Licht und Wachstum I.[1])

Von

Dr. A. H. Blaauw.

(Aus dem Laboratorium der Teyler-Stiftung, Haarlem.)

Mit 9 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

§ 1. Allgemeine Einleitung.

Die Untersuchungen über Krümmungsbewegungen haben in den letzten Jahren gezeigt, daß es beim Studium über den Einfluß der Energie auf die Funktionen des Lebens für die Kenntnis und die Analyse dieser Funktionen unbedingt nötig ist, systematisch und mit Genauigkeit zu bestimmen, nicht nur auf welche Weise, sondern besonders auch in welchem Maße das Leben auf ganz bestimmte Mengen von Energie reagiert, welche von minimalen bis zu recht großen Quantitäten variieren und außerdem auf verschiedene Weise über Zeit und Intensität verteilt werden. Daß dies erforderlich ist, war wohl von vornherein zu sagen, aber gerade die ersten Resultate dieser unentbehrlichen Untersuchungen, welche noch in ihrem ersten Anfange sind, haben deutlich gezeigt, daß man sich nicht mehr zufrieden geben kann mit der qualitativen Beschreibung der Reaktionen des Lebendigen, sondern daß jetzt die Beziehungen zwischen den Lebensfunktionen und der Energie genau quantitativ festgelegt werden müssen. Überall, wo bis jetzt nur die Art der Reaktion auf äußere Einflüsse festgestellt wurde, muß jetzt die quantitative Beziehung zwischen der Energie und der Reaktion des Organismus festgelegt werden.

Während auf dem speziellen Gebiet der Krümmungsbewegungen schon ein Stück in dieser Richtung gearbeitet wurde, ist hingegen das große Gebiet des Wachstums in

[1]) Wir veröffentlichen diese Abhandlung, obwohl wir der theoretischen Auffassung des Autors nicht in jeder Beziehung zustimmen. Red.

seiner Beziehung zur Energie noch gar nicht von der quantitativen Erforschung betreten. Das Wachstum ist eine so allgemeine und wichtige Äußerung des Lebens, daß die nähere Feststellung der Beziehungen zwischen Energie und Wachstum wohl vor allem ein Bedürfnis ist für die Möglichkeit einer weiteren Erforschung der Lebenserscheinungen.

Die Untersuchungen über die Beziehung zwischen Energie und Wachstum betreffen der Hauptsache nach den Einfluß des Lichtes, der Wärme und der Schwere auf das Wachstum. Bei jeder dieser drei Hauptgruppen müssen die Untersuchungen ungefähr nach demselben Schema ausgeführt werden, denn es handelt sich beim Einfluß der Energie auf die Lebensfunktionen besonders um einzelne allgemeine Prinzipien:

Erstens wie stark, wie schnell und in welcher Richtung die verschiedenartigen und verschieden großen Energiemengen die betreffende Funktion des lebendigen Systems aus ihrem Gleichgewicht treiben. Das ist jene Wirkung der Energie, welche man gewöhnlich, wenn sie sich auf eine Funktion der lebenden Zelle bezieht, als Reizwirkung gedeutet hat.

Zweitens handelt es sich darum, wie diese Funktion während und nach der Energiewirkung aus inneren Ursachen wieder in ihr ursprüngliches Gleichgewicht zurückgelangt, und in normalen Fällen allmählich zu diesem alten Ruhezustand zurückkehrt. Diese Wirkung hat man vielfach als »Ausklang« gedeutet.

Drittens hat man die Frage zu stellen, wie schnell und in welchem Maße die Funktion sich einer konstanten Energiezufuhr anpaßt; wie sie also von dem einen Gleichgewicht zu einem neuen, der geänderten Energiezufuhr entsprechenden Gleichgewicht übergeht, und welche quantitativen Beziehungen zwischen den verschiedenen Intensitäten der Energiezufuhr einerseits und den entsprechenden Gleichgewichten andererseits bestehen.

Schließlich kann man die Untersuchungen über das erste und zweite Prinzip kombinieren mit diesem dritten Prinzip. Also wird dabei untersucht, inwiefern bestimmte Energiemengen als »Reiz« wirken, wenn die Funktion nicht im Dunkelgleichgewicht ist, sondern sich verschiedenen bestimmten Intensitäten der Energiezufuhr angepaßt hat. Derartige Versuche betreffen also die Frage, wie schnell und wie stark eine Funktion von bestimmten

Energiemengen eben noch aus ihrem Gleichgewicht getrieben werden kann, nachdem sie schon mit einer bestimmten kontinuierlichen Energiezufuhr im Gleichgewicht stand. Solche Untersuchungen sind zum Teil für die Krümmungsbewegungen ausgeführt. Gewöhnlich findet man hier bei derselben Fragestellung eine andere Terminologie bevorzugt: auf welche Weise und in welchem Maße die Empfindlichkeit für den Lichtreiz abgeändert wird durch die von einer Lichtzufuhr hervorgerufenen Stimmungsänderung. Statt der Worte Stimmung und Stimmungsänderung wähle ich hier Gleichgewicht und Anpassung, weil damit mehr allgemein zwei Begriffe angedeutet werden, welche man vom Gebiet der physikalischen Reaktionen bis in die Welt der höchsten psychischen Erscheinungen verfolgen kann.

Die Erforschung dieser drei Prinzipien: die Zerstörung des Gleichgewichts durch die Energie, die Rückkehr zum Gleichgewicht und die Anpassung an das neue Gleichgewicht wäre in Verbindung mit den drei Hauptfaktoren, Licht, Wärme und Schwere, für das Wachstum allein schon ein ganzes Arbeitsprogramm. Ich beschränke mich vorläufig aber auf eine Untersuchung über Licht und Wachstum und möchte hier die ersten Resultate der Versuche über diesen Gegenstand mitteilen.

---

§ 2. Allgemeine Versuchseinrichtung zur Erreichung einer sehr konstanten Temperatur.

Bevor ich zu der Beschreibung der speziellen Versuche übergehe, sei hier eine Darstellung der allgemeinen Einrichtung gegeben, welche ich für diese Untersuchungen benutzte. Daß dies hier etwas ausführlich geschieht, sei damit begründet, daß diese Aufstellung auch für weitere Versuche benutzt und also später auf diese Beschreibung hingewiesen werden kann. Vielleicht werden diese Angaben zugleich in weiteren Kreisen bei mehreren physiologischen Untersuchungen von Nutzen sein.

Das Zimmer, welches mir von der Direktion der Teyler-Stiftung zu Haarlem zur Verfügung gestellt wurde, ist ein kleines Haus, das frei im Garten steht unter dem Schatten hoher Bäume, was für die Konstanz der Temperatur ein günstiger Umstand ist. Im Gemach, dessen Oberfläche $3^1/_2 \times 9^1/_2$ m beträgt, ist ein Dunkelzimmer von $3^1/_2 \times 3$ m eingerichtet. Im

dunkeln und im lichten Teil findet sich eine steinerne Säule. Während Wasser und Elektrizität angelegt sind, ist hingegen eine Gasleitung mit Absicht unterlassen worden. Zur Belichtung und für den Thermostaten diente die Elektrizität, zur eventuellen Erhitzung von Wasser usw. wurde eine Spiritusflamme oder auch Elektrizität benutzt. Das Dunkelzimmer wird gelüftet mittels eines kräftigen vom Licht abgeschlossenen elektrischen Ventilators, der die frische Luft aus dem hellen Zimmer bei offenen Fenstern zuführt.

Im Winter wird geheizt mit einem im Hellzimmer stehenden Dauerbrenner, der bequem zu regulieren ist. Durch den Ventilator wird die erwärmte Luft auch dem Dunkelzimmer zugeführt.

Da es sich in den beabsichteten Untersuchungen besonders um das Studium der Wachstumserscheinungen und Wachstumskrümmungen und derer Abhängigkeit von verschiedenen äußeren Umständen handelt, so war es in erster Linie angezeigt, in durchaus genauer Weise die Temperatur regulieren oder konstant halten zu können. Außerdem mußten die Versuchsobjekte genau bei jener Temperatur kultiviert werden, welche auch bei den Versuchen selbst angewandt wurde, was in den meisten bisherigen Untersuchungen nicht der Fall war. Ich will nicht sagen, daß man damit vielfach bedeutende Fehler gemacht hat, aber ich wollte doch die Möglichkeit derartiger Fehler in meinen Versuchen ganz ausschließen. Dafür wurde die Kulturtemperatur bis auf $^1/_{10}{}^0$ C genau der Versuchstemperatur gleich gehalten.

Bei der Aufstellung wurde dahin gestrebt, diese Temperatur mindestens bis auf $^1/_{10}{}^0$ C konstant zu erhalten. Schließlich wurde für den Versuchskasten sogar eine Konstanz bis auf 0,02 bis 0,01 ^{0} C erreicht, d. h. die Temperatur schwankte während eines Versuchs niemals mehr als 0,02 ^{0} C, während die Schwankung meistens weniger als 0,01 ^{0} C betrug. Die Temperaturen wurden gemessen mit einem in 0,01-Graden verteilten Beckmanschen Thermometer, welches mit einem Normalthermometer verglichen war.

Die Einrichtung besteht hauptsächlich aus drei Teilen: Ein Kulturkasten, ein Versuchskasten und der Erwärmungsapparat, welche einen zusammenhängenden Komplex bilden. Der

20×30×70 cm große Kulturkasten besteht aus drei Abteilungen, von welchen jede mit einer Tür verschlossen ist. In jedem Teil können ein bis vier horizontale Metallplatten eingelegt werden. Der ganze Kasten, mit Ausnahme der Türen, hat eine Doppelwand, durch deren $2^1/_2$ cm weiten Zwischenraum das erwärmte Öl fließt, wie weiter unten näher beschrieben ist. Der ganze Kasten ist umkleidet mit Filztuch. Außerdem hat man noch zwei kleine Löcher für Thermometer und

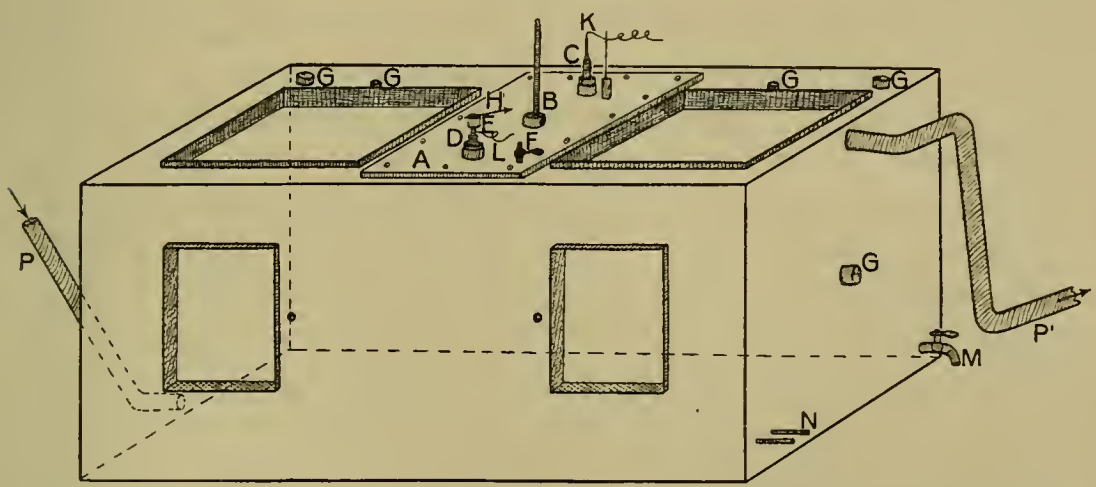

Fig. 1. Skizze des Versuchskastens mit den Ober- und Vorderfenstern der zwei Kämmerchen (die zwei Hinterfenster sind nicht angedeutet). A = Deckel zum Abschluß des Ölraums. B = Thermometer im Öl. C = Ende der Quecksilberröhre mit Kapillär. D = Ende der Quecksilberröhre mit Einstellschraube (E) und Zeiger (H). F = Hahn zum Ausfließen der Luft aus dem Ölraum. G = In das Kämmerchen führende Löcher zum Einbringen einer Achse oder eines Thermometers usw. K und L = Pole des Relais-Stroms. M = Hahn zum Ausfließen des Öls. N = Zwei Luftröhren, welche zu den Kämmerchen führen. P und P′ = Die Röhren, welche das erwärmte Öl an- und abführen.

vier kleine Ventilatorröhren, welche mit ihrer Öffnung an der erwärmten Wand münden. Für eine kräftige Lufterneuerung wurde aber außerdem ein feines Röhrchen angelegt, welches eine Strecke durch das erwärmte Öl läuft und in den Kasten mündet und deshalb einen hindurchgeleiteten Luftstrom von der erforderlichen Temperatur eintreten lassen kann.

Der Versuchskasten (Fig. 1), dessen Umfang 27×29×65 cm beträgt, ist aus Messing gemacht, hat eine Doppelwand für das durchfließende, erwärmte Öl und besteht aus zwei durch eine

Ölwand getrennte kongruente Kammern, dessen innerer Raum 20 × 20 × 20 cm beträgt. Jede Kammer hat drei Fenster: ein oberes von 15 × 15 cm, ein Vorder- und Hinterfenster von 8 × 10 cm. Jedes Fenster ist mit einem Asbestrand und mit einer Außen- und Innenplatte aus dickem Glas verschlossen, während der Raum zwischen den beiden Gläsern je nach den Versuchsumständen mehr oder weniger angefüllt wird, um etwaige Abkühlung zu vermeiden. Das Vorderfenster dient zur Beobachtung der Versuchsobjekte mittels eines Horizontalmikroskops (siehe unten), das mit dem Versuchskasten auf die steinerne Säule aufgestellt ist. Am Hinterfenster, welches außerdem eine Milchglasscheibe enthält, wird eine rote Lampe aufgestellt, welche das Objekt während der Beobachtung schwach beleuchtet. Das obere Fenster dient zur eventuellen Belichtung der Pflanzen. Jedes Fenster kann durch Vorschiebung einer Kupferplatte vom Licht abgeschlossen werden. Zwischen den beiden Oberfenstern ist eine große Öffnung (A), welche zum Ölraum führt und verschlossen wird durch einen Deckel mit Schrauben. In diesem Deckel sind drei Löcher, eins für das Thermometer (B), zwei für die beiden Enden des Thermoregulators, wovon das eine Ende (C) zu einem Kapillarröhrchen ausgezogen ist, während das andere (D) von einer Schraube (E) verschlossen ist, womit das Niveau des Quecksilbers im Kapillarrohr reguliert wird. Auch findet man im Deckel ein Hähnchen (F), wodurch man eingeschlossene Luft ausströmen lassen kann. Durch zwei Röhrchen (N) kann frische Luft (oder andere Gase) in die Kämmerchen geführt werden; diese Röhrchen laufen ± 70 cm durch das Öl, bevor sie in die Kämmerchen münden.

Bei dem Bau des Apparates wurde besonders darauf geachtet, daß die Versuchspflanzen, welche immer in der vertikalen Mittelachse der Kammer aufgestellt werden, sich in einer Lage befinden, welche vollkommen symmetrisch ist in bezug auf die wärmezuführende und wärmeabführende Fläche. Inmitten der Seitenwand ist eine Öffnung (G) für das Thermometer, wodurch eventuell auch die Horizontalachse eines Klinostaten eingeführt werden kann.

Der Erwärmungsapparat. Die Erwärmung dieser

beiden Kasten geschieht durch Zirkulation erwärmten Paraffinöls, welches durch bekleidete Röhren unten in den Mantel des Versuchskastens fließt, oben an der anderen Seite austritt, wieder durch ein Rohr weiterströmt, und an einer unteren Ecke in den Mantel des Kulturkastens eintritt, an der gegenüber gelegenen Ecke ausfließt und schließlich in die Unterhälfte der Zirkulationspumpe ausmündet.

Diese Pumpe besteht aus einem Unter- und Oberbassin, die durch einen Zylinder verbunden sind und in welchen ein Sauger das Öl aufzieht und darauf durch zwei Seitenrohre in das Oberbassin emporpreßt. Die Saugerstange wird durch einen Elektromotor getrieben. Dem Elektromotor ist ein Widerstand vorgeschaltet, womit man die Geschwindigkeit des Motors und also der Pumpe regulieren kann.

Im oberen Bassin der Pumpe hängen zwei Lampengläser im Öl, worauf Drähte gewickelt sind, durch welche ein elektrischer Strom geleitet wird. Man kann den Strom entweder durch die beiden Walzen oder nur durch eine führen, je nachdem man eine schwächere oder stärkere Wärmeentwicklung wünscht. Außerdem ist diese Erwärmung genau zu regulieren mittels eines vorgeschalteten Widerstandes. Der Strom, der den Motor treibt und der, welcher die Erwärmung liefert, werden zusammen ein- oder ausgeschaltet. Das von der Pumpe emporgepreßte Öl fließt also an den erwärmten Drähten entlang und strömt erwärmt aus dem oberen Bassin durch das Rohr dem Versuchskasten zu.

Hiermit ist kurz die Erwärmungsweise beschrieben. Jetzt folgt die Beschreibung der Regulation dieser Heizungseinrichtung, welche zu einer konstanten Temperatur führt. Im Öl des Versuchskastens steht ein Thermoregulator. Um eine genaue Regulierung zu erreichen, wurde dafür gesorgt, daß ein großes Quantum Quecksilber eine maximale Oberfläche hat. Da das Glasrohr an einem Ende sehr dünn ausgezogen und die Masse des Quecksilbers groß ist, so hat eine geringe Temperaturerhöhung schon eine erhebliche Steigung des Quecksilbers zur Folge und umgekehrt. Es war aber außerdem durchaus nötig, daß das Rohr, wie gesagt, eine möglichst große Oberfläche hatte, damit die Temperatur des zufließenden erwärmten Öls

so schnell wie möglich auf das Quecksilber übertragen wurde. Ein Regulator mit einem zylindrischen Toluolreservoir von 3 cm Durchmesser war trotz des großen Volumens durch seine geringe Oberfläche viel zu träge.

Im anderen Ende (D) des Quecksilberreservoirs steckt eine Schraube (E), womit man das Quecksilber höher oder niedriger stellen kann. Am Ende dieser Schraube ist ein Zeiger (H) angebracht, dessen Stand an einer Skala abzulesen ist. Durch Drehen der Schraube um einige Bogengrade kann man die Temperatur, worin die Pflanzen wachsen, z. B. um 0,02° C erhöhen oder vermindern. Wenn das Öl die Temperatur erreicht hat, welche zur Erhaltung der für die Pflanzen erwünschten Temperatur erforderlich ist, so tritt das Quecksilber in Kontakt mit einer Platinnadel (K), welche im dünnen Ende der Röhre steckt und den einen Pol einer Akkumulatorenbatterie darstellt. Da nun das Quecksilber am anderen Ende dauernd in Verbindung steht mit dem andern Pol (L), so wird ein Strom geschlossen. Dieser Strom geht durch ein Relais, wodurch die Hauptleitung, die den Motor treibt und die Erwärmung besorgt, aufgehoben wird. Schon bei einer sehr geringen Abkühlung des Öls wird der kleine Strom unterbrochen und der Hauptstrom wieder während kurzer Zeit eingeschaltet. Mit dem Vorwiderstand des Erwärmungsstromes war dieses Spiel so zu regeln, daß die Pumpe und die Erwärmung ein bis zwei Minuten arbeiteten und vier bis fünf Minuten still standen. Die Konstanz der Temperatur ist noch zu erhöhen, wenn man während der Versuche die Pumpe durcharbeiten läßt, so daß nur die Erwärmung ein- und ausgeschaltet wird. Auf diese Weise blieb die Luft des Innenraumes stundenlang konstant, ohne daß die wechselnde Wirkung der Abkühlung und Erwärmung des Öls an dem in Hundertstel-Grade eingeteilten Thermometer zu erkennen war.

Es ist bekannt, daß das Quecksilber des Regulators an der Kontaktstelle bald schmutzig und damit die Regulierung der Temperatur ungenau wird. Es ist indes möglich, dem dadurch vorzubeugen, daß man den Strom des Regulators schwach genug wählt. Wenigstens trat bei einem Strom von 6 Milliampère keine merkliche Schwärzung des Quecksilbers auf. Ar-

beitet das Relais bei einem so schwachen Strom nicht kräftig und sicher genug, um den Hauptstrom auszuschalten, so kann man mit dem sehr schwachen Strom des ersten Relais den stärkeren Strom (z. B. 0,06 Amp.) eines zweiten Relais schließen, welcher dann imstande ist, die Hauptleitung kräftig zu unterbrechen.

Gewöhnlich werden die Versuche ausgeführt bei einer Temperatur, welche nur wenige Grade über der Zimmertemperatur liegt. Die Erwärmungseinrichtung wurde aber darauf berechnet, die Temperatur bis zu 30° C über die Zimmertemperatur auftreiben zu können, damit also auch eventuell bei der Temperaturgrenze des Lebens gearbeitet werden konnte.

Bei der Beschreibung dieser Einrichtung für konstante Temperatur will ich besonders darauf hinweisen, daß ich sie größtenteils dem Herrn Konservator des physikalischen Laboratoriums, Ihr. Dr. Elias, verdanke.

Es fragt sich nun, ob eine so hohe Stabilität der Temperatur bei diesen Versuchen eine übertriebene oder eine notwendige Forderung ist; da diese Frage für die Aufstellung physiologischer Untersuchungen von großer Bedeutung ist, will ich hier mit einem Beispiel zeigen, wie vorsichtig man mit Temperaturschwankungen sein soll. Um den Einfluß kleiner Temperaturschwankungen zu prüfen, wurde das Wachstum des Sporangienträgers von Phycomyces bei konstanter Temperatur gemessen, und an einem bestimmten Moment ließ ich die Erwärmung und die Pumpe kurze Zeit durcharbeiten. Darauf wurde das Wachstum und die Temperatur gemessen. Zu meinem Erstaunen wurde das Wachstum nicht allmählich beschleunigt, aber es trat eine plötzliche Wachstumsverringerung auf, worauf das Wachstum bald wieder anstieg.

Die Kurve der Fig. 2 zeigt das Resultat dieses Versuches. Man sieht daraus, daß eine plötzliche Änderung der Temperatur schon bei einer Steigerung von $^1/_{10}$° C beträchtlichen Einfluß auf das Wachstum ausüben kann. Die plötzliche Senkung des Wachstums scheint mir nicht durch die Wärmezufuhr an sich hervorgerufen zu werden, sondern durch eine kurzwährende Änderung des Feuchtigkeitsgehalts in der Atmosphäre der

Zelle. Darüber müssen aber ausführlichere Versuche angestellt werden. Ich wollte hier nur zeigen, daß eine so hohe Stabilität der Temperatur keine übertriebene Forderung ist. Man kann wohl sagen, daß Temperaturunterschiede von $^1/_{10}{}^0$ C in aufeinanderfolgenden Versuchen keinen bedeutenden Einfluß auf die Zahlen ausüben, aber plötzliche Schwankungen von $^1/_{10}{}^0$ C während eines Versuches können bei genauen Wachstumsmessungen einen starken Einfluß haben. Es versteht sich wohl, daß man besonders damit zu rechnen hat bei der Versuchsaufstellung in einem Dunkelzimmer, in dem die Pflanzen nicht in

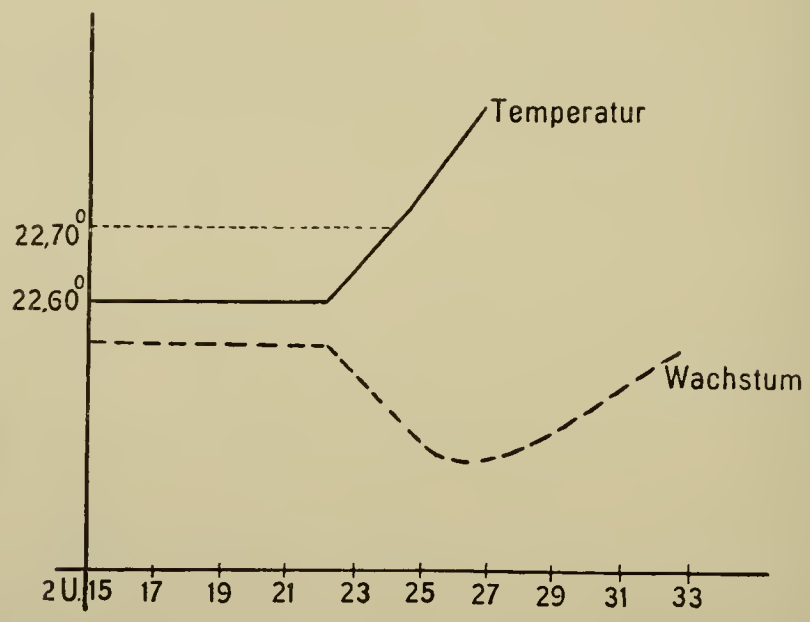

Fig. 2. Einfluß einer plötzlichen geringen Temperaturerhöhung auf das Wachstum.

einem gesonderten Thermostat aufgezogen werden, sondern wobei das ganze Zimmer, in welches der Experimentator ein- und ausgeht usw., wie es heißt, bis auf $^1/_{10}{}^0$ C konstant gehalten wird.

Natürlich gibt es viele Versuche, bei denen eine so große Stabilität der Temperatur ganz überflüssig ist, und wo das der Fall ist, da tut man, um ökonomisch zu arbeiten, auch besser daran, diese Zeit und Mühe kostende Forderung nicht zu stellen.

Die Photo-Wachstumsreaktion.

§ 3. Einleitung.

Wie in der allgemeinen Einleitung bemerkt wurde, war mir der dürftige Stand unserer Kenntnis über Energie und Wachstum die Anregung zu einer neuen Erforschung dieses Gebietes. Doch haben auch besonders die folgenden Überlegungen dazu geführt.

Die sehr zahlreichen Untersuchungen über Krümmungsbewegungen befassen sich mit der Erscheinung, daß die meisten wachsenden Pflanzenorgane Krümmungen ausführen, wenn einseitig Energie als Licht oder Wärme zugeführt wird, oder wenn man diese Organe aus jener Lage bringt, welche sie in Beziehung zur Schwere naturgemäß annehmen. Wie schon oben gesagt wurde, wurde das Studium dieser tropistischen Bewegungen in den letzten Jahren mit größerer Genauigkeit fortgesetzt. Die große Mehrzahl der gesammelten Tatsachen bezieht sich also auf die Erscheinung, daß die Organe krumm werden, wenn die Energie ungleichseitig einwirkt, während das Studium über die Wirkung einer radiärsymmetrisch zugeführten Energie fast ganz unterlassen wurde. Das findet wohl darin seine Ursachen, daß das Auftreten der Krümmung eine so auffallende und schon makroskopisch wahrnehmbare Erscheinung ist und also eine sehr bequeme Reaktion auf die Wirkung der Energie bildet. Doch wäre es in der Tat wünschenswert, erst zu untersuchen, welchen Einfluß die Energie ausübt, wenn sie ringsum gleichmäßig einwirkt, um dann als besonderer Fall zu prüfen, was geschieht, wenn die Energie auf die Pflanze nun nicht gleichseitig, sondern von einer bestimmten Seite her trifft. Da die Pflanze nun auf eine so auffällige und durch bestimmte Gesetze charakteristische Weise auf die ungleich zugeführte Energie reagiert, so konnte ich mir fast nicht denken, daß die Pflanze nicht auch eine ausgesprochene Reaktion zeigen würde in dem allgemeinen Fall, wo die Energie radiärsymmetrisch einwirkt. War auch dabei nicht mehr die auffallende Krümmung zu erwarten, so wäre es doch möglich, daß eine eventuelle Reaktion sich nicht auf gewisse, schwierig nachweisbare chemische Umwandlungen beschränken würde, sondern auch in

einer meßbaren Änderung des Wachstums zum Ausdruck käme. Nach den früheren Untersuchungen über einseitige Belichtung schien es mir später durch obige Überlegungen erwünscht, ein näheres Urteil über den Wert und das Wesen der Krümmungsreaktion zu verschieben, bis näher festgestellt wurde, auf welche Weise ein wachsendes Organ reagiert, wenn Licht, Wärme oder Zentrifugalkraft gleichseitig in bestimmten Mengen einwirkt.

Diese früheren Untersuchungen und die Literaturangaben haben mich überzeugt, daß die Lichtkrümmungen ein Effekt sind, dem eine photochemische Reaktion zugrunde liegt; daß also die Perzeption des Lichtes aus einer photochemischen Wirkung besteht, während schließlich die Krümmung als ein weit entfernter Erfolg dieser photochemischen Wirkung auftritt. Wenn in einem ganz komplizierten Gleichgewichtsystem der sämtlichen Zellreaktionen auch nur ein Glied direkt vom Licht beeinflußt wird, so kann dies natürlich wieder seinen Einfluß auf einen großen Komplex von Reaktionen haben und die später daraus resultierenden Wachstums- und Krümmungsvorgänge können ziemlich verwickelt erscheinen. Das wird besonders der Fall sein, wenn man nicht radiärsymmetrisch, sondern ungleichseitig belichtet, und in noch höherem Grade, wenn man nicht nur ungleichseitig, sondern sogar schief ungleichseitig belichtet, wie neuerdings in den Versuchen von K. Noack. Wie kompliziert die Verhältnisse dabei, z. B. bei Phycomyces, werden können, will ich am Ende dieser Arbeit erläutern.

Auf eine ausführliche Diskussion der Literatur will ich aber nicht eingehen, bevor ein großes Tatsachenmaterial gesammelt ist. — Die Literatur weist schon zahlreiche Untersuchungen und Diskussionen über die Krümmungserscheinung auf, wenn einseitig belichtet wird und außerdem intermittierend oder schief oder nach allseitiger Vorbelichtung oder mit allseitiger Nachbelichtung. Vor diesen besonderen Belichtungen sei hier die einfache, bis jetzt ganz beiseite gelassene Frage in den Vordergrund gestellt: Wie reagiert das natürliche Wachstum dieser Organe auf bestimmte Mengen Energie, welche radiärsymmetrisch zugeführt werden?

Obwohl die Literatur über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum in dieser Hinsicht dem Anfang derartiger Unter-

suchungen sehr wenig hoffnungsvoll entgegentrat, so zeigen die Versuche bei Phycomyces, daß die Zuführung bestimmter Mengen Energie beim Wachstum eine ganz auffallende Reaktion hervorruft, deren Bedeutung jene der Krümmungsreaktion weit übertrifft.

---

§ 4. Versuchsmethode.

Die Versuche, welche in dieser ersten Arbeit über Licht und Wachstum angeführt werden, beziehen sich ohne Ausnahme auf die Sporangienträger von Phycomyces nitens. Da es sich hier darum handelt, diesen Gegenstand von Grund aus zu untersuchen, so habe ich es bevorzugt, das Verhalten einer einzigen Zelle zu prüfen, bevor die Untersuchungen auch auf vielzellige Organe ausgedehnt wurden. Ist doch die Kenntnis der Erscheinungen der einzelnen Zelle tatsächlich ein Bedürfnis zum Verständnis der Erscheinungen eines Zellkomplexes. Außerdem ist die Durchsichtigkeit der Sporangienträger für den Begriff der Lichtstrahlenwirkung von nicht geringer Bedeutung, weil der Gang der Lichtstrahlen in einem solchen Pflanzenorgan in physikalischer Hinsicht ziemlich einfach ist. Zudem ist das Wachstum dieser Sporangienträger etwa dreimal schneller als z. B. bei Avenakeimpflanzen, was gerade im Anfang beim Aufsuchen einer möglichen Beeinflussung des Wachstums vom Licht ein günstiger Umstand ist.

Die Kultur.

Der Pilz wird auf festgeknetetem Brot in kleinen Porzellantöpfen im Kulturkasten aufgezogen, also bei der Temperatur, bei der auch die Versuche angestellt werden. Die Töpfe mit dem Brot werden vor der Impfung an einer Flamme — also nur oberflächlich — sterilisiert. Die trocken gewordene Brotoberfläche wird mit ein oder zwei Tropfen Leitungswasser befeuchtet und darauf geimpft. Auf diese Weise kann man Infektionen während der Versuche ebenso lang fernhalten, als wenn man die Sterilisation mehr vorschriftsmäßig — aber auch mit mehr Mühe — vorgenommen hätte. Die erste Generation der Sporangienträger, welche nach zwei bis drei Tagen erscheint, wird abgebrannt. Die neue kräftigere Generation ist

nach ein oder zwei Tagen fertig. Für die Versuche werden nur Sporangienträger benutzt, welche eine Länge von 3 bis 4 cm haben und deren Sporangien grau oder bereits schwarz geworden sind. Jeden folgenden Tag hat man wieder eine neue Generation zu seiner Verfügung, bis nach einigen Tagen die Kulturen von Infektionen überwuchert sind. Die große Schwierigkeit ist nun aber, dafür zu sorgen, daß man nur wenige aufrechte Sporangienträger in jeder Kultur bekommt, damit man bequem und schnell hieraus den besten wählen und die wenigen übrigen, welche bei der vier- oder achtseitigen Bestrahlung die Versuchszellen beschatten könnten, mit einer Pinzette ausziehen kann. Auf sehr verschiedene Weise habe ich dies zu erreichen versucht, doch kam ich immer wieder zu dem Schluß, daß es am besten ist, für ein normales Wachstum die Kultur unbedeckt zu lassen und einfach am vorigen Tage durch Ausziehen oder durch Anbrennen mit einem glühenden Federmesser die Kultur zu dezimieren. Die Kulturen sollen nicht in zu feuchter Luft aufgezogen werden, da die Sporangienträger in einer etwas trockenen Luft kräftiger werden als in einer sehr feuchten Atmosphäre.

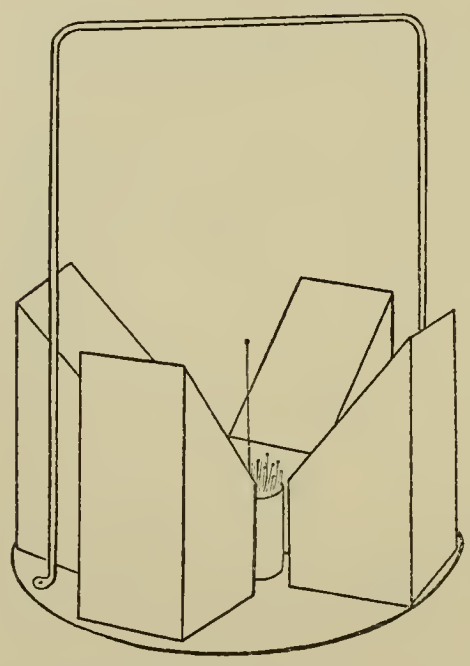

Fig. 3. Die Kultur inmitten der vier Spiegel auf einer Kupferplatte mit Bügel.

Der bei schwachem roten Licht ausgewählte Sporangienträger wird inmitten eines in Fig. 3 abgebildeten kleinen Gerüstes gestellt, wo er umgeben ist von einem Kreis von vier oder acht kleinen Spiegeln, welche einen Winkel von 45° zur Vertikalen bilden. Dieses Gerüst wird von oben her in das Kämmerchen des Versuchskastens im Zentrum aufgestellt, und das Kämmerchen wird wieder verschlossen mit den inneren und äußeren dicken Glasplatten, welche zum guten Abschluß auf einem Asbestrand angedrückt liegen, während zum Licht-

abschluß die kupferne Schiebewand vorgeschoben wird. Der Übergang vom Kulturkasten in den Versuchskasten dauert natürlich einige Minuten und ist eine leider unvermeidliche Unterbrechung der so konstant gehaltenen Versuchsbedingungen. Wenn man aber nur einige Zeit die Pflanze wieder in Ruhe läßt, so kann man am Wachstum deutlich bemerken, daß der Einfluß des Überbringens vorüber ist. Das anfangs mehr oder weniger unregelmäßige Wachstum nimmt nach kürzerer oder längerer Zeit seinen regelmäßigen Gang wieder auf. Ist auch die Temperatur des Kastens wieder ganz normal, so kann man ruhig den Versuch anfangen.

Die Messung des Wachstums.

Das Wachstum der Pflanze wird gemessen mittels eines Ablese-Mikroskops oder -Fernrohres, das mit dem Versuchskasten auf der steinernen Säule steht. Der Abstand von der Frontlinse bis zum Objekt beträgt bei einer 40maligen Vergrößerung ± 15 cm, so daß das Fernrohr gerade außerhalb des Versuchskastens bleibt und doch genügend vergrößert. Der Stand des Sporangiums ist an der Skala des Okularmikrometers abzulesen. Eine neue Schwierigkeit findet sich hier in der Benutzung des für die Beobachtung unentbehrlichen Lichtes. Das Licht, das einen Hintergrund bildet, gegen den die Pflanze als Silhouette hervortreten muß, soll rot und schwach sein und kurz dauern, damit die Pflanze keinen merklichen Einfluß von diesem Beobachtungslicht empfindet. Doch darf das Licht nicht zu schwach sein, denn die Beobachtung wird sonst sehr erschwert und dauert länger, so daß der Vorteil der schwächeren Belichtung wieder verloren geht durch eine längere Beobachtungszeit und eine ungenauere Ablesung. Also muß man hier je nach dem Objekte die günstigsten Umstände des Beobachtungslichtes aufsuchen. Besonders bei Phycomyces soll man vorsichtig sein mit dem roten Licht da, wie ich früher gezeigt habe (Bl. 1909 Seite 277) die Wirkung der gelben und roten Strahlen für Phycomyces bei weitem nicht so stark abnimmt wie für Avena.

Die schwache rote Lampe ist in einiger Entfernung von dem Hinterfenster des Versuchskastens aufgestellt. Ein Strom-

schlüssel für diese Lampe steht neben dem Fernrohr. Vor der Beobachtung werden die kupfernen Schiebwände des Vorder- und Hinterfensters weggeschoben. Die gewählte Beobachtungszeit wird an einer Uhr mit Sekundenzeiger mittels einer andern sehr schwachen roten Lampe abgelesen, und in diesem Momente wird mit dem Stromschlüssel die Beobachtungslampe eine kurze Weile eingeschaltet, der Stand des Sporangiums in dem Fernrohr abgelesen, die Lampe ausgeschaltet und die Kupferwände wieder vorgeschoben. Die Ablesungen werden gewöhnlich jede zweite bis fünfte Minute wiederholt, bisweilen auch mit kürzeren oder längeren Intervallen.

Die Belichtung.

Für die Bestrahlung der Pflanzen wurden zwei verschiedene Lichtquellen benutzt: eine Nernstlampe von ± 100 M.-K. und eine Nitralampe. Die Nernstlampe läßt ihr Licht horizontal auf einen Spiegel fallen, welcher unter 45° stehend die Strahlen senkrecht nach unten in das Kämmerchen wirft durch das obere Fenster. Das senkrecht von oben fallende Licht wird durch vier oder acht kleine dem Zentrum zugekehrten Spiegel horizontal reflektiert, wodurch das Pflänzchen vier oder achtteilig horizontal belichtet wird, während es durch eine kleine, runde Scheibe vor den direkt senkrecht von oben fallenden Strahlen geschützt wird. Um schwaches Licht zur Verfügung zu haben, wird die Entfernung der Versuchspflanze vergrößert, was wegen des kleinen Raumes im Dunkelzimmer nur durch Einfügung eines Spiegels zu erreichen war. Die Absorption der Spiegel und der dicken Glasfenster wurde in Rechnung gebracht bei der Lichtmessung, welche nach dem Lummer-Brodhunschen Photometersystem vorgenommen wurde. Für die Belichtung mit größeren Lichtmengen wurde die Nitralampe angewandt, deren Licht aus verschiedenen Entfernungen direkt senkrecht von oben in den Versuchskasten fiel. Die Strahlung dieser Nitralampe wird auf 3000 bis 4000 M.-K. angegeben. Das ist aber ein mittlerer Wert der Lichtstärke in verschiedener Richtung. Die Lichtstärke der hier nur in Betracht kommenden Strahlung senkrecht nach unten beträgt nach meiner Messung 8000 M.-K.

Es sei hier noch hervorgehoben, daß bei der Vergleichung dieser Lichtquelle mit dem so anders zusammengesetzten Lichte der Wallrathkerze immer ein grünblaues Glas vor das Auge gestellt wurde. Dieses Glas war das Wratten-η-Filter der Firma Wratten und Wainwright, Croydon, England. Es läßt besonders diejenigen Strahlen durch, für welche Phycomyces weitaus am empfindlichsten ist (Bl. 1909, S. 277). Deshalb gibt die gefundene Zahl viel richtiger das Verhältnis zwischen der Wirksamkeit der Lichtquelle und der Einheitskerze an. Schließlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß also für die beabsichtigte radiärsymmetrische Belichtung eine acht oder vierteilige Bestrahlung gewählt wurde. Das hat sich nach längeren Überlegungen herausgestellt. Die Belichtung senkrecht von oben wurde ausgeschlossen, weil sie nur zu Fehlern hätte Anlaß geben können. Bei Phycomyces würde bei Idealstand des Sporangienträgers durch die Beschattung vom Sporangium das Licht die Zelle gar nicht erreichen, und falls der Stand nicht genau vertikal wäre, würde man nur eine fehlerhafte Belichtung erzielen. Auch konnte diese Belichtungsweise keine Anhaltspunkte geben zum Vergleich mit andern Pflanzen: die Belichtung von oben her bei Phycomyces mit ihrem schattenliefernden Sporangium wäre gar nicht zu vergleichen mit derselben Bestrahlung von z. B. Avena, wo die Strahlen auf die paraboloïdförmige Spitze treffen würden. Besonders die Vergleichung dieser radiärsymmetrischen Belichtung mit dem Tatsachenmaterial der häufig angewandten einseitigen Bestrahlung war allein schon Veranlassung, diese radiärsymmetrische Belichtung in Form einer horizontalen seitlichen Bestrahlung auszuführen. Dies zu erreichen durch Rotieren des Pflanzenorgans, wie es u. a. in den Versuchen von Vines, Errera und Arisz (1913) vorgenommen wurde, war wegen der häufigen sehr genauen Wachstumsmessungen — und auch aus andern Gründen — nicht ausführbar. Ganz einfach war das Ziel zu erreichen auf die oben beschriebene Weise, besonders weil man bei der Messung doch nur eine Pflanze zugleich beobachten konnte. Dabei wird also das senkrecht von oben fallende Licht von den Spiegeln horizontal nach der im Zentrum stehenden Pflanze reflektiert.

Nach diesem Prinzip kommt man theoretisch dazu, den reflektierenden Spiegeln die Form der inneren Wand eines umgekehrten Kegelmantels zu geben, wobei die Versuchspflanze gerade in der Achse des Kegels steht. Damit wird man eine allseitige radiärsymmetrische Belichtung erreichen, deren Strahlen außerdem überall senkrecht auf die Zellwand treffen. Dabei würden aber alle Strahlen zu einer scharfen Brennlinie inmitten der Zelle konzentriert, was erstens leicht zu Verletzungen oder anderen Nebenerscheinungen Anlaß geben könnte. Zweitens hätte man darin eine Quelle vieler ungeheurer Fehler bei denjenigen Pflanzen — und das würden wohl die sämtlichen Pflanzen sein —, deren Achse nicht genau mit der Brennlinie zusammenfiel. Und schließlich könnte man diese Beleuchtungsweise mit stark konvergentem Licht wieder nicht vergleichen mit den einseitigen Belichtungen, welche, praktisch genommen, mit parallelem Licht ausgeführt sind. Deshalb wurde zu einer achtseitigen Bestrahlung mittels dieser Spiegel geschritten. Später bin ich dazu übergegangen, statt acht nur vier Spiegel zu benutzen, weil damit die Aufstellung viel leichter auszuführen ist. Wenn man nämlich vier Spiegel gebraucht, so können diese breiter sein, um noch innerhalb des durch das Oberfenster kommenden Lichtbündels zu bleiben, als wenn man acht Spiegel benutzt, und deshalb braucht man gar nicht so viel Sorgfalt aufzuwenden, daß das Pflänzchen wirklich innerhalb des Strahlenbezirks aller vier Spiegel zu stehen kommt, als bei der Belichtung mittels acht schmälerer Spiegel (Fig. 4). Von den vielen anfänglichen Versuchen mit acht Spiegeln werden hier nur drei angeführt, während später nur mit vier Spiegeln gearbeitet wurde. Die Resultate lassen keinen Unterschied erkennen, nur muß man natürlich darauf achten,

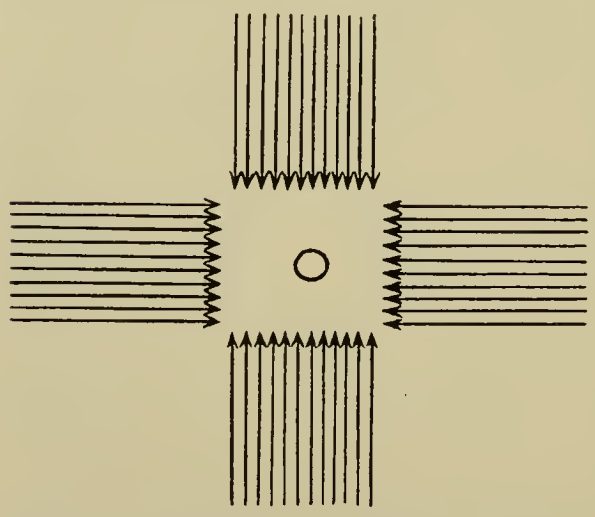

Fig. 4. Der Sporangienträger inmitten der vierseitigen horizontalen Belichtung.

daß bei acht Spiegeln der Pflanze die doppelte Lichtmenge zugeführt wird.

Die Versuchstemperatur. Die Versuche wurden angefangen bei einer Temperatur von genau 22°. Doch war zu bemerken, daß die Sporangienträger für die Versuche besser aufgezogen werden bei niedriger Temperatur. Nur die drei angeführten Versuche mit achtseitiger Belichtung wurden bei 22° C angestellt. Bei allen übrigen Versuchen war die Temperatur 17,54°—17,59° C. Während also bei jedem Versuch für sich die Temperatur die oben beschriebene hohe Konstanz aufwies, schwankt außerdem die Temperatur in den verschiedenen Versuchen nicht mehr als um $^1/_{20}$° C.

---

§ 5. Die Versuche mit 210 M.-K.-S. (14 M.-K. × 15 S.).

Die Versuche wurden angefangen mit einer achtseitigen Belichtung von 210 M.-K.-S., das ist 8 × eine Belichtung, welche bei einseitiger Bestrahlung eine deutliche Krümmung hervorruft. Als nun nach dieser Belichtung auf die oben beschriebene Weise das Wachstum weiter beobachtet wurde, trat eine Reaktion auf, welche ganz unerwartet war und welche um so deutlicher hervortrat, je schneller die Beobachtungen nach der Belichtung aufeinander folgten. Obwohl man anfangs bei einer so frappanten, aber doch unbekannten Erscheinung seinen Augen nicht traut, so war doch bald jeder Zweifel verschwunden, als es sich herausstellte, daß es keine einzige Zelle gab, welche nach der Bestrahlung nicht sehr deutlich dieselbe Reaktion zeigte.

Es werden hier aus den vielen Versuchen mit 210 M.-K.-S. 9 Tabellen angeführt. Die Versuche der Tabellen 1—3 sind mit acht, jene der Tabelle 4—9 mit vier Spiegeln ausgeführt. Unter Verweisung auf diese Tabellen will ich hier die Reaktion mit ihren Kardinalpunkten und zugleich die Anordnung der weiteren Tabellen besprechen. In der oberen Reihe werden die Beobachtungszeiten in Minuten angegeben. In allen Tabellen ist das so eingerichtet, als hätte die Belichtung immer um 0 Minuten stattgefunden.

Die Minuten der folgenden Beobachtungen geben also direkt die Zeit, welche seit der Belichtung verflossen ist. Die Zeit

vor der Belichtung steigt bis 60 Min. (= Zeit der Belichtung) hinauf. In der unteren Reihe steht das mittlere Wachstum pro Minute in der zwischen zwei Beobachtungen verlaufenen Zeit. Dieser Wachstumswert ist in Skalenteilen ausgedrückt, wobei ein Skalenteil = 49 μ ist. Es ließen sich nun die folgenden Erscheinungen feststellen und zwar bei sämtlichen Versuchen:

1. Das Wachstum bleibt nach der Belichtung während 2—4, im Mittel während $3^1/_2$ Minute, vollkommen dasselbe wie vor der Belichtung.

2. Nach $\pm$ $3^1/_2$ Minuten wird das Wachstum auf einmal rasch und kräftig beschleunigt und erreicht gewöhnlich nach 6—8 im Mittel nach 7 Minuten seinen höchsten Wert.

3. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist um diese Zeit mindestens 2 $\times$, im Mittel $2^1/_4$ oder $2^1/_2$ $\times$ größer als dem Normalwert entspricht. Es wurden aber auch Fälle beobachtet, wo sie auf den vierfachen Normalwert gesteigert wurde (u. a. Tab. 9).

4. Darauf nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit wieder ab und erreicht nach 10—18, im Mittel nach 14 Minuten den Normalwert.

5. Die Geschwindigkeitsabnahme bleibt aber fast niemals hierauf stehen. Die Abnahme wird noch weiter fortgesetzt, so daß das Wachstum auf $\pm$ 75 % des Normalwertes sinkt, um darauf wieder zu steigen und schließlich nach 20—24 Minuten die normale Geschwindigkeit zu erreichen und weiter beizubehalten.

Das ist der Verlauf der Reaktion, welche das Wachstum einer im Dunkelgleichgewicht befindlichen Zelle aufweist, nach der Bestrahlung mit einer mäßigen Lichtmenge. Für diese Reaktion des Wachstums auf Licht schlage ich den einfachen Namen »Photowachstumsreaktion« vor. Will man vorsichtig sein mit diesem Ausdruck, oder wird es sich herausstellen, daß es noch ganz andere Reaktionen des Wachstums auf Licht gibt, welche gar nicht unter den Gesichtspunkt der hier beschriebenen Reaktion fallen, so können wir jedenfalls reden von der primären Photowachstumsreaktion, weil wir es hier zu tun haben mit der ersten Reaktion, welche das Dunkelwachstum nach einer Belichtung aufweist. Da wir aber schon die sehr komplizierten,

bei langwährender Belichtung auftretenden Änderungen in der Gestaltung der Pflanze, welche nicht nur das Wachstum, aber auch andere Prozesse betreffen, als »photomorphotische« Wirkung unterscheiden, da wird es vielleicht schon genügen, wenn wir hier einfach reden von der Photowachstumsreaktion.

Die Tab. 1 bis 9 geben also Beispiele dieser Reaktion bei Bestrahlung durch 210 M.-K.-S. von vier oder acht Seiten. Außerdem findet man in Fig. 5 E eine Kurve der Reaktion, welche aus den mittleren Werten der gefundenen Zahlen zusammengestellt ist. Natürlich wird man bei den Zahlen der Tabelle bald bemerken, daß erstens die individuelle Variation ziemlich groß ist: das Dunkelwachstum variiert gewöhnlich bei der Temperatur von $17^1/_2{}^0$ C von 0,5 bis 1,00 Skalenteile pro Minute. Nur ausnahmsweise ist das Wachstum geringer oder schneller. Es wurden auch mehrere Versuche mit sehr träge wachsenden Individuen angestellt, von denen Tab. 2 ein Beispiel gibt. Es ist nun wichtig, hier hervorzuheben, daß auch bei den sehr langsam wachsenden Individuen die Photowachstumsreaktion genau dieselbe war und bei 210 M.-K.-S. verhältnismäßig eine ebenso starke Wachstumsbeschleunigung aufwies.

Bei der Untersuchung zahlreicher Sporangienträger begegnet man bisweilen Individuen, welche anscheinend doch auch ganz gesund sind, aber fast kein Wachstum zeigen, d. h. im Laufe einer Stunde nehmen sie gar nicht oder nur wenige Skalenteile an Länge zu. Ich habe auch bei derartigen Individuen versucht, ob das Licht — wie man wohl an anderen Objekten festgestellt hat — vielleicht auslösend wirken und zeitlich das Wachstum hervorrufen könnte. Dies war aber nicht der Fall. Nun kann man natürlich sagen, gerade diese Exemplare zeigen, daß sie nicht gesund sind, doch würde dies völlig stimmen mit dem Befund bei den sehr langsam wachsenden Zellen, welche ungefähr mit einer proportionalen Wachstumsbeschleunigung auf die Bestrahlung reagieren.

Neben der individuellen Variation in der Wachstumsgeschwindigkeit bemerkt man die Schwankungen in den Zahlen des Dunkelwachstums. Diese können teils echte Schwankungen im Wachstum sein, teils können sie als Beobachtungsfehler angesehen werden. Sie sind aber nicht sehr beträchtlich. Nur

bei den schwachen Belichtungen werden diese Wachstumsschwankungen und Beobachtungsfehler störender, worauf später näher hingewiesen wird.

Außerdem muß man besonders darauf achten, daß die Zahlen stark abhängen von der Frequenz der Beobachtungen. Es ist unbedingt nötig zum Auffinden des Reaktionsverlaufs, die Beobachtungen nach der Belichtung rascher aufeinander folgen zu lassen. Doch ist klar, daß dabei der Fehler der für das Wachstum pro Minute angegebenen Zahlen größer wird und daß zudem die Anzahl der Beobachtungen beschränkt bleiben muß, damit nicht das Licht der roten Lampe eine Rolle spielt. Diese Schwierigkeiten der Versuchsmethode werden hier nur angeführt, um die Unvollkommenheit zu entschuldigen. Wohl kann man natürlich die Genauigkeit der mittleren Werte viel weiter treiben durch eine größere Zahl von Versuchen. Aber bei der Ausdehnung der Versuche muß man doch immer sich die Frage stellen, ob eine gewisse weitere Steigerung der Genauigkeit bei Aufwand von viel mehr Zeit und Mühe für das bessere Verständnis der Sache noch lohnend ist. Und so habe ich mich hier besonders mit Phycomyces bei jeder Lichtmenge auf eine gewisse Anzahl von Versuchen beschränkt, denn jeder, der sich mit diesen Untersuchungen an Phycomyces beschäftigen wird, bemerkt bald, wie viele Versuche mißlingen, bevor man eine genügende Zahl brauchbarer Versuche gesammelt hat. So ist bei dem einen Sporangienträger das Wachstum aus irgendeiner Ursache sehr unregelmäßig, oder nimmt bei einem anderen stark ab, oder es tritt eine kleine Krümmung auf, welche die Fortsetzung der Messung unmöglich macht, oder man macht selbst bei der Ablesung der Zeit oder des Wachstums bei dem schwachen Lichte irgendeinen Fehler usw. Weiter will ich die Schwierigkeiten nicht hervorheben. Es war aber gut, einmal auf sie hinzuweisen zum Verständnis der kleinen Unregelmäßigkeiten in den Zahlen.

Man kann nun weiter die Zahlen der Tabellen von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten. Erstens ist es wichtig, auf den zeitlichen Verlauf der Reaktion zu achten, wobei sich die folgenden Zeitpunkte hervorheben:

1. Der Zeitpunkt, in welchem die Wachstumsbeschleunigung

anfängt. Wie gesagt liegt dieser Moment $\pm 3^1/_2$ Minuten nach dem Anfang der Belichtung von 210 M.-K.-S. Er ist ziemlich scharf zu bestimmen, da die Beschleunigung sehr kräftig auftritt. Besonders ist hier noch zu betonen, daß die Beschleunigung also nicht direkt mit der Belichtung langsam anfängt, sondern daß eine wesentliche Reaktionszeit von 2 bis 4 Minuten existiert.

2. Der Zeitpunkt, in welchem das Wachstum seinen Höhepunkt erreicht. Er ist ebenfalls ziemlich genau festzustellen und schwankt wenig. In den Tabellen wurde dafür das Mittel jener Periode angenommen, welche das höchste Wachstum aufwies. Die Fehler werden dabei selten größer als $^1/_2$ Minute sein können.

3. Die Zeit, in welcher das Wachstum unter den normalen Wachstumswert herabfällt und 4. die Zeit, in welcher das Wachstum wieder ganz normal geworden ist. Diese beiden Zeitpunkte sind nicht so scharf ausgeprägt und variieren etwas stärker.

In den Bemerkungen unter den Zahlen der Tabellen findet man die ersten zwei Zeitpunkte der Reaktion aufgezeichnet. Ich habe davon abgesehen, auch die Zeit anzugeben, in der das Wachstum gerade seinen minimalen Wert erreicht, weil diese Zeit in den meisten Versuchen wenig scharf ausgeprägt ist.

Neben dem zeitlichen Verlauf der Reaktion muß man achten auf den Betrag der Wachstumsbeschleunigung. Erstens kann man den höchsten Wert, zu welcher die Wachstumsgeschwindigkeit aufsteigt, feststellen. Da bei den gefundenen Zahlen dieser höchste Wert doch immer ein mittlerer Wert ist während $1^1/_2$ oder 2 Minuten, so ist wahrscheinlich das maximale Wachstum noch etwas höher, als die Zahlen angeben. Dieser höchste Wachstumswert wird in den Tabellen in Prozenten des Normalwertes ausgedrückt. Man wird sehen, daß dieser Wert stark schwankt in den Versuchen mit der gleichen Lichtmenge. Vielleicht wird er aber bei weniger variierenden Versuchsobjekten eine größere Stabilität aufweisen.

Außer der Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit kann man auch den Gesamtbetrag der Wachstumssteigerung bestimmen. Man berechnet also, wieviel die Pflanze mehr an Länge zugenommen hat, als wenn sie normal weiter gewachsen

wäre. Dabei kann man achten auf die Wachstumsvergrößerung, welche die Zelle anfänglich in ihrer Beschleunigungsperiode aufweist, oder man kann den wirklichen Wachstumsgewinn berechnen, welchen die Pflanze während der ganzen Reaktion erfährt, wobei also auch die spätere Wachstumsverringerung mit in Betracht gezogen ist. Ich habe es bevorzugt, die anfängliche Wachstumsvergrößerung anzugeben, also ohne die Wachstumsverringerung, da meines Erachtens diese Wachstumsverringerung nur sekundär auftritt. Die Wachstumsvermehrung wird aber nicht einfach in Skalenteilen angegeben, da sie abhängig ist von dem Normalwert der betreffenden Versuchspflanze. Um also diese Größe in den verschiedenen Versuchen zur gegenseitigen Vergleichung unabhängig zu machen von der individuellen Wachstumsgröße, werden die Zahlen der Skalenteile der Wachstumsvermehrung dividiert durch den Normalwert des Wachstums. Die Größe der Wachstumsvermehrung wird also ausgedrückt in »Wachstumsminuten«. So hat also die Bestrahlung mit 210 M.-K.-S. der Versuchspflanze von Tab. I eine Wachstumsvergrößerung von vier »Wachstumsminuten« gegeben, d. h. die Pflanze erfährt durch die Bestrahlung eine Extralängenzunahme, für die sie selbst im Dunkeln eine Zeit von 4 Minuten brauchen würde. Man sieht, daß auch dieser Wert, der im Mittel 9,81 Wachstumsminuten beträgt, erhebliche Schwankungen zeigt.

Auf den Wert und die Anwendung dieser Größe werde ich später noch zurückkommen; zum Verständnis der Tabellen war es aber nötig, schon hier auf sie hinzuweisen.

Tabelle 1. Achtseitige Belichtung mit 210 M.-K.-S.

Zeit	$36^1/_2$	43	$50^1/_2$	59	$3^1/_2$	5	$6^1/_2$	8	$9^1/_2$	11	14	19	23	26	30
Wachstumswert	0,77	0,87	0,88	0,89	1,83	1,50	1,33	1,00	0,67	0,58	0,65	0,81	0,75	0,81	

Mittleres Wachstum 0,85; Anfang der Reaktion nach $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $\pm 4^1/_2$ Minuten; höchster Wert 215%; Wachstumsvergrößerung 4 Wachstumsminuten.

Tabelle 2. Achtseitige Belichtung mit 210 M.-K.-S.

Zeit	$47^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	4	6	8	10	12	15	20	30
Wachstumswert	0,36	0,33	0,40	0,50	0,75	0,75	0,50	0,50	0,35	0,38	

Mittleres Wachstum 0,36; Anfang der Reaktion nach $\pm$ 3 Minuten; Höhepunkt nach 8 Minuten; höchster Wert 214%; Wachstumsvergrößerung 7,33 Wachstumsminuten.

Tabelle 3. Achtseitige Belichtung mit 210 M.-K.-S.

Zeit	$53^3/_4$	$1^3/_4$	$3^3/_4$	$5^3/_4$	$7^3/_4$	$9^3/_4$	$11^3/_4$
Wachstumswert	0,88	0,88	2,00	2,25	1,00	0,75	

Mittleres Wachstum 0,88; Anfang der Reaktion nach $3^3/_4$ Minuten; Höhepunkt nach 6 Minuten; höchster Wert 256%; Wachstumsvergrößerung 5,92 Wachstumsminuten.

Tabelle 4. Vierseitige Belichtung mit 210 M.-K.-S.

Zeit	51	56	59	2	4	6	8	10	12	14	16	18
Wachstumswert	0,65	0,75	0,75	0,88	1,25	1,50	1,38	0,88	0,75	0,50	0,50	
Zeit		20	23	26	29							
Wachstumswert	0,63	0,75	0,75	0,68								

Mittleres Wachstum 0,70; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 214%; Wachstumsvergrößerung 6,8 Wachstumsminuten.

Tabelle 5. 210 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	49	59	1	3	5	7	9	11	13	16	19	22
Wachstumswert	0,50	0,50	0,50	0,50	0,75	0,83	1,00	0,83	0,67	0,42	0,42	
Zeit		25	29	$35^1/_2$	$39^1/_2$	$43^1/_2$						
Wachstumswert	0,50	0,44	0,50	0,50	0,50							

Mittleres Wachstum 0,50; Anfang der Reaktion nach 5 Minuten; Höhepunkt nach 10 Minuten; höchster Wert 200%; Wachstumsvergrößerung 7 Wachstumsminuten.

Tabelle 6. 210 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$44^1/_2$	$47^1/_2$	$50^1/_2$	$55^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$
Wachstumswert	0,67	0,67	0,65	0,67	0,67	0,63	0,75	1,25	1,50	
Zeit		$11^1/_2$	$13^1/_2$	$16^1/_2$	$19^1/_2$	$22^1/_2$				
Wachstumswert	1,13	0,75	0,58	0,50						

Versuch abgebrochen wegen eintretender Krümmung.

Mittleres Wachstum 0,66; Anfang der Reaktion nach 4 Minuten; Höhepunkt nach 8 Minuten; höchster Wert 227%; Wachstumsvergrößerung 6,29 Wachstumsminuten.

Tabelle 7. 210 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$46^1/_2$	$49^1/_2$	53	56	59	3	4	6	8	10	12	15
Wachstumswert	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50	1,25	1,63	1,63	1,25	1,25	0,83	
Zeit		18	21	24	27	30	33					
Wachstumswert	0,67	0,50	0,42	0,50	0,50	0,50						

Mittleres Wachstum 0,50; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 6 Minuten; höchster Wert 326%; Wachstumsvergrößerung 19,5 Wachstumsminuten.

Tabelle 8. 210 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	43	51	2	4	6	8	10	12	14	18	21	$24^1/_2$
Wachstumswert	0,69	0,68	0,88	1,25	2,75	2,63	2,00	1,63	1,00	0,58	0,64	

Mittleres Wachstum 0,68; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 404 %; Wachstumsvergrößerung 22,60 Wachstumsminuten.

Tabelle 9. 210 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	48	51	54	57	1	3	5	7	9	11	13	15
Wachstumswert	0,75	0,67	0,75	0,75	0,88	1,00	1,63	1,63	1,13	1,00	0,63	

Zeit	$17^1/_2$	$19^1/_2$	$21^1/_2$	$23^1/_2$	$25^1/_2$	$27^1/_2$	$31^1/_2$	$34^1/_2$
Wachstumswert	0,60	0,50	0,63	0,75	0,75	0,75	0,81	0,75

Mittleres Wachstum 0,73; Anfang der Reaktion nach 2 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 223 %; Wachstumsvergrößerung 7,86 Wachstumsminuten.

§ 6. Versuche mit 30, 4, 1 und $^1/_4$ M.-K.-S.

30 M.-K.-S.

Nach den achtseitigen Belichtungen mit 210 M.-K.-S. wurden auch Versuche bei achtseitiger Belichtung mit 56 M.-K.-S. angestellt. Diese ließen schon deutlich erkennen, daß die Reaktion schwächer war als bei 210 M.-K.-S. und die Reaktionshöhe fast niemals über 200 % aufstieg. Diese Versuche werden hier nicht angeführt, weil alle weiteren Belichtungen mit vier Spiegeln gemacht wurden. Die Tab. 10 bis 14 und Fig. 5 D geben die Resultate nach vierseitiger Bestrahlung mit 30 M.-K.-S. (2 M.-K. × 15 S.). Die Reaktion ist merklich schwächer als bei der vorigen Belichtung; doch schwanken die Zahlen so stark, daß die höheren Werte der Reaktionshöhe die niederen und sogar die mittleren Werte bei 210 M.-K.-S. überschreiten können. Während die Belichtung siebenmal geringer ist, scheint die Reaktion verhältnismäßig wenig abgeschwächt. Man kann die Resultate ungefähr folgendermaßen zusammenfassen:

Die Reaktionszeit ist noch genau die gleiche wie bei 210 M.-K.-S., beträgt also im Mittel $3^1/_2$ Minuten. Die Reaktionshöhe wird ebenfalls nach derselben Zeit, also nach ± 7 Minuten erreicht. Die Reaktionshöhe steigt nur sehr selten über 200 %, beträgt im Mittel 175 bis 200 %. Die Wachstumsbeschleunigung dauert etwas weniger lange und ist im Mittel

nach $11^1/_2$ Minuten, statt 14 Minuten bei 210 M.-K.-S., beendet. Die Wachstumsverringerung verläuft ungefähr wie bei den vorigen Belichtungen, sinkt nicht so tief, scheint aber wohl eben so lang oder noch länger zu dauern. Die Zahlen für die gesamte Wachstumsvergrößerung schwanken wieder sehr erheblich, aber doch ist die durch die Bestrahlung erhaltene Wachstumsvermehrung deutlich ungefähr um die Hälfte geringer als bei 210 M.-K.-S. (± 4,93 Wachstumsminuten).

4 M.-K.-S.

Die Belichtungsmenge wurde weiter verringert, um zu bestimmen, ob bei kleinen Lichtmengen noch eine meßbare Wachstumsvergrößerung festzustellen ist (Tab. 15 bis 20; Fig. 5 C). Es folgen hier die Versuche mit 4 M.-K.-S. (2 M.-K. × 2 S.). Obwohl die Reaktion wieder merklich abgeschwächt ist, so ist sie doch noch sehr deutlich und bequem festzustellen. Die Reaktionszeit scheint jetzt etwas länger zu werden; wenigstens betrug sie nach den Versuchen im Mittel 4 Minuten statt $3^1/_2$ Minuten. Doch ist diesem kleinen Unterschied noch nicht mit Gewißheit irgendwelcher Wert beizulegen. Die Reaktionshöhe wird wieder nach ± 7 Minuten erreicht, sie steigt im Mittel auf ± 155 %, statt 175 bis 200 % bei 30 M.-K.-S. Auch ist die Wachstumsbeschleunigung früher abgelaufen (nach ± $10^1/_2$ Minuten, statt ± $11^1/_2$ Minuten bei 30 M.-K.-S. Die Abnahme des Wachstums unter den Normalwert tritt wieder deutlich auf, aber die ganze Reaktion ist schon nach ± 16 Minuten

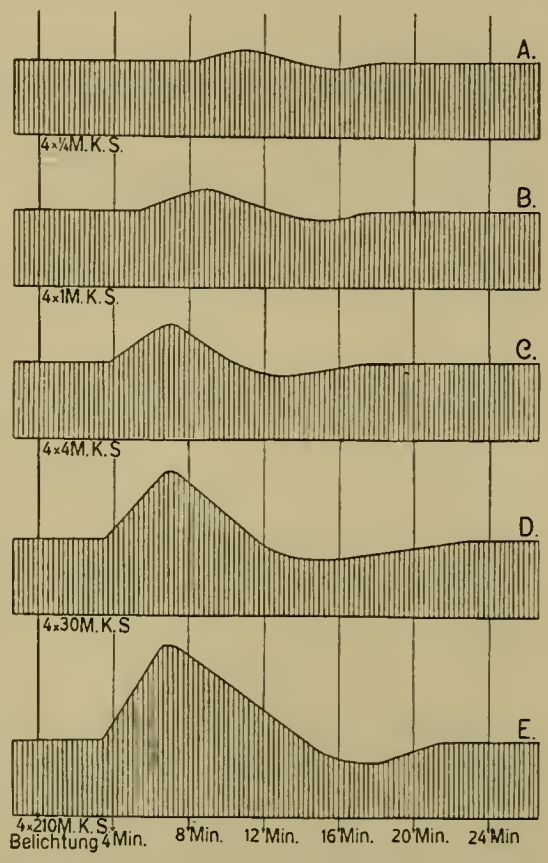

Fig. 5. A bis E. Schema der Photowachstumsreaktion bei verschiedener Lichtmenge. Auf der Abszisse ist die Zeit angegeben durch vertikale Linien, deren Entfernungen vier Minuten darstellen. Die Ordinaten geben das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeit.

beendet. Der ganze Betrag der Wachstumsvergrößerung ist wieder stark vermindert und beträgt nur ungefähr die Hälfte (± 2,52 Wachstumsminuten) der bei 30 M.-K.-S. festgestellten. Man sieht, daß die Werte wieder regelmäßig abgenommen haben und daß von einer wirklichen Schwelle noch nichts zu spüren ist.

1 und $^1/_4$ M.-K.-S.

Es werden die Bestimmungen jetzt stets schwieriger. Die Photowachstumsreaktion wird geringer und verläuft flacher, wodurch sie vielfach schwierig zu unterscheiden ist von den gewöhnlichen Schwankungen im Wachstum, welche veranlaßt werden durch innere Ursachen oder Messungsfehler. Sieht man sich die Zahlen an, so versteht man wohl, daß ein Messungsfehler von $^1/_4$ oder $^1/_8$ Skalenteil einen erheblichen Unterschied zwischen zwei kurz aufeinander folgenden Wachstumswerten geben kann, — und wie leicht macht man bisweilen bei der kurzen, schwachen, roten Belichtung im Fernrohr derartige Fehler! Im Vergleich zu der kräftigen Reaktion bei den vorigen Lichtmengen kamen diese Schwankungen kaum in Betracht. Bei der schwachen, nur kaum feststellbaren Reaktion sind sie aber relativ groß und erschweren die genaue Bestimmung der Reaktion. Obwohl also der Prozentsatz der durch irgendeine Ursache mißlungenen Versuche hier erheblich zunimmt, so ist immerhin das Resultat auch bei den folgenden winzigen Lichtmengen noch mit Gewißheit festzustellen.

Bei Belichtungen mit 1 M.-K.-S. (2 M.-K. × $^1/_2$ S.) ist die Reaktionszeit stark verlängert und beträgt ± $5^1/_2$ Min. (Tab. 21 bis 26; Fig. 5 B). Der Höhepunkt wird entsprechend später erreicht nach ± 9 Min., die Beschleunigung ist nach ± 13 Min. beendet. Während die ganze Reaktion also verschoben ist, findet man auch hier, daß sie nicht nur schwächer geworden ist, sondern auch kürzer dauert. Die Reaktionshöhe beträgt noch ± 130% des Dunkelwachstums; auch hat die Wachstumsverringerung entsprechend abgenommen. Die ganze Reaktion ist im Mittel nach ± $17^1/_2$ Min. abgelaufen. Der Betrag der Wachstumsvergrößerung ist im Mittel 1,62 Wachstumsminuten.

Da auch noch bei 1 M.-K.-S. die Reaktion festzustellen war, wurde die Belichtung noch einmal auf den vierten Teil ab-

geschwächt. Auch bei dieser Beleuchtung mit $^1/_4$ M.-K.-S. (2 M.-K. $\times$ $^1/_8$ S.) hatte die Reaktion entsprechend abgenommen, war aber doch — trotz der Schwierigkeiten — noch durch Messung festzustellen (Tab. 27 bis 31; Fig. 5 A). Die Reaktion tritt noch später ein, im Mittel nach $8^1/_2$ Min.; der Höhepunkt wird nach $\pm$ 11 Min., das Ende der Beschleunigung nach $\pm$ 14 Min. erreicht. Die Reaktion ist also noch weiter von der Zeit der Belichtung entfernt und dauert etwas weniger lange. Die Reaktionshöhe beträgt im Mittel $\pm$ 120%, doch kann diese Zahl wegen der obengenannten Ursachen ziemlich ungenau sein. Die Wachstumsverringerung, welche so viel kleiner ist als die Beschleunigung, war natürlich noch schwieriger zu messen, doch wurde sie in den meisten Versuchen ebenfalls nachgewiesen. Der Betrag der anfänglichen Wachstumsvergrößerung ist im Mittel $\pm$ 0,89 Wachstumsminuten.

Ich habe davon abgesehen, die Wirkung von noch geringeren Lichtmengen zu prüfen, weil ich glaube, bei der angewandten Versuchsmethode an der Grenze der mit Genauigkeit meßbaren Reaktion angelangt zu sein. Die mit $^1/_4$ M.-K.-S. bestrahlten Versuchspflanzen sind während der ganzen Beschleunigungsperiode im Mittel nur $^3/_4$ Skalenteil mehr gewachsen als die nicht belichteten Pflanzen. Man versteht wohl, daß es äußerst schwierig wird, einen noch geringeren Effekt bei geringeren Lichtmengen mit Gewißheit zu messen. Aber während hier die schwierigen Umstände der Wachstumsmessung eine Grenze stellen, so ist doch der Wirkung des Lichtes auch in diesen winzigen Lichtmengen durchaus keine wirkliche Grenze gezogen. Während man den Effekt bei den immer kleiner werdenden Energiemengen auch jedesmal verringert findet, ist von einer Annäherung an eine wirkliche Schwelle oder Grenze gar nichts zu spüren. Ich werde aber später noch auf die gefundenen Zahlen und die daraus ableitbare Beziehung zwischen Lichtmenge und Reaktionsgröße näher zurückkommen.

Tabelle 10. 30 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$53^1/_2$	$58^1/_2$	2	4	6	8	$10^1/_2$	$13^1/_2$	19	22
Wachstumswert	0,63	0,64	0,63	1,00	1,25	0,80	0,50	0,55	0,58	

Mittleres Wachstum 0,63; Anfang der Reaktion nach 4 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 200%; Wachstumsvergrößerung 3,81 Wachstumsminuten.

Tabelle 11. 30 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	45	49	57	1	3	5	7	9	11	13	15	17	21
Wachstumswert	0,75	0,75	0,75	0,75	1,00	1,00	1,00	0,75	0,63	0,63	0,75	0,75	

Mittleres Wachstum 0,75; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 6 Minuten; höchster Wert 133 %; Wachstumsvergrößerung 2,00 Wachstumsminuten.

Tabelle 12. 30 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$39^1/_2$	$46^1/_2$	49	$52^1/_2$	56	1	3	5	7	9	11
Wachstumswert	0,96	0,95	0,93	1,00	1,00	0,94	0,88	1,38	1,50	0,94	
Zeit	15	18	$21^1/_2$	26							
Wachstumswert	0,59	0,67	0,79	0,86							

Mittleres Wachstum 0,96; Anfang der Reaktion nach 5 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 156 %; Wachstumsvergrößerung 1,98 Wachstumsminuten.

Tabelle 13. 30 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	53	56	59	2	4	5	7	9	11	$13^1/_2$	$16^1/_2$
Wachstumswert	0,75	0,67	0,67	0,81	0,88	1,13	1,38	1,25	0,80	0,58	
Zeit	$19^1/_2$	$22^1/_2$	$25^1/_2$								
Wachstumswert	0,50	0,63	0,63								

Mittleres Wachstum 0,69; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 8 Minuten; höchster Wert 200%; Wachstumsvergrößerung 5,88 Wachstumsminuten.

Tabelle 14. 30 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	46	$49^1/_2$	$52^1/_2$	$55^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$
Wachstumswert	0,68	0,67	0,67	0,67	0,67	0,83	1,25	1,88	1,69	
Zeit	14	17	20	23	26	29	31	34		
Wachstumswert	1,29	0,75	0,54	0,42	0,58	0,71	0,75	0,71		

Mittleres Wachstum 0,67; Anfang der Reaktion nach ± 3 Minuten; Höhepunkt nach $7^1/_2$ Minuten; höchster Wert 280%; Wachstumsvergrößerung 13,05 Wachstumsminuten.

Tabelle 15. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$46^1/_2$	$49^1/_2$	$52^1/_2$	$57^1/_2$	$1^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$	$12^1/_2$
Wachstumswert	0,92	0,92	0,90	1,00	1,00	0,88	1,25	1,25	1,00	
Zeit	$14^1/_2$	$17^1/_2$	$22^1/_2$	$27^1/_2$	$31^1/_2$	$35^1/_2$				
Wachstumswert	0,75	0,83	0,80	0,80	0,88	1,00				

Mittleres Wachstum 0,93; Anfang der Reaktion nach $5^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $8^1/_2$ Minuten; höchster Wert 134%; Wachstumsvergrößerung 1,87 Wachstumsminuten.

Tabelle 16. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$42^1/_2$	$45^1/_2$	0	3	5	7	9	11
Wachstumswert	0,58	0,60	0,63	0,81	0,75	0,56	0,63	

Mittleres Wachstum 0,60; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 4 Minuten; höchster Wert 135%; Wachstumsvergrößerung 1,22 Wachstumsminuten.

Tabelle 17. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$52^1/_2$	$55^1/_2$	$^1/_2$	$2^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$	$13^1/_2$	17	19	21	$24^1/_2$
Wachstumswert	0,79	0,80	0,88	0,81	1,13	1,56	1,31	0,75	0,61	0,75	0,75	0,86	0,75
Zeit	$27^1/_2$	$31^1/_2$	$35^1/_2$										
Wachstumswert	0,81	0,88											

Mittleres Wachstum 0,81; Anfang der Reaktion nach $4^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $7^1/_2$ Minuten; höchster Wert 193 %; Wachstumsvergrößerung 3,88 Wachstumsminuten.

Tabelle 18. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	34	38	42	46	$52^1/_2$	56	$^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$	12	$15^1/_2$
Wachstumswert	0,56	0,50	0,56	0,60	0,57	0,56	0,54	0,69	0,81	0,75	0,50	0,57	0,55
Zeit	21												
Wachstumswert													

Mittleres Wachstum 0,56; Anfang der Reaktion nach $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $6^1/_2$ Minuten; höchster Wert 145 %; Wachstumsvergrößerung 2,04 Wachstumsminuten.

Tabelle 19. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$42^1/_2$	$45^1/_2$	$49^1/_2$	$52^1/_2$	56	$^1/_2$	$2^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	11	14	16
Wachstumswert	0,75	0,81	0,83	0,79	0,78	0,81	0,88	1,06	1,31	1,20	1,00	0,69	0,58
Zeit	19	21	24	27									
Wachstumswert	0,63	0,83	0,75										

Mittleres Wachstum 0,79; Anfang der Reaktion nach $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $7^1/_2$ Minuten; höchster Wert 166 %; Wachstumsvergrößerung 4,32 Wachstumsminuten.

Tabelle 20. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	44	51	58	3	5	7	9	11	13	15	18	$25^1/_2$	
Wachstumswert	0,82	0,82	0,80	1,13	1,25	1,13	0,88	0,63	0,75	0,83	0,77		

Mittleres Wachstum 0,81; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 6 Minuten; höchster Wert 156 %; Wachstumsvergrößerung 2,80 Wachstumsminuten.

Tabelle 21. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$41^1/_2$	47	50	53	57	1	4	7	9	11	13
Wachstumswert	0,75	0,67	0,67	0,75	0,69	0,75	0,67	0,88	0,75	0,88	

Zeit	$15^1/_2$	$18^1/_2$	$21^1/_2$	$24^1/_2$
Wachstumswert	0,60	0,67	0,75	0,75

Mittleres Wachstum 0,71; Anfang der Reaktion nach 7 Minuten; Höhepunkt nach 10 Minuten; höchster Wert 124%; Wachstumsvergrößerung 1,04 Wachstumsminuten.

Tabelle 22. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	45	$49^1/_2$	$53^1/_2$	56	$^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$	$11^1/_2$
Wachstumswert	0,92	0,94	0,90	0,92	0,92	1,00	1,06	1,38	1,13	

Zeit	$13^1/_2$	$15^1/_2$	$17^1/_2$	20	$22^1/_2$	$26^1/_2$
Wachstumswert	1,00	0,94	0,88	0,85	0,85	0,91

Mittleres Wachstum 0,92; Anfang der Reaktion nach $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $8^1/_2$ Minuten; höchster Wert 150%; Wachstumsvergrößerung 2,09 Wachstumsminuten.

Tabelle 23. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	48	51	54	$^1/_2$	3	5	7	9	11	13	15
Wachstumswert	0,88	0,83	0,90	0,85	1,00	1,00	1,06	1,00	1,00	0,88	

Zeit	18	21	24	27
Wachstumswert	0,79	0,92	0,83	0,88

Mittleres Wachstum 0,88; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 8 Minuten; höchster Wert 120%; Wachstumsvergrößerung 1,51 Wachstumsminuten.

Tabelle 24. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	47	50	53	56	1	4	7	10	12	15	18	22	26
Wachstumswert	0,83	0,92	0,83	0,80	0,83	0,83	1,00	1,00	0,58	0,75	0,88	0,81	

Mittleres Wachstum 0,84; Anfang der Reaktion nach 7 Minuten; Höhepunkt nach $9^1/_2$ Minuten; höchster Wert 119%; Wachstumsvergrößerung 0,95 Wachstumsminuten.

Tabelle 25. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$43^1/_2$	48	$53^1/_2$	$1^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$	$12^1/_2$	$14^1/_2$	$16^1/_2$
Wachstumswert	0,69	0,72	0,66	0,63	0,88	1,06	1,00	0,94	0,56	0,56	

Zeit	$18^1/_2$	$23^1/_2$
Wachstumswert	0,69	0,60

Mittleres Wachstum 0,67; Anfang der Reaktion nach $4^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $7^1/_2$ Minuten; höchster Wert 158%; Wachstumsvergrößerung 3,57 Wachstumsminuten.

Tabelle 26. 1 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	43	48	57	1	4	7	9	11	13	17	21	26	30
Wachstumswert	0,60	0,56	0,56	0,58	0,58	0,63	0,63	0,63	0,56	0,56	0,56	0,56	

Mittleres Wachstum 0,57; Anfang der Reaktion nach 7 Minuten; Höhepunkt nach 10 Minuten; höchster Wert 111%; Wachstumsvergrößerung 0,58 Wachstumsminuten.

Tabelle 27. $^1/_4$ M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$32^1/_2$	40	47	57	2	6	10	14	18	22	26	30	35
Wachstumswert	0,60	0,64	0,60	0,60	0,56	0,56	0,69	0,69	0,61	0,56	0,56	0,60	

Mittleres Wachstum 0,60; Anfang der Reaktion nach 10 Minuten; Höhepunkt nach 14 Minuten; höchster Wert 115%; Wachstumsvergrößerung 1,17 Wachstumsminuten.

Tabelle 28. $^1/_4$ M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$30^1/_2$	$38^1/_2$	$52^1/_2$	$56^1/_2$	$1^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$	$12^1/_2$
Wachstumswert	1,03	1,09	1,00	0,95	1,00	1,00	1,13	1,25	1,00	
Zeit	$15^1/_2$	$19^1/_2$	$23^1/_2$	$26^1/_2$						
Wachstumswert	0,75	0,81	1,00	1,00						

Mittleres Wachstum 1,03; Anfang der Reaktion nach $6^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $9^1/_2$ Minuten; höchster Wert 121%; Wachstumsvergrößerung 0,61 Wachstumsminuten.

Tabelle 29. $^1/_4$ M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	54	58	2	5	7	9	11	13	15	18	22
Wachstumswert	1,00	1,06	1,06	1,00	1,00	1,13	1,06	1,13	0,92	1,00	
Zeit	28	32	37	42							
Wachstumswert	1,08	1,05	1,05	1,05							

Mittleres Wachstum 1,03; Anfang der Reaktion nach 9 Minuten; Höhepunkt nach 12 Minuten; höchster Wert 110%; Wachstumsvergrößerung 1,04 Wachstumsminuten.

Tabelle 30. $^1/_4$ M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	43	46	49	$55^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$
Wachstumswert	0,67	0,67	0,62	0,63	0,67	0,67	0,56	0,56	0,88	
Zeit	$12^1/_2$	$14^1/_2$	$18^1/_2$	$21^1/_2$	25					
Wachstumswert	0,69	0,69	0,53	0,61	0,64					

Mittleres Wachstum 0,63; Anfang der Reaktion nach $8^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $9^1/_2$ Minuten; höchster Wert 141%; Wachstumsvergrößerung 1,14 Wachstumsminuten.

Tabelle 31. $^1/_4$ M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$44^1/_2$	$48^1/_2$	$52^1/_2$	$56^1/_2$	$1^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$	$10^1/_2$
Wachstumswert		0,94	0,88	0,88	0,75	0,81	0,75	1,00	1,00
Zeit		$12^1/_2$	$15^1/_2$	$19^1/_2$	$23^1/_2$				
Wachstumswert		0,88	0,91	0,88	0,88				

Mittleres Wachstum 0,86; Anfang der Reaktion nach $7^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $9^1/_2$ Minuten; höchster Wert 116%; Wachstumsvergrößerung 0,49 Wachstumsminuten.

§ 7. Versuche mit 16000, 240000 und 1920000 M.-K.-S.

Wenden wir uns jetzt zu den Belichtungen mit sehr großen Lichtmengen, so läßt sich feststellen, daß die regelmäßige Steigerung der Wachstumsreaktion bis zu 210 M.-K.-S. bei größeren Lichtmengen bald aufhört, daß ferner die Wachstumsbeschleunigung geringer wird und die bis zu 210 M.-K.-S. regelmäßig anwachsenden Kurven in der Fig. 5 jetzt andere Formen bekommen. Wir sind also mit diesen Lichtmengen in das Gebiet der Überbelichtungen angelangt. Die Erscheinungen werden dabei komplizierter, und bei den verschiedenen oder auch bei derselben Lichtmenge verläuft die Reaktion sehr verschiedenartig. Ich habe mich beschränkt auf die Prüfung von drei Lichtmengen, bei welchen die Photowachstumsreaktionen in ihrem Charakter sich sehr deutlich voneinander unterscheiden. Die Resultate werden hier wieder kurz zusammengefaßt:

16000 M.-K.-S. (4000 M.-K. × 4 S.) (Tab. 32 bis 35; Fig. 5 F.) Die Wachstumsbeschleunigung tritt wieder nach ± $3^1/_2$ Minuten ein, erreicht ihren Höhepunkt nach fast 7 Minuten ($6^3/_4$); sie steigt aber im Mittel nur bis 175% hinauf und die Reaktion dauert viel weniger lange. Die Beschleunigung ist im Mittel schon nach $13^1/_2$ Minuten und die ebenfalls sehr verkürzte Wachstumsverringerung im Mittel schon nach $16^3/_4$ Minuten beendet. Die Wachstumsvermehrung beträgt ungefähr nur die Hälfte von der bei 210 M.-K.-S. Obwohl die Messungen längere Zeit fortgesetzt wurden, habe ich eine weitere Reaktion nicht mit Gewißheit beobachten können. Frühere Versuche mit acht Spiegeln bei 3400 M.-K.-S. Nernstlicht hatten schon ein ähnliches Resultat aufgewiesen. Die ganze Reaktion scheint also stark komprimiert zu sein. Ich glaube, daß man dies fol-

gendermaßen zu verstehen hat: Bei diesen starken Belichtungen tritt die Gegenreaktion, welche die Wachstumsverringerung zur Folge hat, schon so viel schneller ein als bei den schwachen Bestrahlungen, daß sie zum Teil schon zusammenfällt mit der Reaktion, welche die Wachstumsbeschleunigung bewirkt. Wachstumsverringerung und Wachstumsbeschleunigung fallen sozusagen zum Teil zusammen, d. h. sie heben einander teil-

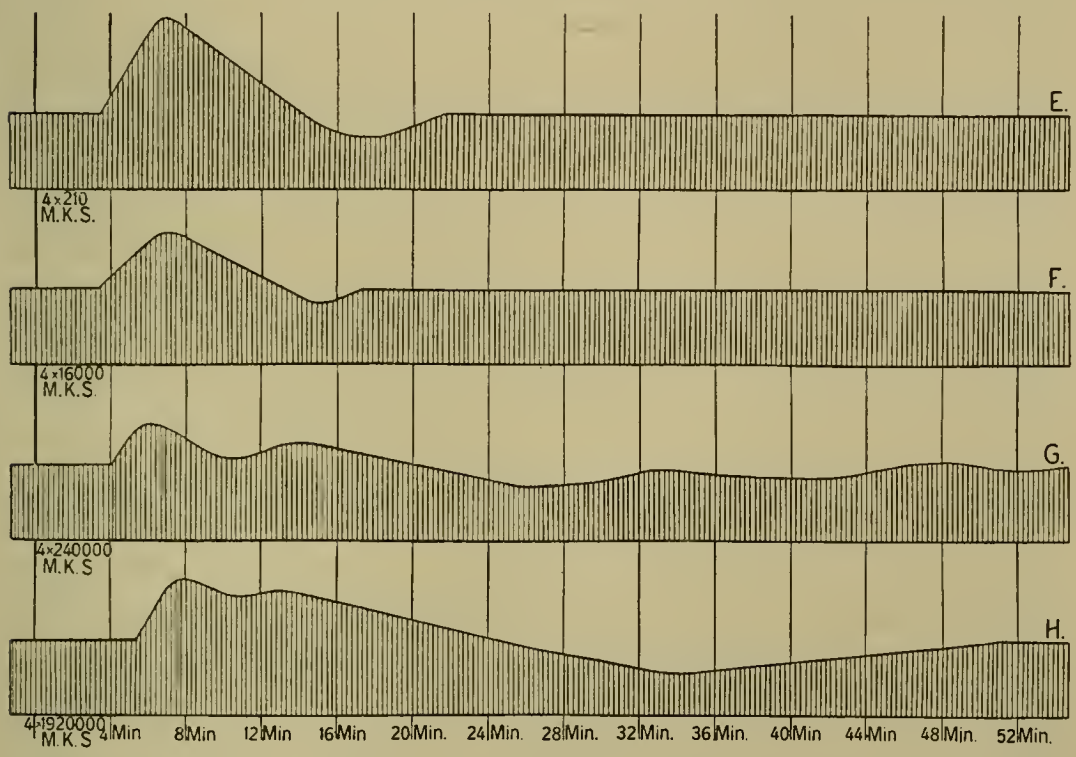

Fig. 5. E bis H. Schema der Wachstumsreaktion bei verschiedener Lichtmenge. Die Kurve E ist zum Vergleich hier wiederholt. Die Kurve G ist nicht aus mittleren Zahlen, sondern ungefähr nach Tabelle 36 konstruiert.

weise auf. Doch gibt es schon bei dieser Lichtmenge Individuen, welche nicht so regelmäßig reagieren und welche den Übergang bilden zu der Reaktionsart bei noch größeren Lichtmengen. Bei diesen Individuen (Tab. 35) sieht man bei der Wachstumsbeschleunigung eine vorübergehende Senkung des Wachstums, während im weiteren Verlauf das Wachstum Schwankungen aufweist.

240000 M.-K.-S. (Tab. 36—38; Fig. 5 G.) Bei dieser Lichtmenge (8000 M.-K. × 30 S.) ist die Reaktion am meisten ver-

wickelt. Es werden hier drei Beispiele angeführt, wobei die Reaktionen ziemlich verschieden sind. Dadurch kann man nicht leicht eine Kurve konstruieren aus dem mittleren Verlauf der Reaktion. Die Kurve G der Fig. 5 ist hauptsächlich nach den Werten der Tab. 36 zusammengestellt. Die Wachstumsbeschleunigung tritt auf von ± 4 bis ± 20 Min. Der höchste Wert wird wieder nach ± 7 Min. erreicht und beträgt im Mittel ± 175%. Die Beschleunigung weist in allen drei Versuchen eine Senkung (nach 10 bis 14 Min.) und darauf wieder eine kleine Erhöhung auf. Der Normalwert wird nur sehr langsam erreicht nach ± 20 Min. Nach ± 25 Min. tritt die Wachstumsverringerung ein und darauf gehen die Versuche ziemlich auseinander. Sie stimmen aber darin überein, daß von jetzt an das Wachstum wohl eine Stunde oder länger unregelmäßig bleibt, indem Verringerungsperioden abwechseln mit Perioden, worin das Wachstum fast den Normalwert erreicht oder sogar eine kleine Beschleunigung aufweist. Der Betrag der Wachstumsverringerung kann hier den der Wachstumsvermehrung übertreffen.

Während bei 16000 M.-K.-S. die Reaktion noch ziemlich einfach war, sieht man hier, daß bei noch mehr Licht die Beschleunigung die Anti-Reaktion doch längere Zeit verdecken kann, als bei den schwächeren Belichtungen. Doch wird sie ziemlich niedrig gehalten durch die Anti-Reaktion, während schon durch die kleine Senkung bei 10 bis 14 Min. die Wirkung dieser Anti-Reaktion zu bemerken ist. Nach ungefähr 25 Min. wird die Anti-Reaktion die stärkere, und es tritt Wachstumsverringerung auf, aber es bleibt dann weiter eine schwache Wachstumsschwingung, indem positive und negative Tendenz einander abwechseln. Außerdem muß noch darauf hingewiesen werden, daß man kurz vor der Beschleunigung anscheinend eine kleine Wachstumsverringerung beobachtet. Ich weiß noch nicht, ob man ihr einigen Wert beizumessen hat und halte es vorläufig für wahrscheinlich, daß sie von einer Wärmewirkung bei diesen starken Belichtungen herrührt. Daher habe ich sie nicht in der Fig. 5 G aufgenommen.

1920000 M.-K.-S. (32000 M.-K. × 60 S.) Bei dieser Belichtungsweise fiel das Licht erst durch eine 2 cm dicke Schicht kalten Wassers, aber es konnte nicht verhindert werden, daß

durch das Licht oder die Hitze der Nitralampe, welche dem Kasten viel näher gebracht wurde, während der Belichtungsminute die Temperatur in dem Kämmerchen etwas erhöht wurde. Doch wurde diese Erhöhung genau aufgezeichnet, und es ergab sich, daß diese nur $^1/_{15}$—$^1/_{25}$° C betrug und daß die Temperatur nach der Belichtung bald wieder normal wurde. Da ich aber früher bei $^1/_{10}$° Temperaturerhöhung eine kurzwährende Wachstumsverringerung beobachtet habe, so ist es möglich, daß die niederen Werte (besonders vor der Beschleunigung) und die längeren Reaktionszeiten, welche man in den meisten dieser Versuche findet, dieser kleinen Temperaturerhöhung zugeschrieben werden müssen. —

Außerdem darf man nicht vergessen, daß der Wärmeeinfluß in der Zelle selbst viel größer sein kann als am Thermometer. — Betrachten wir jetzt die Reaktionen bei dieser noch größeren Lichtmenge, so ist es interessant zu bemerken, daß der Reaktionsverlauf hier wieder viel einheitlicher wird und viel schärfer festzustellen ist. Die Reaktion scheint erst nach 5 bis 6 Min. einzutreten. Die Wachstumsbeschleunigung erreicht ihren Höhepunkt anscheinend nach 8½ Min. und beträgt dann im Mittel 180%. Die Beschleunigung dauert längere Zeit und nimmt nur sehr langsam ab. Nach ± 25 Min. ist das Normalwachstum erreicht, und es fängt die Wachstumsverringerung an, welche bald nach ± 34 Min. ihren niedrigsten Wert erreicht (50 bis 60% des Normalwachstums). Das Wachstum steigt später langsam aber sehr regelmäßig an, um erst nach 25 bis 60 Min. wieder den Normalwert zu erreichen, welcher — soweit ich bemerken konnte — auch weiter beibehalten wird. Der Betrag der Wachstumsvermehrung kann von dem der Wachstumsverringerung übertroffen werden.

Größere Lichtmengen habe ich nicht untersucht. Die Vergrößerung der Lichtstärke würde die Temperatur um mehr als $^1/_{10}$° C erhöht haben und die Genauigkeit also herabsetzen, während die Verlängerung der Belichtungszeit vermieden wurde, da bei dieser Reaktion die Zelle sich vielleicht schon rasch an das Licht anpaßt. Erst in einer späteren Arbeit will ich über das Wachstum und die Anpassung bei dauernder Belichtung berichten, da dies in ein anderes Kapitel gehört. Doch kann

ich hier schon mitteilen, daß z. B. bei dauernder sehr starker Belichtung mit 8000 M.-K. das Wachstum nach Erreichung eines Beschleunigungsmaximums mit periodisch wiederkehrenden, aber stets kleiner werdenden Anstiegen nach ± 45 Min. einen konstanten Wert erreicht, welcher ± 70% des Normalwachstums beträgt.

Tabelle 32. 16 000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$45^1/_2$	$48^1/_2$	$51^1/_2$	$54^1/_2$	$57^1/_2$	$^1/_2$	$2^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$
Wachstumswert	0,67	0,67	0,67	0,67	0,67	0,63	0,63	0,75	1,00	1,13	

Zeit	$12^1/_2$	$15^1/_2$	$18^1/_2$	$21^1/_2$	$24^1/_2$	$27^1/_2$	$30^1/_2$	$33^1/_2$	$36^1/_2$	$39^1/_2$	$42^1/_2$
Wachstumswert	0,38	0,67	0,67	0,67	0,58	0,75	0,67	0,67	0,67	0,67	0,67

Mittleres Wachstum 0,67; Anfang der Reaktion nach $4^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $9^1/_2$ Minuten; höchster Wert 169 %; Wachstumsvergrößerung 2,58 Wachstumsminuten.

Tabelle 33. 16 000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	46	49	55	58	1	3	5	7	9	11	13	15
Wachstumswert	0,75	0,83	0,83	0,75	0,63	1,00	1,63	1,63	1,13	0,83	0,75	

Zeit	17	19	22	25	28	31	40	43
Wachstumswert	0,50	0,75	0,75	0,75	0,83	0,75	0,75	0,83

Mittleres Wachstum 0,78; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 7 Minuten; höchster Wert 209 %; Wachstumsvergrößerung 6,03 Wachstumsminuten.

Tabelle 34. 16 000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$46^1/_2$	$50^1/_2$	54	$^1/_2$	3	5	7	9	$11^1/_2$	$13^1/_2$	$15^1/_2$
Wachstumswert	0,81	0,79	0,81	0,80	1,38	1,13	1,13	0,80	0,88	0,63	

Zeit	$17^1/_2$	$19^1/_2$	$21^1/_2$	$24^1/_2$	$27^1/_2$	$30^1/_2$	$33^1/_2$	$38^1/_2$	44
Wachstumswert	0,63	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75

Mittleres Wachstum 0,80; Anfang der Reaktion nach 3 Minuten; Höhepunkt nach 4 Minuten; höchster Wert 173 %; Wachstumsvergrößerung 3,25 Wachstumsminuten.

Tabelle 35. 16 000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$48^1/_2$	$2^1/_2$	$4^1/_2$	$6^1/_2$	$8^1/_2$	$10^1/_2$	$12^1/_2$	$14^1/_2$	$17^1/_2$	20
Wachstumswert	0,64	0,75	1,00	1,00	0,88	0,63	0,75	0,75	0,50	

Zeit	$23^1/_2$	$26^1/_2$	$31^1/_2$	$34^1/_2$	$37^1/_2$	41	$44^1/_2$	$48^1/_2$	52	56
Wachstumswert	0,64	0,75	0,75	0,67	0,67	0,79	0,64	0,69	0,64	0,69

Mittleres Wachstum 0,64; Anfang der Reaktion nach ± $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach ± $6^1/_2$ Minuten; höchster Wert 156 %. Wachstumsvergrößerung 4,14 Wachstumsminuten.

Man sieht das Wachstum schwanken zwischen höheren und niederen Werten. Dieser Versuch bildet den Übergang zu den folgenden Versuchen.

Tabelle 36. 240000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$43^1/_2$	$48^1/_2$	$53^1/_2$	$58^1/_2$	1	3	5	7	9	11
Wachstumswert	0,90	0,90	1 00	0,90	0,88	1,00	1,38	1,25	1,00	
Zeit	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31
Wachstumswert	1,13	1,13	1,00	1,00	0,88	0,88	0,88	0,75	0,75	0 63
Zeit	33	35	37	39	41	43	45	$47^1/_2$	50	52
Wachstumswert	0,88	0,88	0,75	0,75	0,75	0,75	0,75	0,70	0,90	1,00
Zeit	54	56	58	60	62	64	66	$68^1/_2$	$70^1/_2$	$72^1/_2$
Wachstumswert	0,88	1,00	1,00	0,88	0,75	0,75	0,75	0 90	0 88	0,88
Zeit	$74^1/_2$	$77^1/_2$	$79^1/_2$	$81^1/_2$						
Wachstumswert	0,75	0,75	0,88	0,88						

Die Reaktion zeigt mehrere An- und Absteigungen und schwankt später zwischen normalen und verringerten Wachstumswerten.

Mittleres Wachstum 0,92; Anfang der Reaktion nach ± 4 Minuten; Höhepunkt nach 6 Minuten; höchster Wert 150 %; Wachstumsvergrößerung 3,28 Wachstumsminuten.

Tabelle 37. 240000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	48	$52^1/_2$	57	$1^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$	$11^1/_2$	$13^1/_2$
Wachstumswert	0,72	0 72	0,67	0,63	0,88	1,38	1,50	1,13	1,00	
Zeit	$15^1/_2$	$17^1/_2$	$19^1/_2$	$21^1/_2$	$23^1/_2$	$25^1/_2$	$27^1/_2$	$29^1/_2$	$31^1/_2$	
Wachstumswert	0,88	1,00	1,00	1,00	0,75	0,75	0,75	0,63	0,63	
Zeit	$33^1/_2$	$35^1/_2$	$37^1/_2$	$39^1/_2$	$41^1/_2$	$43^1/_2$	$45^1/_2$	$47^1/_2$	$49^1/_2$	
Wachstumswert	0,50	0,50	0,75	0,75	0,63	0,75	0,63	0,88	0,63	
Zeit	$51^1/_2$	$53^1/_2$	$55^1/_2$	$57^1/_2$						
Wachstumswert	0,75	0,75	0,50	0 75						

Mittleres Wachstum 0,69; Anfang der Reaktion nach $3^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $8^1/_2$ Minuten; höchster Wert 217 %; Wachstumsvergrößerung 10,44 Wachstumsminuten.

Tabelle 38. 240000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	29	39	49	59	$1^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$	$11^1/_2$	$13^1/_2$
Wachstumswert	0,90	1,00	0,95	0,90	0,88	1,00	1,50	1,50	1,38	1,13	

Zeit	$15^1/_2$	$17^1/_2$	$19^1/_2$	$21^1/_2$	24	26	28	31	34	37
Wachstumswert	1,00	1,13	1,13	1,25	0,90	0,75	0,75	0,67	0,75	0,67
Zeit	40	43	46	49	52	55	58	61	64	67	70
Wachstumswert	0,75	0,83	0,83	0,92	1,00	0,75	0,67	0,83	0,75	0,75	0,92

Mittleres Wachstum 0,94; Anfang der Reaktion nach $\pm 4^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $7^1/_2$ Minuten; höchster Wert 159%; Wachstumsvergrößerung 5,40 Wachstumsminuten.

Tabelle 39. 1920000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$46^1/_4$	$49^1/_4$	$52^1/_4$	$55^1/_4$	$58^1/_4$	$1^1/_4$	$3^1/_4$	$5^1/_4$	$7^1/_4$	$9^1/_4$
Wachstumswert	1,00	1,00	0,92	0,92	0,88	0,88	1,75	1,75	1,75
Zeit	$11^1/_4$	$13^1/_4$	$16^1/_4$	$19^1/_4$	$22^1/_4$	$25^1/_4$	$28^1/_4$	$31^1/_4$	$34^1/_4$
Wachstumswert	1,63	1,38	1,42	1,25	1,17	1,00	0,83	0,58	0,75
Zeit	$37^1/_4$	$40^1/_4$	$44^1/_4$	$47^1/_4$	$51^1/_4$	$55^1/_4$
Wachstumswert	0,75	0,92	0,81	1,00	1,06	1,06

Mittleres Wachstum 0,95; Anfang der Reaktion nach $\pm 5^1/_4$ Minuten; Höhepunkt nach $\pm 7^1/_4$ Minuten; höchster Wert 184%; Wachstumsvergrößerung 8,95 Wachstumsminuten.

Tabelle 40. 1920000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	44	47	50	53	56	59	2	5	8	9	11	13
Wachstumswert	0,83	0,92	0,92	0,75	0,75	0,83	0,83	1,67	1,75	1,50	1,38
Zeit	15	17	19	22	25	27	29	31	33	35
Wachstumswert	1,50	1,25	1,38	1,25	1,00	0,88	0,63	0,50	0,50	0,50
Zeit	39	42	45	48	51	54	57
Wachstumswert	0,69	0,58	0,67	0,83	0,83	0,83	0,83

Mittleres Wachstum 0,83; Anfang der Reaktion nach 5 Minuten; Höhepunkt nach $8^1/_2$ Minuten; höchster Wert 211%; Wachstumsvergrößerung 13,35 Wachstumsminuten.

Tabelle 41. 1920000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$49^1/_4$	$54^1/_4$	$57^1/_4$	$1^1/_4$	$3^1/_4$	$5^1/_4$	$7^1/_4$	$9^3/_4$	$11^3/_4$	$13^3/_4$
Wachstumswert	0,60	0,67	0,75	0,75	0,63	1,00	0,80	1,00	1,00
Zeit	$15^3/_4$	$18^1/_4$	$20^1/_4$	$22^1/_4$	$24^1/_4$	$26^1/_4$	$28^1/_4$	$31^1/_4$	$33^1/_4$
Wachstumswert	1,00	0,90	0,88	0,88	0,88	0,75	0,75	0,50	0,50
Zeit	$35^1/_4$	$38^1/_4$	$41^1/_4$	$44^1/_4$	$47^1/_4$	50	53	56	59
Wachstumswert	0,38	0,42	0,42	0,50	0,50	0,58	0,50	0,58	0,58
Zeit	62	65	68
Wachstumswert	0,67	0,67	0,67

Mittleres Wachstum 0,67; Anfang der Reaktion nach $5^1/_4$ Minuten; Höhepunkt nach $\pm 6^1/_4$, ± 10 und ± 16 Minuten; höchster Wert 149%; Wachstumsvergrößerung 6,78 Wachstumsminuten.

Tabelle 42. 1920000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	38	46	54	58	2	4	6	8	10	12	14
Wachstumswert	0,75	0,69	0,75	0,69	0,50	0,63	1,00	1,13	1,13	1,25	
Zeit		16	19	22	25	28	31	34	37	40	43
Wachstumswert	0,88	0,75	0,83	0,83	0 67	0,33	0,33	0,33	0,50	0,42	
Zeit		46	49	52	56	59	62	65	68		
Wachstumswert	0,67	0,58	0,58	0,56	0,67	0,67	0,67	0,67			

Mittleres Wachstum 0,69; Anfang der Reaktion nach 6 Minuten; Höhepunkt nach 13 Minuten; höchster Wert 181%; Wachstumsvergrößerung 7,09 Wachstumsminuten.

Tabelle 43. 1920000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$49^1/_2$	$52^1/_2$	$55^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	5	7	9	$11^1/_2$	$13^1/_2$
Wachstumswert	0,67	0,67	0,67	0 67	0,71	1,25	1,13	1,30	1,25	
Zeit		$15^1/_2$	$17^1/_2$	21	24	27	30	33	36	39
Wachstumswert	1,13	1,00	1,07	1,00	1,00	0,67	0,42	0,33	0,50	
Zeit		42	45	48	51	54				
Wachstumswert	0,58	0,58	0,58	0,67	0,67					

Mittleres Wachstum 0,67; Anfang der Reaktion nach 5 Minuten; Höhepunkt nach 6 und $10^1/_4$ Minuten; höchster Wert 194%; Wachstumsvergrößerung 14,57 Wachstumsminuten.

Tabelle 44. 1 920 000 M.-K.-S. Vierseitig.

Zeit	$43^1/_2$	$46^1/_2$	$49^1/_2$	$52^1/_2$	$55^1/_2$	$58^1/_2$	$1^1/_2$	$3^1/_2$	$5^1/_2$	$7^1/_2$	$9^1/_2$
Wachstumswert	0,67	0,67	0,75	0,67	0,75	0,75	0,63	0,63	1,25	1,13	
Zeit		$11^1/_2$	$13^1/_2$	$16^1/_2$	$18^1/_2$	$21^1/_2$	$26^1/_2$	$28^1/_2$	$30^1/_2$	$32^1/_2$	
Wachstumswert	1,00	0,75	0,75	0,75	0,75	0,61	0,63	0,63	0,63		
Zeit		$34^1/_2$	$37^1/_2$	$40^1/_2$	$42^1/_2$	$44^1/_2$	$47^1/_2$	$51^1/_2$	$54^1/_2$	$57^1/_2$	$60^1/_2$
Wachstumswert	0,63	0,58	0,50	0,50	0,50	0,67	0,50	0,50	0,67	0,67	

Mittleres Wachstum 0,69; Anfang der Reaktion nach $5^1/_2$ Minuten; Höhepunkt nach $6^1/_2$ Minuten; höchster Wert 181 %; Wachstumsvergrößerung 4,66 Wachstumsminuten.

---

§ 8. Die Gesetzmäßigkeit bei der Photowachstumsreaktion.

Da die verschiedenen Resultate der Versuche über die bedeutende Einwirkung des Lichtes auf das Wachstum jedesmal für die aufeinander folgenden Lichtmengen ziemlich kurz mitgeteilt sind, muß ich für eine Zusammenfassung dieser Tatsachen auf jene Seiten verweisen.

Es bleibt aber übrig, noch einmal das Gesamtbild der Photowachstumsreaktion zu übersehen, wobei die Fig. 5 A—H ein bequemes Hilfsmittel ist und eine ausführliche Wiederholung überflüssig macht. Darum will ich hier nur noch einige wichtige Punkte hervorheben.

Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit, welche von dem Anfang der Belichtung bis zu dem Reaktionseintritt verläuft, scheint eine wirkliche zu sein. Nach der Belichtung verstreichen einige Minuten, in welchen das Wachstum, soweit ich feststellen konnte, vollkommen normal bleibt. Wohl schien es mir bisweilen, als ob das Wachstum zwischen der Belichtung und der Beschleunigung etwas unter dem Normalwert war. Die Tab. 2, 6, 12, 15, 25?, 27?, 30, 31, und mehr noch einige Tabellen bei den sehr starken Belichtungen, scheinen hierauf zu deuten. Doch bezweifle ich noch, ob man dieser Beobachtung einen wirklichen Wert beizumessen hat. Bei den sehr starken Belichtungen kann, wie schon gesagt, die Wärme eine Rolle mitspielen. Die Reaktionszeit und die Zeit bis das maximale Wachstum erreicht ist, werden bei steigenden Lichtmengen von $4 \times {}^1/_4$ bis etwas mehr als 4×4 M.-K.-S. von 8 (resp. $11\,{}^1/_2$) Minuten auf $3\,{}^1/_2$ (resp. 7) Minuten verkürzt. Der mittlere Wert für die Reaktionszeit läßt sich auch bei den höchsten Lichtmengen weiter nicht verkürzen. Ob dies durch Temperatureinflüsse zu erreichen ist, bleibt hier natürlich außer Betracht.

Weiter ist es wichtig, noch einmal darauf hinzuweisen, daß also jede Wachstumsbeschleunigung normalerweise von einer Wachstumsverringerung gefolgt wird, auch bei äußerst geringen Lichtmengen. Nur bei den höchsten Lichtmengen kann der Betrag dieser Wachstumsverringerung den der Wachstumsbeschleunigung durch die lange Reaktionsdauer übertreffen. Gewöhnlich kann man sagen, daß sich bei den geringeren Lichtmengen der Betrag der Wachstumsverringerung auf ungefähr ${}^1/_3$ der Wachstumsbeschleunigung beläuft.

Während die Wachstumsverringerung zugleich mit der Zunahme der Wachstumsvermehrung sich bei den ansteigenden mäßigen Lichtmengen ausbreitet, so bemerkt man schon oberhalb 4×200 M.-K.-S., daß die Antireaktion, welche die Wachstumsverringerung bewirkt früher eintritt, und daß dadurch bei

Lichtmengen von einigen Tausenden M.-K.-S. die Wachstumsvermehrung und -verringerung einander teilweise aufheben. Bei den viel größeren Lichtmengen, z. B. oberhalb $4 \times 200\,000$ M.-K.-S. sind Reaktion und Antireaktion, welche sich in Beschleunigung und Verringerung des Wachstums äußern beide stark angewachsen. Die Beschleunigung hält lange an, obwohl sie in ihrer Höhe von der Antireaktion gehemmt wird, und sie wird erst allmählich von der Wachstumsverringerung übertroffen. Das geschieht bei $4 \times 240\,000$ M.-K.-S. sozusagen nur mangelhaft und mit Mühe, aber bei $4 \times 2\,000\,000$ M.-K.-S. folgt die Wachstumsverringerung wieder kräftig und scharf ausgeprägt auf die allerdings ziemlich lange andauernde Wachstumsbeschleunigung.

Wir kommen jetzt zu der wichtigen Frage, welche Beziehung zwischen Energiezufuhr und Effekt besteht. Es ist wohl kein Zweifel, daß bei der Einwirkung nur die Energiemenge maßgebend ist, wenn nur die Belichtungszeit verhältnismäßig kurz bleibt, damit Anpassung vermieden wird. Wie schnell diese Anpassung bei den verschiedenen Intensitäten auftritt, will ich in einer späteren Arbeit untersuchen. Wir beschäftigen uns hier nur mit der Einwirkung bestimmter Lichtmengen auf eine im Dunkelgleichgewicht befindliche Pflanzenzelle.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß wir hier ohne Zweifel von einem Dunkelgleichgewicht reden können, und daß die Auffassung von van der Wolk (1912, S. 64), daß eine Pflanze unter derartigen Umständen sich nicht im Gleichgewicht befinden würde, sondern als energiehungrig angesehen werden muß, nur eine tendenziöse Biologen-Auffassung ist. Dann muß man aber auch alle chemischen Gleichgewichte, welche für Energie (Wärme oder Licht) empfindlich sind (und welche sind das nicht?) energiehungrig nennen. Aber dann streitet »Energiehunger« auch nicht mit dem Gleichgewichtsbegriff, und ist somit das Wort »Energiehunger« für Energieempfindlichkeit ganz überflüssig, und man sollte einen solchen neuen, tendenziösen und verwirrenden Ausdruck gar nicht gebrauchen.

In einem solchen Fall, wo die Pflanze im Gleichgewicht ist, gilt das Energiemengegesetz (Fröschel 1908, Blaauw 1908) und es wird — was auch von vornherein wohl zu verstehen ist

— aus dem folgenden Kapitel deutlich werden, daß das Energiemengegesetz ohne nähere Prüfung für die Photowachstumsreaktion Gültigkeit besitzt. Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier noch einmal zu betonen, daß überall, wo das Energiemengegesetz anscheinend nicht zutrifft, entweder Überbelichtung durch zu große Lichtmengen oder Anpassung durch viel zu lange Belichtung stattgefunden hat. Wo bisweilen in der Literatur der Wert dieses Gesetzes bestritten wird, sind immer diese Faktoren im Spiel, ohne daß der Untersucher versteht, daß durch diese besonders bei ungenauen Versuchen so häufig auftretenden Komplikationen die Gültigkeit des Energiemengegesetzes nur verdeckt und der Wert dieses Gesetzes gar nicht beeinträchtigt wird. Man sehe z. B. eine Arbeit von H. Jacobi (1911), wo die Forscherin gerade um die Gültigkeit des Energiemengegesetzes zu prüfen den Effekt von 100 M.-K., während 3 Stunden mit 50 M.-K., während 6 Stunden vergleicht und zu dem Schluß kommt, das Reizmengegesetz gelte nicht. Jeder, der etwas von der Reizphysiologie versteht, weiß wohl, welchen Wert man diesen Versuchen zuzuschreiben hat.

Kehren wir also zu der Frage zurück, welche Beziehung zwischen Energiemenge und Wachstumseffekt bei der im Dunkelgleichgewicht befindlichen Zelle möglicherweise besteht. Wir müssen da erst darüber klar werden, nach welcher Größe wir den Effekt beurteilen dürfen. Daß die Reaktionszeit hierfür nicht in Betracht kommt, braucht wohl nicht mehr gesagt zu werden. Besser könnte man die Reaktionshöhe dafür anwenden, wenn nicht zugleich mit der Steigerung dieser Reaktionshöhe auch die Dauer der Wachstumsbeschleunigung zunähme. Es ist klar, daß wir für die Beurteilung des Effekts den Gesamtbetrag der Wachstumsvermehrung wählen müssen. In diesem Betrag des Extrawachstums liegen die beiden Faktoren: Reaktionshöhe und Beschleunigungsdauer eingeschlossen, denn die zur Folge der Energieabsorption entstandene chemische Änderung in der Zelle führt zu einem bestimmten Betrag an Extrawachstum, und dieser Betrag verteilt sich auf eine gewisse Weise über die Dauer und die Stärke der Wachstumsbeschleunigung. Man kann sogar die Wachstumsvermehrung ungefähr berechnen aus dem halben Produkt der Reaktionshöhe und der

Reaktionsdauer (vergl. Fig. 5). Doch findet man dabei Werte, welche etwas geringer sind als die wirkliche Wachstumsvermehrung, welche man aus den Versuchszahlen direkt mit viel größerer Genauigkeit berechnet. Das rührt wahrscheinlich daher, daß entweder die Reaktionshöhe etwas höher angenommen werden muß, als die mittleren Werte während 2 Minuten angeben, oder daß die auf- und absteigende Linie nicht gerade, sondern besonders nach der Spitze zu ein wenig konvex verläuft, was wohl wahrscheinlicher ist.

Vergleichen wir also die Zahlen der Wachstumsvermehrung mit der Menge der zugeführten Energie. Wir lassen dabei die Effekte der Überbelichtungen, also der Belichtungen von mehr als 4×210 M.-K.-S., außer Betracht.

Die fünf verschiedenen Lichtmengen, dessen Effekte untersucht wurden, verhalten sich folgendermaßen:

$$1 : 4 : 16 : 120 : 840.$$

Nehmen wir für jede dieser Lichtmengen den mittleren Wert der Zahlen, welche in jeder Gruppe für die Wachstumsvermehrung gefunden sind, so bekommen wir resp.:

0,89, 1,62, 2,52, 5,37 und 9,81 (Wachstumsminuten).

Als ich nun diese Zahlen gefunden hatte, da fiel es mir auf, daß bei den Lichtmengen 4 M.-K.-S., 30 M.-K.-S. und 210 M.-K.-S. die Effekte jedesmal ungefähr verdoppelt wurden, während die Energiemengen zufälligerweise fast um das achtfache erhöht waren. Ich habe darauf von den oberen Zahlen, welche das Verhältnis der Energiemengen andeuten, die Kubikwurzel gezogen, und ich lasse hier das Verhältnis dieser Kubikwurzelwerte folgen und wiederhole darunter noch einmal das Verhältnis der Wachstumsvermehrungen bei diesen Lichtmengen. Man bekommt dann:

$$\begin{array}{lllllll} & \sqrt[3]{1} & : \sqrt[3]{4} & : \sqrt[3]{16} & : \sqrt[3]{120} & : \sqrt[3]{840} & \\ = & 1 & : 1{,}59 & : 2{,}53 & : 4{,}93 & : 9{,}44 & \\ & 0{,}89 & : 1{,}62 & : 2{,}52 & : 5{,}37 & : 9{,}91 & \text{(Verhältnis der Effekten).} \end{array}$$

Aus dieser auffallenden Übereinstimmung schließe ich auf das folgende Gesetz:

Die Wachstumsvermehrung bei der Photowachstumsreaktion von Phycomyces steigt proportional mit der Kubikwurzel aus der zugeführten Energiemenge.

Wenn man also die Wachstumsvermehrung, welche zu einer gewissen Energiemenge gehört, n-mal vergrößern will, so muß man die Energiemenge n^3-mal vergrößern.

Wie schon gesagt, hört diese Gesetzmäßigkeit bei den größeren Lichtmengen oberhalb 4×210 M.-K.-S. auf. Bei den oberen Zahlen wird es auffallen, daß die Zahlen der zwei Reihen nicht nur dasselbe Verhältnis aufweisen, sondern daß es sogar ungefähr dieselben Zahlen sind. Das ist selbstverständlich ein reiner Zufall. Die wesentliche Übereinstimmung liegt natürlich nur in dem gleichen Verhältnis. Daß dieses Verhältnis in den beiden Reihen so schön stimmt, ist zum Teil wohl ein Glück, da bei so großer Variabilität der Zahlen und so wenigen Versuchen eine so gute Übereinstimmung fast nicht zu erwarten war. Darum weise ich noch einmal mit Absicht darauf hin, daß die mittleren Zahlen schon festgestellt waren und erst darauf das Gesetz darin gefunden wurde.

Will man die Wachstumsvermehrung nicht in Wachstumsminuten, sondern einfach in Skalenteilen ausdrücken, so muß man bei einer genügenden Zahl von Versuchen natürlich genau dasselbe Verhältnis finden, denn in diesem Fall würden die Zahlen der Verhältnisreihen alle mit dem mittleren Wachstumswert der Versuchspflanzen multipliziert, und das mittlere Wachstum der Versuchspflanzen ist natürlich bei einer genügenden Zahl in jeder Gruppe dasselbe.

Die für das Verhältnis zwischen Belichtungsmenge und Wachstumseffekt (= zwischen Reiz und Reaktion) aufgefundene Gesetzmäßigkeit hat selbstverständlich einen Sinn. Wir wollen aber dieser Gesetzmäßigkeit hier noch nicht den Wert eines Gesetzes beilegen, bevor die Resultate bei anderen Objekten gezeigt haben, ob derartige Zahlenverhältnisse wohl allgemein vorkommen und man von einem Kubikwurzelgesetz reden kann.

Man hüte sich, die bei Phycomyces gefundene Gesetzmäßigkeit mit der Weber-Fechnerschen Formel zu verwechseln. Diese Formel stimmt gar nicht mit den hier angeführten Tatsachen. Zu lange haben die Physiologen und Biologen schon den Nachweis der Fechnerschen Formel als Hauptziel ihrer

Untersuchungen aufgesucht. Überall, wo eine Reizreaktion im Verhältnis zur Reizgröße nur langsam zunahm, haben die Biologen, wenn die Zahlen nur ungefähr stimmten oder oft sogar ohne Zahlen, das »psycho-physische Gesetz« angeführt. Man muß aber nicht vergessen, daß auch für die Schwärzung der photographischen Platte und viele andere Prozesse das »psycho-physische« Gesetz innerhalb bestimmter Grenzen anwendbar ist. Auch bei der Photowachstumsreaktion wird es bei dem Übergang zu den Überbelichtungen eine Strecke geben, wo man wohl die Fechnersche Formel anwenden kann. Und das wird überall der Fall sein, wo eine Reizreaktion schon unter dem Einfluß einer Anti-Reaktion zustande kommt. Wenn dies aber noch nicht der Fall ist, da kann man klarere Beziehungen finden als die Fechnersche Formel, und die hier gefundene Gesetzmäßigkeit ist davon ein Beispiel.

---

§ 9. Wachstum und Krümmung bei einseitiger Belichtung.

Nach der Beschreibung der Photowachstumsreaktion bei radiärsymmetrischer Belichtung gelangen wir zu der Frage: Tritt die Photowachstumsreaktion auch bei einseitiger Belichtung auf und hat sie mit dem bekannten Phototropismus etwas zu schaffen?

Man braucht die Pflanze nur einmal einseitig zu belichten und das Wachstum zu beobachten, um auf diese Frage sofort die Antwort zu bekommen. Wir wollen hier verschiedene Fälle der einseitigen Belichtung nur mit Beispielen, welche in den Tabellen 45—53 gegeben sind, erläutern. Da wir uns in Hinsicht auf den zur Verfügung stehenden Raum ein wenig beschränken müssen und da es auch überflüssig ist, für die verschiedenen Stadien der einseitigen Belichtung mittlere Zahlen zu berechnen, da begnüge ich mich mit der Anführung dieser Beispiele und der schon längst bekannten Tatsachen.

Fangen wir an mit Tabelle 45. Es wird einseitig belichtet mit 120 M.-K.-S. (2 M.-K. $\times$ 60 S.). Man betrachtet das Folgende: Während die Zelle noch ganz gerade bleibt, tritt in der normalen Zeit die Photowachstumsreaktion ein. Zwischen $6^1/_2$ und 9 Minuten, also zurzeit als die Wachstumsbeschleunigung bei vierseitiger Belichtung ihren Höhepunkt erreicht, tritt eine sehr schwache

Krümmung ein, welche allmählich stärker wird, bis sie um ± 21 Minuten stehen bleibt und später zurückgeht.

Um dies zu verstehen, müssen wir auf den Gang der Strahlen in der Zelle achten. Die Zelle ist eine zylindrische Linse auf dem Wege der parallelen Lichtstrahlen. Bei senkrechtem Einfall wird das Licht gebrochen, und innerhalb der Zelle (der zylindrischen Linse) konvergiert das Licht von der Vorderseite nach der Hinterseite. Eine Brennlinie wird nicht innerhalb, sondern hinter der Zelle gebildet, aber das Licht wird stark auf der von der Lichtquelle abgekehrten Seite konzentriert, ungefähr wie dies in Fig. 6 deutlich gemacht wird. Dies ist keine

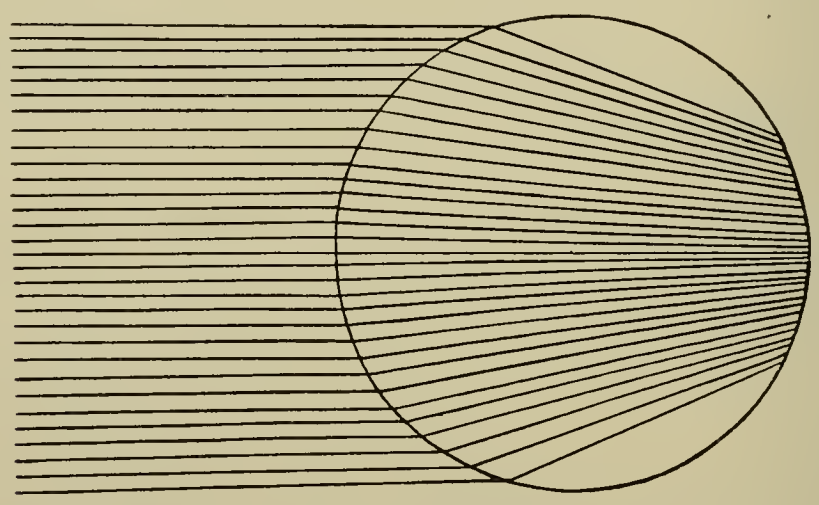

Fig. 6. Skizze der ungefähren Strahlbrechung im Sporangienträger von Phycomyces.

Hypothese, sondern eine physikalische Tatsache, welche wir nicht umgehen können. Man kann hierüber auch auf einfacher Weise klar werden, indem man eine mit Wasser gefüllte Glasröhre senkrecht zu den Sonnenstrahlen aufstellt und ein dünnes, weißes Papier gegen die Hinterglaswand hält. Außerdem kann man auch mikroskopisch die starke Konzentration des Lichtes auf die Hinterwand der Zelle am Objekte selbst deutlich beobachten. Man hüte sich dabei, die starke Reflexion des Lichtes an den Außenwänden der Zelle (»nitens!«) mit der Lichtkonzentration im Innern der Zelle zu verwechseln.

Wo das Licht an der Hinterwand der Zelle stark konzentriert ist, ruft es eine stärkere Wachstumsreaktion der Zellwand hervor.

Bei der Lichtmenge im obengenannten Beispiel tritt die Wachstumsreaktion an Vorder- und Hinterseite zur gleichen Zeit auf, da die Reaktionszeit schon ihr Minimum hat: Eine Wachstumsbeschleunigung tritt also auf. Diese erreicht aber an der Hinterwand einen etwas höheren Wert als an der Vorderseite: Es tritt also eine Krümmung ein, und wenn das Wachstum beiderseits kleiner wird, so bleibt es doch einige Minuten an der Hinterseite größer als an der Vorderseite: Die Krümmung wird stärker. Die Wachstumsverringerung ist an der stärker belichteten Hinterseite etwas tiefer und später als bei der Vorderseite: die Krümmung geht nicht weiter und wird rückgängig.

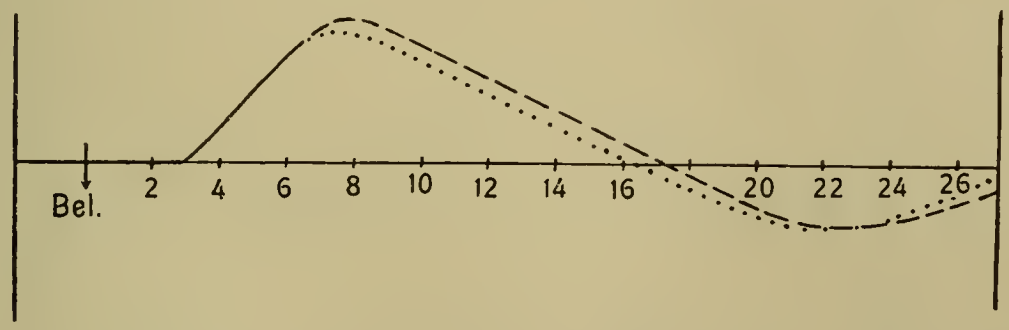

Fig. 7. Schematische Darstellung der Reaktion der Tabelle 45 zur Erklärung der Krümmung. — — — = Wachstum der Rückseite. . . . . = Wachstum der Vorderseite.

Diesen Vorgang kann man nun immer wieder beobachten, wie oft man auch die Versuche wiederholt. Die Krümmungen treten nur auf infolge der verschiedenen Photowachstumsreaktion der Vorder- und Hinterseite der Zelle. Es entsteht niemals eine Krümmung ohne vorhergehende Wachstumsreaktion.

Könnten wir genau die Kurven der Wachstumsreaktionen der Vorder- und Hinterseite aufstellen, so würden wir ebenso genau den Verlauf des phototropischen Krümmung kennen. Wo diese Kurven einander decken, entsteht keine Krümmung oder wird eine bestehende Krümmung nicht weiter verstärkt. Sobald diese Kurven aber divergieren, entsteht eine Krümmungsbewegung in positiver oder negativer Richtung.

Ungefähr können wir wohl ein Schema dieser Doppelkurve

bilden, und Fig. 7 gibt dies ungefähr für die besprochene Tabelle 45.

Betrachten wir die Tabelle 46. Hier sehen wir bei 30 M.-K.-S. (2 M.-K. × 15 S.) die Krümmung fast zu gleicher Zeit mit der Beschleunigung auftreten (4 bis 6 Minuten), da bei dieser geringen Lichtmenge die beiden Kurven schon vom Anfang an divergieren. Die Beschleunigung dauert weniger lange, und nach $12^1/_2$ bis 15 Minuten hört die Krümmungsbewegung schon auf und die Krümmung geht später zurück.

Wir wollen jetzt noch geringere Lichtmengen einseitig zuführen. Die Beobachtungen werden erschwert, da die auftretenden Krümmungen immer sehr schwach bleiben und nur

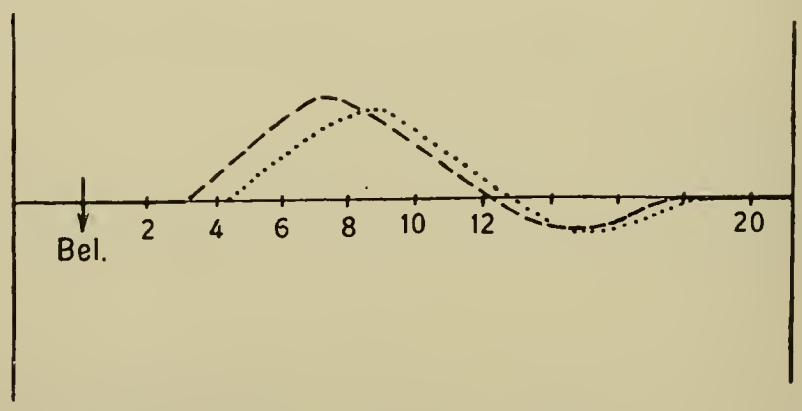

Fig. 8. Schematische Darstellung der Reaktion der Tabelle 47 zur Erklärung der Krümmung. — — — = Wachstum der Rückseite. . . . . = Wachstum der Vorderseite.

wenige Minuten bestehen. Auch kann man, alle 2 Minuten beobachtend, sehr kleine Krümmungen übersehen, welche innerhalb dieser 2 Minuten entstehen und verschwinden und welche gerade die Theorie bestätigen. Da außerdem, wie genügend bekannt, die Variabilität groß ist, so findet man Individuen, welche z. B. bei 4 M.-K.-S. eine stärkere Reaktion aufweisen als andere bei 10 M.-K.-S. Wenn man aber mehrere Versuche gesammelt hat, so findet man darunter alle feinen Übergänge, wie die Theorie sie fordert. Doch will ich daraus nur noch zwei Reaktionstypen hervorheben, welche am meisten auftreten, während die anderen Versuche nur Übergangstypen zwischen diesen zwei und der schon beschriebenen Reaktion der Tabellen 45 und 46.

An Tab. 46 schließt sich das Beispiel der Tab. 47 (Fig. 8). Bei diesen geringen Lichtmengen fängt die Beschleunigung bei der stärker belichteten Hinterseite — ganz in Übereinstimmung mit der schwachen vierseitigen Belichtung (Fig. 5) — etwas früher an als bei der schwächer belichteten Vorderseite: eine schwache Krümmung tritt also ein (3 bis 5 Min.), noch bevor eine gemeinschaftliche Wachstumsbeschleunigung zu beobachten ist. Darauf (5 bis 7 Min.) fängt auch die Vorderwand zu reagieren an, wodurch Wachstumsbeschleunigung der Zelle auftritt, welche deutlich festzustellen ist, da die Krümmungen bei dieser Belichtung sehr schwach bleiben. Doch wird die Krümmung noch etwas stärker, da die Hinterseite schon mehr beschleunigt ist als die Vorderwand, wo die Beschleunigung gerade angefangen hat. Da aber bei dieser kleinen Lichtmenge nicht nur der Anfang der Reaktion, sondern auch der Höhepunkt und der ganze Verlauf der Reaktion bei schwächerer Belichtung etwas später auftritt im Vergleich zu einer etwas größeren Belichtung, so tritt ein Augenblick ein, wo das Wachstum der stärker belichteten Hinterseite schon abnimmt, wenn das Wachstum der Vorderseite seinen Höhepunkt erreicht: Die positive Krümmungsbewegung hört auf, und meistens geht die Krümmung zurück. Der Sporangienträger kann dadurch wieder gerade werden oder mehr oder weniger seine (allerdings schwache) Krümmung beibehalten. Da die ganze Reaktion der Vorderseite etwas später ist als an der Hinterseite, so kann an der Hinterwand das Wachstum schon etwas früher anfangen, zum Normalwert anzusteigen, als bei der Vorderseite: Es entsteht dann, wie in Tab. 47 und 48, schließlich noch (15 bis 18 Min.) eine winzige positive Krümmung. Wie gesagt, handelt es sich um äußerst kleine, bald verschwindende Krümmungen, welche, wie ich berechnete, z. B. 3 bis 4^0 betragen. Die Erklärung dieser Reaktionsart ist am Schluß also ein wenig anders als ich es mir in der vorläufigen Mitteilung dachte.

Die Reaktion der Tab. 47 ist ungefähr im Schema der Fig. 8 ausgedrückt.

Die Tab. 48 zeigt dieselbe Reaktionsart wie Tab. 47, aber doch ist die Reaktion schon merklich schwächer, so daß die

gemeinschaftliche Wachstumsbeschleunigung der Vorder- und Rückseite nur sehr schwach hervortritt.

Beobachtet man jetzt schwächer reagierende Individuen oder führt man noch weniger Licht zu, so muß man denjenigen Fällen begegnen, wo die Reaktion der Hinterseite wohl noch wahrnehmbar ist, aber jene der Vorderseite fast nicht mehr konstatiert werden kann. Diese Fälle fand ich wirklich bei 1, 2 und 4 M.-K.-S. (einseitig!), und sie werden gewiß auch bei geringeren Lichtmengen noch bisweilen auftreten (s. Tab. 48 u. 49). Man beobachtet hier gar keine gesamte Wachstumsbeschleunigung der Zelle, sondern es tritt eine schwache Krümmung ein durch die auf diese Weise eben merkliche Beschleunigung der Rückseite. Diese Krümmung geht wieder zurück durch die später auftretende Wachstumsverringerung der Hinterwand oder vielleicht zu gleicher Zeit auch durch die sehr geringe Wachstumsbeschleunigung der Vorderseite.

Schließlich begegnet man bei diesen geringen Lichtmengen auch denjenigen Individuen, bei welchen nach so schwacher Belichtung keine Reaktion, weder Beschleunigung noch Krümmung, mit Bestimmtheit mehr nachzuweisen ist. Zum Überfluß geben die Tab. 51 und 52 auch von diesen Versuchen zwei Beispiele.

Aus diesen Versuchen geht weiter hervor, daß die Grenze der wahrnehmbaren phototropischen Krümmung weit niedriger liegt, als ich früher (1909) dachte, und daß ich in den früheren Untersuchungen einen viel höheren Effekt für die Beurteilung des Phototropismus angenommen habe, als die »eben merkliche« Krümmung. Die hier beschriebenen, in den ersten 15 Minuten auftretenden Krümmungen sind damals zum Teil übersehen, vielleicht weil die Beobachtung nur bei sehr schwacher Vergrößerung stattfand.

Die Grenze der bei dieser Beobachtungsweise wahrnehmbaren Krümmungen kann man jetzt auf $\pm$ 1 M.-K.-S. bringen. Doch muß ich nachdrücklich betonen, daß ich nach früheren und den hier beschriebenen Befunden und anderen Literaturangaben (besonders Arisz, 1911) das Bestehen einer wirklichen Schwelle beim Phototropismus sowie bei der Photowachstumsreaktion entschieden abweise. Man kann nur sprechen von

einem Gebiet oder einer Grenze, wo die Erscheinung für uns äußerlich wahrnehmbar wird.

Tabelle 45. 120 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
46	0,63	(Die wegen auftretender Krümmung nicht mehr zuverlässigen Zahlen stehen zwischen Klammern)
50	0,65	
55	0,67	
58	0,63	
2	0,80	
$4^1/_2$	0,88	
$6^1/_2$	0,90	Krümmung eben angefangen
9	(0,88)	
11	(0,80)	Krümmung stärker
$13^1/_2$		,, ,,
16		,, ,,
19		
21		Krümmung nicht weiter
24		Krümmung geht zurück
27		

Tabelle 46. 30 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$40^1/_2$	0,90	
$50^1/_2$	0,83	
58	0,79	
$1^1/_2$	0,80	
4	1,00	Die Krümmung hat angefangen
6	1,56	Krümmung stärker
$8^1/_4$	(1,43)	,, ,,
10		,, ,,
$12^1/_2$		,, ,,
15		Krümmung nicht weiter
18		Krümmung geht zurück
21		

Tabelle 47. 10 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$40^1/_2$	0,97	
$47^3/_4$	0,96	
$53^1/_2$	1,00	
1	1,00	
3	1,00	Krümmung eben angefangen
5	1,25	Stärkere, aber doch schwache Krümmung
7	1,63	Krümmung nicht weiter
9	1,50	Gerade
11	1,10	,,
$13^1/_2$	0,80	Anfang einer Krümmung
16	0,75	Sehr schwache Krümmung
18	0,85	Krümmung nicht weiter
21		

Tabelle 48. 2 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$41^1/_4$	0,87	
$52^3/_4$	0,89	
$57^1/_4$	0,81	
$1^1/_4$	0,88	
$3^1/_4$	0,88	
$7^1/_4$	0,88	Anfang der Krümmung
$9^1/_4$	0,88	Sehr schwache Krümmung
$11^1/_4$	1,00	Krümmung nicht weiter
$13^1/_4$	0,88	Krümmung geht zurück
$15^1/_4$	0,75	Gerade
$17^1/_4$	0,70	Sehr schwache Krümmung
$19^3/_4$	0,80	Schwache Krümmung
$22^1/_4$		Krümmung nicht weiter

Tabelle 49. 8 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$38^3/_4$	0,92	
$50^3/_4$	0,96	
57	1,00	
1	1,00	
3	0,89	
$5^1/_4$	1,00	Die Krümmung hat angefangen
$7^1/_4$	1,00	Krümmung stärker
$9^1/_4$	1,00	Krümmung nicht weiter
$11^1/_4$	0,90	Krümmung geht zurück
$16^1/_4$		

Tabelle 50. 4 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$47^1/_2$	0,86	
$54^1/_2$	0,85	
$^1/_2$	0,88	
$2^1/_2$	0,88	
$4^1/_2$	0,75	
$6^1/_2$	0,88	
$8^1/_2$	0,88	
$10^1/_2$	0,88	Krümmung angefangen
$12^1/_2$	(0,75)	Krümmung etwas stärker
$14^1/_2$	(0,75)	,, ,, ,,
$16^1/_2$	(0,75)	
$18^1/_2$		Krümmung nicht weiter

Tabelle 51. 2 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
$49^1/_2$	0,94	
$1^1/_2$	1,00	
$3^1/_2$	0,88	Keine Krümmung
$5^1/_2$	1,00	
$7^1/_2$	1,00	
$9^1/_2$	1,00	
$11^1/_2$	0,80	
14	1,00	
16		

Tabelle 52. 4 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
48		
	0,80	
53		
	0,81	
57		
	0,81	
1		
	0,75	
3		Keine Krümmung
	0,75	
5		
	0,83	
7		
	0,75	
10		
	0,67	
12		

Tabelle 53. 840 M.-K.-S. Einseitig.

Zeit	Wachstumswert	Bemerkungen
36		
	1,07	
50		
	1,00	
57		
	0,85	
4		
	2,00	
$5^1/_2$		
	2,00	
$7^1/_2$		
	1,20	
10		
	1,25	
12		
14		Krümmung deutlich
16		Krümmung stärker
18		„ „

Für die schwachen und mäßigen Belichtungen habe ich bis in Einzelheiten zu beweisen versucht, daß der Phototropismus nur durch ungleiche Wachstumsreaktion der Vorder- und Rückseite auftritt. Nach meiner Ansicht stimmen die angeführten Tatsachen so völlig mit dieser Auffassung, daß es fast überflüssig ist, noch weitere Beweise in so feinen Details für stärkere Belichtungen anzuführen. Doch will ich noch im kurzen die folgenden Beweise liefern.

An die Tab. 45 bei 120 M.-K.-S. schließt sich die letzte Tab. 53 bei 840 M.-K.-S. an. Da die Wachstumsvermehrung bei dieser Lichtmenge den überhaupt möglichen Höhepunkt erreicht, so ist nicht nur der Anfang, sondern meistens auch die Höhe der Beschleunigung für Vorder- und Rückseite dieselbe: Die Reaktion erreicht ihren höchsten Wert, ohne daß eine Krümmung noch eingetreten ist. Darauf wird aber die Krümmung merklich, da die stärker belichtete Rückseite ihre Beschleunigung etwas länger beibehält als die Vorderseite. Aus diesem Grunde divergieren die Wachstumskurven der Vorder-

und Rückseite früher oder später, nachdem sie erst einen gemeinschaftlichen Höhepunkt erreicht haben. Schematisch ist dies ungefähr in Fig. 9 dargestellt.

Ich muß davon absehen, von den verwickelten Beziehungen bei den Überbelichtungen in Einzelheiten Rechnung abzulegen. Schon bei 840 M.-K.-S. und höher findet man Individuen, welche sich fast nicht krümmen, weil die Reaktionen der Vorder- und Rückseite fast gleich sind. Auch kann eine sehr geringe negative Krümmung erst auftreten, wenn die Beschleunigung der stärker belichteten Rückseite schon etwas mehr herabgedrückt ist als an der Vorderseite, worauf dann aber wieder eine positive Krümmung folgt, indem besonders die Wachstumsverringerung bei diesen noch schwachen Überbelichtungen verkürzt ist, am meisten also an der Rückseite.

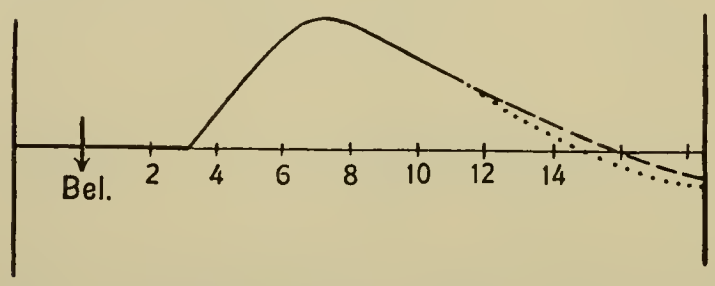

Fig. 9. Schematische Darstellung der Reaktion der Tabelle 53 zur Erklärung der Krümmung. — — — = Wachstum der Rückseite. . . . . = Wachstum der Vorderseite.

Wichtiger und lohnender ist es aber, das Folgende hervorzuheben: Bei Überbelichtungen von 100000 M.-K.-S. und mehr (und auch bei 16000 M.-K.-S. der Tab. 35) haben wir das typische schwankende Wachstum beobachtet (Fig. 5 G). Völlig damit in Einklang stehen die früheren Befunde bei einseitiger Belichtung (Bl. 1909, S. 294):

»Bei dieser Lichtquantität (88000 bis 200000 M.-K.-S.) kann die Reaktion manchmal höchst eigentümlich sein. Aus den Reaktionen bei dieser Lichtquantität merkt man sehr deutlich, daß es einen Streit zwischen einer negativen und positiven Erscheinung gibt; denn auch ein und dasselbe Individuum sieht man oft zwischen dieser positiven und negativen Reaktion (Krümmung) schwanken.«

Der wellenförmige Verlauf des Wachstums der ungleich belichteten Vorder- und Rückseite gibt also den Anlaß zu diesen wiederholten Schwankungen zwischen positiven und negativen Bewegungen!

Die Entstehung der negativen Krümmungen bei noch größeren Lichtmengen (besonders oberhalb 2 Mill. M.-K.-S.) ist auch ohne weiteres klar. Wir sahen, daß bei diesen sehr großen Lichtmengen die Wachstumsverringerung immer kräftiger auftritt. Es ist recht deutlich, daß dies jetzt zu negativen Krümmungen führt, indem die Verringerung an der stärker belichteten Rückseite der Zelle etwas kräftiger hervortritt als an der Vorderseite.

Wir wissen, daß die negativen Krümmungen erst recht kräftig werden bei Durchbelichtung mit sehr hohen Intensitäten. Ich habe auch schon erwähnt, daß bei so hoher Intensität (8000 M.-K.) das Wachstum schließlich auf einen niedrigen konstanten Wert (z. B. 75 %) herabgedrückt wird. Es ist nun auch wieder recht verständlich, daß bei dauernder einseitiger Belichtung die Rückseite auf einen etwas niedrigen Wert herabgedrückt wird als die Vorderseite, und wenn auch der Unterschied der erhaltenen konstanten Werte vielleicht nicht groß sein wird, so führt er doch bei der dauernd unterhaltenen Belichtungsungleichheit zu kräftigen, negativen Krümmungen.

Es ist nun meines Erachtens ohne Zweifel bewiesen, daß der ganze Phototropismus von Phycomyces nichts anders bedeutet als die Resultante der ungleichen Photowachstumsreaktion der ungleich belichteten Vorder- und Rückseite der Zelle.

---

§ 10. Schluß.

I. Eine Lichtmenge ruft in der wachsenden Zelle eine typische Wachstumsreaktion hervor, welche nach ganz bestimmten Gesetzen verläuft.

II. Der Phototropismus von Phycomyces ist die Resultante der Photowachstumsreaktionen an der Vorder- und Rückseite der Zelle.

In diesen zwei Hauptergebnissen sind die verschiedenen Resultate der in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche zusammengefaßt. In einer früheren Arbeit (1909) habe ich auf Grund einer großen Zahl von Versuchen und Literaturangaben die Ansicht vertreten, daß alle bekannten Tatsachen über Photo-

tropismus unabweisbar zu der Auffassung führen, »daß der Lichtreiz auf photochemischem Wege aufgenommen wird« (S. 334). Dabei habe ich die Wahrscheinlichkeit ausgesprochen, daß die Lichtenergie von einer Reaktion des normal verlaufenden Stoffwechselprozesses perzipiert wird und sagte u. a. (S. 365): »daß eine Änderung, z. B. eine Beschleunigung oder Verzögerung im Stoffwechselprozesse sich in kürzerer Zeit auch offenbaren wird in einer Änderung des Wachstums, läßt sich sehr gut denken.«

Ich glaube, daß diese Arbeit für Phycomyces genügend beweist, daß dies gerade der Fall ist. Die photochemische Absorption der Lichtenergie (= die photochemische Perzeption des Lichtreizes) ist wohl die Grundlage des Phototropismus, so wie ich das in der früheren Arbeit zu beweisen versucht habe, aber diese Lichtabsorption hat zur nächsten Folge die merkwürdige Wachstumsreaktion, während der Phototropismus nur sekundär notwendig auftritt durch ungleichseitige Wachstumsreaktion.

Da aber gegen diese rein-photochemische Auffassung der Lichtperzeption neuerdings in einer Arbeit von K. Noack wieder eine auffallend scharf ablehnende Stellung angenommen ist, so muß ich leider hier im kurzen zeigen, wie fehlerhaft die genannte Arbeit ist, welche der Verfasser u. a. mit diesen Worten schließt: »Daß Bls. Annahme einer einfachen photochemischen Wirkung des Lichtes nach all dem Auseinandergesetzten nicht länger aufrecht erhalten werden kann, braucht wohl nicht erst gesagt werden.«

1. Der Verfasser geht von der unrichtigen Vorausstellung aus, daß im allgemeinen die Lichtstärke in den phototropischen Pflanzenorganen von vorn nach hinten abnimmt. Wie dies bei Avena der Fall ist, laß ich hier noch ruhen, aber bei dem ebenfalls von Noack untersuchten Phycomyces ist dies gerade nicht der Fall, hier nimmt die Lichtstärke von vorn nach hinten zu. Wie der Gang der Strahlen sein konnte, dem widmet der Verf. wohl einige Zeilen, doch geht er nicht tief genug darauf ein. Während er in der Ungewißheit dieser für die Beurteilung der physiologischen Tatsachen allernotwendigsten ersten physikalischen Umständen beruht, meint der Verf. leider, daß er doch mit Recht physiologische Schlüsse ziehen darf.

2. Ebenso unrichtig ist der Gedanke des Verf., daß bei der Schiefstellung der zylindrischen Organe zum Lichteinfall physikalisch nur der Lichteinfall (nach dem Sinus des Ablenkungswinkels) sich ändert. Der Gang paralleler Strahlen in einer schief gestellten zylindrischen Linse ist nicht so einfach zu berechnen, aber wir können uns z. B. für Phycomyces ziemlich genau darüber klar werden, wenn wir wieder eine Glasröhre mit Wasser gefüllt mit parallelen Sonnenstrahlen beleuchten und in verschiedene Winkel zum Lichteinfall bringen. Wenn man das tut, so wird es einem erst recht deutlich, wie weit die Vorstellung Noacks von der Wirklichkeit entfernt ist. Die Konzentration des Lichtes von vorn nach hinten, welche, wie gesagt, auch an der Zelle selbst zu beobachten ist, wird bei schiefem Lichteinfall immer stärker; das Licht wird also an der Hinterseite auf einem immer kleineren Bezirk zu einer ungemein starken Intensität konzentriert, und bei 30^0 liegt die Brennlinie gerade auf der Hinterwand. Wird der Einfallswinkel kleiner, so bewegt sich die Brennlinie von der Hinterwand nach der Mitte der Zelle zu. Es ist also kein Zufall, daß gerade die Versuche um $\pm 30^0$ um $\pm 150^0$ in der Noackschen Arbeit eine bedeutende Rolle spielen und man versteht jetzt wohl, wie viele verwirrende Resultate die Versuche mit schiefem Lichteinfall aufweisen können. Wo, wie bei Avena, ein Teil des Lichtes in der Pflanze diffus wird (worauf auch Noack selbst hinweist), da werden die Verhältnisse noch mehr verwickelt sein. Außerdem ist der Strahlengang ganz verschieden, je nachdem das Blatt die Coleoptile mehr oder weniger ausfüllt.

3. Bei Avena wird der Lichteinfall unter gleichen Winkeln von oben und unten als physikalisch genau gleich gedacht. Dabei wird ganz außer Betracht gelassen, daß der Lichteinfall von oben immer stärker die paraboloidförmige Spitze bestrahlt, welche dazu vielfach hohl ist — und wie man sich dabei den Strahlengang innerhalb der Spitzenzellen denken muß, ist nicht leicht zu sagen. Diese Belichtung von oben wird physikalisch gleichgestellt mit der Belichtung in denselben kleinen Winkeln von unten, wobei — z. B. bei 160^0 — die Strahlen, wie der Verfasser selbst sagt, erst in der Hälfte der Versuchspflanze das Objekt erreichen. Der Verf. trägt hiergegen kein Bedenken,

weil der untere Teil so wenig empfindlich sei. Doch braucht man nur eine kleine Skizze zu machen von dem Lichteinfall bei 160° und von der Länge und Dicke der Pflanze, um zu sehen, wie wenig von der an der Hälfte der Vorderseite angreifenden Lichtmenge die Rückseite erreichen wird. Es ist ganz selbstverständlich, daß die Belichtung von oben her auf diese Weise stärker wirkt als eine derartige Belichtung von unten unter gleichen Winkeln. Ich will hier aber noch nicht näher auf die Verhältnisse bei Avena eingehen, sondern wollte nur betonen, wie der Lichteinfall unter gleichen Winkeln von unten und oben, besonders in den kleinen Winkeln, bei Avena bei weitem nicht physikalisch gleich zu nennen ist. Darum fehlt der Konklusion Noacks, daß die Pflanze die Lichtrichtung empfindet, die Begründung.

4. Dasselbe gilt auch für Phycomyces; denn wenn man von dem Verhältnis der Größe des Sporangiums, der Entfernung der Wachstumszone vom Sporangium und der Länge dieser Wachstumszone eine Skizze macht, so sieht man, daß bei Belichtungen von oben unter Winkeln von 30° und kleiner ein beträchtlicher Teil der wachsenden Zone selbst vom Sporangium beschattet ist. Schon aus diesem Grund kann man eine niedrigere »Schwelle« bei 150° als bei 30° erwarten. Deshalb ist auch bei Phycomyces der Vergleich des Lichteinfalls von oben und unten verfehlt und sind somit bei Phycomyces wie bei Avena die Gründe, welche den Verfasser zu der Annahme einer Lichtrichtungsperzeption führen, durchaus unrichtig.

Weiter gehe ich nicht auf die Details dieser Arbeit ein. Ich glaube gezeigt zu haben, daß durch diese Fehler die Resultate entstanden sind, welche den Verf. zu unrichtigen Auseinandersetzungen geführt haben, wodurch einfachere und klarere Auffassungen bei seite gestellt werden und schließlich »die spezifischen Eigenschaften des Protoplasmas« die undeutlichen Resultate entschuldigen müssen. Es ist mir unangenehm, daß ich so persönlich auf diese Arbeit habe antworten müssen, aber ich glaube, daß es für die Aufklärung unserer physiologischen Kenntnis ein erstes Bedürfnis ist, derartige bedeutende Fehler, welche neue Komplikationen bringen, einzusehen und zu beseitigen.

Der Phototropismus ist bei Phycomyces, wie hier gezeigt wurde, nur eine Resultante der ungleichen Wachstumsreaktion der ungleich belichteten Seiten der Zelle, und die Annahme einer speziellen Perzeption der Lichtrichtung ist hier ganz überflüssig und entbehrt jeder Begründung. Damit kommt man — wie schon in einer vorläufigen Mitteilung (1913) gesagt wurde — wieder zu dem einfachen Prinzip der de Candolleschen Theorie zurück, obwohl die Wirklichkeit, welche zu diesem Prinzip zurückführt, bei weitem nicht so einfach ist, wie de Candolle sich dies damals gedacht hat.

Die Untersuchungen über Licht und Wachstum werden fortgesetzt mit Stengel und Wurzel höherer Pflanzen, um zu prüfen, ob hier vielleicht ähnliche Erscheinungen wie bei der einzelnen Zelle von Phycomyces auftreten. Auf die Schlußfolgerungen, welche noch weiter aus den hier angeführten Ergebnissen bei Phycomyces abzuleiten sind, will ich hier nicht zu sehr eingehen. Es scheint mir besser, erst weitere Tatsachen auf einem größeren Gebiet zu sammeln.

Als diese Arbeit abgeschlossen war, erschien gerade eine vorläufige Mitteilung von E. Vogt, der bei vertikalem Lichteinfall bei Avena in gleicher Weise eine Wachstumsbeschleunigung beobachtet hat. Die beigegebene Figur zeigt die Reaktion bei einer vertikalen Belichtung mit 100 M.-K. × 900 S. (also bei starker »Überbelichtung«). Die Art der wellenförmigen Reaktion stimmt mit der bei derartigen Lichtmengen gefundenen Reaktion bei Phycomyces (Tab. 36 bis 38 und Fig. 5 G) überein. Auch die Wachstumsverringerung vor der Beschleunigung tritt bei Vogt auf. Ich habe bei Tab. 36 bis 38 darauf hingewiesen, daß ich diese Wachstumsverringerung schließlich nicht als zu der Photoreaktion gehörig ansehen dürfte und vielmehr glaubte, daß sie der kleinen Temperaturerhöhung zugeschrieben werden müßte. Auf die Beschreibung der Wachstumsverringerung als Folge einer plötzlichen kleinen Temperaturerhöhung (§ 2) sei hier verwiesen. Doch werde ich hoffentlich später noch Gelegenheit haben, näher festzustellen, ob diese Wachstumsverringerung dem Lichte oder der Wärme zugeschrieben werden muß.

Es sei hier noch erwähnt, daß vielleicht ein enger Zusammen-

hang bestehen kann zwischen der Photowachstumsreaktion und dem besonders von Tröndle (1910) untersuchten wichtigen Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Weitere Literaturangaben über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum und über verschiedene Auffassungen vom Wesen des Phototropismus lasse ich hier beiseite. Schon in der genannten, vorläufigen Mitteilung habe ich einige Angaben aus der Literatur angeführt und darauf hingewiesen, wie durch viel zu lange Belichtung, durch viel zu große Lichtmengen, durch intermittierende Belichtung, durch inkonstante Temperatur usw. die eigentliche Photowachstumsreaktion bis jetzt unbekannt geblieben ist. Die Unbekanntheit mit dieser typischen Reaktion ist wieder die Ursache, daß man in der Botanik in der letzten Zeit so wenig Zusammenhang zwischen Wachstum und Tropismen sucht und daß den tropistischen Erscheinungen zu viel Theorie gewidmet und zu viel Rätselhaftes zugeschrieben wird. Hoffentlich wird es hier bei Phycomyces auch nach Anderer Urteil gelungen sein, den Schleier vom Phototropismus abzuheben, und wenn damit für viele dem Phototropismus sein Reiz genommen wird, so sind wir doch vielleicht der Wirklichkeit etwas näher gekommen.

Der Direktion der Teyler-Stiftung spreche ich meinen aufrichtigen Dank aus für die angenehme Gelegenheit und die guten Hilfsmittel, die mir im Laboratorium geboten wurden. Besonders dem Herrn Konservator, Ihr. Dr. G. Elias, danke ich verbindlichst für das fortwährende Interesse, das er meinen Versuchen und häufigen technischen Fragen immer freundlichst gezeigt hat. Für den Biologen muß es als ein günstiger Umstand betrachtet werden, in der unmittelbaren Nähe eines physikalischen Zentrums arbeiten zu dürfen.

Haarlem, Mai 1914.

Literatur.

Arisz, W. H., (1911). Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. Amst. 1911.
—, (1913). Ebenda. 1913.
Blaauw, A. H., (1908). Ebenda. 1908.
—, (1909). Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. Néerlandais. **5.**
—, (1913). Proceedings Kon. Ak. v. Wetensch. 1914. (Communicated Dec. 1913.)
Errera, L., (1884). Bot. Zeitg. 1884. **42.**
Fröschel, P., (1908). Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Abt. I. 1908. **118.**
Jacobi, H., (1911). Ebenda. 1911. **120.**
Noack, K., (1914). Zeitschr. f. Bot. **6.** Heft 1.
Tröndle, A., (1910). Jahrb. f. wiss. Bot. **48.**
Vines, S. H., (1878). Arb. Würzburg II. 1878.
Vogt, E., (1914.) Ber. d. d. bot. Ges. **32.** Heft 3.
Wolk, P. C. v. d., (1912). Public. sur la Physiol. végét. Nymegen. 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Blaauw. A.. H.

Artikel/Article: Licht und Wachstum I. 641-703