultate, so zeigt sich, daß die Verhältnisse hier gerade umgekehrt liegen wie bei Hafer und bei Senf. Während dort der Schwellenwert mit steigender Ablenkung des Lichtstrahls von der Vertikalen zunimmt, fällt dieser Wert bei *Phycomyces* genau in analoger Weise zuerst schnell, dann immer langsamer. Wir fanden also bei *Phycomyces* im Prinzip genau dieselbe Wirkung schief-

winkliger Beleuchtung wie bei Hafer und Senf, nur in Einzelheiten verhält sich unser Pilz etwas anders als die untersuchten Keimlinge höherer Pflanzen.

Theoretischer Teil.

Wie in der Einleitung schon angedeutet wurde, hatten die vorliegenden Versuche den Zweck, zu ermitteln, ob und inwiefern das beim Geotropismus gefundene Sinusgesetz auch beim Heliotropismus Anwendung findet. Daß die Schwerkraft verschieden große Effekte in der Pflanze auslösen sollte, je nach dem Winkel, den das Objekt mit der normalen Ruhelage bildet, war von vorneherein nicht ausgemacht, doch sprachen manche Beobachtungen dafür, daß die Schwerkraft in der Tat bei größerem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage auf parallelo trope Pflanzenteile eine stärkere Wirkung ausübe. Zunächst beschäftigte man sich nur mit der Frage, welches die optimale Reizlage beim Geotropismus sei.

Durch Fitting (7) wurde endgültig bewiesen, daß entgegen verschiedenen früheren Angaben, die Schwerkraft dann ihre stärkste Wirkung in einer Pflanze hervorruft, wenn sie das Organ unter 90° trifft, wenn dasselbe also in horizontaler Lage dem einseitigen Einfluß der Schwerkraft ausgesetzt wird. Hieraus geht schon hervor, daß der geotropische Effekt abnehmen muß, wenn man an einem Pflanzenteil die Schwerkraft in geringeren Winkeln als 90° angreifen läßt, einerlei, ob der Winkel oberhalb oder unterhalb der Horizontalen zu liegen kommt. Nachdem die Horizontale endgültig als die optimale geotropische Reizlage erkannt worden war, ergab sich von selbst die Notwendigkeit, die Frage zu untersuchen, in welchem Verhältnis die geotropische Erregung zur Größe des Ablenkungswinkels stehe und ob die Abnahme der Erregung bei Anwendung von Winkeln oberhalb und unterhalb der Horizontalen gleich sei. Fitting (1905) untersuchte diese Frage vermittels der Kompensationsmethode und fand, daß die geotropische Erregung abnimmt proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels von der Ruhelage. Ferner zeigten seine Versuche, daß gleiche Winkel oberhalb und unterhalb der Horizontalen sich in ihrer Wirkung genau gleich verhalten. Auf Grund von Schwellen-

bestimmungen bestätigen Bach (2) und Pekelharing (23) Fittings Befunde, so daß an der Gültigkeit dieses Sinusgesetzes wohl nicht mehr zu zweifeln ist.

Die Auslegungen dieser Resultate machten jedoch einige Schwierigkeiten. Schon 1879 spricht Sachs (33) die Vermutung aus, der geotropische Effekt möge in seiner Grenze abnehmen, umgekehrt proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels aus der Ruhelage. Theoretische Erörterungen führten ihn zu diesem Schluß. Er nahm an, daß nur die auf dem Objekt senkrecht stehende Komponente der Schwerkraft wirksam sei. Diese Annahme scheint zunächst sehr plausibel, doch macht schon Fitting (7) darauf aufmerksam, daß die Sachssche Annahme wohl eine Auslegung, aber keine Begründung sei. Denn wir haben gar keinen Grund zu der Annahme, daß die Intensität der Schwere größer sein soll, wenn das Versuchsobjekt horizontal liegt, als wenn es einen anderen Winkel mit der Vertikalen bildet. Über die Natur der Schwerkraft wissen wir noch so wenig, daß wir uns durchaus kein klares Bild machen können, warum die Abnahme der geotropischen Erregung gerade dem Sinusgesetz folgt. Es besteht bis jetzt keine Erklärung dieser Tatsache. Wenn auch Fitting (7) S. 382 erkannte: »Daß lediglich in den Beziehungen der Reizzustände, die in den verschiedenen Neigungswinkeln geschaffen werden, zueinander eine Erklärung für die mitgeteilte Erscheinung gesucht werden kann«, so begründen die beiden Möglichkeiten, die er nun angibt, im Grunde genommen nicht das Sinusgesetz. Nach diesem Autor wären die Erregungen in verschiedenen Ablenkungswinkeln in der Ruhelage entweder nur quantitativ oder auch qualitativ verschieden. Diese zwei Annahmen geben uns aber keine Erklärung, warum die geotropische Erregung gerade dem Sinusgesetz entsprechend abnimmt.

Während nun die Auslegung des geotropischen Sinusgesetzes auf Schwierigkeiten stößt, da das Wesen der Schwerkraft noch völlig ungeklärt ist, liegen die Dinge beim Heliotropismus anders. Hier haben wir es mit einer Energie zu tun, deren Eigenschaften gut bekannt sind, und mit der viel leichter zu operieren ist als mit der Schwerkraft. Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Intensität der Beleuchtung einer bestimmten Fläche

abnimmt mit dem Kosinus des Ablenkungswinkels vom senkrechten Lichteinfall. Dies entspricht genau dem mechanischen Parallelogramm der Kräfte. Da beim geotropischen Sinusgesetz zur Sinusberechnung das Komplement eines entsprechenden Winkels des Kosinusgesetzes der Optik herangezogen wird, so ist klar, daß die beiden Regeln die gleiche Abnahme der beiden Energien beim schiefwinkligen Angriff festlegen. Der Unterschied besteht nur darin, daß wir es bei der Lichtwirkung mit einem physikalisch bewiesenen Gesetz zu tun haben, während bei der Schwerkraft physiologische Befunde auf eine derartige Abnahme bei schiefwinkliger Energieangriff schließen lassen. Nun wirkt aber, wie schon Fitting hervorhebt, die Schwerkraft immer mit derselben Intensität auf einen Gegenstand, einerlei, in welcher Lage sich derselbe befindet; wie ist dann die Tatsache zu erklären, daß bei schiefem Angriff an einem parallelotropen Pflanzenteil die Schwerkraft einen entsprechend niederen Effekt auslöst? Das läßt sich wohl nur durch die Annahme erklären, daß die physiologische Wirkung derselben, die sich in einer geotropischen Krümmung äußert, verschieden ist von ihrer physikalischen Wirkung.

Durch die Untersuchungen von Bach (2), Pekelharing (23) ist bekannt, daß für Schwerkraft und Zentrifugalkraft die Reizschwelle für ein bestimmtes Pflanzenorgan einen bestimmten konstanten Wert hat, der sich als ein Produkt aus Intensität und Einwirkungsdauer des Reizes herausgestellt hat. Ferner zeigte sich, daß sich das Sinusgesetz mit dieser Produktregel sehr gut in Einklang bringen läßt, denn wenn man eine Abnahme der Schwerkraftwirkung umgekehrt proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels von der Vertikalen annimmt, und die so berechneten Werte mit den Präsentationszeiten der entsprechenden Winkel multipliziert, so bekommt man wieder das für die betreffende Pflanze charakteristische Produkt. Für den Heliotropismus ist diese Produktregel für senkrechten Lichteinfall von Fröschel und Blaauw erwiesen worden. Sie besagt, daß das Produkt aus Intensität und Belichtungsdauer immer konstant sein muß, um im Dunkeln gerade noch eine Nachwirkung in Form einer Krümmung des gereizten Organs zu erzielen. Da nun bei schiefem Lichteinfall die Intensität

des Lichtes abnimmt, so ist klar, daß die Belichtungszeiten entsprechend größer werden müssen, um denselben Effekt in der Pflanze hervorzurufen. Dieses Anwachsen der Präsentationszeiten entspricht aber ganz dem Größerwerden der geotropischen Präsentationszeiten bei schiefem Kraftangriff und folgt wie diese dem Sinus des Ablenkungswinkels. Es ist von vorneherein klar, daß bei der Untersuchung der heliotropischen Reizschwelle unter verschiedenen Winkeln diese Abnahme berücksichtigt werden muß, um vergleichbare Resultate zu erhalten; bei den Versuchen, die Müller-Thurgau (18) in dieser Hinsicht angestellt hat, ist dies auch geschehen, nicht hingegen bei denen, die Wiesner (1912) veröffentlicht hat. Die Angaben von Müller-Thurgau haben Wiesner (1878) und Pringsheim (1912) offenbar mißverstanden, wenn letzterer sagt: »Möglicherweise hängt die Reizwirkung nur von der Helligkeit auf der Oberfläche der Pflanze ab. Nach optischen Gesetzen müßte sie dann umgekehrt proportional dem Sinus des Winkels der Strahlen gegen die Fläche sein, das entspräche dem beim Geotropismus gefundenen Verhalten. Mit Recht hebt Wiesner (1878, S. 29) hervor, daß Versuche von Müller-Thurgau 1876 ungefähr diesen Erwartungen entsprechen.« Aus den Worten von Müller-Thurgau geht aber hervor, daß er sich dieser Helligkeitsabnahme wohl bewußt war, und daß er, trotzdem sie berücksichtigt wurde, doch eine verminderte Wirkung schiefen Lichtes konstatierte. (Vgl. Zitat auf S. 2.) Aus seinen Angaben muß man schließen, daß er die Lichtintensität bei schiefem Lichteinfall entsprechend erhöhte. Das Sinusgesetz des Geotropismus findet sich also beim Heliotropismus wieder, hat aber lange nicht solche Bedeutung wie beim Schwerkraftreiz. Es läßt sich jedoch aus der Produktregel bei Heliotropismus und Geotropismus, aus dem optischen Kosinusgesetz und aus dem geotropischen Sinusgesetz der Schluß ziehen, daß bei der physiologischen Wirkung der Schwerkraft die Dinge ähnlich liegen wie bei der physiologischen und physikalischen Wirkung schiefen Lichtes, daß auch hier die Intensität des Reizes dieselbe mathematische Formulierung erfährt, und daß diese Kurve nicht etwa, wie Fitting andeutet, mit irgendeiner anderen mathematischen Kurve identisch ist.

Über die optimale heliotropische Reizlage ist von F. Darwin und Miß Pertz (5) im Anschluß an Czapeks Untersuchungen über diese Frage beim Geotropismus gearbeitet worden. Diese beiden Autoren fanden ähnlich wie Czapek beim Geotropismus, daß das Licht dann seinen größten Einfluß auf die Pflanze ausübt, wenn es das Organ unter einem Winkel von 45^0 von unten trifft. Diese Versuche sind jedoch so wenig genau beschrieben, daß man aus diesen Angaben keinen Schluß ziehen kann, ob die Versuche einwandfrei sind. Überdies kommt bei der Methode, die Darwin-Pertz anwandten, die Umstimmung während der langen Belichtung in Betracht, die noch so wenig eingehend bekannt ist, daß der Wert solcher Versuche vorderhand noch sehr zweifelhaft ist. Auch von Guttenberg (11) schließt aus seinen Resultaten, daß schief von unten kommendes Licht einen stärkeren Einfluß ausübe, als solches, das die Pflanze von oben her trifft. Aber auch hier dürften Umstimmung und ähnliche Erscheinung die Resultate so komplizieren, daß es sehr fraglich erscheint, ob dieser Schluß berechtigt ist. Dabei muß berücksichtigt werden, daß in beiden Fällen die Schlüsse aus Reaktionen resp. aus deren Ausbleiben gezogen wurden, während die Fragestellung sich auf die Perzeption des Reizes bezieht.

Wurde durch die Versuche beim Geotropismus der senkrechte Angriff der Schwerkraft als die optimale Reizlage bestimmt, so zeigen meine Untersuchungen, daß beim Heliotropismus die Dinge nicht ganz so einfach liegen. Wie wir sahen, nimmt hier mit kleiner werdendem Ablenkungswinkel aus der Ruhelage die Energie ab, die nötig ist, um in der Pflanze eine Schwellenreizung hervorzurufen. Bei *Avena* und *Sinapis* wenigstens trifft dies zu; bei *Phykomyces* liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Hier nimmt die Schwelle ab mit kleinerem Ablenkungswinkel von der inversen Ruhelage. Stellen wir uns auf den Boden der Produktregel, nehmen wir also an, daß die Abnahme der Lichtintensität bei schiefer Beleuchtung als eine rein physikalische Eigenschaft dieser Energie von vorneherein zu berücksichtigen ist, um vergleichbare Werte für die Reizschwelle zu erhalten, so ist klar, daß beim Heliotropismus eine eigentliche optimale Reizlage nicht vorhanden

ist. Je kleiner der Ablenkungswinkel von der Ruhelage ist, desto kleiner wird auch die Reizschwelle, desto größer und günstiger ist also der Einfluß, den das Licht auf ein Pflanzenorgan ausübt. Wir werden später noch sehen, daß die kontinuierliche Abnahme der Schwelle des Hafers von der inversen Ruhelage bis zur normalen einer bestimmten Gesetzmäßigkeit folgt, und daß wir die experimentell gefundenen Werte bis zum Ablenkungswinkel 0° extrapolieren können. Wir erhalten so beim Lichteinfall senkrecht von oben parallel der Haferkoleoptile auch einen Schwellenwert, der von der ganzen Reihe der kleinste ist, und etwa 6,7 M.-K.-S. beträgt. Streng genommen, wäre dann die normale Ruhelage die optimale Reizlage beim Heliotropismus, doch kann natürlich bei parallelem Lichteinfall die Koleoptile keine Krümmung ausführen. Man muß annehmen, daß eine tropistische Erregung wohl stattfindet, wenn der Lichtstrahl parallel zur Pflanze von oben einfällt, daß auch eine Reaktion eingeleitet wird, die sich aber unserer Beobachtung entzieht, da sie sich nicht in einer Krümmung manifestiert. Was hier für Hafer gesagt wurde, gilt in gleicher Weise für die Senfkeimlinge. Auch auf *Phycomyces* findet das Gesagte Anwendung, nur muß man berücksichtigen, daß hier die Verhältnisse umgekehrt liegen. Dementsprechend würde dann die inverse Ruhelage bei *Phycomyces* die optimale theoretische Reizlage darstellen, da mit kleiner werdenden Ablenkungswinkeln von dieser inversen Ruhelage die Schwelle entsprechend abnimmt.

Diese optimale heliotropische Reizlage ist nicht direkt vergleichbar mit der optimalen geotropischen Reizlage. Beim Geotropismus bleibt ja die Größe der Schwerkraft, des Außenreizes unverändert, und wir haben keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß diese Größe bei schiefwinkligem Angriff eine Verminderung erfährt, wie das beim Licht der Fall ist. Wir müssen also, wenn wir uns die Frage nach einer optimalen heliotropischen Reizlage vorlegen, die mit der bekannten geotropischen vergleichbar ist, die Intensität des Außenreizes konstant halten und nur die Angriffsrichtung ändern, in der wir diese Intensität auf die Pflanze wirken lassen. Mit anderen Worten, wir müssen die Intensitätsabnahme bei schiefem Lichteinfall zunächst unberücksichtigt lassen, und müssen bei konstantem

Außenlicht den Winkel suchen, für welchen die zugehörige Präsentationszeit am kürzesten ist. Aus den bei den Haferversuchen ermittelten Schwellen sind die Präsentationszeiten für die einzelnen Winkel bei konstanter Lichtintensität leicht zu berechnen. Nehmen wir eine Intensität von 1 M.-K. an, so ergibt sich daraus, daß bei Lichteinfall unter 90° die Präsentationszeit ca. 12 Sekunden beträgt, da wir als Produktenergie einen Wert von 12,2 M.-K.-S. festgestellt haben. Lasse ich nun dieselbe Lichtintensität von 1 M.-K. unter einem Winkel von 15° von oben einwirken, so muß ich so lange belichten, bis der experimentell festgestellte Schwellenwert für diesen Winkel von 7,3 M.-K.-S. erreicht ist. Dies ist jedoch nicht nach 7,3 Sekunden der Fall, da ja das Licht von 1 M.-K. einen viel geringeren Effekt auslöst, wenn es die Pflanze unter 15° trifft. Wir müssen daher nach dem optischen Kosinusetz berechnen, welcher Bruchteil dieser einen M.-K. jetzt an der Pflanze wirksam ist, und mit Hilfe dieses Wertes müssen wir dann den zweiten Faktor, die Belichtungszeit, berechnen, der zu dem Produkt 7,3 M.-K.-S. gehört. Im folgenden sind die auf solche Weise berechneten Präsentationszeiten zusammengestellt.

Winkel	15°	30°	45°	65°	90°	105°	120°	135°	150°
Schwelle	7,3	9,5	11,9	11,18	12,2	15,8	20,3	23,7	32,4
Präs.-Zeit	28,2	19,0	16,8	12,9	12,2	16,4	23,6	33,5	64,8

Aus dieser Tabelle sehen wir, daß die Präsentationszeit dann am kürzesten ist, wenn das Licht unter einem Winkel von 90° den Pflanzenteil trifft, daß also unter den angegebenen Bedingungen in der Tat der senkrechte Lichteinfall auf die Pflanze die optimale heliotropische Reizlage darstellt. Denselben Befund macht Wiesner (37) ohne zahlenmäßige Angaben. Er konstatiert, daß, konstantes Außenlicht vorausgesetzt, der heliotropische Effekt bei Beleuchtung unter verschiedenen steiler werdenden Winkeln allmählich kleiner wird. Wie aber schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, sind seine Versuche mit Reaktionszeitbestimmungen ausgeführt worden, die keinen direkten Schluß auf die Größe der Perzeption erlauben.

Aus der Tabelle ist ferner zu sehen, daß beim Kleinerwerden der Winkel oberhalb der Horizontalen die Präsentationszeiten weniger rasch fallen als unterhalb der Horizontalen. Es rührt

das daher, daß die Intensitätsabnahme bei Winkeln oberhalb der Horizontalen zum Teil wieder ausgeglichen wird durch den physiologisch größeren Effekt, den dieses Licht ausübt, während unterhalb der Horizontalen der verminderte physiologische und physikalische Effekt sich addieren. Die steigende Wirkung schief von oben einfallenden Lichtes reicht jedoch nicht aus, die durch die starke Intensitätsabnahme bei solchen Winkeln hervorgerufene Abnahme des Effekts zu kompensieren, so daß der Lichteinfall unter 90^0 in der Tat in der Pflanze seine stärkste Wirkung ausübt.

Nun noch einige Worte darüber, welche der beiden optimalen heliotropischen Reizlagen mehr Berechtigung auf diesen Namen hat. Die Definition einer optimalen Reizlage scheint mir folgende zu sein:

Derjenige Winkel stellt die optimale tropistische Reizlage eines Pflanzenorgans dar, unter dem eine bestimmte Energiemenge das Organ treffen muß, um ihren größtmöglichen Effekt in demselben auszulösen. Da nun nach Fröschel und Blaauw die Lichtenergie, die in der Pflanze einen bestimmten Effekt auslöst, das Produkt ist aus Intensität und Belichtungsdauer, und da die Lichtintensität mit dem Kosinus des Einfallswinkels abnimmt, so ist klar, daß wir, um der oben gegebenen Definition gerecht zu werden, unter verschiedenen Winkeln gleiche Energiemengen wirken lassen müssen, daß wir also die Intensitätsabnahme bei schiefem Winkel durch entsprechend längere Belichtung ausgleichen müssen, um denjenigen Winkel zu suchen, der die optimale heliotropische Reizlage darstellt. Daraus erhellt, daß die zuerst angeführte optimale heliotropische Reizlage allein dieser Definition entspricht, daß also nur theoretisch eine solche besteht. Das erste Optimum würde also ein physiologisches Optimum darstellen, während das zweite ein ökologisches ist, welches für die Pflanze in der freien Natur allein in Betracht kommt.

Im Anschluß an diese Erörterungen über die optimale heliotropische Reizlage muß ich noch einige Versuche von v. Guttenberg (11) besprechen, die mit meinen Resultaten nicht in Einklang zu bringen sind. v. Guttenberg untersuchte das Zusammenwirken von Helio- und Geotropismus. Er fand, daß

Helio- und Geotropismus sich gerade aufhoben, wenn er horizontal gelegte Keimlinge von unten mit einer Intensität von 0,0475 M.-K. belichtete.

v. Guttenberg stellte sich nun die Frage, warum gerade in der horizontalen Lage ein Ausgleich zwischen den beiden Reizen stattfindet, und warum die Keimpflanzen sich nicht manchmal in anderen Winkeln endgültig einstellten. Zur Erklärung dieser Frage stellte er eine Reihe von Versuchen an, die hier kurz beschrieben werden sollen.

v. Guttenberg ließ seinen Lichtstrahl unter einem Winkel von 45° von unten nach oben fallen und orientierte in diesem Lichtstrahl die Haferkoleoptile in verschiedener Weise zur Schwerkraft. Die Intensität des Lichtes hatte immer dieselbe Größe wie bei den früheren Versuchen, betrug also 0,0475 M.-K. Das Endresultat der Versuche war immer dasselbe. Immer stellten sich die Koleoptilen so, daß sie mit dem Licht einen Winkel von 90° bildeten.

Zur Erklärung dieser sonderbaren Tatsache nahm er an, daß das Licht stärker wirke, wenn es schief von unten die Pflanze trifft, als wenn es von oben einfällt. Mit Hilfe dieser Hypothese lassen sich seine Versuche sehr gut erklären.

Nun haben aber meine Versuche gezeigt, daß die Annahme von v. Guttenberg nicht auf Wirklichkeit beruht; da wir es bei diesen Versuchen mit Licht von konstanter Intensität zu tun haben und die Intensitätsabnahme bei schiefem Lichteinfall nicht berücksichtigt wurde, so finden die in der Tabelle auf S. 44 angegebenen Wirkungsverhältnisse bei schiefem Lichteinfall hier ihre Anwendung.

Übertragen wir diese Befunde auf die Versuchsergebnisse von v. Guttenberg, so zeigt sich, daß diese Versuche jetzt durchaus keine Erklärung finden.

Es liegt nun die Frage nahe, woran liegt es, daß die verschiedenen Resultate sich so widersprechen, und gibt es keine Möglichkeit, sie miteinander in Einklang zu bringen. Es scheint mir nun, daß v. Guttenbergs und meine Befunde überhaupt nicht direkt miteinander verglichen werden können, denn die Pflanzen wurden bei jenem lange Zeit durchbelichtet, während bei unseren Versuchen den Objekten nur Schwellenenergiemengen zu-

geführt wurden. Stimmungserhöhung, Gegenreaktion, Autotropismus und andere Erscheinungen dürften bei Versuchen mit Durchbelichtung den Effekt so komplizieren, daß aus dem Ausbleiben der Reaktion resp. dem Einhalten einer Gleichgewichtslage bei entgegengesetzter heliotropischer und geotropischer Reizung kein Schluß auf gleiche Erregungen gezogen werden darf.

Es scheint mir daher, daß es überhaupt wenig Zweck haben dürfte, zwei Reaktionen, die auf so verschiedene Weise zustande kommen, experimentell gegeneinander abzuwägen, zum mindesten müßte ein so wichtiger und noch so wenig bekannter Faktor, wie die Änderung der Lichtstimmung, vorher in seiner Wirkung eingehend bestimmt werden.

Schon in der Einleitung wurde erwähnt, daß die vorliegenden Versuche in der Hoffnung unternommen wurden, einen Beitrag zu liefern zu der Frage, ob die Helioperzeption auf der Wirkung der Lichtrichtung, oder auf Unterschiedsempfindlichkeit beruhe. Und wie wir sahen, ist diese Erwartung bestätigt worden. Bevor ich hierauf näher eingehe, möchte ich noch einige Worte über die beiden Theorien selbst und über die Literatur sagen. Durch Pringsheim (28) besitzen wir eine sehr schöne Zusammenstellung der Arbeiten in dieser Hinsicht, so daß ich mich unter Hinweis auf dieses Buch kurz fassen kann. Bei den folgenden Erörterungen wurden lediglich die Verhältnisse parallelotroper Organe berücksichtigt. Das Mitbehandeln der Erscheinungen aus der Phototaxis und der plagiotropen Organe schien wenig wünschenswert, da die Vorgänge beim Plagiophototropismus und bei der Phototaxis zum Teil ganz anderer Art sind, als die beim Heliotropismus parallelotroper Organe, so daß die Befunde bei diesen verschiedenen Erscheinungen wohl gar nicht direkt miteinander verglichen werden können.

Die Frage, worauf die tropistische Wirkung einseitigen Lichtes beruhe, scheint zuerst von N. I. C. Müller (17) berührt worden zu sein. Dieser Autor schloß auf Grund seiner Versuche über Heliotropismus im Spektrum, daß die Pflanzen den Unterschied der Helligkeit auf der Vorder- und Hinterseite empfinden, und daß sie sich infolgedessen nach der helleren Seite hin krümmen. Er gibt an, daß die Keimlinge für die weniger

brechbaren Strahlen stärker durchlässig seien als für die brechbaren, so daß also die blauen und violetten Strahlen von dem Pflanzenorgan stärker absorbiert werden als die roten, die den Keimling fast ungehindert durchdringen. Die Folge davon sei, daß die Keimlinge, die im stärker brechbaren Teil eines Spektrums stünden, eine größere Differenz in der Helligkeit auf den antagonistischen Flanken aufwiesen, als die Pflanzen im Rot, und daß im blauen Teil infolgedessen viel stärkere Krümmungen auftreten als im roten. Müllers Versuche können aber aus verschiedenen Gründen nicht als einwandfrei gelten, und überdies erklärt sich der Autor die Mechanik der Krümmung durch partielles Etiement der Schattenseite und durch Unterschiede in der Assimilation der Vorder- und Rückseite. Bei diesen beiden Annahmen würde allerdings, wenn sie sich als richtig erwiesen, ein Helligkeitsunterschied auf Vorder- und Rückseite einer Pflanze genügen, um eine heliotropische Krümmung hervorzurufen; schon lange aber sind diese beiden Erklärungen der Mechanik heliotropischer Krümmungen als unzureichend fallen gelassen worden.

Wenige Jahre später stellte dann Sachs (33, 34) die Hypothese auf, die Richtung der Lichtstrahlen sei maßgebend für die Richtung der Krümmung. Doch belegte er diese Auffassung nicht mit Versuchen, sondern zog seine Schlüsse auf Grund von Analogien zwischen Geotropismus und Heliotropismus. Die Versuche, die Müller-Thurgau (18) auf seine Veranlassung hin anstellte, beweisen jedoch keineswegs die Richtigkeit seiner Behauptung.

Die Auffassung von Sachs, wonach die Richtung der Lichtstrahlen ausschlaggebend sei für den Heliotropismus, ist der anderen Auffassung immer wieder entgegengestellt worden, wurde jedoch nicht wieder so energisch vertreten. Im Gegensatz hierzu fand die andere Theorie verschiedene Anhänger, die mit großer Sorgfalt Versuche anstellten, um ihre Ansicht zu verteidigen.

Charles Darwin (4) stellte als erster einen Versuch an, um die Frage zu lösen, worauf die Wirkung einseitigen Lichtes beruhe. Er schwärzte die eine Längshälfte von Haferkeimlingen mit Tusche, und stellte die Objekte so vor ein Fenster, daß

das Licht auf die Grenze des bemalten und nicht bemalten Teils fiel. Die Keimlinge krümmten sich dann »vom Fenster weg nach der nichtbemalten Seite«. Darwin schloß daraus, daß der Helligkeitsunterschied auf antagonistischen Flanken einer Pflanze Heliotropismus hervorruft. Doch ist sein Versuch nicht ganz einwandfrei, hauptsächlich deswegen, wie auch schon Pringsheim (28) hervorhebt, weil dazu diffuses Licht verwendet wurde.

Pfeffer (25, 26) nimmt sowohl in der 1. als auch in der 2. Auflage seiner Pflanzenphysiologie eine vermittelnde Stellung ein, indem er sagt (1. Auflage S. 331): »Wie oben hervorgehoben, kommt es jedenfalls auf ungleiche Beeinflussung opponierter Flanken an, um heliotropische resp. geotropische Bewegungen zu veranlassen, deren Richtung naturgemäß von Licht- resp. Schwerkrafttrichtung abhängt.« Pfeffer läßt die Frage, welche der beiden Theorien die wahrscheinlichere sei, auch in der 2. Auflage offen, und sagt S. 616: »eine sichere Entscheidung ist durch die bisherige Untersuchung nicht herbeigeführt.« Er scheint jedoch der Annahme, daß beide Faktoren bei der heliotropischen Perzeption beteiligt seien, nicht abgeneigt zu sein.

Etwa zur selben Zeit als Darwins Versuche erschienen, sprach sich Wiesner (35, 36) zugunsten des Helligkeitsunterschiedes auf Vorder- und Rückseite des Keimlings aus, ohne jedoch entscheidende Versuche auszuführen. Erst als Oltmanns (21, 22) seine bekannten Versuche mit den Tusche-Gelatineprismen ausführte, bekam diese Theorie wieder einen Boden. Oltmanns stellte vermittels seiner Prismen einen Helligkeitsabfall senkrecht zur Strahlenrichtung her. Vaucheria-Fäden, die hinter diesen Tusche-Gelatineprismen aufgestellt wurden, krümmten sich senkrecht zur Lichtrichtung parallel zum Prisma, und zwar wandten sich die Fäden am dunklen Ende des Prismas nach der helleren Seite und umgekehrt, während eine Zone in der Mitte des Prismas keine Krümmungen zeigte. Oltmanns zog daraus den Schluß, daß die Pflanzen den Intensitätsunterschied auf antagonistischen Flanken perzipieren und sich nach der heller resp. dunkler beleuchteten Seite krümmen. Diese Versuche wurden jedoch bald angezweifelt; man machte

den Einwand, die Lichtstrahlen könnten an den in der Gelatine suspendierten Tuscheteilchen unkontrollierbare Ablenkungen erfahren, die das Resultat der Versuche beeinflussen könnten, auch sei die durch das Prisma gegebene Brechung des Strahls nicht berücksichtigt. Die Bemerkung jedoch, die Pfeffer in seiner Physiologie, 2. Auflage, S. 647 macht, das Resultat der Versuche mit Tusche-Gelatineprismen sei von vorneherein vorauszusehen, scheint mir für parallelotrope Pflanzen wenig zutreffend zu sein; denn es ist bei solcher Versuchsanstellung für einen Keimling absolut unmöglich, sich so zu orientieren, daß die verschiedenen Flanken von gleicher Intensität getroffen werden.

Jost (14, 15) neigte in der 1. Auflage seiner Vorlesungen über Pflanzenphysiologie zu der Theorie der Unterschiedsempfindlichkeit. In der 2. Auflage jedoch erklärt er sie für unhaltbar auf Grund von Versuchen von Fitting. Fitting (8) spaltete die Spitze von Avena-Koleoptilen und verdunkelte die eine Hälfte mit Stanniol; belichtete er dann die nicht verdunkelte Hälfte von zwei Seiten mit gleicher Intensität, so trat keine Krümmung ein, belichtete er sie aber nur von einer Flanke, so krümmte sie sich positiv nach der Lichtquelle, während die verdunkelte Hälfte gerade blieb. Daraus schließt Jost, offenbar in Anlehnung an die ähnlichen Versuche von Darwin, daß die Auffassung nicht richtig sei, wonach die Helioperzeption durch die Lichtdifferenz auf antagonistischen Flanken bedingt werde.

Er übersieht dabei jedoch, daß die verdunkelte Hälfte der Koleoptile in keinem ungestörten physiologischen Zusammenhang mehr steht mit der hellen, daß sie also gar keinen Einfluß auf die Krümmung der beleuchteten Hälfte und der Basis ausüben kann. Wie er selbst sagt, verhält sich das Organ so, als ob die verdunkelte Hälfte ganz weggenommen sei. Die helle Hälfte hingegen hat die Funktion der ganzen Spitze übernommen; Fitting zeigte doch auch, daß einzelne Streifen der Koleoptile immer noch zu heliotropischen Krümmungen fähig sind, und da er auch zeigte, daß der Reiz in der Querrichtung ebenso gut fortgeleitet wird wie in der Längsrichtung, so wäre damit auch die Krümmung der verdunkelten Basis gut erklärbar.

Anders steht es jedoch mit dem zweiten Einwand von Jost.

Die Theorie der Unterschiedsempfindlichkeit würde eine getrennte Reizleitung an Vorder- und Rückseite des Organs verlangen, und diese Forderung ist mit den Befunden von Fitting nicht vereinbar, nach denen der Reiz auch dann in die verdunkelte Basis geleitet wird, wenn die gerade Bahn durch zwei übereinander greifende quere Einschnitte unterbrochen ist. Diese Tatsache ließe sich mit der angeführten Hypothese nicht in Einklang bringen, ohne unseren Vorstellungen Gewalt anzutun.

Ebenso hebt Jost mit Recht hervor, daß die Versuche von Massart (16) zur Entscheidung unserer Frage nicht verwertet werden können, da durch die antagonistische Reizung Verhältnisse geschaffen werden, deren Wirkung vorerst nicht zu übersehen ist. Aus demselben Grund können hier die Angaben von Pringsheim (27) keine Verwendung finden, die er 1909 S. 447 und 1910 S. 78 macht, da es sich auch hier um Dauerbelichtung und antagonistische Reizung handelt.

Neuerdings hat Wiesner (37) wieder einen Beitrag zu dieser Frage geliefert. Auf S. 306 hebt er nochmals den Unterschied der beiden Theorien hervor und sagt dann: »Wendet man diese beiden Aufstellungen auf den Grenzfall (Erreichung der heliotropischen Zielrichtung) an, so wird derselbe nach der ersten Aufstellung erreicht, wenn der Lichtintensitätsunterschied an der Licht- und Schattenseite des heliotropischen Organs gleich Null geworden ist, nach der zweiten Aufstellung aber dann, wenn die Richtung des Lichteinfalls zur Richtung des heliotropischen Organs parallel geworden ist. Da aber bei dieser Parallelstellung der Strahlen zur Richtung des Organs die Lichtunterschiede an den Außenseiten des Organs gleich Null sein müssen, so erkennt man, daß diese Aufstellungen einander gar nicht so entgegengesetzt sind als gewöhnlich angenommen wird.« Dies scheint mir jedoch durchaus nicht der Fall zu sein. Wenn diese beiden Ursachen der Endstellung eines heliotropischen Organs auch denselben Erfolg bei der Krümmung einer Pflanze haben, so kann man daraus doch noch lange nicht schließen, daß sie nun einander verwandt wären; es kann trotzdem aus irgendwelchen Gründen die eine der angenommenen Ursachen wirkungslos sein, während die andere ganz allein maßgebend ist für das Endresultat der Krümmung. Das Erreichen einer

solchen Endstellung scheint mir aber überhaupt schwer verwendbar zu sein zugunsten einer der beiden Theorien, da hierzu ebenfalls Durchbelichtung nötig ist und bei eventueller Überkrümmung des Organs auch eine antagonistische Reizung stattfindet.

Es fragt sich nun, was für Schlüsse lassen sich aus meinen Versuchen für und gegen die beiden Theorien ziehen? Zunächst einmal müssen wir uns darüber klar werden, daß die Formulierung der beiden Auffassungen mit der Zeit eine Änderung erfahren hat, die nicht ohne Bedeutung für die Interpretation ist. Während man ursprünglich von der Wirkung der Lichtrichtung resp. des Beleuchtungsunterschiedes auf den Heliotropismus ganz im allgemeinen sprach, beziehen wir jetzt, wo wir gelernt haben die Reizkette in einzelne Glieder aufzulösen, die Frage lediglich auf die Perzeption des Lichtreizes.

Gerade beim Heliotropismus finden sich, wie wir schon sahen, innerhalb der Reizkette eine Anzahl von Faktoren, die bei anderen Tropismen zu fehlen scheinen, und die noch so ungenügend bekannt sind, daß wir hier noch weniger als bei diesen in der Lage sind, aus der Reaktion irgendwelche Schlüsse auf die Größe, geschweige denn auf die Qualität der Erregung zu ziehen.

Es leuchtet daher ein, daß man bei der Besprechung all der Versuche, die bisher zur Klärung dieser Frage angestellt oder herbeigezogen wurden, sehr vorsichtig und zurückhaltend sein muß, da sie alle unter Bedingungen angestellt sind, die von unbekannten Faktoren nicht ganz frei sind. Allein das Durchbelichten der Versuchsobjekte verändert die physiologische Disposition derselben schon so, daß wir die Verhältnisse nicht mehr klar übersehen. Ganz besonders gilt dies für die Auslegung der Oltmannsschen Versuche, die ja hauptsächlich zugunsten der Unterschiedtheorie herangezogen worden sind. Sie können mit meinen Resultaten wohl überhaupt nicht direkt verglichen werden, da sie unter ganz anderen Voraussetzungen angestellt worden sind wie meine Versuche. Die einzige Möglichkeit, einigen Aufschluß über Qualität und Quantität der heliotropischen Erregung zu erlangen, besteht augenblicklich in der Schwellenbestimmung; und wie wir sahen, haben solche

Schwellenbestimmungen ganz unerwartete Resultate geliefert. Es zeigte sich nämlich, daß beim Hafer, der hier zunächst allein berücksichtigt werden soll, mit zunehmendem Ablenkungswinkel des Lichtstrahls die heliotropischen Reizschwellen kontinuierlich zunehmen. Oder, wenn wir als Ausgangspunkt der Betrachtung den horizontalen Lichteinfall wählen, wir fanden, daß die Reizschwellen in Winkeln oberhalb der Horizontalen ab-, unterhalb der Horizontalen jedoch zunehmen. Nach der Theorie der Unterschiedsempfindlichkeit soll nun die Helioperzeption darauf beruhen, daß die Pflanze den Unterschied der Helligkeit auf Vorder- und Rückseite wahrnimmt.

Wenn sie überhaupt die Fähigkeit besitzt, einen solchen Unterschied in der Beleuchtung zu perzipieren, so kann konsequenterweise die Größe des Unterschieds nicht ohne Einfluß sein auf die Größe der Erregung. Je größer also der Unterschied der Beleuchtung auf antagonistischen Flanken ist, desto größer muß auch sein Einfluß sein, den er auf das Organ ausübt. Jost spricht diese Auffassung in der ersten Auflage seiner Vorlesungen über Pflanzenphysiologie aus, und schließt daraus auf das Vorhandensein einer unteren Lichtschwelle, einer Intensität, bei der die Differenz der Beleuchtung auf Vorder- und Hinterseite so gering wäre, daß keine Perzeption mehr zustande käme. Eine derartige untere Intensitätsschwelle ist jedoch bis jetzt noch nicht gefunden worden, und das Reizmengengesetz macht ihr Vorhandensein wenig wahrscheinlich.

Die Versuche von Figdor (6) lassen sich alle durch dieses Reizmengengesetz erklären, und bei längerer Belichtung hätte dieser Autor sicher bei allen seinen Objekten Krümmungen erhalten.

Fällt nun der Lichtstrahl in schiefem Winkel auf das Organ, so ist klar, daß dadurch der Unterschied der Beleuchtung der Vorder- und Hinterseite relativ größer wird, da das Licht einen größeren Weg im Stengel zurückzulegen hat, und also eine stärkere Absorption erfährt. Je kleiner nun der Einfallswinkel ist, den der Lichtstrahl mit der Vertikalen bildet, desto größer müßte sein Effekt in der Pflanze sein, desto kleiner also die Reizschwelle werden.

Wie wir gesehen haben, stimmt das auch für Winkel ober-

halb der Horizontalen, nicht aber für solche unterhalb derselben. Hier wird nämlich die Reizschwelle anstatt kleiner, immer größer. Da nun in gleichen Winkeln von unten die Absorption dieselbe ist wie in gleichen Winkeln von oben, da ferner infolgedessen die relative Differenz der Beleuchtung der beiden Seiten ebenfalls die gleiche ist, so ist schlechterdings nicht einzusehen, warum dann in Winkeln unterhalb der Horizontalen die Schwelle zu- anstatt abnimmt, wenn die Theorie der Unterschiedsempfindlichkeit richtig sein soll. Die Versuche zeigen also, daß physikalisch gleiche Mengen Licht physiologisch verschiedene Effekte hervorrufen können. Die verschiedenen Effekte sind abhängig von dem Winkel, unter dem der Lichtstrahl die Pflanze trifft. Da aber die Energieverhältnisse des angewandten Lichtes in gleichen Winkeln oberhalb und unterhalb der Horizontalen ganz gleich sind, so bleibt keine andere Möglichkeit, als daß die Richtung der Lichtstrahlen ausschlaggebend für die Größe des Effekts ist; die Pflanze wird von verschieden gerichtetem Licht verschieden affiziert, sie empfindet also die Richtung, in der ein Lichtstrahl sie trifft. Hiermit glaube ich, den Beweis geliefert zu haben, daß in der Pflanze in der Tat die Lichtrichtung die Größe der Erregung mit bedingt. Allerdings ist damit nicht bewiesen, ob der Intensitätsunterschied auf antagonistischen Flanken nicht irgendwelchen Einfluß auf den Heliotropismus einer Pflanze ausübt, doch ist nach all dem Gesagten diese Annahme äußerst unwahrscheinlich.

Nachdem wir aus den Resultaten im allgemeinen den Schluß gezogen haben, daß die phototropische Erregung abhängig ist von der Richtung, in der die Lichtstrahlen das Organ treffen, und von der zugeführten Lichtmenge, wollen wir nun die Einzelergebnisse noch etwas spezieller ins Auge fassen.

Zunächst ist es nötig, einmal zu untersuchen, welche Veränderungen der Lichtstrahl innerhalb der Pflanze erfährt. Es ist von vorneherein klar, daß ein Lichtstrahl, der einen Pflanzenteil unter rechtem Winkel trifft, nicht ohne Veränderungen durch diesen hindurchgeht, seinen strahligen Gang also nicht beibehält, sondern mehr oder weniger diffus wird. Dies wird bei den einzelnen Pflanzen in sehr verschiedenem Maße der Fall sein; in der Literatur finden sich fast keine Angaben hierüber.

Nathansohn und Pringsheim (19) beobachteten, daß ein auf einen Impatiensstengel senkrecht auftreffender Lichtstrahl an der Grenze zwischen Rinde und Gefäßbündeln auf der Lichtseite des Stengels zu einer Brennnlinie konzentriert wird, und daß das von dieser Linie divergierende Licht die Rückseite des Stengels diffus beleuchtet; ähnliches dürfte auch bei den Sporangienträgern von *Phycomyces* der Fall sein. Die beiden angeführten Objekte sind jedoch ausnahmsweise durchsichtig.

Beschränken wir uns auf die Betrachtung von *Avena-Koleoptilen*, so zeigt sich, daß bei diesen relativ undurchsichtigen Organen das Licht seinen strahligen Gang nicht beibehalten kann, es wird diffus. Lassen wir nun den Strahl die Koleoptilen unter einem spitzen Winkel treffen, so wird eine eventuelle Brechung, die durch den schiefen Lichteinfall gegeben sein könnte, wenig zur Geltung kommen, da der vorher parallele Strahl nun nach allen Richtungen zerstreut wird. Eine ziemlich bedeutende Rolle hierbei werden auch die in der Koleoptile eingeschlossenen Primärblätter spielen. Man könnte nun denken, die Helligkeit auf der Rückseite des Organs sei lediglich abhängig von der Helligkeit auf der Vorderseite, stehe aber in keinem Zusammenhang mit der Richtung des einfallenden Lichtstrahls, da dieser ja gleich beim Eintritt in die Pflanze diffus wird. Dem ist jedoch nicht so; man weiß aus der Optik, daß in solchen durchscheinenden, aber nicht durchsichtigen Körpern das diffuse Licht doch eine gewisse Richtung beibehält, die durch die Richtung des einfallenden Strahls gegeben ist. Die relative Differenz in der Beleuchtung der Vorder- und Hinterseite erfährt also eine Vergrößerung, wenn der Lichtstrahl die Pflanze unter einem spitzen Winkel trifft. Würde die Theorie der Unterschiedsempfindlichkeit die Richtige sein, so könnte diese relative Vergrößerung der Differenz immerhin bei schiefem Lichteinfall einen Einfluß auf die Reizschwelle ausüben. Doch ist ja, wie wir sahen, diese Differenz für den Heliotropismus nicht maßgebend. Wir müssen vielmehr annehmen, daß entweder die stärkste Richtung des diffusen Lichtes, das in der Pflanze bei einseitiger Beleuchtung hergestellt wird, sich in den Zellen des Gewebes irgendwie manifestiert, und so von Einfluß ist auf die Größe der tropisti-

schen Erregung, oder daß die Richtung, in der der Lichtstrahl die Oberflächenzellen des Organs trifft, von der Pflanze perzipiert wird. Die Menge des auf der Oberfläche reflektierten Lichtes scheint von relativ geringer Bedeutung zu sein, wenigstens erwecken die Schwellenwerte bei verschiedenen Winkeln nicht den Anschein. Nur bei dem Winkel von 9^0 von oben, läßt sich die Vermutung aussprechen, daß eine weitere Depression der Schwelle deswegen nicht zu konstatieren sei, weil ein zu großer Prozentsatz des auffallenden Lichtes durch Reflektion wirkungslos gemacht sei.

Betrachten wir nun unsere Einzelschwellen etwas genauer, so sehen wir, daß ihre Zunahme mit zunehmendem Winkel offenbar nicht regellos verläuft; die Zunahme zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Winkeln wird mit steigender Winkelgröße immer stärker (vgl. die folgende Tabelle). Es fragt sich nun, läßt sich für diese Zunahme irgend eine zahlenmäßige Beziehung festlegen? In der Tat gelang es, einen solchen Zusammenhang zwischen Winkeln und Schwellengröße zu finden. Multipliziert man nämlich den Supplementwinkel eines jeden Winkels mit dem zugehörigen Schwellenwert, so zeigt sich, daß wir ein konstantes Produkt erhalten. Wie wir auf umstehender Tabelle sehen, schwanken die Zahlen zwar ziemlich stark, doch pendeln sie offenbar um einen Mittelwert, zeigen wenigstens keine Veränderung in bestimmter Richtung. Am meisten fällt der Wert von 45^0 mit 1607 aus der Reihe, doch sahen wir ja schon bei der Besprechung der Versuche, die unter diesem Winkel angestellt wurden, daß aus unbekannten Gründen die

Winkel	Schwelle	Supplement- winkel	Produkt	Berechnete Schwelle
0^0		180^0		6,7
9^0	7,5	171^0	1283	7,0
15^0	7,3	165^0	1205	7,3
30^0	9,5	150^0	1425	8,0
45^0	11,9	135^0	1607	8,9
65^0	11,8	115^0	1357	11,4
90^0	12,2	90^0	1098	13,3
105^0	15,8	75^0	1185	16,0
120^0	20,3	60^0	1218	20,0
135^0	23,7	45^0	1007	26,7
150^0	32,4	30^0	972	40,0
160^0	59,6	20^0	1192	60,0

hier gefundene Schwelle offenbar etwas zu hoch ausgefallen war. Lassen wir diesen Produktwert bei 45° außer acht, und berechnen aus den anderen Werten das Mittel, so erhalten wir als Produkt die Zahl 1200. Aus dieser Zahl können wir dann umgekehrt, indem wir sie durch die einzelnen Supplementwinkel dividieren, die Schwellenwerte für die verschiedenen Ablenkungswinkel des Lichtstrahls von der Vertikalen berechnen. In Kolonne 5 der vorstehenden Tabelle finden sich die auf solche Weise berechneten Werte. Wir sehen dann, daß die meisten gefundenen Werte mit den berechneten ganz gut übereinstimmen, besonders die Winkel 15° , 105° , 120° und 160° stimmen recht gut. Etwas aus der Reihe fällt natürlich der Winkel 45° . Auch die Schwelle bei horizontalem Lichteinfall und die bei 150° weichen etwas stärker ab. Im großen und ganzen zeigt die gute Übereinstimmung zwischen berechneten und gefundenen Schwellenwerten, daß die angedeutete Beziehung zwischen Lichteinfall und Schwellengröße in der Tat besteht. Aus dem Mittelwert des Produkts läßt sich nun auch leicht der Schwellenwert berechnen, der zu dem Supplementwinkel 180° gehört, wenn also das Licht senkrecht von oben die Koleoptile trifft. Wir finden dann einen Wert von 6,7 M.-K.-S. Aus dieser Tatsache zog ich oben den Schluß, daß bei diesem Lichteinfall ebenfalls eine tropistische Erregung zustande kommt, und es ist nicht einzusehen, warum diese Erregung keine Reaktion hervorrufen soll, nur wird für unser Auge diese Reaktion unsichtbar bleiben, weil sie sich nicht in einer Krümmung, sondern einfach in einer gewissen Verlängerung der Koleoptilen äußern wird.

Auch nach unten zu, für den Supplementwinkel 0° läßt sich theoretisch ein Schwellenwert berechnen, er beträgt dann ∞ M.-K.-S. Käme also das Licht senkrecht von unten, so würde es keine tropische Erregung hervorrufen; aber schon bei der geringsten Abweichung von der Senkrechten, würde das Licht als Reiz empfunden werden. Allerdings wäre dieser Reiz schwach, die Schwelle betrüge bei einem Supplementwinkel von 1° 1200 M.-K.-S.; doch steigt die Reizkraft mit zunehmendem Supplementwinkel sehr rasch und bei 20° beträgt die Schwelle, wie wir sahen, bereits etwa 60 M.-K.-S.

Bei *Sinapis* und *Phykomyces* liegen die Verhältnisse unge-

fähr gerade so, nur muß bei *Phycomyces* die Berechnung gerade in umgekehrter Richtung angestellt werden. Ich will die entsprechenden Zahlen dieser beiden Objekte hier nicht anführen, sie stimmen wegen der geringen Zahl der Versuche wenig überein. Es lag ja auch nicht in meiner Absicht, bei diesen Versuchen sehr genaue Zahlen zu erhalten, und es geht aus den Einzelwerten zur Genüge hervor, daß die Verhältnisse hier gerade so liegen. Wenn man die Produkte ausrechnet, so zeigt sich auch hier, daß sie um einen Mittelwert schwanken, natürlich mit viel stärkeren Abweichungen. Auch hier finden wir eine theoretische Reizschwelle bei Lichteinfall senkrecht von oben, die bei Senf ungefähr 32 M.-K.-S. beträgt.

Die Berechnungen zeigen, daß die Reizschwelle in zahlenmäßigem Zusammenhang steht mit dem Winkel, unter dem das Licht die Pflanze trifft. Es muß also die Pflanze empfinden, unter welchem Winkel das Licht bei ihr eingreift, und wir sehen hier mit erneuter Deutlichkeit, daß die Richtung des Lichtes von der Pflanze perzipiert wird.

Fröschel (10) zeigte zuerst, daß die Größe der Reizschwelle ein Maßstab sei für die Größe der Empfindlichkeit einer bestimmten Pflanze. Und zwar wird die Empfindlichkeit eines Pflanzenorgans für das Licht direkt zahlenmäßig festgelegt durch den reziproken Wert der Reizschwelle. Allerdings warnt Blaauw (3) vor dieser Verwendung der Reizschwelle, doch glaube ich mit Fröschel, daß dem nichts im Wege steht, sofern man unter gleichen Bedingungen und besonders mit gleicher Lichtquelle arbeitet. Dementsprechend betrüge nach meinen Versuchen die Lichtempfindlichkeit des Hafers ein Zwölftel, die des Senfs $\frac{1}{240}$ und die von *Phycomyces* $\frac{1}{60}$. Haferkoleoptile wären demnach 20mal so empfindlich als die Sporangienträger von *Phycomyces*.

Übertragen wir dieses Maß der Empfindlichkeit auf unsere Versuche mit schiebem Lichteinfall bei Hafer so zeigt sich, daß die Avenakoleoptile verschieden empfindlich sind für die verschiedenen Strahlungsrichtungen. Die Empfindlichkeit nimmt ab, proportional dem Supplementswinkel der Bestrahlungsrichtung. Setzen wir die Lichtempfindlichkeit bei Beleuchtung senkrecht von oben gleich $\frac{1}{1}$, so nimmt dieser Wert mit steigendem Ab-

lenkungswinkel von der Vertikalen ab, bis er bei Beleuchtung des Keimlings senkrecht von unten $1/\infty$ werden würde, d. h. gegen diese Lichtrichtung ist die Pflanze gänzlich unempfindlich. Der Wert $1/6,7$ bei Lichteinfall senkrecht von oben stellt für Hafer die größtmögliche Empfindlichkeit dar. Diesen Wert würde man zweckentsprechend wohl mit dem Namen spezifische Empfindlichkeit belegen; dieselbe würde für Senf den Wert $1/132$ haben für *Phycomyces* $1/30$ nur müssen wir bei *Phycomyces* berücksichtigen, daß die theoretisch optimale Lichtrichtung, der gegenüber die Pflanze die größte Empfindlichkeit besitzt, die Beleuchtung senkrecht von unten ist; diesen Verhältnissen entsprechend werden sich Keimlinge von Hafer und Senf sehr genau in die Lichtrichtung einstellen, während dies bei *Phycomyces* lange nicht in dem Maße der Fall sein dürfte.

Worauf diese eigenartige Empfindlichkeitsänderung besonders das umgekehrte Verhalten von *Phycomyces* beruht, läßt sich vor der Hand durchaus nicht erklären. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die Vermutung ausspreche, daß die Sporangienträger von *Phycomyces* nicht allein dastehen mit dieser Erscheinung. Weitere Untersuchungen würden eventuell noch manches Objekt mit gleichem Verhalten finden. Vielleicht ist dies ein Charakteristikum einzelliger heliotropischer Organe.

Die Erscheinung der Empfindlichkeitsabnahme bei steigenden Ablenkungswinkeln der Lichtstrahlen von der Vertikalen hängt möglicherweise mit der von Fitting (8) angenommenen Polarisation zusammen. Dieser Autor stellte die Hypothese auf, daß durch einseitigen Lichtreiz das Plasma in den einzelnen Zellen des gereizten Organs eine gewisse Polarisation erfahre, durch deren Fortpflanzung von Zelle zu Zelle der Reiz in die Basis geleitet werde. B. Jensen (13) nahm im Gegensatz dazu an, daß nur die Vorderseite gegenüber der Hinterseite des ganzen Organes polarisiert werde, doch scheint es mir, nachdem seine experimentellen Befunde durch v. d. Wolk (38) wiederlegt wurden, als ob uns diese Ansicht wenig weiter führen würde. Auch zeigte Fitting durch theoretische Erwägungen, daß eine derartige Auffassung der Polarisation unvereinbar ist mit den bisher gefundenen Tatsachen. Mit Fitting müßten wir also annehmen, daß der erste Einfluß, den ein einseitig das Pflanzen-

organ treffender Lichtstrahl in diesem auslöst, darin besteht, daß gewisse Strukturen des Plasmas sich in die Richtung des Lichtstrahls einstellen und so die Richtung, in der das Licht die Pflanze trifft, festlegen. Dabei wäre es einerlei, ob die Richtung des diffusen Lichtes in der Pflanze diese Erscheinungen hervorruft, oder ob die Richtung, in der der Lichtstrahl die Oberflächenzellen trifft, genügt, in diesen die Polarisation hervorzurufen, die dann in das Innere des Organs weiter geleitet würde. Diese Annahme einer Polarisation ist natürlich nur bildlich zu verstehen, man kann hier nicht vorsichtig genug allzu materielle Vorstellungen vermeiden.

Am leichtesten würde diese Einstellung auf die Lichtrichtung bei senkrecht von oben kommendem Licht stattfinden, und würde immer langsamer vor sich gehen, je größer der Ablenkungswinkel des Lichtstrahls von der Vertikalen wird. Die Einstellung auf Lichtstrahlen senkrecht von unten würde dann ganz unmöglich sein. Die Möglichkeit für den Lichteinfall senkrecht von oben eine theoretische Reizschwelle zu berechnen, deutete darauf hin, daß das Plasma in den Zellen nicht etwa im Ruhezustand in dieser Weise polarisiert sei und daß bei Lichteinfall unter bestimmten Winkeln die Polarisationsrichtung einfach in entsprechender Weise gedreht würde; vielmehr muß für jeden Lichteinfall (ungereizte Objekte vorausgesetzt) die Polarisation erst geschaffen werden. Auch diese Annahme macht Fitting schon auf Grund theoretischer Erwägungen wahrscheinlich.

Daß Blaauw's Annahme einer einfachen photochemischen Wirkung des Lichts nach all dem Auseinandergesetzten nicht länger aufrecht erhalten werden kann, braucht wohl nicht erst gesagt werden. Natürlich werden photochemische Prozesse beim Heliotropismus mitspielen, doch finden sich dabei noch eine ganze Reihe unbekannter Faktoren, die auf spezifischen Eigenschaften des Plasmas beruhen dürften, und die noch zu wenig oder gar nicht bekannt sind, so daß viele Vorgänge vorderhand noch gar keine Erklärung finden können.

Vor allem gebührt mein herzlichster Dank meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Friedrich Oltmanns für das warme Interesse, das er für meine Arbeit zeigte und für die liebenswürdige Überlassung der Institutsmittel. Die Anregung zu der Arbeit erhielt ich von Herrn Dr. Arthur Tröndle, dem ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte für die vielseitige Förderung, die dieselbe durch ihn erfuhr und für das Interesse, das er dieser Untersuchung jederzeit entgegenbrachte.

Für freundliche Hilfe bei physikalischen Fragen bin ich Herrn Professor Dr. Königsberger und Herrn Dr. v. Dechend besonders verpflichtet.

Literatur.

1. Arisz, W. H., On the connection between stimulus and effect in the phototropic curvatures of seedlings of *Avena sativa*. Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. 1911.
2. Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. 44.
3. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichts. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1909. 5.
4. Darwin, Ch., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. 1880.
5. —, F., and Miß Pertz, On the artificial of Rhythm in Plants. Ann. of bot. 17.
6. Figdor, W., Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. 1893. 102.
7. Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. 41.
8. —, Die Leitung der tropistischen Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Ebenda. 1907a. 44.
9. —, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Ebenda. 1907b. 45.
10. Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. 1. und 2. Mitt. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. 1908. 118.
11. Guttenberg, H. v., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, 1910. 45 u. 47.
12. Hagem, O., Über die resultierende phototropische Lage bei zweiseitiger Beleuchtung. Berg. Mus. Arbok. 1911.
13. Jensen, P. Boysen, La transmission de l'irritation phototropique dans l'avena. Acad. Royale des Sciences et des Lettres de Danemark. 1911.
14. Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. 1904.
15. —, Desgl. 2. Aufl. 1908.
16. Massart, J., Recherches sur les Organismes inférieurs. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 1888.
17. Müller, N. I. C., Botanische Untersuchungen 1. 1872, 1877.

18. Müller-Thurgau, H., Über Heliotropismus. Flora. 1876. 59.
 19. Nathansohn und Pringsheim, E., Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. 45.
 20. Nybergh, T., Studien über den Einfluß der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter Avenakeimlinge. Ber. d. d. bot. Ges. 1912.
 21. Oltmanns, F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora. 1892. 75.
 22. —, Über positiven und negativen Heliotropismus. Ebenda. 1897. 83.
 23. Peckelharing, C. J., Onderzoekingen over de perceptie van den zwaartekrachts prikkel door planten. Utrecht. 1909.
 24. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. 1881.
 25. —, Desgl. 2. Aufl. 1904.
 26. —, Osmotische Untersuchungen.
 27. Pringsheim, E., Studien zur heliotropischen Stimmungsänderung. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 1909. 9.
 28. —, Reizbewegungen der Pflanzen. 1912.
 29. Richter, O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzgsber. d. Akad. Wiss. Wien. 1909. 115.
 30. —, Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. 21.
 31. Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 7. Aufl. 1894.
 32. Rutgers, A. A. L., The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1912. 9.
 33. Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzb. 1879, 1880.
 34. —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1887.
 35. Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Wien. 1878, 1889.
 36. —, Bem. zu den Aufs. Stoff und Form d. Pflanzenorg. v. Jul. Sachs. Bot. Zeitschr. 1880. 38.
 37. —, Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleich zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. 1912. 121.
 38. Wolk, P. C. van der, Investigation of the transmission of light-stimuli in the seedlings of Avena. Nimègue. 1912.
 39. —, Über den Reizbegriff und dessen Analyse. Nimègue. 1912.
-

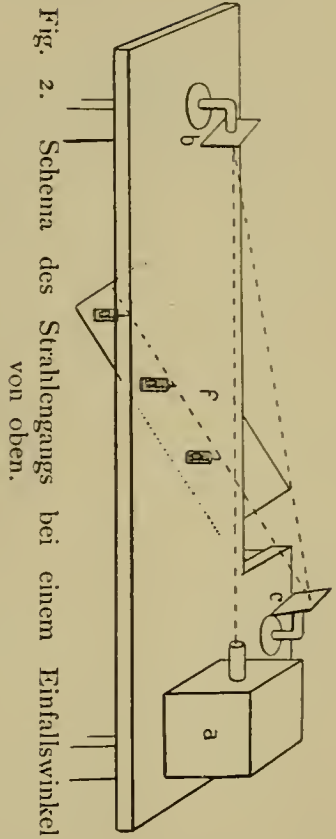


Fig. 2. Schema des Strahlengangs bei einem Einfallswinkel von oben.

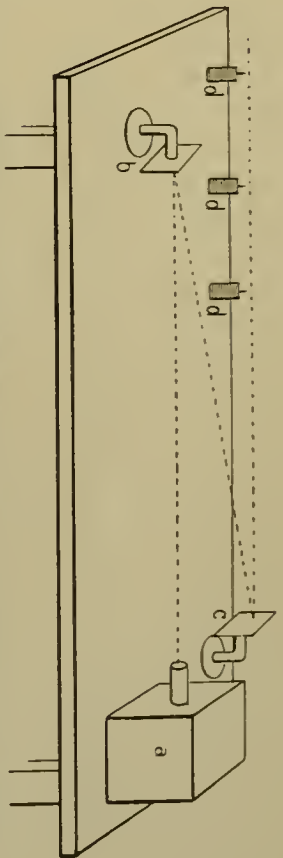


Fig. 1. Schema des Strahlengangs bei einem Einfallswinkel von 90° . a = Lampenkasten. b = 1. Spiegel. c = 2. Spiegel. d = Töpfe mit Keimlingen. e = 3. Spiegel (Fig. 4). f = schwarzes Tuchgestell (vgl. Fig. 3).

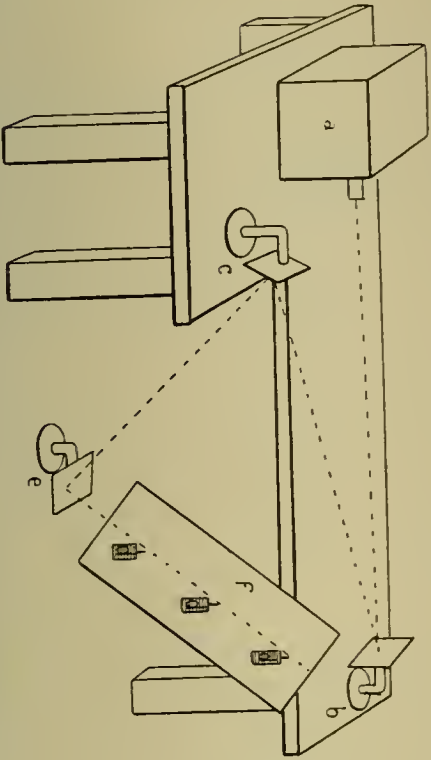


Fig. 4. Schema des Strahlengangs bei einem Einfallswinkel von unten.

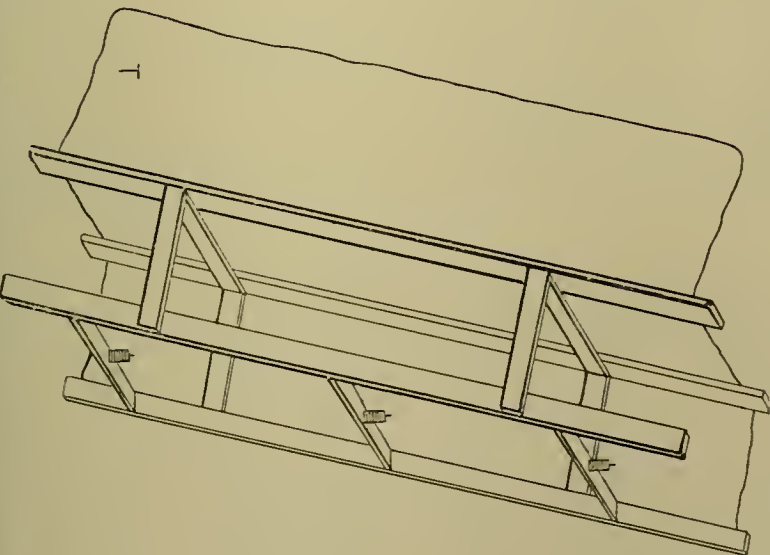


Fig. 3. Lattengestell, mit schwarzem Tuch bespannt. T = Tuchvorhang der Vorderseite.

Avena sativa.

Lichteinfall unter 9°, von oben.

Mittlere Reizschwelle 7,5 M.-K.-S.

Tabelle 1.

No.	A	B	C	Bemerkung
229	58	59	30	0,181 M.-K.
230	68	44	26	
231	72	71	38	
232	65	50	45	
233	63	46	43	40 Sekunden
234	62	58	36	
235	75	41	28	
236	54	54	37	7,24 M.-K.-S.
237	62	59	48	
238	64	46	37	
239	79	50	38	
Mittel	66	53	37	

Tabelle 2.

No.	A	B	C	Bemerkung
240	72	36	48	0,081 M.-K.
241	33	33	40	
242	56	45	30	
243	77	48	29	
244	68	46	35	94 Sekunden
245	54	25	13	
246	56	33	38	
247	77	63	22	7,69 M.-K.-S.
248	54	58	41	
Mittel	61	45	33	

Tabelle 3.

No.	A	B	C	Bemerkung
249	70	54	39	0,450 M.-K.
250	72	50	36	
251	79	29	50	
252	62	52	40	
253	55	33	38	17 Sekunden
254	55	35	37	
255	56	55	42	7,56 M.-K.-S.
256	71	39	55	
257	65	52	24	
Mittel	65	44	40	

Lichteinfall unter 15°, von oben.

Mittlere Reizschwelle 7,3 M.-K.-S.

Tabelle 4.

No.	A	B	C	Bemerkung
64	80	61	14	0,493 M.-K.
65	57	52	39	
66	65	32	72	
67	68	67	55	
68	58	59	44	
69	59	52	27	17 Sekunden
70	77	84	85	
71	95	62	61	8,4 M.-K.-S.
72	79	55	28	
73	71	41	50	
74	62	42	45	
75	60	42	55	
76	50	26	30	
Mittel	68	52	47	

Tabelle 5.

No.	A	B	C	Bemerkung
83	65	71	42	0,201 M.-K.
84	71	57	44	
85	58	43	29	
86	83	59	50	
87	79	62	58	
88	62	65	42	33 Sekunden
89	65	71	50	
90	70	52	30	6,6 M.-K.-S.
Mittel	69	60	43	

Tabelle 6.

No.	A	B	C	Bemerkung
93	67	59	35	0,0897 M.-K.
94	56	40	32	
95	45	45	42	
97	89	85	67	
98	88	57	24	
99	84	72	58	82 Sekunden
100	73	48	26	
101	74	52	39	
102	72	77	48	7,4 M.-K.-S.
103	76	50	39	
104	61	41	22	
105	76	50	36	
106	55	56	27	
107	63	45	30	
Mittel	70	56	37	

Tabelle 7.

No.	A	B	C	Bemerkung
109	91	50	31	1,02 M.-K. 7 Sekunden 7,1 M.-K.-S.
110	86	78	46	
111	56	58	63	
112	83	72	63	
Mittel	79	65	51	

Tabelle 8.

No.	A	B	C	Bemerkung
113	64	60	50	1,25 M.-K.
114	48	32	45	
115	72	56	46	
116	70	64	31	
117	61	43	31	6 Sekunden
118	60	40	50	
119	61	48	16	7,50 M.-K.-S.
120	43	50	18	
121	55	50	40	
122	80	52	43	
123	65	35	26	
Mittel	62	48	36	

Tabelle 9.

No.	A	B	C	Bemerkung
221	87	67	40	0,242 M.-K. 29 Sekunden
222	58	54	29	
223	56	46	29	
Mittel	67	56	33	7,02 M.-K.-S.

Tabelle 10.

No.	A	B	C	Bemerkung
224	77	55	48	0,605 M.-K. 12 Sekunden
225	67	58	28	
226	58	41	48	
Mittel	67	51	41	7,3 M.-K.-S.

Lichteinfall unter 30^0 , von oben.

Mittlere Reizschwelle 9,5 M.-K.-S.

Tabelle 11.

No.	A	B	C	Bemerkung
132	72	77	59	0,408 M.-K.-S. (Bei B)
133	63	73	58	
134	74	80	72	
135	77	72	82	
136	80	78	72	
137	83	69	73	29 Sekunden
Mittel	75	75	69	

Tabelle 12.

No.	A	B	C	Bemerkung
138	63	50	52	0,408 M.-K.
139	83	45	35	
140	52	41	31	
141	63	72	41	24 Sekunden
142	61	65	48	9,8 M.-K.-S.
143	55	57	46	
144	58	46	44	
145	46	41	55	
146	46	54	24	
147	75	38	54	
148	65	54	60	
149	48	44	26	
150	76	41	42	
151	73	56	40	
152	60	40	30	
Mittel	62	50	42	

Tabelle 13.

No.	A	B	C	Bemerkung
153	72	80	77	0,168 M.-K. (Bei B)
154	81	82	63	
155	65	65	62	
Mittel	73	76	67	69 Sekunden

Tabelle 14.

No.	A	B	C	Bemerkung
156	67	45	36	0,168 M.-K.
157	52	56	42	
158	40	35	33	
159	59	55	43	
160	71	58	41	57 Sekunden
161	62	54	50	
162	62	56	42	
163	78	82	48	
164	64	50	33	9,6 M.-K.-S.
165	72	54	31	
166	70	37	31	
167	71	52	42	
Mittel	64	53	39	

Tabelle 15.

No.	A	B	C	Bemerkung
168	79	59	61	0,905 M.-K. (Bei B)
169	83	43	60	
170	78	76	68	
Mittel	80	59	63	13 Sekunden

Tabelle 16.

No.	A	B	C	Bemerkung
171	50	52	35	0,905 M.-K.
172	70	67	43	
173	64	58	50	
174	57	40	37	
175	74	63	45	10 Sekunden
176	66	64	44	
177	96	73	52	
178	77	63	45	
179	68	64	50	9,1 M.-K.-S.
180	70	59	45	
181	68	52	40	
182	56	43	41	
Mittel	68	58	34	

Lichteinfall unter 45^0 , von oben.

Mittlere Reizschwelle 11,9 M.-K.-S.

Tabelle 17.

No.	A	B	C	Bemerkung
29	80	63	30	0,597 M.-K.
30	73	55	65	
31	56	41	29	
32	77	37	27	21 Sekunden
33	42	31	15	
34	42	30	46	
35	59	52	35	12,5 M.-K.-S.
36	71	59	46	
37	57	26	7	
38	56	71	30	
Mittel	61	47	36	

Tabelle 18.

No.	A	B	C	Bemerkung
39	52	40	46	1,36 M.-K.
40	66	48	36	
41	36	39	13	
42	52	39	20	8 Sekunden
43	38	48	25	
44	82	46	44	
45	58	33	48	10,9 M.-K.-S.
46	50	56	54	
Mittel	54	44	36	

Tabelle 19.

No.	A	B	C	Bemerkung
205	84	58	50	0,209 M.-K.
206	75	77	56	
207	52	44	29	
208	54	48	29	60 Sekunden
209	54	50	46	
210	63	43	45	12,5 M.-K.-S.
Mittel	64	53	43	

Lichteinfall unter 65° , von oben.

Mittlere Reizschwelle 11,8 M.-K.-S.

Tabelle 20.

No.	A	B	C	Bemerkung
183	67	45	48	0,573 M.-K.
184	70	65	22	
185	57	48	41	
186	60	37	45	
187	61	39	42	
188	73	50	35	21 Sekunden
189	50	42	30	
190	60	46	33	12,0 M.-K.-S.
191	64	36	35	
192	58	26	25	
Mittel	62	43	46	

Tabelle 21.

No.	A	B	C	Bemerkung
193	75	84	35	1,28 M.-K.
194	77	50	60	
195	68	52	46	
196	57	41	32	
197	64	33	31	9 Sekunden
198	50	37	40	11,5 M.-K.-S.
Mittel	65	49	41	

Tabelle 22.

No.	A	B	C	Bemerkung
199	72	46	46	0,236 M.-K.
200	72	45	52	
201	75	46	27	
202	80	52	41	51 Sekunden
203	78	35	40	12,0 M.-K.-S.
204	55	50	46	
Mittel	72	46	42	

Lichteinfall unter 90^0 , horizontal.

Mittlere Reizschwelle 12,2 M.-K.-S.

Tabelle 23.

No.	A	B	C	Bemerkung
14	70	46	30	0,581 M.-K.
15	65	67	19	
16	50	52	40	
20	73	67	40	
21	73	50	64	20 Sekunden
22	42	38	38	
23	78	63	48	
24	78	78	61	11,6 M.-K.-S.
25	77	54	63	
Mittel	67	57	45	

Tabelle 24.

No.	A	B	C	Bemerkung
26	59	40	66	0,205 M.-K. 45 Sekunden
27	68	57	34	
28	33	40	44	
Mittel	53	46	48	13,3 M.-K.-S.

Tabelle 25.

No.	A	B	C	Bemerkung
124	56	61	43	0,487 M.-K. 22 Sekunden 10,7 M.-K.-S.
125	61	56	46	
126	59	55	30	
Mittel	59	57	40	

Tabelle 26.

No.	A	B	C	Bemerkung
127	65	33	39	0,232 M.-K. 55 Sekunden
128	55	50	35	
Mittel	60	42	37	12,8 M.-K.-S.

Tabelle 27.

No.	A	B	C	Bemerkung
129	60	41	21	1,24 M.-K. 10 Sekunden
130	72	50	26	
131	59	46	31	
Mittel	64	46	26	12,4 M.-K.-S.

Tabelle 28.

No.	A	B	C	Bemerkung
211	69	58	37	0,588 M.-K.
212	63	42	28	
213	67	42	36	
214	65	46	22	
215	60	45	21	21 Sekunden
216	50	36	30	
217	67	48	43	
218	68	42	30	
219	50	39	27	12,4 M.-K.-S.
220	77	39	32	
Mittel	64	44	31	

Tabelle 29.

No.	A	B	C	Bemerkung
292	58	46	45	0,613 M.-K. 20 Sekunden
293	62	50	50	
294	69	57	27	
Mittel	63	51	41	12,3 M.-K.-S.

Lichteinfall unter 105^0 , von unten.

Mittlere Reizschwelle 15,8.

Tabelle 30.

No.	A	B	C	Bemerkung
370	50	45	22	0,603 M.-K.
371	63	42	33	
372	54	42	25	
373	63	56	33	26 Sekunden
374	63	41	44	
375	50	56	47	15,7 M.-K.-S.
Mittel	57	47	34	

Tabelle 31.

No.	A	B	C	Bemerkung
376	56	35	21	1,44 M.-K.
377	42	42	25	
378	60	38	25	
379	61	44	33	11 Sekunden
380	82	57	50	
381	53	50	44	15,8 M.-K.-S.
Mittel	59	44	33	

Lichteinfall unter 120° , von unten.

Mittlere Reizschwelle 20,3 M.-K.-S.

Tabelle 32.

No.	A	B	C	Bemerkung
355	60	50	40	1,04 M.-K.
356	70	40	40	
357	70	60	50	
358	67	64	38	19 Sekunden
359	70	40	19	19,8 M.-K.-S.
360	53	50	67	
Mittel	63	51	42	

Tabelle 33.

No.	A	B	C	Bemerkung
364	50	36	14	0,474 M.-K.
365	61	30	33	
366	73	60	45	
367	60	50	43	44 Sekunden
368	54	40	42	20,9 M.-K.-S.
369	70	44	38	
Mittel	61	43	36	

Lichteinfall unter 135° , von unten.

Mittlere Reizschwelle 23,7 M.-K.-S.

Tabelle 34.

No.	A	B	C	Bemerkung
331	56	56	33	0,749 M.-K.
332	70	60	27	
333	42	20	50	
334	62	25	33	30 Sekunden
335	45	39	27	
336	73	44	43	
337	42	35	7	
338	31	29	22	23,5 M.-K.-S.
339	50	50	60	
340	54	88	40	
341	75	24	21	
342	67	68	50	
Mittel	56	44	34	

Tabelle 35.

No.	A	B	C	Bemerkung
343	60	40	17	0,342 M.-K.
344	75	54	38	
345	78	54	45	
349	56	42	22	
350	54	40	44	70 Sekunden
351	83	50	15	23,9 M.-K.-S.
352	60	29	20	
353	46	27	20	
354	83	79	11	
Mittel	66	49	26	

Lichteinfall unter 150^0 , von unten.

Mittlere Reizschwelle 32,4 M.-K.-S.

Tabelle 36.

No.	A	B	C	Bemerkung
304	36	50	26	0,530 M.-K.
305	46	13	8	
306	88	67	33	
307	50	56	42	
308	64	60	20	60 Sekunden
309	50	50	27	
310	54	52	50	
311	65	38	15	31,8 M.-K.-S.
312	79	47	45	
313	58	50	66	
314	75	64	27	
315	60	50	44	
Mittel	60	50	34	

Tabelle 37.

No.	A	B	C	Bemerkung
316	60	64	44	1,22 M.-K.
317	89	37	33	
318	63	37	30	
319	60	45	29	26 Sekunden
320	50	60	38	31,7 M.-K.-S.
321	64	73	37	
Mittel	56	53	35	

Tabelle 38.

No.	A	B	C	Bemerkung
322	50	35	44	0,240 M.-K.
323	50	39	24	
324	64	33	35	
325	58	44	45	140 Sekunden
326	78	58	47	33,6 M.-K.-S.
327	50	40	37	
Mittel	58	42	39	

Lichteinfall unter 160° , von unten.
Mittlere Reizschwelle 59,6 M.-K.-S.

Tabelle 39.

No.	A	B	C	Bemerkung
443	73	75	36	1,07 M.-K.
444	70	58	22	
445	70	46	45	
446	58	50	42	55 Sekunden
447	67	45	10	
448	67	46	42	
449	73	64	42	59 M.-K.-S.
450	67	53	43	
451	77	67	38	
452	79	78	30	
453	79	50	13	
454	58	40	36	
Mittel	70	56	33	

Tabelle 40.

No.	A	B	C	Bemerkung
455	91	58	40	0,470 M.-K.
456	58	36	33	
457	58	54	36	
458	54	64	46	128 Sekunden
459	62	40	17	60,2 M.-K.-S.
Mittel	65	50	34	

Sinapis alba.

Lichteinfall unter 15° , von oben.
Mittlere Reizschwelle 169 M.-K.-S.

Tabelle 41.

No.	A	B	C	Bemerkung
412	63	63	30	1,21 M.-K.
413	67	64	33	
414	75	54	33	
415	83	63	27	140 Sekunden
416	73	63	44	
417	75	54	25	
418	70	64	30	169 M.-K.-S.
419	78	70	44	
420	57	56	42	
421	71	64	30	
422	75	60	33	
423	57	50	25	
Mittel	70	60	33	

Lichteinfall unter 45^0 , von oben.

Mittlere Reizschwelle 223 M.-K.-S.

Tabelle 42.

No.	A	B	C	Bemerkung
403	63	40	30	2,79 M.-K.
404	64	71	43	
405	75	50	36	
406	60	60	30	80 Sekunden
407	80	58	44	
408	80	56	40	
409	64	57	46	223 M.-K.-S.
410	83	58	31	
411	57	60	10	
Mittel	70	57	34	

Lichteinfall unter 90^0 , horizontal.

Mittlere Reizschwelle 239 M.-K.-S.

Tabelle 43.

No.	A	B	C	Bemerkung
382	69	54	30	2,90 M.-K.
383	75	33	20	
384	50	36	33	
385	58	44	43	85 Sekunden
386	55	44	40	
387	55	27	37	
394	86	50	38	246 M.-K.-S.
395	70	50	46	
396	78	46	18	
Mittel	66	43	34	

Tabelle 44.

No.	A	B	C	Bemerkung
397	66	50	20	1,16 M.-K.
398	86	38	44	
399	78	63	18	
400	70	50	40	200 Sekunden
401	57	50	45	232 M.-K.-S.
402	56	50	31	
Mittel	69	50	33	

Lichteinfall unter 120^0 , von unten.

Mittlere Reizschwelle 259 M.-K.-S.

Tabelle 45.

No.	A	B	C	Bemerkung
424	70	50	33	2,35 M.-K.
425	50	38	30	
426	70	67	40	
427	69	60	36	
428	70	60	25	110 Sekunden
429	75	54	15	
430	70	50	33	
431	50	56	44	
432	83	60	37	259 M.-K.-S.
Mittel	67	55	33	

Lichteinfall unter 150^0 , von unten.

Mittlere Reizschwelle 343 M.-K.-S.

Tabelle 46.

No.	A	B	C	Bemerkung
433	63	44	20	1,32 M.-K.
434	63	36	40	
435	63	40	33	
436	63	40	27	
437	63	45	30	260 Sekunden
438	45	40	33	
439	63	22	18	
440	50	44	18	
441	57	36	21	343 M.-K.-S.
442	57	36	27	
Mittel	59	38	27	

Phycomyces nitens.

Lichteinfall unter 30^0 , von oben.

Mittlere Reizschwelle 248 M.-K.-S.

Tabelle 47.

No.	A	B	C	Bemerkung
484	60	40	30	2,07 M.-K.
485	80	70	40	
486	80	50	30	
487	60	40	40	
488	60	70	50	120 Sekunden
489	60	50	40	
490	70	60	40	
491	60	50	40	
492	50	40	40	248 M.-K.-S.
493	60	50	50	
494	70	60	60	
495	60	40	40	
Mittel	63	52	42	

Lichteinfall unter 45° , von oben.

Mittlere Reizschwelle 84 M.-K.-S.

Tabelle 48.

No.	A	B	C	Bemerkung
496	70	50	40	1,67 M.-K.
497	50	50	30	
498	80	60	30	
499	50	50	40	
500	60	60	40	
501	50	40	30	50 Sekunden
502	80	60	30	
503	90	60	40	84 M.-K.-S.
Mittel	65	54	35	

Lichteinfall unter 90° , horizontal.

Mittlere Reizschwelle 60,5 M.-K.-S.

Tabelle 49.

No.	A	B	C	Bemerkung
461	80	50	50	2,44 M.-K.
462	50	80	50	
463	50	50	35	
464	60	40	20	
465	80	50	50	
466	40	50	30	25 Sekunden
467	70	60	50	
468	60	50	20	61 M.-K.-S.
469	50	40	35	
470	50	50	30	
Mittel	59	52	37	

Tabelle 50.

No.	A	B	C	Bemerkung
471	60	50	40	1,04 M.-K.
472	50	50	30	
473	50	50	30	
474	70	50	50	
475	60	50	50	
476	70	60	40	58 Sekunden
477	60	50	30	
478	60	60	40	60 M.-K.-S.
479	50	40	40	
Mittel	59	51	39	

Lichteinfall unter 135° , von unten.

Mittlere Reizschwelle 57 M.-K.-S.

Tabelle 51.

No.	A	B	C	Bemerkung
506	50	60	30	1,55 M.-K.
507	70	60	50	
508	80	50	50	
509	50	40	30	37 Sekunden
510	10	60	50	
511	60	50	60	
512	60	50	40	57 M.-K.-S.
513	50	50	60	
514	70	60	40	
Mittel	56	53	46	

Lichteinfall unter 150° , von unten.

Mittlere Reizschwelle 48 M.-K.-S.

Tabelle 52.

No.	A	B	C	Bemerkung
516	60	50	40	1,06 M.-K.
517	60	60	40	
518	80	50	30	
519	50	70	40	45 Sekunden
520	70	60	40	
521	90	50	50	
522	60	60	50	48 M.-K.-S.
523	60	50	40	
Mittel	65	56	41	

