

## Licht und Wachstum II.

Von

Dr. A. H. Blaauw.

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

Mit 10 Abbildungen im Text.

### § 11. Die Hypokotylen von *Helianthus globosus*. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverteilung.

Nachdem ich in der früheren Arbeit<sup>1</sup> die Reaktion des Wachstums auf verschiedenartige Belichtungen für eine einzige Zelle beschrieben hatte, wurden dieselben Untersuchungen fortgesetzt mit einem vielzelligen Organismus. Hatte ich anfangs sofort die *Avena*-Keimpflanze als Versuchsobjekt wählen wollen, nach der Erscheinung der vorläufigen Mitteilung Vogts (1914) entschloß ich mich nach einer anderen Versuchspflanze umzusehen, um die ausführlichen Resultate Vogts abzuwarten. Da er eine monokotyle Pflanze bearbeitete, suchte ich mir eine dikotyle Keimpflanze heraus.

#### Die Versuchspflanze.

Das Auffinden eines geeigneten Versuchsobjekts war ziemlich schwierig. Der Pflanze sollen genügend Reservestoffe zur Verfügung stehen, um im Dunkeln wachsen zu können; das Organ muß schnell und regelmäßig wachsen; die Wachstumszone muß ringsum gleichmäßig belichtet werden können, und die Pflanze soll nicht zu lang sein, damit die Versuche innerhalb des im § 2 beschriebenen Versuchskastens stattfinden können, also bei äußerst konstanter Temperatur. — Nachdem *Lepidium sativum*, *Brassica napus*, *Linum usitatissimum*, *Cucumis sativa*, *Scorzonera hispanica* u. a. geprüft waren, wurden schließlich die Hypokotyle von *Helianthus globosus fistulosus*

<sup>1)</sup> Diese Zeitschrift 1914. 6, 641.

gewählt, obwohl auch diese, wie man sehen wird, gewisse Nachteile zeigten.

Aus den sehr ungleichen Samen wurden diejenigen mittlerer Größe ausgesucht und von der Samenschale befreit. Sie blieben während eines Tages in einer Wasserschicht liegen um zu quellen. Um die Tiefe dieser Wasserschicht gleichmäßig zu

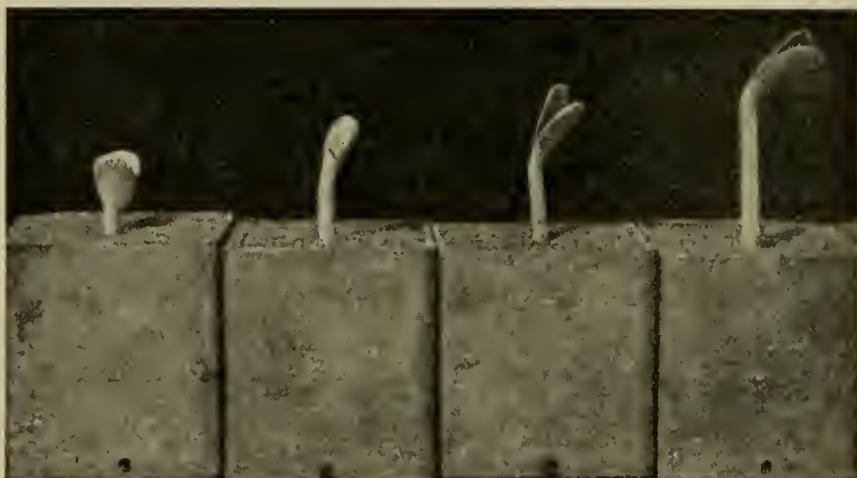


Fig. 1. Das Aufwachsen der Keimpflanzen vor dem Versuch in den Zinktöpfchen.

halten, wurde Gaze auf einen in einer Schale schwimmenden Holzring gespannt und darauf die Samen ausgelegt.

Während des zweiten Tages wurden die gequellten Samen mit der Wurzel spitze senkrecht nach unten zwischen den Maschen der Gaze ins Wasser gesetzt. Nach dem zweiten Tag sind die Samen so weit gekeimt, daß sie in kleine Zinktöpfe ( $2\frac{1}{2} \times 2\frac{1}{2} \times 3$  cm) mit Sand oder Gartenerde gepflanzt werden können (s. Fig. 1). Man kann die Samen nicht zwei Tage lang vertikal keimen lassen, da die junge Wurzel am zweiten Tag bereits so stark geotropisch krümmt, daß man die Keimpflanze nicht mehr so pflanzen kann, daß die Keimblätter an der Versuchspflanze nach oben stehen. Bei dieser dikotylen Pflanze kam es natürlich darauf an, daß die Hypokotylen bis zum Grunde der Keimblätter aufrecht wuchsen, damit sie nicht durch Krümmung an der Spitze von den dann nach unten gerichteten Keimblättern beschattet werden konnten. Auf die beschriebene Weise sind bei den gekeimten Samen, als sie nach 2 bis 3 Tagen gepflanzt wurden, die Wurzel und das Hypokotyl vollkommen

gerade und trägt das Hypokotyl die Keimblätter empor gerichtet. Wenn jetzt das Hypokotyl weiter auswächst, biegt sich die äußerste Spitze meistens doch etwas, so daß die Keimblätter bei den meisten Versuchspflanzen schief zur Achse des Hypokotyls stehen, aber dasselbe nicht beschatten können (s. Fig. 1 und 6). Keimpflanzen, bei welchen dies ausnahmsweise wohl der Fall war, wurden nicht verwendet. Die Zinktöpfe stehen auf Zinkschalen mit einer Wasserschicht, während das Wasser durch kleine Löcher unten in die Töpfchen aufgesogen wird. Die Streckung der etiolierten,  $\pm 2$  mm dicken Hypokotylen (bei  $20^{\circ}$  untersucht) dauert 15 bis 20 Tage fort, wobei sie schließlich eine Länge von 15 bis 25 cm erreichen können. Die glänzend-weißen Keimlinge bleiben 10 bis 15 Tage aufrecht stehen, aber während der letzten Tage ihres Wachstums fallen die Keimpflanzen durch Schwäche um und richten sich nur an der Spitze geotropisch wieder etwas auf. Weiter entwickelt sich die Pflanze im Dunkeln nicht. Die Keimblätter färben sich 2 bis 3 Tage nach der Keimung deutlich gelb. Bringt man die Pflanze ins Tageslicht oder in starkes Kunstlicht, so werden die Kotylen bald grün. Das Hypokotyl ergrünt im Licht selbst bei längerem Aufenthalt nur sehr schwach in den oberen 1 bis  $2\frac{1}{2}$  cm. Die Fähigkeit, das Blattgrün zu entwickeln, nimmt also von der Basis der Keimblätter an im Hypokotyl schnell ab.

---

Die  $\pm 2$  mm dicken Keimlinge sind ungefähr rund, oft schwach elliptisch. Sie haben vielfach oberflächliche Gruben, welche äußerlich an der Pflanze nicht auffallen, aber an einem Querschnitt unter dem Mikroskop als wenig tiefe Einbuchtungen zu erkennen sind. Am Querschnitt beobachtet man weiter die Gefäßbündel, welche in einem Kreise oder einer Ellipse oder einem schwachen Sechseck stehen. Die meisten Hypokotylen bleiben recht, aber einige zeigen Torsionen, welche bisweilen ziemlich stark werden können. Derartige Keimpflanzen wurden nicht für die Versuche verwendet.

Schließlich muß ich noch auf die starke Gewebespannung zwischen Mark und Rinde hinweisen. Das ist bald zu sehen, wenn man die Pflanzen der Länge nach durchschneidet. Die Hypokotylhälften biegen dann sofort  $30^{\circ}$  bis  $40^{\circ}$  nach außen um.

### Die Nutation der Hypokotylen.

Die Keimpflanzen, welche auf die beschriebene Weise kultiviert werden, sind in mancher Hinsicht recht bequeme Versuchspflanzen. Sie wachsen schnell auf und sind bei  $20^{\circ}$  6 bis 7 Tage nach dem Aussäen für die Versuche fertig ( $4\frac{1}{2}$  bis 6 cm); sie sind sehr kräftig und wachsen  $\pm 1\frac{1}{2}$  mm pro Stunde; man kann das Hypokotyl ringsum gleichmäßig belichten, ohne daß es von den Keimblättern beschattet wird.

Neben allen diesen Vorteilen stellte sich aber ein Mangel, worauf die Versuche fast scheitern mußten. Das ist die starke Nutation, welche die direkte Messung des Wachstums vollständig unmöglich macht. Ich hatte angefangen an die Spitze des Hypokotyls oder an die Keimblätter kleine Glasnadeln oder Amarylkörner aufzukleben, um darauf das Horizontalmikroskop zu richten, weil es eine genauere Beobachtung gestattet als die direkte Einstellung auf die Pflanze selbst. Alle derartige Versuche schlugen fehl durch die starke Nutation des Hypokotyls in der wachsenden Zone. Wenn man den Zuwachs der freiwachsenden Pflanze im Mikroskop beobachtet, so steht das Wachstum bisweilen scheinbar still, um darauf langsam zu einer abnormal hohen Geschwindigkeit zu steigen, wobei das Bild sich stark nach links oder rechts bewegt, um später wieder langsam auf niedrige Werte zu sinken. Ich brauche hierauf nicht näher einzugehen, da es sich sofort herausstellte, daß derartige Wachstumsmessungen keinen Wert hatten. Es war nur daraus schon abzuleiten, daß die nutierende Bewegung in Kreisen bis Ellipsen stattfindet, welche in  $2\frac{1}{2}$  bis 3 Stunden vom Hypokotyl durchgelaufen werden.

Da auch in § 16 auf diese Nutation noch näher eingegangen werden muß, so will ich hier noch einige nähere Angaben über sie geben. Durch diese rotierende Nutation findet man die Hypokotylen im Dunkel in verschiedenen Winkeln gekrümmmt, meistens  $5^{\circ}$  bis  $15^{\circ}$ , höchstens bis  $20^{\circ}$ . Bei diesen Krümmungen findet man keine Richtung besonders bevorzugt, nur scheinen die Ausbiegungen, wenn die Keimblätter stark nach einer Seite stehen, in der durch das Hypokotyl und durch oder zwischen die Keimblätter gelegten Ebene wohl etwas stärker zu sein als senkrecht darauf. Ich habe für einige Pflanzen die nutie-

rende Bewegung makroskopisch näher beobachtet, indem jede 20 bis 30 Minuten der Ablenkungswinkel und die Richtung der Krümmung bestimmt wurde.

Das Resultat war, daß der wachsende Teil des Hypokotyls in mehr oder weniger unregelmäßigen Kreisen oder Ellipsen herumgeht (z. B. Fig. 2). Es gibt Pflanzen, deren rotierende Nutationskrümmungen bis zu  $20^{\circ}$  aufweist, während andere innerhalb  $10^{\circ}$  oder weniger bleiben. Bisweilen wird die Pflanze recht, also die Nutationskrümmung  $0^{\circ}$ , was natürlich am leichtesten bei den schwachnutierenden geschieht. Wie gesagt, wird die Nutationsellipse meistens in  $2\frac{1}{2}$  bis 3 Stunden durchlaufen. Die meisten Hypokotylen nutieren links, nur selten rechts; auch sah ich sie niemals ihre Richtung umkehren. Es ist wohl im Zusammenhang damit, daß die Hypokotylen, welche äußerlich eine Torsion aufweisen (s. oben), auch in den meisten Fällen links tordieren, selten rechts. Das sieht man auch an aufgehängten Pflanzen, welche meist ruhig hängen bleiben (s. unten), aber, wenn sie drehen, am freien unteren Ende sich meistens rechtsum, selten linksum wenden, also ebenfalls links tordieren, selten rechts.

Um diese Pflanze verwenden zu können, mußte also die Nutation umgangen werden. Das war vielleicht zu erreichen, indem an die Pflanze auf die Weise des Auxanometers ein Faden befestigt wurde, der über eine Rolle laufend am unteren Ende ein Gewicht trägt. Das Gewicht sollte dann wenigstens so schwer sein, daß die rotierende Nutation aufgehoben wurde. Dabei entsteht aber ein Nachteil, indem durch die Rolle leicht Unregelmäßigkeiten entstehen können, welche auf die sehr genaue Beobachtung störend wirken, während außerdem eine

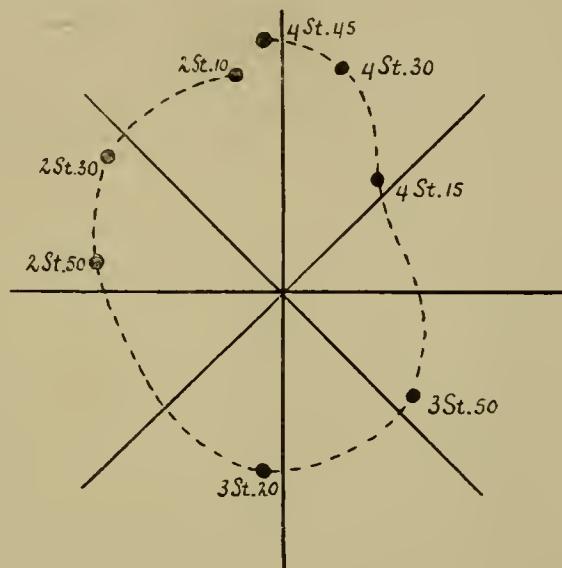


Fig. 2. Beispiel der rotierenden Nutation der Keimpflanzen von *Helianthus globosus*.

derartige Aufstellung schwerlich im kleinen Räume mit konstanter Temperatur stattfinden konnte. Darum habe ich versucht, ob ich die sehr kräftigen Pflanzen nicht aufhängen konnte, was auf eins hinauskommt, als wenn an der stehenden Pflanze das Gewicht des kleinen Töpfchens ( $2\frac{1}{2} \times 2\frac{1}{2} \times 3$  cm) zieht. Dabei wurde vermieden, daß auf die Wurzeln ein Zug ausgeübt wurde, indem um die Basis des Hypokotyls Watten gelegt wurden und diese mit Gummiringen um das Hypokotyl und auf das Töpfchen befestigt wurden. Wird die Pflanze jetzt aufgehängt, so kann sie ohne irgendeine Verletzung das Töpfchen tragen. Der Keimling wird mittels einer geflochtenen Seidenschnur gerade unter den Kotylen aufgehängt und inmitten der vier Spiegel an den Bügel, des in § 4 beschriebenen Gerüstes, befestigt (s. Blaauw, 1914, S. 654, Fig 3).

Obwohl mir selbst diese Versuchsmethode wenig angenehm, weil nicht ganz natürlich, war, so hat sie sich bei genauer Vergleichung als sehr geeignet und ganz unschädlich herausgestellt. Wie ich hierunter näher zeigen will, ist die Wachstumsgeschwindigkeit an den aufgehängten Pflanzen sogar genau dieselbe wie an den stehenden Keimlingen, ist die Wachstumsverteilung dieselbe wie bei normal wachsenden Keimlingen und tritt schließlich, wie in § 12 bewiesen wird, die Photowachstumsreaktion bei stehenden und aufgehängten Pflanzen prinzipiell in derselben Form auf.

Nachdem diese Versuche mich von der Unschädlichkeit vollkommen überzeugt hatten, habe ich die Methode ruhig angewandt. Ich will jetzt hinweisen auf die großen Vorteile, welche diese Methode, nebst der Geduld fordernden Ausführung, aufweist: 1. Die Pflanze wächst außerordentlich regelmäßig und bewegt sich niemals seitlich aus dem Gesichtsfeld. 2. Es ist möglich die Pflanze schon 24 Stunden zuvor im Versuchskasten aufzustellen, und doch bei den kleinen Spiegeln sicher zu sein, daß das Licht am folgenden Tag gerade die wachsende Zone trifft. Der Keimling wird nämlich so aufgehängt, daß das von den Spiegeln zurückgeworfene Licht den Keimling gerade bis unter den Kotylen belichtet. Da die Pflanze an dieser Stelle aufgehängt ist, so bleibt sie auch weiter von hier an bis nach unten belichtbar, da sie nicht nach oben, aber nach unten wächst. Man vermeidet also ganz den Nachteil der Über-

bringung aus dem Kulturmästchen in den Versuchskasten, weil dies schon 24 Stunden zuvor geschehen kann. 3. Ein dritter nicht geringer Vorteil liegt darin, daß die Versuchspflanze niemals vom Beobachtungslicht bestrahlt zu werden braucht! Es wird in eine Ecke des Töpfchens eine feine Nadel oder ein Glasfaden gesteckt, auf dessen Spitze das Horizontalmikroskop gerichtet wird. Ein kleiner Schirm wird so aufgestellt, daß das rote Beobachtungslicht wohl auf die Beobachtungsspitze, aber nicht auf die Pflanze fallen kann.

Auf diese Weise liefert die Methode bei dieser Pflanze keinen nachweisbaren Nachteil, wohl aber wichtige Vorteile.

### Die Wachstumsschnelligkeit.

Um ein Urteil darüber zu bekommen, in welchem Stadium die Pflanze sich am besten für die Versuche eignet, wurde die Wachstumsschnelligkeit der Pflanzen verschiedener Größen makroskopisch bestimmt.

Es ergab sich als mittleres Wachstum bei verschiedener Größe das folgende Resultat:

Tabelle I.

Länge des Hypokotyls	Mittlerer Zuwachs in 24 Stunden	Mittlerer Zuwachs pro Minute
25—35 cm	24 mm	17 $\mu$
35—45 cm	27 mm	19 $\mu$
45—55 cm	32 mm	22 $\mu$
55—65 cm	37 mm	26 $\mu$
65—75 cm	33 mm	23 $\mu$

Später nimmt das Wachstum immer mehr ab und bei einer Länge von 15 bis 25 cm hört der Zuwachs ganz auf.

Für die Versuche werden nun Keimlinge gebraucht, welche am Anfang des Versuches 40 bis 60 cm lang sind. Das Wachstum ist aber, wie schon aus obigen Zahlen zu erwarten ist, nicht vollkommen konstant, aber steigt langsam im Laufe der Stunden an. Nur bei den längeren Keimpflanzen, welche bisweilen mehr als 35  $\mu$  pro Minute wachsen, steigt der Zuwachs nicht mehr, oder geht sogar etwas zurück. Ich habe berechnet, daß man bei den verwendeten Versuchspflanzen im Mittel auf eine (innere) Wachstumssteigerung von 2 bis 3 % pro Stunde

rechnen muß. Wie die aufgehängten Pflanzen bei mikroskopischer Beobachtung zeigten, kann dies weniger sein, aber auch ausnahmsweise  $4\frac{1}{2}$  bis  $5\frac{1}{2}\%$  betragen. Diese Erscheinung trat an den stehenden und an den aufgehängten Pflanzen in gleicher Weise auf. Für die Beurteilung der Wachstumsreaktion muß damit natürlich Rechnung gehalten werden. Darum ist in Fig. 3 und 4 die Linie, welche das mittlere Wachstum der nicht belichteten Pflanze darstellt, mit einer Steigerung von 2 bis 3 % pro Stunde in die Figur eingetragen.

Wir wollen jetzt die makroskopisch gemessene Wachstums geschwindigkeit der stehenden Pflanzen mit der mikroskopisch gefundenen Geschwindigkeit der aufgehängten Pflanzen vergleichen.

Die 40 bis 60 mm langen Versuchspflanzen würden nach Tab. 1, wenn sie stehend wachsen, einen Zuwachs haben von im Mittel  $19 \mu$  (40 cm) bis im Mittel  $26 \mu$  (60 cm) pro Minute.

Aus den Anfangswerten von 71 aufgehängten Versuchspflanzen, welche also 40 bis 60 mm lang waren, ergab sich als mittlere Wachstumsgeschwindigkeit  $22 \mu$ . Also eine sehr genaue Übereinstimmung mit dem Wachstumswert der stehenden Pflanzen!

#### Die Wachstumsverteilung.

Für eine richtige Aufstellung des Versuches und Beurteilung der Resultate war es nötig die Länge der Wachstumszone und die Verteilung des Wachstums zu kennen. Die wachsende Zone hat bei Pflanzen von 40 bis 60 mm eine Länge von 30 bis 45 mm.

Da die Belichtungsspiegel so lang waren, daß sie eine Zone von 45 mm unter den Kotylen belichten konnten, so war deshalb immer die ganze wachsende Zone bestrahlt. Eine längere Zone konnte nicht belichtet werden, wegen der Versuchsaufstellung in dem beschränkten Raum des Thermostaten.

Für die Bestimmung der Wachstumsverteilung bei stehenden und aufgehängten Pflanzen habe ich viele Versuche ausgeführt auf eine etwas andere Weise als die übliche. Ich wollte nämlich zugleich einmal nachsehen, ob die Wachstumsverteilung bei feinerer Zonenverteilung mit mikroskopischer Beobachtung unregelmäßiger sein würde, als wie wir sie aus den meisten Untersuchungen kennen. Ich hatte doch bei den Luftwurzeln einer Cissusart im Urwald bei Tji Bodas eine Wachstumsver-

teilung gefunden, welche nicht nur ein, sondern zwei oder mehr Maxima aufwies (Blaauw 1912).

Auf die Hypokotylen wurden sehr kleine Marken aufgetragen mit Tusche oder Amarylstaub in Wasser. Die Flüssigkeit wurde in einem feinen Glaskapillar aufgesogen und damit wurden recht scharfe, kleine, schwarze Punkte auf den Keimling angebracht. Wenn man will, so kann man auf diese Weise Zonen von  $\frac{1}{2}$  mm oder kleiner erreichen. Nachdem sie schnell aufgetragen sind, werden die Entfernungen bei vierzigmaliger Vergrößerung im Horizontalmikroskop gemessen. Im Tageslicht sind die schwarzen Punkte auf der weißen Pflanze recht scharf im Mikroskop zu beobachten. Es ist bei dieser mikroskopischen Messung gerade möglich, schon nach wenigen Stunden den Zuwachs der kleinen Zonen zu bestimmen, wodurch das Bild der Wachstumsverteilung noch genauer ist als nach z. B. 24 Stunden.

Die Anfangslängen der Zonen waren also ungleich und da dies für die Übersicht einer Tabelle mit mehreren Versuchen störend wirkt, so habe ich in den folgenden Tabellen Zonen von je 2 mm angenommen und darin die für die betreffenden Stellen gefundenen Prozentzahlen des Zuwachses eingetragen. Die erste Zone fängt am oberen Ende des Hypokotyls an, also unter der Einpflanzungsstelle der Keimblätter.

Die Tab. 2 gibt den Zuwachs in Prozenten der Anfangslänge nach einem Wachstum von fünf und sieben Stunden.

Die Tab. 3 lässt uns dasselbe sehen nach 22 und 23 Stunden bei stehenden und darauf bei aufgehängten Keimlingen.

Ich habe hier nur neun Versuche mitgeteilt, obwohl noch mehrere angestellt wurden, ohne aber ein anderes Resultat zu erzielen.

Wir können nun aus diesen Versuchen die folgenden Tatsachen entnehmen.

Die Wachstumsschnelligkeit nimmt vom oberen Ende des Hypokotyls, wo sie schon beträchtlich ist, schnell zu und erreicht meistens 4 bis 14 mm von oben ihren Maximalwert, um darauf langsam geringer zu werden, bis der Zuwachs auf einer Entfernung von 30 bis 45 mm gleich Null geworden ist.

Nur in wenigen Fällen (in den Tabellen nur in einem Fall) ergab sich mehr als ein Maximum. Es ist aber nicht ausge-

Tabelle 2.

Entfernung der Zonen von der Spitze mm	Zuwachs in Prozenten der ursprünglichen Länge				
	nach 5 Stunden Länge 60 mm	nach 5 Stunden Länge 47 mm	nach 5 Stunden Länge 58 mm	nach 7 Stunden Länge 46 mm	nach 7 Stunden Länge 53 mm
0—2	21	10	18	15	19
2—4	29	18	21	30	33
4—6	27	20	25	31	31
6—8	21	20	23	36	32
8—10	16	17	23	36	37
10—12	18	19	17	37	—
12—14	16	18	15	37	34
14—16	17	18	8	—	30
16—18	11	23	—	36	—
18—20	11	19	5	36	27
20—22	9	18	5	34	23
22—24	9	18	5	—	—
24—26	10	13	5	32	20
26—28	13	—	5	30	17
28—30	10	10	5	—	—
30—32	—	4	2	25	13
32—34	11	—	0	21	—
34—36	8	2	0	13	9
36—38	6	0	0	—	2
38—40	—	0	0	6	—
40—42	5	0	0	3	2
42—44	4	0	0	0	0
44—46	2	0	0	0	0
46—48	0	0	0	0	0

schlossen, daß hier noch von einem Beobachtungsfehler die Rede sein kann. Obwohl also das Resultat in diesem Punkte keine Übereinstimmung zeigt mit den Befunden bei den Cissus-Luftwurzeln, so würde es mir nicht unbegreiflich erscheinen, wenn man, je kleiner die Zonen genommen werden, um so leichter Unregelmäßigkeiten in der Reihe der Prozentzahlen bekommt, nicht nur durch Beobachtungsfehler, sondern auch durch innere Zufälligkeiten bei der Zellstreckung des vielzelligen Organs. Wo bei den genannten Luftwurzeln die Wachstumszone 20mal länger ist, da konnten dann diese mehreren Maxima schon makroskopisch beobachtet und in gleicher Weise aufgefaßt werden. Wir wollen aber auf derartige Details, welche prinzipiell wahrscheinlich wenig wichtig sind, nicht näher eingehen.

Wir haben hier nur für die richtige Aufstellung und Beurteilung der weiteren Versuche die Wachstumsverteilung, welche übrigens nichts Neues zeigt, feststellen müssen.

Tabelle 3.

Entfernung der Zonen von der Spitze mm	Zuwachs in Prozenten der ursprünglichen Länge			
	Nach 22 Stunden Pflanze stehend	Nach 23 Stunden Pflanze stehend	Nach 22 Stunden Pflanze aufgehängt 38 mm	Nach 23 Stunden Pflanze aufgehängt 50 mm
0—2	62	68	72	16
2—4	115	84	100	70
4—6	160	100	94	111
6—8	182	125	86	117
8—10	173	147	68	—
10—12	172	152	67	116
12—14	147	143	63	113
14—16	115	119	64	103
16—18	98	123	42	—
18—20	70	100	39	100
20—22	47	86	27	92
22—24	39	68	—	—
24—26	—	63	21	81
26—28	33	59	—	85
28—30	27	43	11	—
30—32	17	37	1	70
32—34	15	21	0	60
34—36	—	—	0	42
36—38	9	11	0	38
38—40	4	0	0	34
40—42	0	0	0	29
42—44	0	0	0	3
44—46	0	0	0	0

## Die Versuchsmethode.

Diese haben wir zum Teil schon oben mitgeteilt. Wir wollen noch einige Punkte zum richtigen Verständnis hervorheben. Die auf die beschriebene Weise aufgezogenen Keimlinge standen im Kulturkasten, also bei derselben Temperatur, bei welcher der Versuch stattfand. Die geeignete Versuchspflanze wurde am vorigen Tage an den Belichtungsapparat (mit den vier Spiegeln) aufgehängt und in den Versuchskasten übergebracht. Die Temperatur betrug in allen Versuchen  $20^{\circ}$  C mit der in § 2 beschriebenen hohen Stabilität.

Das Wachstum wurde gemessen mit einem Horizontalmikroskop oder Fernrohr, welches 70 mal vergrößerte und dessen Vorderlinse  $\pm 15$  cm vom Objekt entfernt war. Das rote Beobachtungslicht war stärker als bei den Versuchen mit Phyco-

myces, aber die Keimlinge waren vor dem Licht völlig geschützt. Der Zuwachs wurde meistens jede 3 bis 5 Minuten beobachtet und war mit dieser Vergrößerung und Belichtung bis  $4 \mu$  genau festzustellen; auf eine Minute berechnet (wie in den Tabellen geschehen ist), ist der Beobachtungsfehler nicht größer als  $1 \mu$  pro Minute. Es ist mir aufgefallen, wie die Genauigkeit derartiger Beobachtungen (bei schwachem, rotem Licht) durch Übung steigt. Im Anfang bekam ich ziemlich stark wechselnde Zahlen für die Wachstumsgeschwindigkeit; später wird die Beobachtung viel genauer. Besonders muß man dabei auf die Breite der Mikrometermarken achten!

Vor der Belichtung wurde die Wachstumsgeschwindigkeit während 15 bis 30 Minuten festgestellt. Das Wachstum ist so regelmäßig, daß die gefundenen Zahlen sehr wenig variieren; nur sieht man die mittlere Schnelligkeit, wenn die Beobachtung längere Zeit fortgesetzt wird, langsam steigen, wie wir dies schon oben beschrieben haben.

Die Versuchsbelichtung geschah auf die übliche Weise, wie sie für Phycomyces schon beschrieben wurde. Die Pflanze wird vor dem direkten Licht von oben her geschützt, aber die vier Spiegel werfen das Licht seitlich senkrecht auf das Hypokotyl. Um einen eventuellen Einfluß der Kotylenbelichtung vorzubeugen, war die Pflanze so aufgehängt, daß das Licht die Keimblätter nicht treffen sollte. Nachdem schon einige Versuche angestellt waren, schien es mir doch erwünscht, die Kotylen vollständig zu verdunkeln. Ich meinte nämlich einen gewissen Einfluß der Kotylenbelichtung auf das Wachstum des Hypokotyls zu bemerken. Während diese wichtige Frage in einer folgenden Arbeit näher untersucht wird, habe ich weiter an allen Versuchspflanzen die Kotylen sicherheitshalber mit Stanniol verdunkelt gehalten. Dadurch kann keine der Eigentümlichkeiten der Photowachstumsreaktion, welche hierunter beschrieben werden, dem Einfluß einer Kotylenbelichtung zugeschrieben werden. Das Kämmchen im Versuchskasten war annähernd mit Wasserdampf gesättigt. Auch wurde auf die Watten des Töpfchens am vorigen Tage noch reichlich Wasser gegossen. Es muß dabei noch darauf geachtet werden, daß der Temperaturunterschied zwischen dem Dunkelzimmer und dem

Versuchskästen nicht so groß sei, daß die inneren Fenster während der Belichtung oder durch die häufigen Beobachtungen anlaufen können.

Damit habe ich das Wichtigste über die Pflanze und die Versuchsmethode beschrieben. Man sieht, daß die Ausführung der Versuche im Anfang nicht immer glatt war und einige Schwierigkeiten überwunden werden mußten. Nachdem viele Versuche, denen noch gewisse Fehler anhafteten, wiederholt waren, wurden die Resultate erreicht, welche in den folgenden Paragraphen mitgeteilt werden.

---

§ 12. Die Photowachstumsreaktion der Hypokotylen von *Helianthus globosus* nach Belichtungen mit 4, 32, 256, 2048, 16 400, 131 200 und 1 050 000 M.-K.-S.

Im Anschluß an die Befunde bei *Phycomyces nitens* wurden die Belichtungen angefangen mit einer Lichtmenge von 256 M.-K.-S. Das Resultat war ganz abweichend; es zeigte sich keine Wachstumsbeschleunigung wie bei *Phycomyces*, sondern es trat nur eine schwache Wachstumsverringerung auf während der ersten Stunde nach der Belichtung. Es wurden dann Versuche mit stärkeren und schwächeren Bestrahlungen vorgenommen, da es nicht im voraus zu sagen war, ob wir bei 256 M.-K.-S. mit einer Überbelichtung oder einer sehr schwachen Belichtung zu tun hatten. Es stellte sich dann heraus, daß eine Lichtmenge von 32 M.-K.-S. eine viel kräftigere Reaktion hervorruft, obwohl ebenso eine Wachstumsverringerung. Darauf wurde noch schwächer belichtet, mit 4 M.-K.-S. Geringere Lichtmengen wurden nicht angewandt, da die Reaktion bei 4 M.-K.-S. schon ziemlich schwierig zu beobachten war.

Ich fange jetzt mit den Versuchen bei Belichtung mit 4 M.-K.-S. an (vierseitig). In allen folgenden Tabellen ist die Zeit der Beobachtung mit kleinen Buchstaben angedeutet; die Zeit vor der Belichtung steigt bis 60 Minuten heran. Vom Moment der Belichtung (60 oder 0 Minuten) an zeigen die Zeitzahlen also die Zeit, welche nach der Bestrahlung verflossen ist. Zwischen den kleinen Zahlen der Beobachtungszeiten ist in Fettdruck die Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. der Zuwachs pro Minute in Mikren angegeben.

**4 M.-K.-S.**

Das Resultat dieser Belichtung zeigen die folgenden Tabellen:

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

37	<b>15</b>	41	<b>15</b>	45	<b>15½</b>	50	<b>15½</b>	55	Licht
	<b>15½</b>	1	<b>15½</b>	5	<b>15½</b>	9	<b>15½</b>	13	<b>15½</b>
17	<b>15½</b>	21	<b>15½</b>	26	<b>15½</b>	30	<b>15½</b>	34	<b>13½</b>
39	<b>14</b>	43	<b>14½</b>	47	<b>14½</b>	51	<b>14½</b>	56	<b>15</b>
1 St. 2	<b>15</b>	1 St. 7	<b>15</b>	1 St. 12	<b>15</b>	1 St. 17	<b>15</b>	1 St. 22	<b>15</b>
1 St. 27	<b>15</b>	1 St. 32	<b>14½</b>	1 St. 37	<b>14½</b>	1 St. 42	<b>15½</b>	1 St. 47	<b>15½</b>
1 St. 51	<b>15</b>	1 St. 56	<b>15</b>	2 St. 1	<b>15</b>	2 St. 6			

Tabelle 5. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

44	<b>38½</b>	48	<b>38½</b>	52	<b>39</b>	56	Licht	39	I
	<b>39</b>	5	<b>39</b>	9	<b>39</b>	13	<b>38½</b>	17	<b>38½</b>
22	<b>38½</b>	25	<b>37</b>	29	<b>37</b>	33	<b>37</b>	37	<b>38½</b>
41	<b>37½</b>	46	<b>36</b>	50	<b>35</b>	54	<b>36</b>	58	<b>36</b>
1 St. 2	<b>36</b>	1 St. 8	<b>36</b>	1 St. 15	<b>36½</b>	1 St. 20	<b>36½</b>	1 St. 25	<b>37</b>
1 St. 30	<b>39</b>	1 St. 37	<b>39½</b>	1 St. 44	<b>39½</b>	1 St. 50	<b>39</b>	1 St. 55	<b>40</b>
2 St.	<b>39</b>	2 St. 5							

Tabelle 6. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

38	<b>17</b>	42	<b>16</b>	47	<b>17</b>	51	<b>17½</b>	Licht	5
	<b>17</b>	9	<b>17</b>	14	<b>18</b>	19	<b>17</b>	24	<b>16½</b>
29	<b>16½</b>	34	<b>16½</b>	39	<b>16</b>	43	<b>15½</b>	48	<b>15½</b>
53	<b>16</b>	58	<b>16</b>	1 St. 3	<b>18</b>	1 St. 7	<b>18</b>	1 St. 11	<b>18</b>
1 St. 15	<b>18</b>	1 St. 19	<b>17</b>	1 St. 24	<b>18</b>	1 St. 29	<b>18</b>	1 St. 34	<b>18</b>
1 St. 39	<b>18</b>	1 St. 44	<b>18</b>	1 St. 49	<b>18</b>	1 St. 53	<b>18</b>	1 St. 58	<b>18</b>
2 St. 3	<b>18</b>	2 St. 8	<b>18</b>	2 St. 13	<b>18</b>	2 St. 18	<b>18</b>	2 St. 22	

Tabelle 7. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

51	<b>21½</b>	55	<b>21½</b>	59	Licht	<b>22½</b>	3	<b>22½</b>	7
	<b>22½</b>	12	<b>22½</b>	17	<b>22½</b>	24	<b>22½</b>	29	<b>22½</b>
34	<b>22½</b>	39	<b>22</b>	44	<b>21½</b>	51	<b>20½</b>	58	
1 St. 4	<b>20½</b>	1 St. 9	<b>21½</b>	1 St. 17	<b>22½</b>	1 St. 22	<b>22½</b>	1 St. 28	<b>22½</b>
1 St. 35									

Tabelle 8. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

43	<b>20½</b>	47	<b>20½</b>	51	<b>20½</b>	55	<b>20</b>	Licht	I
	<b>20</b>	6	<b>20</b>	11	<b>20</b>	16	<b>19½</b>	21	<b>19½</b>
26	<b>19½</b>	31	<b>19½</b>	36	<b>19½</b>	41	<b>19½</b>	46	<b>19</b>
50	<b>20½</b>	54	<b>20½</b>	58	<b>20½</b>	1 St. 2	<b>20½</b>	1 St. 6	<b>20½</b>
1 St. 10	<b>20½</b>	1 St. 15	<b>21</b>	1 St. 20	<b>21</b>	1 St. 26	<b>21½</b>	1 St. 31	<b>21½</b>
1 St. 36	<b>21½</b>	1 St. 41	<b>21½</b>	1 St. 46	<b>21½</b>	1 St. 51	<b>20½</b>	1 St. 56	<b>20½</b>
2 St. 1	<b>21½</b>	2 St. 6							

Tabelle 9. 4 M.-K.-S. Vierseitig.

49	<b>19</b>	53	<b>19</b>	57	Licht	<b>19</b>	1	<b>19</b>
5	<b>18½</b>	9	<b>18½</b>	13	<b>18½</b>	17	<b>18½</b>	22
26	<b>18</b>	30	<b>18</b>	35	<b>18</b>	40	<b>18</b>	<b>18½</b>
50	<b>18½</b>	55	<b>19½</b>	1 St.	<b>19½</b>	1 St. 5	<b>20½</b>	1 St. 10
1 St. 15	<b>21</b>	1 St. 20	<b>21</b>	1 St. 25	<b>21½</b>	1 St. 30	<b>21½</b>	1 St. 35
1 St. 40	<b>21½</b>	1 St. 45	<b>22</b>	1 St. 50	<b>22</b>	1 St. 55	<b>22</b>	2 St. 22
2 St. 5								

Die Zunahme des Wachstums ist gewiß nicht dem Licht, sondern inneren Ursachen zuzuschreiben. Während das Wachstum also 2 Stunden nach der Belichtung  $22 \mu$  pro Minute war, fand ich es 5 Stunden nach der Belichtung  $= 25\frac{1}{2} \mu$ , und 9 Stunden nach der Belichtung  $= 29 \mu$ .

Es folgt deutlich aus diesen Tabellen, daß das Wachstum während einiger Zeit zufolge der Belichtung etwas verringert wird, um später wieder die normale Wachstumsgeschwindigkeit zu erreichen. — Die Reaktion ist schwach, der Anfang und das Ende sind nicht scharf ausgeprägt. — Weitere Details sind nicht mit Bestimmtheit festzustellen. Es lassen sich aus den Tabellen die folgenden mittleren Zahlen für die Reaktion nach einer Belichtung mit 4 M.-K.-S. berechnen:

Tabelle 10.

Anfang der Reaktion nach	Minimales Wachstum nach	Normales Wachstum nach	Minimale Wachstumsgeschwindigkeit
34 Min.	34—39 Min.	56 Min.	87 %
25 "	50—54 "	90 "	90 %
24 "	43—48 "	63 "	90 %
39 "	51—69 "	77 "	91 %
16 "	46—50 "	50 "	94 %
5 "	22—45 "	55 "	92 %
im Mittel: 24 Min.	41—51 Min.	65 Min.	91 %

Die Zahlen der Tabelle 10 sind nicht alle mit Genauigkeit den Tabellen 4 bis 9 zu entnehmen, doch geben die mittleren Zahlen deutlich das Bild der Reaktion. Besonders die gefundenen Minimalwerte des Wachstums zeigen eine große Übereinstimmung (Fig. 3).

### 32 M.-K.-S.

Bestrahlungen mit dieser Lichtmenge ( $64 \text{ S.} \times \frac{1}{2} \text{ M.-K.}$ ) rufen die Photowachstumsreaktion recht kräftig hervor, wie es die umstehenden Tabellen zeigen:

Tabelle 11. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

46	<b>20½</b>	50	<b>20½</b>	54	<b>20½</b>	58	<b>20½</b>	Licht	2
	<b>20½</b>	6	<b>21½</b>	10	<b>20½</b>	14	<b>19½</b>	18	<b>18½</b>
22	<b>18½</b>	26	<b>17</b>	30	<b>16</b>	34	<b>16</b>	40	<b>16½</b>
44	<b>16½</b>	48	<b>16½</b>	52	<b>16½</b>	56	<b>16½</b>	1 St.	<b>16½</b>
1 St. 5	<b>16½</b>	1 St. 10	<b>17</b>	1 St. 15	<b>17</b>	1 St. 20	<b>18</b>	1 St. 25	<b>19</b>
1 St. 30	<b>20½</b>	1 St. 35	<b>20½</b>	1 St. 40	<b>20½</b>	1 St. 46	<b>20</b>	1 St. 52	<b>19½</b>
1 St. 58	<b>19½</b>	2 St. 3	<b>19½</b>	2 St. 8	<b>19½</b>	2 St. 13	<b>19½</b>	2 St. 18	<b>19½</b>
2 St. 24	<b>19</b>	2 St. 30	<b>20½</b>	2 St. 36	<b>20½</b>	2 St. 41	<b>21</b>	2 St. 46	<b>21</b>
2 St. 52	<b>20½</b>	2 St. 57							

Tabelle 12. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

45	<b>24½</b>	49	<b>24½</b>	53	<b>23½</b>	57	<b>24½</b>	Licht	1
	<b>23½</b>	6	<b>23</b>	11	<b>21½</b>	16	<b>19½</b>	21	<b>18½</b>
26	<b>18</b>	31	<b>14½</b>	36	<b>15½</b>	41	<b>16</b>	46	<b>16</b>
51	<b>16</b>	56	<b>18</b>	1 St. 1	<b>18½</b>	1 St. 6	<b>20½</b>	1 St. 11	<b>21½</b>
1 St. 16	<b>23½</b>	1 St. 22	<b>24</b>	1 St. 27	<b>24</b>	1 St. 32	<b>24</b>	1 St. 37	<b>25</b>
1 St. 42	<b>24</b>	1 St. 47	<b>21½</b>	1 St. 52	<b>21½</b>	1 St. 47	<b>21½</b>	1 St. 52	<b>22½</b>
1 St. 57	<b>21½</b>	2 St. 1	<b>21½</b>	2 St. 6	<b>20½</b>	2 St. 11	<b>20½</b>	2 St. 16	<b>22</b>
2 St. 23	<b>24</b>	2 St. 28	<b>24</b>	2 St. 33					

Tabelle 13. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

42	<b>32</b>	46	<b>32</b>	50	<b>33</b>	54	<b>33</b>	58	<b>33</b>	Licht
2	<b>34</b>	7	<b>34</b>	11	<b>33</b>	15	<b>34</b>	19	<b>33</b>	23
27	<b>33</b>	31	<b>32</b>	35	<b>32</b>	39	<b>31</b>	43	<b>32</b>	47
51	<b>32</b>	55	<b>32</b>	59	<b>33</b>	1 St. 3	—	<b>34</b>	—	2 St. 18
2 St. 22	<b>37</b>	2 St. 26	<b>36</b>	2 St. 30						<b>36</b>

Tabelle 14. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

36	<b>22</b>	42	<b>22</b>	47	<b>22</b>	52	<b>21</b>	Licht	2
	<b>20½</b>	6	<b>20½</b>	10	<b>19½</b>	14	<b>18½</b>	18	<b>16</b>
22	<b>15½</b>	27	<b>15½</b>	32	<b>15½</b>	37	<b>14½</b>	42	<b>14</b>
47	<b>15½</b>	52	<b>15½</b>	57	<b>15½</b>	1 St. 2	<b>17</b>	1 St. 9	<b>17½</b>
1 St. 16	<b>18</b>	1 St. 21	<b>17</b>	1 St. 26	<b>18</b>	1 St. 31	<b>17</b>	1 St. 37	<b>17</b>
1 St. 43	<b>15½</b>	1 St. 49	<b>17</b>	1 St. 54	<b>17</b>	1 St. 59	<b>18½</b>	2 St. 4	<b>19½</b>
2 St. 9	<b>20</b>	2 St. 25	<b>20</b>	2 St. 20	<b>21</b>	2 St. 25	<b>21½</b>	2 St. 30	<b>21½</b>
2 St. 35									

Tabelle 15. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

46	<b>32½</b>	51	<b>32½</b>	54	<b>32½</b>	57	Licht	<b>32½</b>	2
	<b>33</b>	7	<b>32</b>	11	<b>32</b>	15	<b>31</b>	19	<b>31</b>
23	<b>31</b>	27	<b>28½</b>	31	<b>29½</b>	35	<b>32</b>	39	<b>31</b>
43	<b>31</b>	47	<b>33</b>	51	<b>33</b>	56	<b>34</b>	1 St. 1	<b>33</b>
1 St. 6	<b>34</b>	1 St. 11	<b>35</b>	1 St. 16	<b>34</b>	1 St. 21	<b>32½</b>	1 St. 26	<b>33</b>
1 St. 31	<b>33</b>	1 St. 36	<b>33</b>	1 St. 41	<b>33</b>	1 St. 46	<b>33</b>	1 St. 51	

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

47	<b>23½</b>	51	<b>23½</b>	55	<b>23½</b>	59	Licht	<b>22½</b>	3
	<b>21½</b>	7	<b>21½</b>	11	<b>20½</b>	15	<b>20½</b>	20	<b>18½</b>
25	<b>17½</b>	30	<b>17</b>	35	<b>18½</b>	40	<b>18½</b>	45	<b>19</b>
50	<b>19</b>	55	<b>19½</b>	1 St.	<b>19½</b>	1 St. 5	<b>20½</b>	1 St. 10	<b>20½</b>
1 St. 15	<b>20½</b>	1 St. 20	<b>20½</b>	1 St. 25	<b>21½</b>	1 St. 30	<b>21½</b>	1 St. 34	<b>22½</b>
1 St. 39	<b>22½</b>	1 St. 44	<b>23</b>	1 St. 49	<b>23</b>	1 St. 53	<b>23</b>	1 St. 59	<b>24</b>
2 St. 3									

Tabelle 17. 32 M.-K.-S. Vierseitig.

31	<b>21</b>	45	<b>21</b>	49	<b>21</b>	53	<b>21</b>	57	<b>21</b>
Licht		2	<b>19</b>	6	<b>18½</b>	11	<b>19</b>	15	<b>19</b>
19	<b>19</b>	23	<b>18</b>	27	<b>18</b>	31	<b>18</b>	36	<b>18</b>
41	<b>18½</b>	46	<b>18½</b>	51	<b>19½</b>	58	<b>21½</b>	—	2 St. 14

Es läßt sich an vier der sieben Tabellen außer der primären Wachstumsverringerung später noch eine zeitliche schwache Wachstumsansteigung, bisweilen oberhalb des Normalwertes, nachweisen. Darauf sinkt die Zuwachsgröße wieder und wird bald normal. Es ist nicht leicht festzustellen, ob eine derartige Steigerung des Wachstums der Reaktion angehört, oder zu der normalen Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit gerechnet werden muß. Wenn aber eine derartige Ansteigung nach kurzer Zeit wieder verschwindet, so habe ich gemeint sie bei diesen und folgenden Versuchen zu der Reaktion rechnen zu müssen.

Es muß dabei noch aufgemerkt werden, daß die sekundäre, zeitliche Ansteigung des Wachstums durchaus nicht immer über den Normalwert geht. Wichtig ist es aber, festzustellen, daß auch hier die anfängliche Wachstumsverringerung durch eine schwächere zeitliche Wachstumsansteigung gefolgt wird. Die Reaktion hat auch hier wie bei Phycomyces einen wellenartigen Verlauf, obwohl sie merkwürdigerweise gerade entgegengesetzt ist. — Es lassen sich die folgenden mittleren Zahlen berechnen für die Reaktion auf 32 M.-K.-S. (s. Tab. 18, S. 482).

Man sieht, daß die Lage des Minimums und Maximums in allen Versuchen sehr gut übereinstimmt. Für die Lage der zweiten Erreichung des Normalwertes habe ich keine mittlere Zahl aufgezeichnet, da dies nur ungenau sein würde.

Vergleichen wir jetzt die Resultate mit denen bei 4 M.-K.-S., so sehen wir, daß die Tabellen zum Teil in Form und Stärke der Reaktion sich noch an die Versuche mit 4 M.-K.-S. anschließen. Im Mittel ist die Reaktion bei 32 M.-K.-S. aber viel

Tabelle 18.

Anfang der Reaktion nach	Minimum nach	Normal nach	Maximum nach	Normal nach	Minimum-wert des Wachstums
14 Min.	30—40 Min.	90 Min.	1 St. 30 Min.—1 St. 46 Min.	2 St. 30 Min.	78 %
6 „	31—36 „	76 „	1 St. 16 Min.—1 St. 47 Min.	2 St. 23 Min.	60 %
19 „	39—51 „	63 „(?)	—	—	92 %
2 à 10 „	37—47 „	—	1 St. 16 Min.—1 St. 31 Min.	2 St. 25 Min.	86 %
7 „	27—31 „	47 „	1 St. 11 Min.—1 St. 16 Min.	1 St. 26 Min.	72 %
3 (?) „	30—35 „	110 „	—	—	86 %
2 (?) „	23—41 „	—?	—	—	65 %
± 8 Min.	32—40 Min.	± 77 Min.	1 St. 18 Min.—1 St. 34 Min.	—	77 %

stärker als bei 4 M.-K.-S. Sie tritt viel früher ein (nach 8 Minuten statt 24 Minuten), das Minimum wird 10 Minuten früher erreicht, die ganze Reaktion dauert länger und zeigt noch eine vorübergehende Ansteigung, der Minimumwert beträgt 77% statt 91%.

### 256 M.-K.-S.

Wie gesagt, haben die Versuche angefangen mit 256 M.-K.-S. und hatte diese Lichtmenge nur eine schwache Reaktion aufgezeigt. Als ich darauf die stärkere Reaktion bei 32 M.-K.-S. gefunden hatte, habe ich die Versuche mit 256 M.-K.-S. (16 S.  $\times$  16 M.-K.) mit großer Genauigkeit wiederholt, wobei aber dasselbe Resultat erreicht wurde. Das zeigen die folgenden Tabellen:

Tabelle 19. 256 M.-K.-S.

41	15½	46	15	50	16	54	15	58	Licht
	16	2	16	6	15	10	15	14	15
18	15	22	13½	26	13½	30	13½	34	14½
39	13½	44	14½	49	13½	54	14	1 St. 1	14½
1 St. 6	14½	1 St. 12	15½	1 St. 17	15½	1 St. 22	16	1 St. 29	16
1 St. 34	17	1 St. 41	17	1 St. 46	18	1 St. 52	18	1 St. 57	18
2 St. 2	18	2 St. 10	17½	2 St. 19	18	2 St. 24	17½	2 St. 32	

Tabelle 20. 256 M.-K.-S.

43	23½	47	23½	51	23½	55	24	59	Licht
	24	3	23½	7	23½	11	23	15	23
19	22	25	22	30	22	35	21½	39	21½
43	20½	47	20½	52	21½	56	21½	1 St.	22
St. 4	22	1 St. 8	23	1 St. 13	24	1 St. 18	24	1 St. 23	24
1 St. 28	23½	1 St. 33	23½	1 St. 38	23	1 St. 43	23½	2 St.	24
2 St. 4	24	2 St. 9	24	2 St. 14	24	2 St. 19	24	2 St. 24	24
2 St. 29	24½	2 St. 34	24½	2 St. 39					

Tabelle 21. 256 M.-K.-S.

45	21½	50	21½	54	22	59	Licht	22
3	21½	8	21½	12	20½	16	20½	21
26	19	31	18	36	18	40	19	44
48	20½	52	20½	56	19½	1 St.	21½	1 St. 5
1 St. 9	22	1 St. 13	21½	1 St. 18	22	1 St. 22	24	1 St. 26
1 St. 30	24	1 St. 34	24	1 St. 38	24	1 St. 42	24	1 St. 46
1 St. 50	25	1 St. 55	24½	1 St. 59	24½	2 St. 3	24½	2 St. 7
2 St. 11	24½	2 St. 17	24½	2 St. 27	24½	2 St. 32	24½	2 St. 39
2 St. 44	24½	2 St. 49	24½	3 St. 2				

Tabelle 22. 256 M.-K.-S.

49	20	53	20	57	20	Licht	1	20
5	20½	10	20	14	20	18	20	22
26	18½	31	18	35	17	39	17	43
48	16	53	16	58	15½	1 St. 3	16	1 St. 8
1 St. 14	16	1 St. 21	15½	1 St. 26	17½	1 St. 33	18	1 St. 38
1 St. 43	19½	1 St. 48	19½	1 St. 53	19½	1 St. 58	19½	2 St. 3
2 St. 11	20	2 St. 18	21½	2 St. 27	21½	2 St. 32	21½	2 St. 38

Tabelle 23. 256 M.-K.-S.

39	21½	44	21½	48	22	53	22	57	21½
Licht	2	21½	6	21½	10	21	14	21	
18	20½	22	20½	27	19½	32	18½	37	18½
42	19½	47	19½	54	20½	1 St.	21½	1 St. 5	21½
1 St. 10	20½	1 St. 15	20½	1 St. 20	21½	1 St. 26	22	1 St. 31	22
1 St. 37	21½	1 St. 42	22½	1 St. 48	21½	1 St. 57	22	2 St. 2	21½
2 St. 8	21½	2 St. 11	20½	2 St. 16	20½	2 St. 21	20½	2 St. 26	

Tabelle 24. 256 M.-K.-S.

43	23	48	24	53	23½	57	24	Licht	
1	24	5	23½	9	23	14	23½	18	23½
22	23	27	22½	31	21½	35	21½	39	21½
43	21½	48	21½	53	22½	57	22½	1 St. 1	23½
1 St. 5	22½	1 St. 9	23½	1 St. 13	24½	1 St. 17	24½	1 St. 21	25½
1 St. 25	24½	1 St. 30	25½	1 St. 34	25½	1 St. 40	25½	1 St. 45	24½
1 St. 50	25½	1 St. 55	24½	2 St.	25½	2 St. 6	24½	2 St. 11	24½
2 St. 16									

Die äußerliche Reaktion ist bei 256 M.-K.-S. also viel schwächer als nach Belichtung mit 32 M.-K.-S. Wir konnten schon bei 32 M.-K.-S. wieder deutlich am Wachstum die Wirkung einer primären Reaktion und einer Gegenreaktion unterscheiden. Wie dies auch bei Phycomyces (bei viel größeren Lichtmengen) auftrat, so wird auch hier durch Superposition die äußerliche

Reaktion komprimiert, weil also die Gegenreaktion nicht nach der primären Reaktion auftritt aber schon bei 256 M.-K.-S. für einen sehr großen Teil mit ihr zusammenfällt, sie also teilweise aufhebt. Daß beim Helianthus diese Abnahme der Reaktionsstärke durch Superposition schon bei so viel geringerer Lichtmenge stattfindet als bei Phycomyces, glaube ich einfach daraus erklären zu müssen, daß bei Phycomyces (bei der einzelnen Zelle!) die primäre Reaktion sich sehr rasch abspielt, während sie beim Helianthus vier- bis fünfmal mehr Zeit braucht. Dadurch hat die Gegenreaktion viel mehr Gelegenheit die primäre Reaktion aufzuheben. Ich will nicht sagen, daß diese Erklärung für die einzelne Helianthuszelle an sich gelten wird, wohl aber für die resultierende Reaktion der gesamten Zellen dieser Keimlinge. Übrigens komme ich in § 13 noch hierauf zurück.

Die Resultate der Versuche mit 256 M.-K.-S. lassen sich wieder in die folgenden Zahlen zusammenfassen. Ein Maximum ist fast nicht zu unterscheiden. Die Tabelle 22 fällt außer der Reihe, während die übrigen gut übereinstimmen.

Tabelle 25.

Anfang der Reaktion nach	Minimum nach	Normal nach	Maximum?	Minimumswert des Wachstums
6—22 Min.?	22—34 Min.	1 St. 12 Min.—1 St. 22 Min.	1 St. 46 Min.—2 St. 2 Min.?	87 %
7—11 "	43—52 "	1 St. 13 Min.	1 St. 13 Min.—1 St. 28 Min.?	85 %
8—12 "	31—40 "	1 St. 9 Min.	1 St. 46 Min.—1 St. 55 Min.?	82 %
22 "	58—86 "	2 St. 3 Min.	—	78 %
10 "	32—42 "	1 St. 20 Min.	1 St. 42 Min.—2 St. 2 Min.?	86 %
9 "	31—53 "	1 St. 13 Min.	1 St. 30 Min.—1 St. 45 Min.	90 %
± 12 Min.	36—51 Min.	1 St. 23 Min.	1 St. 35 Min.—1 St. 50 Min.?	85 %

Die Reaktion tritt nicht nur später, aber auch sehr langsam ein und ist auffallend schwächer. Das Auftreten eines sehr schwachen Maximums ist nur zweifelhaft; doch zeigt sich die fragliche vorübergehende Ansteigung des Zuwachses in den fünf Versuchen wohl ungefähr zu derselben Zeit.

## 2048 M.-K.-S.

Die Reaktion bei dieser Lichtmenge (32 S.  $\times$  64 M.-K.) ist die Verstärkung jener bei Belichtung mit 256 M.-K.-S. Es ist sehr schwierig ein genaues Bild dieser Reaktion zu bekommen, da die Kardinalpunkte meistens nicht stark hervortreten.

Tabelle 26. 2048 M.-K.-S.

40	17	50	17	54	17	59	Licht	18
3	18	7	17	11	17	15	17	19
24	17	29	16	34	15½	39	15½	44
52	18½	57	19½	1 St. 2	19½	1 St. 7	20½	1 St. 12
1 St. 17	21½	1 St. 22	20½	1 St. 27	18½	1 St. 32	19½	1 St. 37
1 St. 42	19½	1 St. 47	19½	1 St. 53	20½	1 St. 58	19½	2 St. 3

Tabelle 27. 2048 M.-K.-S.

47	32	51	32	55	33	59	Licht	32
3	30	7	26½	11	26½	15	26½	19
23	26½	27	25½	31	24½	35	24½	40
45	27	50	29	55	29	1 St.	31	1 St. 6
1 St. 12	32½	1 St. 17	33	1 St. 23	33	1 St. 28	33	1 St. 33
1 St. 39	35	1 St. 44	35	1 St. 49	34	1 St. 54	35	1 St. 59
2 St. 3	36½	2 St. 8	36½	2 St. 14	36	2 St. 21	36½	2 St. 26
2 St. 31								

Tabelle 28. 2048 M.-K.-S.

39	18½	44	19	48	18½	55	19	Licht	1
	19	5	17	9	16	13	15	17	16
21	15	25	15	29	16	33	15	37	15
41	15	45	16	49	15	53	17	57	17
1 St.	17	1 St. 6	18	1 St. 10	18	1 St. 14	18	1 St. 19	18
1 St. 24	18	1 St. 28	18	1 St. 32	17	1 St. 36	17	1 St. 40	19
1 St. 43	18	1 St. 48	18	1 St. 53	18	1 St. 58	18	2 St. 4	19½
2 St. 9	19½	2 St. 15	19½	2 St. 21	19½	2 St. 26	18½	2 St. 31	18½
2 St. 36	18½	2 St. 41	18½	2 St. 46	18	2 St. 51	18	2 St. 56	18½
3 St. 1									

Tabelle 29. 2048 M.-K.-S.

31	19½	35	20½	39	20½	43	20½	48	19½
54	20½	57	20½	Licht		1	19	5	19½
8	18	11	18	15	18½	18	19½	21	19½
24	18½	27	18½	30	17	34	17½	38	17
43	17	47	15½	50	15½	52	17	55	18
59	17	1 St. 2	17	1 St. 6	17	1 St. 10	17	1 St. 15	19½
1 St. 21	19½	1 St. 26	19½	1 St. 32	19½	1 St. 37	19½	1 St. 42	20½
1 St. 46	20	1 St. 50	20	1 St. 54	20	1 St. 59	20	2 St. 3	

Tabelle 30. 2048 M.-K.-S.

42	19	46	19½	49	19	59	Licht	19
2	19	6	19	10	17	13	15½	16
19	17	23	17	26	18	30	18	33
36	18	39	18	43	18½	47	18½	51
55	21	1 St.	21	1 St. 4	22	1 St. 8	21	1 St. 12
1 St. 16	22	1 St. 20	23½	1 St. 25	22	1 St. 30	21½	1 St. 35
1 St. 39	22	1 St. 43	22	1 St. 48	21½	1 St. 54	22	1 St. 58
2 St. 4	22	2 St. 8	23	2 St. 12	22	2 St. 16	22	2 St. 23
2 St. 30								

Tabelle 31. 2048 M.-K.-S.

43	15½	48	15½	53	15½	58	Licht	15½
6	15½	9	15	12	15	15	15	18
21	15	24	15	27	15	30	15	33
36	14½	39	15	43	15	48	15	52
55	13	58	13½	1 St. 3	13½	1 St. 6	14½	1 St. 9
1 St. 12	14	1 St. 15	15	1 St. 18	14	1 St. 21	14	1 St. 24
1 St. 29	15	1 St. 34	15½	1 St. 37	15½	1 St. 40	15½	1 St. 45
1 St. 51	16	1 St. 55	15½	2 St.				

Aus diesen Tabellen sind die folgenden Zahlen abzuleiten:

Tabelle 32.

Anfang der Reaktion nach	Vorübergehende Ansteigung nach	Minimum nach	Normal nach	Maximum nach	Minimum-wert des Wachstums
7? Min.	—	34—44 M.	52 M.	1 St. 17 M.—1 St. 22 M.	86%
3 "	—	31—40 "	1 St. 6 M.—1 St. 17 M.	1 St. 17 M.—?	75%
5 "	—	33—45 "	?	2 St. 4 M.—2 St. 26 M.?	79%
8? "	18—24 M.	47—52 "	1 St. 15 M.—1 St. 21 M.	—	78%
10 "	—	13—19 "	51—55 M.	1 St. 20 M.—?	82%
9 "	39—52 M.	52—58 "	1 St. 34 M.	—	84%
± 7 Min.?	—	35—43 M.	± 1 St. 10? M.	—	81%

Diese Reaktion ist also etwas kräftiger als bei 256 M.-K.-S. Sie fängt wohl undeutlich aber doch merklich früher an. Auch die Zeit des Normalwerdens und eines Maximums sind nicht scharf ausgeprägt. Man muß nun aber darauf achten, daß die Reaktion den Übergang bildet zu jener bei kräftigeren Bestrahlungen. Das zeigen Tabellen 29 und 31, wo eine sehr schwache vorübergehende Ansteigung der Wachstumsgeschwindigkeit schon viel früher stattfindet, wie dies bei Belichtungen mit 16 400 M.-K.-S.

usw. sehr charakteristisch ist. Außerdem sieht man in Tabelle 27 und 30, daß die (spätere) Ansteigung längere Zeit fortdauert, so daß die Geschwindigkeit des Zuwachs nach  $2\frac{1}{2}$  Stunden noch über den Normalwert bleibt. Diese Versuche hätten also länger fortgesetzt werden müssen. Dabei kommen wir jetzt also zu der Schwierigkeit, entscheiden zu müssen, ob eine Wachstumsgeschwindigkeit, welche nach  $2\frac{1}{2}$  oder mehreren Stunden über den Anfangswert liegt, noch zu der Photowachstumsreaktion gehört, oder inneren Ursachen zuzuschreiben ist. Hierauf kommen wir bei der Besprechung der 16400 M.-K.-S.-Belichtungen zurück.

#### 16400 M.-K.-S.

Diese Belichtung wurde erreicht, indem das Licht der Nitralampe (durch Distanz und Spiegel abgeschwächt) mit einer Intensität von 512 M.-K. während 32 Sek. die Pflanze vierseitig bestrahlte. Es war also theoretisch eine Belichtung mit 16384 M.-K.-S., welche Zahl ruhig auf 16400 abgerundet werden kann.

Jetzt wird die Reaktion viel charakteristischer, obwohl sie sich bei den durch 2048 M.-K.-S.-Belichtungen hervorgerufenen Erscheinungen gut anschließt.

Tabelle 33. 16400 M.-K.-S.

35	19½	40	19½	45	18½	50	19	56	19½
Licht	2	20	4	18½	7	13	10	13	
14	12	18	14½	21	15½	24	18½	27	18½
30	19½	33	18½	36	17	39	17	42	17
45	15½	48	14½	51	15½	54	14½	57	17
1 St.	19½	1 St. 3	18½	1 St. 6	18½	1 St. 9	18½	1 St. 12	19
1 St. 16	19½	1 St. 19	19	1 St. 23	19½	1 St. 26	18½	— 2 St. 34	18
2 St. 39	18	2 St. 44	17	2 St. 49	17	2 St. 54	18	3 St. 1	

Tabelle 34. 16400 M.-K.-S.

33	13½	37	13	42	13½	46	13	50	13½
54	13	58	13½	Licht	2	12	6	9½	
10	7	13	6½	17	7	20	6½	24	8½
28	10	33	10½	37	9½	42	7½	47	9½
51	9½	56	9½	1 St.	10	1 St. 4	13	1 St. 9	13½
1 St. 13	13	1 St. 17	13½	1 St. 21	13½	1 St. 25	13½	1 St. 29	13½
1 St. 34	13½	1 St. 38	15	1 St. 42	15	1 St. 46	15	1 St. 50	15
1 St. 54	15	1 St. 58	15	2 St. 2	15	2 St. 7	15	2 St. 11	15½
2 St. 15	15½	2 St. 19	16	2 St. 24					

Tabelle 35. 16400 M.-K.-S.

32	<b>30½</b>	43	<b>30½</b>	48	<b>30½</b>	58	Licht	<b>28</b>
2	<b>21½</b>	5	<b>21½</b>	7	<b>18½</b>	11	<b>19½</b>	14
17	<b>25½</b>	20	<b>28</b>	23	<b>29</b>	26	<b>30½</b>	29
33	<b>28</b>	37	<b>28</b>	41	<b>26½</b>	44	<b>25½</b>	49
53	<b>30½</b>	57	<b>34</b>	1 St. 1	<b>32½</b>	1 St. 5	<b>33</b>	1 St. 9
1 St. 13	<b>31</b>	1 St. 18	<b>31</b>	1 St. 21	<b>31</b>	1 St. 25	<b>31</b>	1 St. 29
1 St. 34	<b>32</b>	1 St. 38	<b>32</b>	1 St. 44	<b>31½</b>	1 St. 48	<b>31½</b>	1 St. 53
1 St. 59	<b>32</b>	2 St. 5						<b>32</b>

Tabelle 36. 16400 M.-K.-S.

47	<b>19</b>	51	<b>19</b>	55	<b>19</b>	59	Licht	<b>18</b>
3	<b>17</b>	6	<b>15½</b>	9	<b>14½</b>	12	<b>14½</b>	15
17	<b>17</b>	20	<b>17</b>	24	<b>17</b>	27	<b>18</b>	30
33	<b>17</b>	36	<b>17</b>	40	<b>17</b>	44	<b>16</b>	48
51	<b>18</b>	55	<b>18</b>	59	<b>19</b>	1 St. 3	<b>20½</b>	1 St. 7
1 St. 10	<b>21½</b>	1 St. 13	<b>21½</b>	1 St. 16	<b>21½</b>	1 St. 20	<b>21½</b>	1 St. 23
1 St. 26	<b>22</b>	1 St. 31	<b>22</b>	1 St. 36	<b>21½</b>	1 St. 41	<b>22</b>	1 St. 47
1 St. 50	—	22	—	4 St. 5				<b>22</b>

Tabelle 37. 16400 M.-K.-S.

41	<b>26</b>	45	<b>25</b>	50	<b>25½</b>	54	<b>25</b>	58	<b>25½</b>
Licht		1½	<b>25½</b>	3	<b>17</b>	5	<b>18½</b>	8	<b>15½</b>
11	<b>13</b>	14	<b>10</b>	17	<b>13</b>	20	<b>13</b>	23	<b>19½</b>
26	<b>19½</b>	29	<b>23</b>	32	<b>23</b>	35	<b>21½</b>	39	<b>20½</b>
43	<b>21½</b>	46	<b>21½</b>	49	<b>20½</b>	53	<b>22</b>	57	<b>26½</b>
1 St. 1	<b>28</b>	1 St. 4	<b>26½</b>	1 St. 7	<b>29½</b>	1 St. 10	<b>29½</b>	1 St. 14	<b>31½</b>
1 St. 19	<b>30½</b>	1 St. 23	<b>32½</b>	1 St. 27	<b>32½</b>	1 St. 33	<b>32½</b>	1 St. 36	<b>30½</b>
1 St. 40	<b>32½</b>	1 St. 44	<b>31½</b>	1 St. 49	<b>31½</b>	1 St. 55	<b>32½</b>	2 St. 2	<b>34</b>
2 St. 5	<b>34</b>	2 St. 10	<b>34</b>	2 St. 15					

Die Zusammenfassung gibt uns die folgende Tabelle:

Tabelle 38.

Anfang der Reaktion nach	Erstes Minimum nach	Erstes Maximum nach	Zweites Minimum nach	Normal nach
4—7 Min.	14—18 Min.	30—33 Min.	48—57 Min.	—
2—6 „	13—24 „	33—37 „	42—47 „	69 Min.
0—2 „ ?	7—11 „	26—29 „	44—49 „	57 „
0—3 „ ?	15—17 „	30—33 „	44—48 „	48—63 „
3 „	14—17 „	29—35 „	39—53 „	57 „
± 3 Min.	13—18 Min.	30—33 Min.	43—51 Min.	60 Min.

Tabelle 38. (Fortsetzung.)

Anfang der Reaktion nach	Ansteigung über den Normalwert nach	Wachstums- wert des ersten Minimums	Wachstums- wert des zweiten Minimums
4—7 Min.	—	62 %	74 %
2—6 „ ?	1 St. 38 Min.—?	48 %	56 %
0—2 „ ?	57—69 Min. ?	61 %	84 %
0—3 „ ?	63—?	68 %	84 %
3 „	61—?	39 %	80 %
$\pm 3$ Min.	$\pm 1$ St. 10 Min.—?	56 %	76 %

Die Reaktion fängt jetzt viel rascher an, im Mittel nach drei Minuten. Zwei Versuche können nicht beweisen, daß die Wachstumsverringerung dabei nicht direkt bei der Belichtung anfängt. Doch ist es wohl ohne Zweifel, daß die Wachstumsabnahme nicht direkt, sondern nach wenigen Minuten auftritt. Das lassen auch die folgenden Versuche bei stärkeren Bestrahlungen und bei Dauerbelichtungen unzweifelhaft erkennen. Daß bisweilen der Wachstumswert schon unmittelbar nach der Belichtung etwas geringer ist als zuvor, ist nicht als Reaktion anzusehen, da andererseits auch in einigen Fällen die Wachstumsgeschwindigkeit etwas höher ist als vor der Bestrahlung. Das ist nur Beobachtungsfehlern oder kleinen inneren Wachstumsschwankungen zuzuschreiben.

Es ist nun aber für die Reaktion sehr typisch, daß auf die kräftige Wachstumsverringerung  $\pm 18$  Minuten nach der Belichtung wieder eine Ansteigung folgt, welche 15 Minuten später wieder in eine Wachstumsabnahme übergeht, so daß 43 bis 51 Minuten nach der Belichtung ein zweites Minimum auftritt. Um 60 Minuten ist meistens das Wachstum normal. Darauf steigt der Zuwachs noch über den Anfangswert hinaus und das dauert bisweilen ziemlich lange fort.

Wie schon bei den Bemerkungen über 2048 M.-K.-S.-Belichtungen gesagt wurde, ist es schwierig zu entscheiden, inwieweit der Wachstumsgeschwindigkeit zwei, drei oder mehr Stunden nach der Belichtung der Lichtreaktion oder der inneren Wachstumssteigerung zugeschrieben werden muß. Es ist aber

wohl gewiß, daß nach  $\pm 70$  Minuten vielfach das Wachstum ziemlich lang über seinen Normalwert steigt, um allmählich wieder in den für die späteren Stunden normalen Wachstums Wert überzugehen. Das wird auch durch die hierunter folgenden Versuche bestätigt.

Man sieht weiter, daß immer das erste Minimum tiefer liegt als das zweite (resp. 56% und 76% des Normalwachstums).

Das Bild der Photowachstumsreaktion ist bei diesen und den folgenden Belichtungen recht interessant. Es läßt sich so deutlich die Wechselwirkung der primären und antagonistischen Reaktion erkennen. Zurzeit, wo bei geringen Belichtungen (32 M.-K.-S.) die Wachstumsverringerung am stärksten ist, da findet man bei diesen Überbelichtungen das erste Maximum der vorübergehenden Ansteigung. Es wird also der (negative) Gipfel der primären Wachstumsreaktion durch die Gegenreaktion eingedrückt, wodurch statt nur einem Minimum ein früheres und ein späteres Minimum des Zuwachsese hervortreten. Gerade dieselben Erscheinungen haben wir bei *Phycomyces* von 16000 M.-K.-S. an beobachtet (s. Blaauw, 1914, S. 675—676). Man wird jetzt einsehen, wie diesen physiologischen Wachstumsreaktionen so verschiedenartiger Pflanzen ganz ähnliche allgemeine physikalisch-chemische Gesetze zugrunde liegen. Später treibt die Gegenreaktion (nach  $\pm 70$  Minuten) das Wachstum vielfach über den Normalwert, nachdem die primäre Reaktion fast ausgewirkt oder jedenfalls stark abgeschwächt ist.

#### 131200 M.-K.-S.

Diese Bestrahlung wurde ausgeführt mit 4096 M.-K. der Nitralampe während 32 Sekunden. Die Kammer des Thermostaten wurde gegen Temperaturerhöhung geschützt, indem auf der äußeren Glasplatte während der Belichtung eine Schale mit frischem Wasser stand. Dadurch wurde die von der Nitralampe hervorgerufene Temperatursteigerung der Luft kompensiert und die Wärmestrahlung genügend absorbiert.

Die Resultate erwähnen die folgenden Tabellen:

Tabelle 39. 131200 M.-K.-S.

46	25½	48	25½	53	25½	58	Licht	26½
2	21½	5	15½	8	13	12	16	9½
21	11	26	17	29	19	33	17	37
40	17	43	17	46	13½	50	14½	53
56	17	59	19½	1 St. 2	22	1 St. 5	25½	1 St. 10 28
1 St. 13	30½	1 St. 16	30½	1 St. 20	31½	1 St. 23	33	1 St. 26 33
1 St. 29	33	1 St. 35	32	1 St. 41	33	1 St. 45	33	1 St. 51 33
1 St. 56	32½	2 St. 1	32½	2 St. 5	33	2 St. 9	33	2 St. 13

Tabelle 40. 131200 M.-K.-S.

31	23½	35	23½	39	24½	43	24½	47
51	23½	55	23½	59	Licht	23½	3	18½
6	17	9	13	12	8½	15	8½	18
21	13	24	18½	27	24	30	27	33
36	24	39	23	42	20½	47	18	51
55	19	59	21½	1 St. 3	21½	1 St. 7	25½	1 St. 11 27
1 St. 14	27	1 St. 17	28	1 St. 20	28	1 St. 23	-26½ -2 St. 38	24½
2 St. 43	24½	2 St. 49	25	2 St. 53	25½	2 St. 57	26½ 3 St. 1	27
3 St. 5	27	3 St. 10	28	3 St. 14	28	3 St. 18		

Tabelle 41. 131200 M.-K.-S.

46	20½	50	21½	54	21½	58	21½	Licht
1	21½	4	17	7	14½	10	13	10
16	11	19	11	22	13½	25	18	29
33	18½	36	18½	39	18½	42	19½	45
48	23½	52	23½	56	24	58	25½	1 St. 1 28
1 St. 4	25½	1 St. 8	25½	1 St. 11	25½	1 St. 14	27½	1 St. 17 27
1 St. 21	26½	1 St. 24	27	1 St. 28	27	1 St. 31	25½	1 St. 34 26½
1 St. 37	26½	1 St. 41	25½	1 St. 48	24	1 St. 53	24	1 St. 59 23½
2 St. 3	23½	2 St. 7	22	2 St. 11	22	2 St. 15	22	2 St. 21 22
2 St. 26	22	2 St. 31	21½	2 St. 36	22	2 St. 42		

Tabelle 42. 131200 M.-K.-S.

50	24	53	24	56	24	59	Licht	23
2	17	5	15	8	13	11	11	11
17	10	20	8½	23	10	26	14½	29
32	18½	35	19½	38	18½	41	17	44
47	15½	50	15½	53	15½	56	15½	59
1 St. 2	15½	1 St. 5	17	1 St. 8	18½	1 St. 11	18½	1 St. 14 18½
1 St. 17	18½	1 St. 20	19½	1 St. 23	19½	1 St. 26	20	1 St. 29 20
1 St. 32	19½	1 St. 35	21½	1 St. 38	21½	1 St. 41	21½	1 St. 44 23
1 St. 47	24	1 St. 50	23	1 St. 53	24	1 St. 56	25½	2 St. 2 25½
2 St. 5	27½	2 St. 10	29	2 St. 14	30	2 St. 18	30	2 St. 22

Tabelle 43. 131200 M.-K.-S.

43	25½	48	26½	53	25½	58	Licht	26½
2	24	4	17	6	15	8	13	12
15	8½	18	8½	21	8½	24	13	27
30	18½	33	23	36	23	39	19½	43
46	18	50	19½	53	18½	56	22	1 St.
1 St. 3	25½	1 St. 6	29	1 St. 10	30	1 St. 14	33	1 St. 17
1 St. 20	30½	1 St. 23	30½	1 St. 28	30½	1 St. 33	29½	1 St. 38
1 St. 42	30½	1 St. 46	30½	1 St. 50	30½	1 St. 54	32½	1 St. 58
2 St. 2	32½	2 St. 4	34	2 St. 8	34	2 St. 13	33½	2 St. 16
2 St. 19	34	2 St. 25						

Die Zusammenfassung geben uns wieder die folgenden mittleren Zahlen.

Tabelle 44.

Anfang der Reaktion nach	Erstes Minimum nach	Erstes Maximum nach	Zweites Minimum nach	Normal nach
mindestens 2 Min.	16—21 Min.	29—33 Min.	46—50 Min.	1 St. 10 Min.
„ 3 „	12—18 „	30—36 „	47—55 „	1 „ 7 „
„ 4 „	13—16 „	— „	— „	48 „
„ 2 „	20—23 „	35—38 „	47—65 „	1 „ 44 „
„ 2 „	15—24 „	33—39 „	46—50 „	1 „ 6 „
Nach 2—3 Min.	15—20 Min.	32—37 Min.	46—55 Min.	± 71 Min.

Anfang der Reaktion nach	Zweites Maximum nach	Wachstumswert des ersten Minimums	Wachstumswert des zweiten Minimums
mindestens 2 Min.	1 St. 23 Min.—?	37 %	52 %
„ 3 „	1 St. 17 Min.—1 St. 30 Min.?	36 %	77 %
„ 4 „	1 St. 14 Min.—1 St. 31 Min.	47 %	—
„ 2 „	?—?	35 %	65 %
„ 2 „	1 St. 14 Min.—1 St. 20 Min.	33 %	69 %
Nach 2—3 Min.	1 St. 17 Min.—± 1 St. 30 Min.	38 %	66 %

Die Reaktion ist prinzipiell dieselbe wie bei 16400 M.-K.-S., aber in allen Teilen stärker entwickelt. Der Anfang liegt gewiß nicht innerhalb 2 Minuten nach der Belichtung, wahrscheinlich auch nach ungefähr 3 Minuten, wie bei 16400 M.-K.-S. Wir unterscheiden mit einer Ausnahme wieder ein erstes und

zweites Minimum, welche noch viel tiefer liegen als bei 16400 M.-K.-S. und resp. einen Wachstumswert von 38 % und 66 % aufweisen. Auch hier ist stets das erste Minimum tiefer als das zweite. Es wird wohl kein Zufall sein, daß die Kardinalpunkte der Minima, des ersten Maximums usw., alle wenige Minuten später auftreten als bei 16400 M.-K.-S.

Wir haben bei 16400 M.-K.-S. unterscheiden können, daß der Zuwachs nach  $\pm$  1 St. 10 Min. während einiger Zeit meistens über den Normalwert steigt. Wir können nun hier sehen, daß der Zuwachs, nach  $\pm$  71 Minuten normal geworden, meistens sofort weiter steigt und daß in den meisten Fällen ein zweites Maximum ( $\pm$  1 St. 17 Min. —  $\pm$  1 St. 30 Min.) zu beobachten ist. Darauf sinkt der erhöhte Wachstumswert oder er dauert noch längere Zeit fort mit geringen Schwankungen.

Ich habe diese Versuche nicht länger fortgesetzt, da der Vergleich mit dem Anfangswachstum zur Zeit der Belichtung wenig wertvoll ist.

Kurzgefaßt können wir also sagen, daß nach  $\pm$  70 Minuten die Gegenreaktion den Wachstumswert noch über den Normalwert treibt und daß diese mäßige Wachstumsvergrößerung während einiger Zeit mit gewissen Schwankungen andauert. Nochmals weise ich hier auf die merkwürdige Übereinstimmung mit den Befunden bei *Phycomyces nitens* hin.

1050000 M.-K.-S.

Diese Belichtungen wurden ausgeführt mit 16400 M.-K. der Nitralampe während 64 Sekunden. Es konnte dabei nicht verhindert werden, daß innerhalb der Kämmchen die Temperatur wohl  $\frac{1}{10}^0$  bis  $\frac{1}{5}^0$  C stieg. Ich gebe hier nur vier Versuche und will diesen nicht zu viel Wert beimessen, da die Resultate jetzt wieder nicht so gleichförmig sind als bei den früheren Bestrahlungen.

Tabelle 45. 1050000 M.-K.-S.

43	17	47	18	51	18	59	Licht	18
3	14	7	10	11	8½	15	6½	19
23	6½	27	6½	31	6½	35	8½	39
43	8½	47	10	51	8½	55	8½	59

1 St. 3	10½	1 St. 7	10½	1 St. 11	13	1 St. 15	13	1 St. 19	13
1 St. 23	15	1 St. 27	16	1 St. 31	16	1 St. 35	16	1 St. 39	16
1 St. 44	17	1 St. 49	17	1 St. 54	17	1 St. 59	17	2 St. 4	18½
2 St. 9	19½	2 St. 14	22	2 St. 20	22	2 St. 24	22	2 St. 28	24
2 St. 33	23½	2 St. 39	24½	2 St. 44	24½	2 St. 48	25½	2 St. 52	25½
2 St. 56									

Tabelle 46. 1050000 M.-K.-S.

45	20½	51	20	55	20½	59	Licht	21
3	15	8	12	11	7½	15	8½	19
23	12½	27	14	31	14	35	13	39
43	14	47	15½	51	17	55	18	1 St.
1 St. 4	18	1 St. 9	17	1 St. 13	18	1 St. 18	18	1 St. 23
1 St. 28	19½	1 St. 33	19½	1 St. 38	20½	1 St. 43	20½	1 St. 48
1 St. 54	18½	1 St. 59	18½	2 St. 4	18½	2 St. 9	19½	2 St. 14
2 St. 19	19½	2 St. 26	19½	2 St. 31	18½	2 St. 36	20	2 St. 43
2 St. 48	22	2 St. 53	21½	2 St. 58	21½	3 St. 3	22	3 St. 8
3 St. 13	21½	3 St. 18						

Tabelle 47. 1050000 M.-K.-S.

40	15½	45	15	49	15	55	15½	58	Licht
	16	2	14	6	12	10	8½	14	7½
18	7½	22	6½	26	6½	30	7½	34	7½
38	7½	42	7½	46	7½	50	7½	54	7½
58	8½	1 St. 2	10½	1 St. 6	13	1 St. 10	14	1 St. 14	16
1 St. 18	16	1 St. 22	18	1 St. 26	19	1 St. 30	19	1 St. 34	19
1 St. 38	20	1 St. 42	19	1 St. 46	21½	1 St. 50	20	1 St. 54	21½
1 St. 58	21½	2 St. 2	21½	2 St. 8	21½	2 St. 12	21½	2 St. 16	21½
2 St. 20	20	2 St. 24	21½	2 St. 28	20	2 St. 32	21½	2 St. 36	19
2 St. 40	20	2 St. 44	20	2 St. 48	19	2 St. 52	19	2 St. 56	19
3 St.	20	3 St. 4	20	3 St. 8	19	3 St. 12	19	3 St. 16	19
3 St. 20	18	3 St. 24	18	3 St. 28	18	3 St. 32	18½	3 St. 37	18½
3 St. 42	18	3 St. 48							

Tabelle 48. 1050000 M.-K.-S.

48	13	55	13	59	Licht	13½	4	9½
8	7½	12	6½	16	5½	20	5½	24
28	7½	32	10½	36	11½	40	13	44
48	9½	52	8½	56	8½	1 St.	9½	1 St. 4
1 St. 8	11½	1 St. 12	13	1 St. 16	11½	1 St. 20	13	1 St. 24
1 St. 29	11	1 St. 34	11½	1 St. 38	11	1 St. 43	12	1 St. 48
1 St. 53	11	1 St. 59	11	2 St. 4	11	2 St. 9	11	2 St. 14
2 St. 19	11	2 St. 24	11	2 St. 29	11	2 St. 34	12	2 St. 46
2 St. 51	10	2 St. 55						

Die folgende Tabelle gibt uns wieder die Zusammenfassung:

Tabelle 49.

Anfang der Reaktion nach	Erstes Minimum nach	Erstes Maximum nach	Zweites Minimum nach	Normal nach
3 Min.	15—35 Min.	47—51 Min.?	51—59 Min.	2 St. 4 Min.
3 "	11—15 "	27—35 "	39—43 "	1 " 38 "
2 "		22—30 (oder 14—58) Min.		1 " 18 "
4 "	16—28 "	40—44 Min.	52—60 "	1 " 12 "
<b>3 Min.</b>	<b>14—26 Min.</b>	<b>38—43 Min.?</b>	<b>47—54 Min.</b>	<b>1 St. 33 Min.?</b>

Anfang der Reaktion nach	Zweites Maximum nach	Wachstumswert des ersten Minimums	Wachstumswert des zweiten Minimums
3 Min.	2 St. 48 Min.—?	36 %	47 %
3 "	Ein drittes Minimum	37 %	58 %
2 "	1 St. 54 Min.—2 St. 20 Min.	42 %	—
4 "	Ein drittes Minimum	42 %	65 %
<b>3 Min.</b>	<b>—</b>	<b>39 %</b>	<b>56 %</b>

Vergleichen wir das Resultat mit der Reaktion bei 131200 M.-K.-S., so liegt der Anfang wohl zur selben Zeit (nach 3 Minuten); ebenso kommt das erste und das zweite Minimum gerade zu derselben Zeit. Ein prinzipieller Unterschied läßt sich aber an diesen Versuchen deutlich erkennen: das erste Minimum ist jetzt wieder schwächer und schwieriger zu beobachten. Die »Einsinkung« des Reaktionsgipfels wird also hier wieder mehr »ausgedrückt«. In dem einzigen Versuch, wo dieses Maximum ganz fehlt, dauert das Minimum sehr lange an, nämlich von 14 bis 58 Minuten nach der Belichtung. Es ist nun wieder beobachtungswert, daß bei *Phycomyces* dieselbe Erscheinung festgestellt wurde. Ich wollte damals und will auch jetzt nicht bei wenigen Versuchen zu tief auf derartige Details eingehen, aber da die Erscheinung jetzt wieder beim *Helianthus* hervortritt, verweise ich nochmals nach der früheren Arbeit (1914. Fig. 5, G. u. H.).

Nachdem das Wachstum normal geworden ist, finden wir

in zwei der vier Versuche ein Maximum, bei den anderen zwei aufs neue eine Wachstumsverringerung. Wie gesagt, will ich aber den Details der Reaktion um 3 bis  $3\frac{1}{2}$  Stunden nach der Belichtung nicht zu viel Wert und Mühe schenken, da man nicht genau genug sagen kann, wie das Wachstum 3 bis 4 Stunden später gewesen wäre, wenn die Belichtung nicht stattgefunden hätte.

---

### § 13. Betrachtung der Photowachstumsreaktion bei *Helianthus globosus*.

Bevor wir die Resultate des § 12 kurz zusammenfassen, will ich hier noch einmal auf die Frage zurückkommen, ob das Gewicht der kleinen Töpfe mit Erde auf die Reaktion der aufgehängten Pflanze einen prinzipiell wichtigen Einfluß hat. Das ist, wie früher gesagt wurde, schon sehr unwahrscheinlich, weil der Zuwachs und besonders die Wachstumsgeschwindigkeit und Wachstumsverteilung gerade dieselben sind als an den stehenden Pflanzen. Doch wollte ich nicht den Einwurf oder die Frage umgehen, ob die auffallende Erscheinung, daß *Helianthus* gerade umgekehrt reagiert als *Phycomyces*, vielleicht mit dem Gewicht der Töpfe zusammenhängen konnte. Wegen der starken Nutation war es, wie in § 11 gezeigt wurde, vollkommen unmöglich, das Wachstum der stehenden Pflanze zu bestimmen. Ich habe nur versucht, ob man, ungeachtet der unregelmäßigen Beobachtungszahlen, dennoch bei starken Belichtungen unzweifelhaft die Wachstumsverringerung aufmerken kann. Das war nun recht deutlich festzustellen. Ich gebe hier nun zwei Versuche, mit stehenden Pflanzen ausgeführt. Die Zahlen haben weiter keinen Wert, aber es ist außerdem bedeutungsvoll dabei zu achten, daß auch hier das charakteristische Maximum festzustellen ist, wodurch die Wachstumsverringerung während kurzer Zeit unterbrochen wird.

Tabelle 50. 240 000 M.-K.-S. Versuchspflanze stehend.

51	55	55	55	Licht	o	49	2	36
6	24	9	18½	12	17	15	12	19
23	19	28	17	32	17	35	9	38 usw.

Tabelle 51. 240000 M.-K.-S. Versuchspflanze stehend.

53	52	56	51	59	Licht	51	2	47
5	32	8	25½	11	23	14	18½	17
20	37½	24	47	28	34	33	26½	37
41	15	45	12	49	usw.			22

Man sieht also, daß die Wachstumsverringerung bei der stehenden Pflanze in gleicher Weise auftritt, und daß das erste Minimum und ein frühes kurzdauerndes Maximum sogar genau an derselben Zeit hervortreten. Natürlich sind die Zahlen durch die Nutation sehr ungenau und die Versuche wurden darum nicht lange fortgesetzt.

Während der Versuche mußte das Fernrohr häufig verschoben und neu eingestellt werden, wegen der seitlichen Bewegung der Keimpflanze. Unabhängig davon beweisen aber diese Versuche unzweifelhaft, daß das Bild der Photowachstumsreaktion, welches wir an aufgehängten Keimpflanzen haben studieren müssen, allerdings richtig ist.

Die wichtigsten Zahlen der Reaktion bei den sieben geprüften Lichtmengen lasse ich hier zur bequemen Vergleichung in einer Tabelle folgen.

Tabelle 52.

Energiemenge M.-K.-S.	Anfang der Reaktion nach Minuten	Minimum des Wachs- tums nach Minuten	(Erste) Er- reichung des normalen Wachstums- wertes nach Minuten	Minimaler Wachstumswert %
	Minuten	Minuten	Minuten	%
4	24	41—51	65	91
32	8	32—40	± 77	77
256	12	36—51	83	85
2048	± 7	35—43	± 70	81
16 400	± 3	13—18   43—51	60	56   76
131 200	2—3	15—20   32—37	± 71	38   66
1 050 000	3	14—26   38—43?	± 93	39   56

Das Bild der Reaktion ist schematisch dargestellt in Fig. 3, S. 498, in derselben Weise, wie dies früher für Phycomyces geschehen ist. Dabei ist die gerade Linie, welche das mittlere Wachstum der unbelichteten Pflanze darstellt, mit einer Steigung von 2 bis

3 % pro Stunde in die Figur eingetragen. Die Kurven der belichteten Pflanzen sind schematisch dargestellt, indem zuvor alle Tabellen in Kurven gezeichnet wurden und hieraus und

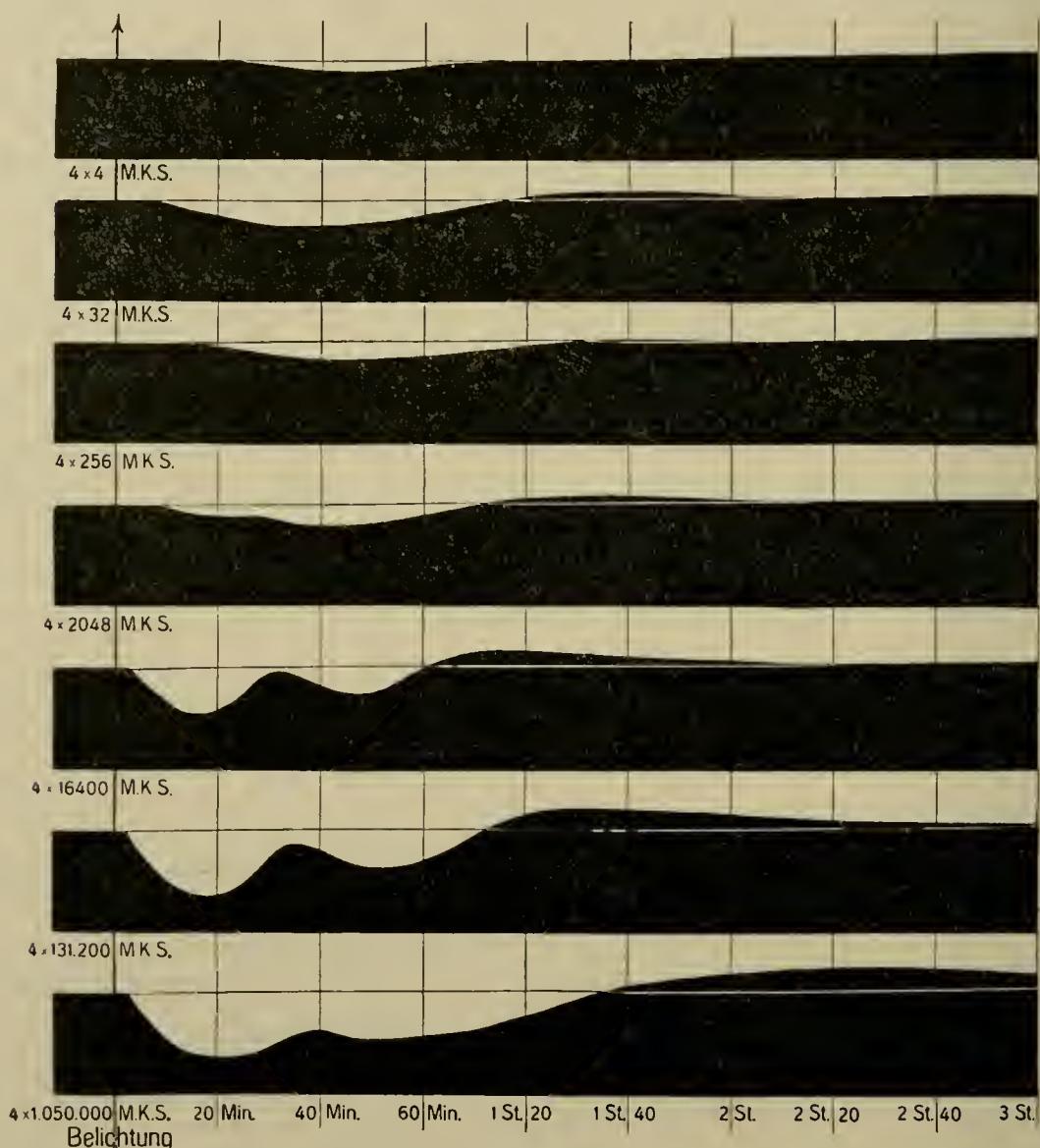


Fig. 3. Die Reaktion des Wachstums der Hypokotylen von *Helianthus globosus* nach Belichtung mit verschiedenen Lichtmengen.

aus den mittleren Zahlen der Tabellen die mittlere Kurve für jede Belichtung festgestellt wurde.

Es bleibt jetzt noch die Frage übrig, ob eine auffallende Beziehung zwischen Energiemenge und Reaktionsgröße festzustellen ist, wie wir dies bei *Phycomyces* gefunden haben. Das ist aber bei *Helianthus* gar nicht der Fall. Wir sehen

hier schon zu bald den Einfluß der Antireaktion eintreten, um eine genügende Zahl von Lichtmengen vergleichen zu können. Dabei kommt aber auch noch dies, daß bei der über eine längere Zeit verteilten und schwachen Reaktion nach 4 M.-K.-S.-Belichtungen bei weitem nicht genau genug festzustellen ist, wieviel die Pflanze weniger wächst, als wenn sie nicht belichtet worden war, besonders weil das normale Wachstum schon aus inneren Ursachen ohne Belichtung gestiegen sein würde. Aus denselben Gründen sind die Prozentzahlen der minimalen Wachstumswerte wahrscheinlich jedesmal noch etwas zu hoch berechnet. In gleicher Weise ist die Erreichung des Normalwertes etwas zu früh gestellt, wenn man unter Normalwert nicht den Anfangswert, sondern jene Wachstumsgeschwindigkeit verstehen will, welche die Pflanze gezeigt haben würde an der bestimmten Zeit, wenn die Belichtung nicht stattgefunden hätte.

Durch diese Ursachen, aber vielleicht auch aus noch anderen inneren Gründen, habe ich aus diesen Zahlen keine einfache Beziehung feststellen können wie bei *Phycomyces*.

So haben wir bei den Hypokotylen von *Helianthus globosus* gleich wie bei den Zellen von *Phycomyces nitens* eine auffallende und physiologisch sehr wichtige Photowachstumsreaktion aufgefunden. Überraschend war es aber bald zu bemerken, daß diese Photowachstumsreaktion bei *Helianthus* gerade entgegengesetzt gerichtet ist als bei *Phycomyces*. Die primäre Reaktion ist eine Wachstumsverringerung, die Gegenreaktion will den Zuwachs wieder beschleunigen. Bei *Phycomyces* gerade umgekehrt. Das ist ein fundamenteller Unterschied zwischen diesen beiden Pflanzen, und nur der Vergleich mit anderen Pflanzenteilen kann über die Ursache dieser Erscheinung Aufklärung bringen. Der zweite Unterschied liegt darin, daß die Reaktion bei der einzelnen *Phycomyces*-zelle sich viel rascher abspielt als bei den vielzelligen Hypokotylen, wo die Reaktion vier- bis fünfmal länger dauert (mehr »ausgezogen« ist) und die korrespondierenden Kardinalpunkte meistens vier- bis fünfmal später liegen.

Ebenso interessant wie diese zwei Unterschiede ist weiter die große Übereinstimmung der Reaktion bei diesen Organismen

Dazu wollen wir einige wichtige Punkte aus dem Verlauf der Reaktion bei diesen Pflanzen hervorheben:

1. In beiden Fällen fängt die Wachstumsreaktion wenige (mindestens 2 bis 3) Minuten nach der Belichtung an; darin stimmen *Helianthus* und *Phycomyces* vollkommen überein.

2. Bei den schwächeren Bestrahlungen ist die Reaktion verschoben und also der Anfang beträchtlich später.

3. Der ganze Verlauf ist wellenartig, indem eine Antireaktion bald ihren Einfluß auf die primäre Reaktion ausübt.

4. Diese Antireaktion hebt bei etwas stärkeren Bestrahlungen die primäre Reaktion durch Superposition teilweise auf, wodurch das Reaktionsbild stark komprimiert wird. Das ist bei *Phycomyces* oberhalb  $\pm 1000$  M.-K.-S. der Fall, bei *Helianthus*, wo die primäre Reaktion so viel langsamer verläuft, schon bei 256 M.-K.-S.

5. Bei noch stärkeren Belichtungen treten durch verschiedenartige Koinzidenz der Reaktion und Antireaktion bei *Helianthus* und *Phycomyces* gerade dieselben Erscheinungen auf: der Gipfel des Reaktionsbildes wird zweigipflig durch die Antireaktion, welche nach längerer Zeit, als die primäre Reaktion abgeschwächt ist, noch während kürzerer oder längerer Zeit andauert. Bei sehr großen Lichtmengen (oberhalb 1 Mill. M.-K.-S.) wird bei den beiden Organismen jene Einsinkung des Reaktionsgipfels wieder viel geringer.

Auf diese bedeutungsvollen Unterschiede und Übereinstimmungen habe ich hier die Aufmerksamkeit lenken wollen. Übrigens will ich an diesen Tatsachen hier keine weiteren Betrachtungen anknüpfen. Die Übereinstimmung der Reaktionsform bei zwei so verschiedenartigen Organismen zeigt genügend, daß dieser Wachstumserscheinung dieselben allgemeinen physikalisch-chemischen Gesetze zugrunde liegen. Weiter haben wir die Vermehrung des Tatsachenmaterials abzuwarten.

Die dritte Pflanze, bei der bis jetzt die Photowachstumsreaktion festgestellt wurde, ist die von Vogt (1914, 1915) untersuchte *Avena*-Keimpflanze. Die Resultate Vogts sind quan-

titativ nicht vergleichbar mit den meinigen, weil er die Koleoptilen von oben her belichtet. Dadurch empfängt die Pflanze den minimalen Teil der zugesandten Energie, wie Vogt selbst bemerkt. Außerdem ist die Belichtung der bestrahlten Zellen sehr verschiedenartig, weil das Licht auf eine ungefähr paraboloidförmige Spitze fällt. Eine Vergleichung mit einseitigen Belichtungen wird dadurch ebenso erschwert. Dazu kommt noch der Umstand, daß die Versuchspflanzen immer in der allerdings schwachen aber konstanten Belichtung einer roten Lampe standen, wofür das Wachstum nach Vogts Angaben jedenfalls nicht unempfindlich war. Während hierdurch eine genaue Vergleichung der Befunde Vogts mit den meinigen nicht gut möglich ist, so muß hervorgehoben werden, daß seine Arbeit für sich viele interessante Tatsachen gebracht hat. Wichtig ist z. B., daß Vogt auch für die Wachstumsreaktion die Gültigkeit des Energiemengengesetzes innerhalb weiter Grenzen nachweisen konnte. Vogt, der nur meine kurze Mitteilung (1913) in Vergleichung zieht, findet (S. 240) eine »erfreuliche« Übereinstimmung mit meinen Resultaten bei *Phycomyces*. Es ist auch wirklich erfreulich, wenn man durch Auffinden übereinstimmender Resultate Zusammenwirkung erreichen kann. Dabei ist es nun aber merkwürdig, daß seine Befunde bei *Avena* viel mehr wie jene bei *Helianthus* aussehen. Es fragt sich jetzt, ob nicht auch bei *Avena* die tatsächlich durch das Licht bewirkte Reaktion die von Vogt beobachtete Wachstumsverringerung ist, und die später auftretende Beschleunigung nur durch die Antireaktion, also sekundär, auftritt, wie wir dies bei *Helianthus* gefunden haben. Vielleicht daß Vogt selbst nach den neuen Beobachtungen an *Helianthus* diese Auffassung teilen kann. Doch ist es, wie gesagt, schwierig, hierin zu entscheiden wegen der verschiedenen Beleuchtungsart und weil die Pflanzen Vogts in schwachem, rotem Lichte standen. Hoffentlich werde ich noch in einer folgenden Arbeit auf diese Frage zurückkommen können.

### § 14. Die Wachstumsreaktion bei Dauerbelichtung (1, 64, 512 und 4096 M.-K.).

Wie in der allgemeinen Einleitung (Licht und Wachstum § 1) beschrieben wurde, habe ich neben der Untersuchung über die Einwirkung bestimmter Lichtmengen auch den Einfluß der Dauerbelichtungen auf das Wachstum zum Ziel dieser Forschungen gestellt. Bei der kurzdauernden Bestrahlung mit beschränkten Lichtmengen wird die Zerstörung des Dunkelgleichgewichts studiert und außerdem die Rückkehr des Organismus zu diesem Gleichgewicht. Das haben wir bis jetzt für *Phycomyces nitens* und *Helianthus globosus* ausgeführt. Beim Einfluß der Dauerbelichtungen handelt es sich ebenfalls um die Zerstörung des Dunkelgleichgewichts; der Organismus bleibt dann aber unter dem steten Einfluß der Energiezufuhr, kann also nicht mehr ins Dunkelgleichgewicht zurückkehren, aber wird sich jetzt mehr oder weniger dieser Energiezufuhr anpassen.

Es versteht sich, daß man zahllose Kombinationen dieser zwei Belichtungsarten machen kann, deren die Literatur uns schon einige Beispiele zeigt. Ich will aber nochmals mit Absicht betonen, daß es für das Verständnis der Energiewirkung auf die Organismen von großer Bedeutung ist, daß man an erster Stelle diese zwei Versuchsreihen voneinander geschieden ausforscht, da sonst in den Resultaten immer die drei Prinzipien: Gleichgewichtszerstörung, Rückkehr zum Gleichgewicht, und Anpassung (oder Erregung, Abklang und Stimmungsänderung) sich durcheinander mischen. Wenn dazu der Organismus abwechselnd belichtet und verdunkelt wird mit ziemlich langen Perioden, so wird das Resultat noch schwieriger zu analysieren. Da es sich nun gerade um die Analyse der physiologischen Erscheinungen handelt, kann ich es empfehlen, die Belichtungsarten vorläufig einfach zu halten. Haben wir uns da hindurch gearbeitet, so können oft die viel komplizierteren Reizungen als überflüssig hinterlassen werden, wenn sie prinzipiell nichts Neues liefern, d. h. nur solche Resultate, welche schon aus den durch die einfacheren Versuche gefundenen Gesetzen zu erwarten sind.

Ich lasse hier die kurze Beschreibung dieser Versuche mit

Dauerbelichtungen folgen. Die Versuchsaufstellung konnte genau dieselbe sein wie bei den vorigen Belichtungen. Allein es wird schwieriger, die Temperatur genau konstant zu halten. Bei den schwachen Intensitäten soll das Dunkelzimmer nicht viel kälter sein als der Thermostat, da für die stete Bestrahlung der Kupferdeckel abgenommen bleiben muß und die Abkühlung der Kämmerchen durch die doppelte Glaswand also stärker ist als sonst, wodurch das innere Fenster leicht anläuft. Bei den höheren Lichtstärken (512 M.-K. und 4096 M.-K.) muß die Zimmertemperatur hingegen viel niedriger sein als die Versuchstemperatur; dazu werden vom Anfang der Belichtung an die drei Kupferdeckel abgenommen und es wird vielfach eine Wasserschicht auf den oberen Deckel aufgestellt um die Temperatursteigung durch die Bestrahlung zu kompensieren.

Außer diesen Schwierigkeiten haben noch andere viel Zeit und Mühe gekostet. So stellte es sich nach einigen Versuchen heraus, daß die Kotylen viel sorgfältiger mit Stanniol umwickelt werden mußten, damit nicht hie und da kleine Stellen der Kotylen im Laufe der Dauerbelichtung ergrünten. Diese Versuche wurden also als wertlos betrachtet, da ein gewisser Einfluß der Belichtung der Kotylen auf das Wachstum der Hypokotylen nicht ausgeschlossen ist und noch näher untersucht werden muß. — Darauf wurden einige Dauerbelichtungen während 3 bis 4 Stunden ausgeführt, aber später schien diese Versuchsdauer viel zu kurz zu sein. Die Resultate dieser Versuche habe ich hier nicht näher mitgeteilt. So wurde schließlich eine Versuchsreihe zusammengestellt, wobei immer sechs Stunden durchbelichtet wurde und die Reaktion soviel wie möglich Schritt für Schritt mikroskopisch verfolgt wurde. Die Beobachtungen länger als sechs Stunden mikroskopisch fortzusetzen war mir durch andere Beschäftigungen unmöglich.

### 1 M.-K.

Diese Belichtung fand mittels einer Normalkerze statt, welche auf eine solche Entfernung aufgestellt wurde, daß die Lichtstärke, welche die Pflanze bestrahlte, nach der Absorption durch Glaswände und Spiegel genau 1 M.-K. war.

Die Versuche finden sich in den folgenden Tabellen:

Tabelle 53. Belichtet mit 1 M.-K.

48	27½	52	27½	56	27½	Licht	o	27½
3	28	7	27	12	25½	17	24	22
27	22	32	21½	37	22	42	22	47
52	23	57	24	1 St. 2	22	1 St. 7	23	1 St. 12
1 St. 17	24½	1 St. 22	24½	1 St. 27	24	1 St. 32	24½	1 St. 37
1 St. 42	24	1 St. 47	23½	1 St. 56	24	2 St. 1	24	2 St. 7
2 St. 12	24½	2 St. 18	24½	2 St. 28	26	2 St. 38	25½	2 St. 44
2 St. 54	26½	2 St. 59	27	3 St. 4	27	3 St. 9	27	3 St. 14
3 St. 22	30	3 St. 27	30½	3 St. 33	30½	3 St. 38	30½	3 St. 43
4 St. 53	35	4 St. 58	35	5 St. 3	35½	5 St. 8	36	5 St. 14
5 St. 19	36½	5 St. 24	37½	5 St. 29	38½	5 St. 34	38½	5 St. 39
5 St. 44	39	5 St. 49	40	5 St. 54	39	5 St. 59	39	6 St. 1
6 St. 6	40½	6 St. 11						

Tabelle 54. Belichtet mit 1 M.-K.

48	25½	52	26½	56	26½	Licht	o	26½
4	25½	8	22½	15	19	19	17	24
29	16	34	18	39	17	44	17	49
54	19½	59	19½	1 St. 4	22	1 St. 9	21	1 St. 14
1 St. 19	22	1 St. 24	22	1 St. 29	21	1 St. 37	21	1 St. 44
	-20½	-3 St. 5	24	3 St. 10	26	3 St. 19	27	3 St. 29
3 St. 39	27½	3 St. 49	27	3 St. 59	26½	4 St. 5	26½	4 St. 11
4 St. 19	25½	4 St. 27	27	4 St. 33	26½	4 St. 40	26½	4 St. 46
4 St. 53	25½	4 St. 59	27	5 St. 5	26½	5 St. 14	26½	5 St. 22
5 St. 29	27	5 St. 39	27	5 St. 49	27	5 St. 55	27	6 St.

Tabelle 55. Belichtet mit 1 M.-K.

49	20½	56	20½	Licht	2	21	5	20
9	20	13	19	18	18	22	18	26
30	17	35	17	40	17	45	17½	52
57	18½	1 St. 2	17½	1 St. 8	18½	1 St. 15	18	1 St. 21
1 St. 26	20	1 St. 30	21	1 St. 35	20½	1 St. 40	21	1 St. 45
1 St. 50	21	1 St. 56	21	2 St. 2	22½	2 St. 8	23	2 St. 13
	-24½	-3 St. 45	24	3 St. 50	24	3 St. 55	24	4 St. 24
4 St. 5	24	4 St. 15	23½	4 St. 25	23	4 St. 35	23	4 St. 45
4 St. 55	24	5 St. 5	24½	5 St. 15	25½	5 St. 20	25	5 St. 28
5 St. 35	26	5 St. 42	26	5 St. 49	26	5 St. 55	27	6 St. 2
6 St. 7								

Diese Resultate lassen sich besser beurteilen durch die graphische Darstellung der Fig. 4. Da es mir nämlich nicht möglich war eine mittlere Kurve aus diesen und folgenden Tabellen genau zusammenzustellen, so wurden in die Figur alle Tabellen als Kurven eingetragen, wodurch man sich selbst über das mitt-

lere Resultat ein Urteil formen kann. Da die Kurven, besonders was die Zeit anbetrifft, ziemlich stark auseinanderlaufen, schien mir diese Vorstellung mehr geeignet als die Darstellung einer mittleren Kurve, wie es bei den vorigen Belichtungen mit genügender Genauigkeit auszuführen war (Fig. 3).

Die Wachstumsverringerung fängt an nach 7 bis 12 Minuten, 4 bis 8 Minuten,  $\pm$  9 Minuten, im Mittel nach  $\pm$  8 Minuten. Das Minimum wird gefunden nach 32 bis 37 Minuten, 24 bis 34 Minuten, 26 bis 45 Minuten, im Mittel nach 27 bis 38 Minuten. Der minimale Wachstumswert beträgt 78 %, 60 % und 83 %, im Mittel 74 %.

Die drei Versuche zeigen dann kleine An- und Absteigungen in etwas verschiedener Weise, wobei sie sich aber allmählich dem Anfangswert nähern. In der Fig. 4 ist durch eine gezogene Linie der mittlere Zuwachs angedeutet, den die Pflanze normalerweise im Dunkel gehabt haben würde. Die Linie ist also langsam steigend, nämlich 2 bis 3 % pro Stunde, wie wir dies in § 11 schon beschrieben haben. Wir sehen jetzt, daß zwei der drei Pflanzen über diesen Normalwert steigen, die dritte darunter bleibt. Die drei Pflanzen weisen nach 4 bis  $4\frac{1}{2}$  Stunden wieder ein ziemlich regelmäßiges Wachstum auf, welches im Mittel etwas über dem Normalwert zu liegen scheint. Da man aber über den eventuellen Normalwert sechs Stunden nach dem Anfangswert keine genaue Berechnung machen kann, und die Ansteigung im Dunkeln bisweilen 4 bis 5 % pro Stunde betragen kann, so kann ich nur sagen, daß die Pflanzen in einer Dauerbelichtung von 1 M.-K. nach  $\pm$  4 bis  $4\frac{1}{2}$  Stunden wieder im Gleichgewicht sind, wobei der Wachstumswert nicht oder nur wenig höher ist, als die Pflanze im Dunkeln gehabt haben würde.

Ich will über das Resultat aber keine näheren Betrachtungen machen, weil ich dafür besser die Erscheinungen abwarte, welche die einzelne Zelle bei Phycomyces unter diesen Belichtungen aufweisen wird.

Ob vielleicht nach sechs Stunden noch schwache An- und Absteigungen zu beobachten wären, kann ich natürlich nicht entscheiden. Jedenfalls würden diese gewiß sehr schwach sein.

## 64 M.-K.

Die Resultate dieser Belichtungen, welche mittels einer Nernstlampe ausgeführt wurden, ergeben die folgenden Tabellen:

Tabelle 56. Belichtet mit 64 M.-K.

37	33	41	33	45	33	52	33	Licht
1	32	5	26½	9	21½	13	16	17
21	14	25	18	31	21½	35	20½	40
45	18	50	18½	55	23	1 St.	24½	1 St. 4
1 St. 36	25½	1 St. 40	25½	1 St. 42	24½	1 St. 49	25½	1 St. 53
—25½	—3 St. 8	26½	3 St. 13	25½	3 St. 18	25½	3 St. 24	25½
3 St. 32	26½	3 St. 37	26½	3 St. 44	25½	3 St. 47	25½	3 St. 52
3 St. 57	25½	4 St. 7	25½	4 St. 15	25½	4 St. 19	26½	4 St. 24
4 St. 29	27	4 St. 39	28	4 St. 44	29	4 St. 49	28	4 St. 53
4 St. 58	29	5 St. 3	29	5 St. 9	29	5 St. 13	29	5 St. 20
5 St. 24	30	5 St. 28	30	5 St. 33	31	5 St. 37	32½	5 St. 42
5 St. 47	32	5 St. 53	33	5 St. 57	32½	6 St. 2	32½	6 St. 7
6 St. 12								

Tabelle 57. Belichtet mit 64 M.-K.

48	24½	52	25½	56	25½	Licht	o	25½
4	22½	8	16	12	13	16	10½	20
24	8½	28	9½	32	9½	36	10½	40
45	9½	50	8½	55	7½	1 St.	8½	1 St. 5
1 St. 10	13½	1 St. 15	15½	1 St. 20	17	1 St. 25	19½	1 St. 30
1 St. 35	20½	1 St. 40	21½	1 St. 45	21½	1 St. 50	21½	1 St. 55
—25½	—3 St. 3	29	3 St. 9	29	3 St. 14	28	3 St. 19	28
3 St. 24	28	3 St. 29	29	3 St. 34	30	3 St. 40	30½	3 St. 45
3 St. 49	31	3 St. 53	30	3 St. 58	30½	4 St. 3	30½	4 St. 8
4 St. 13	30½	4 St. 18	30½	4 St. 23	30	4 St. 33	30	4 St. 38
4 St. 43	29	4 St. 48	29	4 St. 53	27	4 St. 58	26½	5 St. 3
5 St. 8	27	5 St. 13	27	5 St. 18	26½	5 St. 22	26½	5 St. 30
5 St. 36	27½	5 St. 42	27	5 St. 47	27	5 St. 52	27	5 St. 57
6 St. 2								

Tabelle 58. Belichtet mit 64 M.-K.

45	26½	50	27	55	26½	Licht	o	25½
4	22½	8	17	13	14½	18	12	23
28	12	33	13	38	13½	43	13½	48
53	13½	58	13½	1 St. 3	17	1 St. 8	18	1 St. 13
1 St. 18	19½	1 St. 23	20½	1 St. 28	21½	1 St. 33	22	1 St. 38
1 St. 43	22	1 St. 48	23	1 St. 53	22	1 St. 58	22½	2 St. 5
2 St. 12	25½	2 St. 20	27	2 St. 26	27½	2 St. 32	28	2 St. 37
2 St. 42	29½	2 St. 50	29	2 St. 56	31½	3 St. 1	31½	3 St. 8
3 St. 15	35	5 St. 9	35	5 St. 13	34	5 St. 17	35	5 St. 21
5 St. 25	35	5 St. 29	34	5 St. 33	35	5 St. 37	34	5 St. 41
5 St. 45	35	5 St. 49	34	5 St. 53	34	5 St. 57	34	

Daraus können wir das Folgende ableiten:

Die Reaktion fängt jetzt deutlich früher an als bei der 1 M.-K.-Belichtung, im Mittel nach  $\pm 3$  oder 4 Minuten. Den minimalen Zuwachs findet man nach 18 bis 23 Minuten, 21 bis 25 Minuten und 20 bis 28 Minuten, im Mittel also nach 20 bis 25 Minuten. Bei einer der drei Pflanzen liegt aber das um 55 bis 60 Minuten auftretende zweite Minimum noch tiefer. Wenn man auf alle Kurven der Fig. 4 achtet, so kann man wieder bei den meisten die bekannte Ansteigung des Zuwachses nach dem ersten Minimum bemerken, worauf ein zweites Minimum folgt. Wo das zweite Minimum nicht auftritt, findet sich meist ein langandauerndes Minimum, statt zwei Minima. Der minimale Wachstumswert, welcher in 64 M.-K. erreicht wurde, war 48%, 42%, 30%, im Mittel  $\pm 39\%$ .

Darauf steigt das Wachstum in allen Versuchen an, bei zwei Pflanzen wird nach vier Stunden ein Maximalwert erreicht, während die dritte um 1 bis  $4\frac{1}{2}$  Stunden gleichmäßig weiter wächst. Schließlich erreichen die Hypokotylen nach 5 Stunden bis 5 Stunden 20 Minuten Wachstumswerte, welche im Mittel mit dem Normalwert übereinstimmen.

Man sieht auch hier, daß die plötzliche Zerstörung des Dunkelgleichgewichts tief in das Zellleben eingreift, indem das Wachstum auf einmal stark verringert wird, daß darauf aber eine Antireaktion auftritt, welche die Verringerung immer mehr abschwächt. Dadurch hat der Zuwachs einen wellenartigen Verlauf. Die Wellen werden aber schwächer, indem die beiden antagonistischen Wirkungen wieder miteinander ins Gleichgewicht geraten. Daß bei diesem Gleichgewicht, das innerlich ein anderes Gleichgewicht sein muß als im Dunkel, das Wachstum doch wieder annähernd denselben Wert erlangt als im Dunkel, ist gewiß merkwürdig.

#### 512 M.-K.

Die Nitralampe, durch Spiegel und Entfernung abgeschwächt, lieferte die 512 M.-K.-Intensität. In diesen Versuchen steigt die Temperatur im Dunkelzimmer so stark, daß ich nicht verhindern konnte, daß die Temperatur im Versuchskasten im Laufe der sechs Stunden allmählich von  $20^0$  C auf  $21^0$  bis  $22^0$  C

anstieg. Da dies nur langsam geschah glaube ich wohl, daß es keinen erheblichen Einfluß auf die Resultate gehabt hat.

Die vier Versuche mit sechsstündiger Belichtung finden sich in den Tabellen 59 bis 62.

Tabelle 59. Belichtet mit 512 M.-K.

	<b>39</b>	<b>19</b>	44	<b>19½</b>	52	<b>19</b>	58	Licht	18½
	5	<b>13</b>	9	<b>10</b>	13	7½	17	7	22
	27	7	32	5	37	5	42	4½	4½
	52	3½	57	4½	1 St. 2	3½	1 St. 7	3½	1 St. 12
1 St. 17	3½	1 St. 27	4	1 St. 37	3½	1 St. 42	3½	1 St. 52	3½
2 St. 2	4	2 St. 12	5	2 St. 22	7½	2 St. 27	7½	2 St. 32	9½
2 St. 37	9½	2 St. 42	8½	2 St. 47	9½	2 St. 52	10	2 St. 57	9½
3 St. 2	9½	3 St. 6	9½	3 St. 11	9½	3 St. 16	9½	3 St. 21	<b>10</b>
3 St. 26—12½—4 St. 56	13½	5 St. 1	13½	5 St. 6	14½	5 St. 11	15½		
5 St. 16	13½	5 St. 21	13	5 St. 26	13½	5 St. 31	14	5 St. 37	15½
5 St. 42	16	5 St. 46	14½	5 St. 51	15½	5 St. 56	15½	6 St. 1	15½
6 St. 6									

Tabelle 60. Belichtet mit 512 M.-K.

	<b>48</b>	<b>27½</b>	52	<b>27½</b>	56	<b>27</b>	Licht	1	26½
	5	<b>19</b>	9	<b>15</b>	13	<b>11</b>	18	9½	22
	27	7	32	6	37	6	42	7	49
	57	7	1 St. 7	7½	1 St. 12	8½	1 St. 17	9½	1 St. 23
1 St. 28	9½	1 St. 32	<b>11</b>	1 St. 37	13½	1 St. 42	<b>13</b>	1 St. 47	13½
1 St. 53	15½	1 St. 58	15½	2 St. 3	15½	2 St. 10	<b>16</b>	2 St. 16	15½
2 St. 23	15½	2 St. 30	14½	2 St. 39	13½	2 St. 44	13½	2 St. 50	14½
2 St. 55	14½	3 St.	13½	3 St. 5	14½	3 St. 10	13½	3 St. 15	14½
3 St. 20	15½	3 St. 26	<b>17</b>	3 St. 30	<b>17</b>	3 St. 34	<b>16</b>	3 St. 38	—19—
4 St. 38	22	4 St. 44	<b>22</b>	4 St. 49	<b>23</b>	4 St. 54	<b>23</b>	5 St. 5	23½
5 St. 9	<b>24</b>	5 St. 14	24½	5 St. 19	24½	5 St. 24	24½	5 St. 29	24½
5 St. 34	<b>24</b>	5 St. 39	24½	5 St. 44	24½	5 St. 49	<b>24</b>	5 St. 54	25½
5 St. 59	24½	6 St. 3	24½	6 St. 8					

Tabelle 61. Belichtet mit 512 M.-K.

	<b>48</b>	<b>25½</b>	52	<b>26½</b>	56	<b>26½</b>	Licht	0	27
	3	<b>24</b>	6	<b>17</b>	10	<b>14</b>	16	<b>10</b>	21
	26	6½	31	6	37	6½	44	8½	50
	55	8½	1 St.	7	1 St. 5	7	1 St. 10	7½	1 St. 17
1 St. 23	9½	1 St. 28	<b>12</b>	1 St. 35	<b>13</b>	1 St. 40	13½	1 St. 45	<b>17</b>
1 St. 50	<b>17</b>	1 St. 55—19½—3 St. 9	<b>22</b>	3 St. 14	<b>23</b>	3 St. 19	<b>24</b>	3 St. 19	24
3 St. 24	<b>24</b>	3 St. 29	<b>24</b>	3 St. 34	<b>24</b>	3 St. 39	26½	3 St. 44	25½
3 St. 50	26½	3 St. 55	26½	4 St.	<b>28</b>	4 St. 5	26½	4 St. 10	27
4 St. 15	<b>27</b>	4 St. 20	<b>27</b>	4 St. 25	<b>28</b>	4 St. 30	<b>27</b>	4 St. 37	27½
4 St. 42	26½	4 St. 47	26½	4 St. 53	26½	4 St. 58	26½	5 St. 3	26½
5 St. 8	25½	5 St. 13	<b>24</b>	5 St. 18	<b>24</b>	5 St. 23	24½	5 St. 33	<b>24</b>
5 St. 38	<b>24</b>	5 St. 43	<b>24</b>	5 St. 48	<b>24</b>	5 St. 53	<b>23</b>	6 St. 1	

Tabelle 62. Belichtet mit 512 M.-K.

52	23½	56	22½	Licht	o	23	3	18½
6	11½	10	9½	15	7½	20	7	25
30	6	35	7	40	6	45	4½	50
55	4½	1 St.	4½	1 St. 5	7	1 St. 30	8½	1 St. 35
1 St. 45	10	1 St. 55	10	2 St. 5	11	2 St. 10	13	2 St. 15
2 St. 25	13	2 St. 35	13	2 St. 47	14½	2 St. 55	13½	3 St. 27
3 St. 34	17	3 St. 38—21—		4 St. 53	23	4 St. 58	23½	5 St. 4
5 St. 9	23	5 St. 14	22	5 St. 20	21½	5 St. 30	21½	5 St. 40
5 St. 49	22	5 St. 55	22	6 St.				

Die vier Versuche stimmen recht gut miteinander überein. Die Reaktion fängt auch hier nach 3 bis 4 Minuten an.

Man findet in allen Versuchen ein langandauerndes Minimum, so daß die zwei Minima nur in zwei Versuchen sehr schwach zu beobachten sind. Dadurch ist der Zuwachs um 30 Minuten bis 1 Stunde 30 Minuten ziemlich konstant und minimal.

Der minimale Wachstumswert beträgt bei den vier Hypokotylen 18%, 21%, 25% und 20%, im Mittel also 21% gegen 39% bei der 64 M.-K.-Belichtung.

Nach 1½ bis 2 Stunden steigt der Zuwachs, bisweilen durch eine vorübergehende Verringerung abwechselt. Nach ± 5 Stunden ist das Wachstum ziemlich konstant, aber hat auch nach 6 Stunden im Mittel einen Wachstumswert von nur 75% des zu erwarteten Normalwertes. Sieht man sich die Kurven an, so ist es nicht unmöglich, daß hiermit das Gleichgewicht noch nicht vollkommen eingetreten ist und später der Normalwert noch erreicht sein würde. Man sieht aber, daß die maximalen Werte, welche diese Pflanzen erreichen, niemals über den Normalwert steigen, wie bei 1 und 64 M.-K.; darum halte ich es für mehr wahrscheinlich, daß das Gleichgewicht nach 6 Stunden wohl annähernd erreicht ist, aber mit einem unternormalen Wachstumswert. Das läßt sich aber aus diesen Versuchen nicht entscheiden, und in einer folgenden Arbeit komme ich auf die Sache zurück.

#### 4096 M.-K.

Für diese Belichtungen gilt ebenfalls, was bei den 512 M.-K.-Belichtungen von der Temperatur gesagt wurde; daß nämlich

die Versuchstemperatur im Laufe der 6 Stunden 1 bis 2° C gestiegen war.

Tabelle 63. Belichtet mit 4096 M.-K.

	<b>27½</b>	56	<b>27½</b>	Licht	o	<b>26½</b>	3	<b>21½</b>
52	<b>27½</b>	56	<b>27½</b>	Licht	o	<b>26½</b>	3	<b>21½</b>
6	<b>14</b>	9	<b>14</b>	12	9½	17	<b>13</b>	22
26	<b>10½</b>	30	<b>10½</b>	34	8½	38	<b>8½</b>	42
46	<b>8½</b>	51	<b>8½</b>	55	7½	1 St.	<b>7</b>	1 St. 5
1 St. 10	<b>8½</b>	1 St. 15	<b>7½</b>	1 St. 20	8½	1 St. 25	<b>8½</b>	1 St. 30
1 St. 35	<b>8½</b>	1 St. 39	<b>12½</b>	— 2 St. 44	<b>16</b>	2 St. 49	<b>17</b>	2 St. 54
2 St. 59	<b>19½</b>	3 St. 4	<b>19½</b>	3 St. 9	<b>20½</b>	3 St. 14	<b>21½</b>	3 St. 19
3 St. 24	<b>23</b>	3 St. 29	<b>24½</b>	3 St. 34	<b>27</b>	3 St. 39	<b>29</b>	3 St. 44
3 St. 49	<b>31½</b>	3 St. 54	<b>32½</b>	3 St. 59	<b>32½</b>	4 St. 6	<b>34</b>	4 St. 11
4 St. 16	<b>34</b>	4 St. 21	<b>35</b>	4 St. 26	<b>32½</b>	4 St. 31	<b>35</b>	4 St. 36
4 St. 41	<b>33</b>	4 St. 46	<b>33</b>	4 St. 51	<b>33</b>	4 St. 56	<b>33</b>	5 St. 1
5 St. 8	<b>33½</b>	5 St. 16	<b>33</b>	5 St. 21	<b>32½</b>	5 St. 26	<b>32½</b>	5 St. 31
5 St. 36	<b>32½</b>	5 St. 41	<b>33</b>	5 St. 49	<b>33</b>	5 St. 56	<b>32½</b>	6 St. 1

Tabelle 64. Belichtet mit 4096 M.-K.

	<b>24½</b>	52	<b>24½</b>	56	<b>24</b>	Licht	1	<b>25½</b>
48	<b>24½</b>	52	<b>24½</b>	56	<b>24</b>	Licht	1	<b>25½</b>
3	<b>17</b>	7	<b>10½</b>	11	9½	15	<b>8½</b>	20
24	<b>5½</b>	30	<b>7½</b>	34	<b>5½</b>	38	<b>4½</b>	42
46	<b>4½</b>	51	<b>4½</b>	57	<b>3½</b>	1 St. 2	<b>4</b>	1 St. 7
1 St. 12	<b>4</b>	1 St. 17	<b>4½</b>	1 St. 22	<b>3½</b>	1 St. 27	<b>4½</b>	1 St. 37
1 St. 47	<b>4½</b>	1 St. 54	<b>4½</b>	2 St. 2	<b>4½</b>	2 St. 7	<b>4½</b>	2 St. 12
2 St. 17 — 4 —	<b>4</b>	3 St. 29	<b>4</b>	3 St. 39	<b>3½</b>	3 St. 49	<b>3½</b>	3 St. 59
4 St. 9	<b>4</b>	4 St. 19	<b>4½</b>	4 St. 30	<b>3½</b>	4 St. 40	<b>4</b>	4 St. 50
5 St.	<b>4½</b>	5 St. 10	<b>4½</b>	5 St. 20	<b>5</b>	5 St. 30	<b>6½</b>	5 St. 40
5 St. 45	<b>7</b>	5 St. 50	<b>8½</b>	5 St. 55	<b>8½</b>	6 St.		<b>6</b>

Tabelle 65. Belichtet mit 4096 M.-K.

	<b>26½</b>	52	<b>26½</b>	56	<b>26½</b>	Licht	o	<b>27</b>
48	<b>26½</b>	52	<b>26½</b>	56	<b>26½</b>	Licht	o	<b>27</b>
3	<b>23</b>	6	<b>18</b>	10	<b>14</b>	14	<b>10½</b>	18
22	<b>7½</b>	26	<b>10</b>	31	<b>7½</b>	36	<b>7½</b>	42
46	<b>5½</b>	56	<b>5</b>	1 St. 4	<b>5½</b>	1 St. 11	<b>6</b>	1 St. 17
1 St. 24	<b>6</b>	1 St. 29	<b>6</b>	1 St. 34	<b>7</b>	1 St. 49	<b>8½</b>	1 St. 59
2 St. 11	<b>10</b>	2 St. 26	<b>13</b>	2 St. 34	<b>14½</b>	2 St. 41	<b>15</b>	2 St. 51
3 St. 3	<b>19½</b>	3 St. 8	<b>19½</b>	3 St. 13	<b>21½</b>	3 St. 18	<b>24</b>	3 St. 23
3 St. 30	<b>25½</b>	3 St. 35	<b>27½</b>	3 St. 41	<b>29½</b>	3 St. 46	<b>30</b>	3 St. 56
3 St. 59	<b>29½</b>	4 St. 2	<b>35½</b>	— 5 St. 7	<b>37½</b>	5 St. 13	<b>34½</b>	5 St. 21
5 St. 26	<b>36½</b>	5 St. 32	<b>35½</b>	5 St. 37	<b>35</b>	5 St. 42	<b>35½</b>	5 St. 47
5 St. 53	<b>35½</b>	5 St. 59						<b>36½</b>

Tabelle 66. Belichtet mit 4096 M.-K.

	<b>21½</b>	52	<b>22½</b>	56	<b>21½</b>	Licht	o	<b>21½</b>
47	<b>21½</b>	52	<b>22½</b>	56	<b>21½</b>	Licht	o	<b>21½</b>
3	<b>17</b>	6	<b>13</b>	10	<b>9½</b>	15	<b>8½</b>	20
26	<b>6½</b>	30	<b>6</b>	35	<b>7</b>	40	<b>5</b>	45

50	5	55	5½	1 St. 2	5	1 St. 7	6	1 St. 12	5
1 St. 20	5½	1 St. 30	6	1 St. 40	6	1 St. 50	6½	1 St. 56	— 5 —
2 St. 57	4½	3 St. 5	5	3 St. 11	4½	3 St. 18	5	3 St. 30	5
3 St. 8	7	3 St. 50	7	4 St.	8	4 St. 10	8½	4 St. 15	9½
3 St. 20	12	4 St. 30	13½	4 St. 36	14½	4 St. 43	16	4 St. 50	18
4 St. 55	18½	5 St. 3	18½	5 St. 10	18	5 St. 18	20½	5 St. 26	21½
5 St. 35	24	5 St. 44	24½	5 St. 54	25½	6 St.			

Für die Beschreibung der Resultate verweise ich wieder besonders auf die Fig. 4.

Während den ersten zwei Stunden stimmen die vier Versuche auffallend gut überein.

Die Verringerung fängt an nach 3 Minuten. In einem Fall scheint sie etwas früher als 3 Minuten eingetreten zu sein; in den drei anderen Versuchen muß sie um 3 Minuten oder wenig später angefangen haben. Damit sieht man wieder, daß immer zwischen dem Belichtungsanfang und der Wachstumsverringerung 2 bis 3 Minuten mit normalem Wachstum verlaufen.

Ebenso auffallend ist die Tatsache, daß man hier schwach, aber deutlich die Einwirkung der Antireaktion auf das Minimum beobachtet. Während das Wachstum bis  $\pm$  20 Minuten schnell sinkt, hört diese Abnahme um 24 bis 36 Minuten auf oder zeigt sich sogar eine geringe Ansteigung, aber nach  $\pm$  40 Minuten wird die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit wieder fortgesetzt und erreicht um  $\pm$  1 Stunde (50 bis 73 Minuten) den Minimalwert. Nur in einem Versuche wird nach 4 Stunden ein etwas tieferes Minimum gefunden.

Der Minimalwert beträgt 25%, 14%, 19% und 20%, im Mittel also 19½%.

Das Wachstum steigt um 1 bis 2 Stunden ein wenig an, aber darauf gehen die Kurven stark auseinander, indem zwei Pflanzen nach  $3\frac{3}{4}$  Stunden über den Normalwert steigen, um  $\pm 4\frac{1}{2}$  Stunden ein gewisses Maximum zu erreichen und nach  $5\frac{1}{2}$  Stunden anscheinend konstant zu bleiben. Die zwei anderen Pflanzen verharren viel länger auf ihr verringertes Wachstum. Die eine nähert sich nach 6 Stunden dem Normalwert, das Wachstum der anderen fängt erst nach 5 Stunden zu steigen an.

Wir sehen also, daß in dieser Intensität die Resultate zeitlich stark auseinanderlaufen können, daß die Pflanzen aber

nach einigen Stunden wieder die größere Wachstumsgeschwindigkeit zurückbekommen und schließlich wahrscheinlich den Normalwert erreichen, da nach 6 Stunden drei der vier Pflanzen im Mittel die normale Geschwindigkeit aufweisen, während die vierte erst nach 5 Stunden zu steigen anfängt.

---

### § 15. Zusammenfassung der Erscheinungen bei Dauerbelichtung.

In dem vorigen Paragraph wurden die gefundenen Tatsachen ohne weitere Betrachtungen mitgeteilt. Ich will daraus die wesentlichen Resultate noch einmal kurz hervorheben, aber die näheren Betrachtungen bis später verschieben. Die Versuche müssen wahrscheinlich auch für *Helianthus* noch in schwächeren Intensitäten fortgesetzt werden, aber besonders will ich erst die Phycomyceszelle bei Dauerbelichtung untersuchen.

1. Der Anfang der Reaktion findet bei 1 M.-K. erst nach  $\pm 8$  Minuten statt, bei den höheren Intensitäten nach  $\pm 3$  Minuten. Zwischen dem Belichtungsanfang und der Wachstumsverringerung verlaufen mindestens 2 bis 3 Minuten mit normalem Wachstum.

2. In allen Versuchen finden wir ein schnell erreichtes Minimum, nach 25 bis 30 Minuten, bald gefolgt durch eine geringe Wachstumsanstieigung mit einem zweiten Minimum oder durch einen ziemlich gleichmäßigen Zuwachs. Die Wachstumsverringerung ist um so kräftiger, je stärker die Intensität des Lichtes ist. Das Wachstum sinkt in 1 M.-K. auf 74%, in 64 M.-K. auf 39%, in 512 M.-K. auf 21%, in 4096 M.-K. auf  $19\frac{1}{2}\%$ .

3. Nach kürzerer oder längerer Zeit fängt die Wachstumsgeschwindigkeit zu steigen an, der Verlauf des Wachstums wird »ruhiger«. In vielen Versuchen erreicht der Zuwachs einen allerdings niedrigen Maximalwert, um darauf wieder ein wenig geringer zu werden. Der Maximalwert liegt bei 512 M.-K. immer unter dem Normalwert; bei 1, 64 und 4096 M.-K. steigt er in  $\frac{2}{3}$  der Versuche über die normale Geschwindigkeit, doch bleibt die Wachstumsförderung immer eine sehr geringe. Schließlich wird wieder ein regelmäßiges Wachstum erreicht, es stellt sich ein Gleichgewicht ein.

So weit ich nach sechsstündiger Beobachtung bemerken konnte, wird die Wachstumsschnelligkeit in 1 M.-K. die normale oder etwas höher als normal, in 64 M.-K. normal, in 512 M.-K. unternormal. In 4096 M.-K. ist dies nach 6 Stunden noch nicht mit Gewißheit zu entscheiden.

Die Möglichkeit, daß nach längerer Fortsetzung der Belichtung das Resultat sich noch etwas ändern würde, ist aber nicht ausgeschlossen und wird später mit einer einfacheren Methode untersucht werden. Ich habe aber in diesen Versuchen den Verlauf des Wachstums während den ersten 6 Stunden genau mikroskopisch feststellen wollen.

Wir wenden uns jetzt wieder einmal zu der Arbeit Vogts, welche schon in § 13 erwähnt wurde. Auch er hat die Wachstumsgeschwindigkeit der Avenakeimpflanzen bei Dauerbelichtungen mit verschiedener Intensität bestimmt. Wie gesagt, sind seine Resultate quantitativ nicht leicht vergleichbar mit den meinigen, weil er senkrecht von oben belichtet. Übrigens stimmen seine Resultate bei Dauerbelichtungen recht gut überein mit den bei Helianthus erreichten Ergebnissen. Dafür kann ich besonders empfehlen die Seiten 222 bis 225 und 244 bis 248 seiner Arbeit mit den von mir beschriebenen Befunden zu vergleichen. Prinzipiell kommen die Resultate auf dasselbe nieder.

Gleich wie bei den kurzen Belichtungen ist aber auch hier die spätere Wachstumsförderung im Verhältnis zu der anfänglichen Wachstumsverringerung nach den Versuchen Vogts bei Avena viel stärker als bei Helianthus in meinen Versuchen der Fall ist, aber es bleibt möglich, daß der vor der Belichtung von Vogt bestimmte Wachstumswert durch die dauernde rote Belichtung beeinflußt war. Jedenfalls ist die Wachstumsverringerung in Vogts Versuchen für Avena auch sehr beträchtlich. Der Zuwachs sinkt, wie ich aus seinen Tabellen berechnete, in 16 M.-K. auf 62 % und 67 %, in 64 M.-K. auf 62 % und 47 %, in 500 M.-K. auf 47 % und 50 %, in 1000 M.-K. auf 50 % und 44 %.

Wichtig ist es weiter aus Vogts Tabellen aufzumerken, daß bei den Dauerbelichtungen die Reaktion bei 16 M.-K. und 100 M.-K. nach 9, 6, 12 und 9 Minuten anfängt, bei 500 M.-K. und 1000 M.-K. aber schon nach 3 Minuten, aber auch nicht früher.

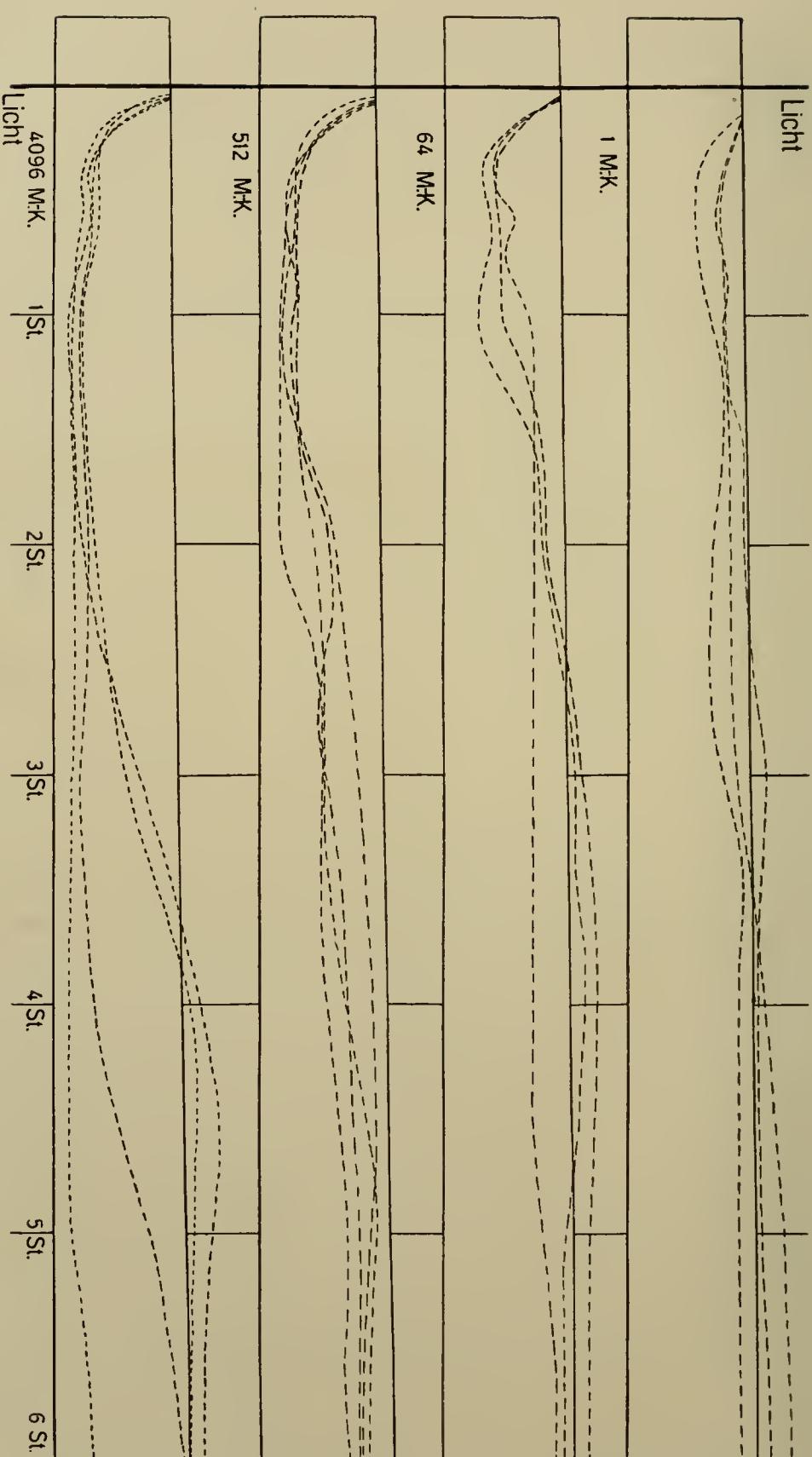


Fig. 4. Die Reaktion des Wachstums der Hypokotylen von *Helianthus globosus* bei Dauerbelichtung verschiedener Intensität.

Als Übersicht der in § 14 erhaltenen Tatsachen genügt weiter die Fig. 4.

### § 16. Die Photowachstumsreaktion und der Phototropismus bei den Hypokotylen von *Helianthus globosus*.

#### Der Phototropismus dieser Keimpflanzen.

Wir wenden uns jetzt an die Frage, welche phototropische Erscheinungen die Hypokotylen von *Helianthus globosus* zeigen. Dabei muß ich erinnern an die in § 11 beschriebenen Nutationen. Diese treten so stark hervor, daß der Phototropismus nicht sehr auffallend und jedenfalls nicht so einfach zu messen ist. Durch die Nutation allein kann die Pflanze schon Krümmungen bis höchstens  $15^{\circ}$  bis  $20^{\circ}$  in verschiedener Richtung aufweisen. Ich habe nun die Pflanzen einseitig bestrahlt mit bestimmten Lichtmengen (z. B. 64 M.-K.-S. und 30 000 M.-K.-S.) und versuchte darauf den Phototropismus festzustellen. Wegen der starken Nutationen gelingt das aber nicht; jedenfalls nicht mit Gewißheit, obwohl eine schwache, positive Neigung der Nutation zu beobachten schien. Wir werden nun bald sehen, daß wir uns nicht zu wundern brauchen, daß in diesen Fällen der Phototropismus fast nicht merkbar hervortritt.

Die Hypokotylen von *Helianthus globosus* zeigen aber einen ausgesprochenen, positiven Phototropismus, wenn man sie dauernd in einseitiger Belichtung stehen läßt. Wenn wir die Keimpflanzen während einen Tag ans Fenster setzen, so krümmen sie sich im Laufe des Tages dem Licht zu. Dabei hört die Nutation nicht



Fig. 5. Positiv-gekrümmte Keimlinge von *Helianthus globosus*, während einige Stunden mit einseitigem Tageslicht bestrahlt.

auf, aber die Achse des Nutationskegels kehrt sich dermaßen dem Licht zu, daß nach vielen Stunden alle Pflanzen positiv gekrümmt sind in verschiedenen Winkeln bis  $50^\circ$  oder  $55^\circ$  (s. Fig. 5, S. 515). Dabei hat natürlich die Schwerkraft, wofür die Keimpflanzen sehr empfindlich sind, dem Phototropismus sogar entgegen gearbeitet.

Um dies etwas genauer zu untersuchen habe ich die Hypokotylen in einseitige Dauerbelichtungen von 64 M.-K. und von 512 M.-K. in den Thermostat aufgestellt. Bei jedem Versuch wurden vier bis sieben Keimpflanzen gebraucht. Wenn man eine Zahl derartiger nutierenden Pflanzen willkürlich aufstellt und wir aus einer bestimmten Beobachtungsstelle die Winkel messen, welche die Pflanzen nach links oder rechts ausweichen, so ist die Summe der Winkel (oder der mittlere Wert dieser Winkel) bei einer genügenden Zahl gleich Null. Die folgende Tabelle zeigt uns das Resultat einer derartigen Messung an zehn Versuchspflanzen, welche unbelichtet blieben. Die mittleren Abweichungen schwanken hier von  $1\frac{1}{2}^\circ +$  bis  $1^\circ -$ ; bei einer viel größeren Zahl von Versuchspflanzen würde das noch geringer gewesen sein.

Tabelle 67.

Unbelichtet.

Nr.	2,10 Uhr	2,45 Uhr	3,10 Uhr	3,35 Uhr	4 Uhr	4,25 Uhr
1	10 —	5 —	0	5 —	10 —	10 +
2	0	0	0	0	0	0
3	10 +	5 +	0	0	5 —	0
4	0	0	0	0	0	0
5	0	15 —	0	15 +	20 +	10 +
6	0	5 +	5 +	10 +	10 +	0
7	5 +	10 +	0	15 —	5 —	0
8	0	10 —	15 —	10 —	0	5 +
9	20 —	5 —	10 +	25 +	10 +	15 —
10	15 +	20 +	10 +	5 —	15 —	20 —
Summe	0 +	5 +	10 +	15 +	5 +	10 —
Im Mittel	$0^\circ$	$1\frac{1}{2}^\circ +$	$1^\circ +$	$1\frac{1}{2}^\circ +$	$1\frac{1}{2}^\circ +$	$1^\circ -$

Jetzt führen wir dieselben Messungen an einigen Pflanzen aus, welche von der ersten Messung an in der einseitigen Dauerbelichtung mit 64 M.-K. aufgestellt waren. Das Resultat einiger Versuche gibt die Tabelle 68. Die Winkel, welche

die 20 Pflanzen zu bestimmten Zeiten in Beziehung zur Lichtrichtung zeigten, werden aufgezählt und zudem die mittleren Krümmungswinkel daraus berechnet.

Tabelle 68.  
Einseitige Belichtung mit 64 M.-K.  
Die Zahlen geben die Krümmungswinkel in Bogengraden.

Zeit Nr.	0 Min. (Anfang der Be- lichtung)	20 Min.	40 Min.	1 St.	1 St. 25 Min.	1 St. 50 Min.	2 St. 10 Min.	2 St. 30 Min.
1	10 —	20 —	20 —	10 —	5 +	20 +	30 +	30 +
2	5 +	15 +	30 +	30 +	10 +	5 —	5 —	0
3	15 +	15 +	15 +	5 +	5 —	0	5 +	20 +
4	10 +	5 +	0	5 —	0	15 +	25 +	20 +
5	15 —	5 —	15 +	20 +	15 +	0	5 —	5 —
6	20 —	15 —	5 —	0	15 +	20 +	10 +	0
7	10 —	0	5 +	15 +	15 +	10 +	5 +	0
8	0	0	0	0	10 +	20 +	15 +	10 +
9	0	5 —	5 —	5 —	20 +	25 +	25 +	20 +
10	15 +	15 +	10 +	5 +	5 +	0	10 +	15 +
11	10 —	10 —	10 —	0	5 +	10 +	15 +	15 +
12	0	0	5 —	5 +	20 +	20 +	25 +	15 +
13	5 —	5 —	0	5 +	20 +	30 +	30 +	30 +
14	10 —	5 —	5 —	5 +	25 +	30 +	20 +	15 +
15	0	20 +	35 +	30 +	20 +	5 —	15 —	20 —
16	0	15 +	30 +	30 +	25 +	0	10 —	10 —
17	25 +	0	10 —	15 —	15 —	15 +	35 +	35 +
18	0	0	5 +	15 +	20 +	25 +	30 +	35 +
19	5 +	5 +	5 +	10 +	10 +	10 +	0	0
20	5 —	15 —	25 —	15 —	0	35 +	40 +	35 +
Sa.	10 —	10 +	65 +	125 +	220 +	275 +	285 +	260 +
Im Mittel	$1\frac{1}{2}^0$ —	$1\frac{1}{2}^0$ +	$3\frac{1}{4}^0$ +	$6\frac{1}{4}^0$ +	$11^0$ +	$13\frac{3}{4}^0$ +	$14\frac{1}{4}^0$ +	$13^0$ +

Was an der einzelnen Pflanze durch die starke Nutation nicht immer genau zu erkennen ist, das tritt hier deutlich hervor. Die Hypokotylen (oder die Nutationsachse) krümmen sich entschieden dem Lichte zu. Die Krümmungsneigung ist schon bald zu bemerken, die Krümmung steigt langsam und ziemlich regelmäßig bis  $\pm 1$  Stunde 50 Minuten nach dem Anfang der Belichtung. Darauf wird sie nicht viel stärker mehr. — Der mittlere Ablenkungswinkel beträgt  $14^0 +$  nach 2 Stunden.

In gleicher Weise habe ich einige Versuche angestellt in 512 M.-K. Das Resultat ist wieder kurz zusammengefaßt in der folgenden Tabelle 69.

Tabelle 69.

Einseitige Belichtung mit 512 M.-K.

Die Zahlen geben die Krümmungswinkel in Bogengraden.

Zeit Nr.	0 Min.	20 Min.	45 Min.	1 St. 5 Min.	1 St. 30 Min.	2 St.	2 St. 20 Min.	3 St.
1	15 —	10 —	0	0	5 +	15 +	—	—
2	0	0	0	0	10 +	5 +	—	—
3	0	5 —	10 —	10 —	5 —	0	—	—
4	20 —	15 —	5 +	25 +	25 +	30 +	—	—
5	5 —	0	0	0	0	5 —	5 —	15 +
6	20 +	35 +	35 +	35 +	30 +	25 +	25 +	55 +
7	20 —	30 —	30 —	25 —	15 —	0	5 +	15 +
8	0	0	5 +	5 +	10 +	5 +	10 +	10 +
9	15 —	20 —	5 —	5 —	5 +	20 +	20 +	0
10	25 +	20 +	10 +	5 —	0	10 +	20 +	25 +
11	20 +	25 +	20 +	15 +	0	0	10 +	20 +
12	15 —	15 —	15 —	5 —	10 +	15 +	20 +	25 +
13	0	5 —	5 —	5 —	0	5 +	15 +	20 +
14	15 —	5 —	15 +	25 +	40 +	35 +	25 +	20 +
15	20 +	25 +	25 +	15 +	0	10 —	—	35 +
16	10 —	5 +	15 +	15 +	20 +	15 +	—	15 +
17	15 +	20 +	30 +	25 +	15 +	0	—	15 +
Sa.	15 —	25 +	95 +	100 +	140 +	165 +	—	—
Im Mittel	10 —	11 $\frac{1}{2}$ 0 +	5 $\frac{1}{2}$ 0 +	60 +	80 +	100 +	14 $\frac{1}{2}$ 0 +	210 +

Die positive Krümmung fängt wieder bald an, sie steigt zwischen 1 und 2 Stunden nach der Belichtung wahrscheinlich etwas langsamer als bei der 64 M.-K.-Belichtung. Nach 2 Stunden wird die Krümmung aber kräftiger fortgesetzt, beträgt im Mittel  $14\frac{1}{2}0 +$  nach 2 Stunden 20 Minuten, und ist nach 3 Stunden sogar auf  $21^0 +$  gestiegen. Weiter wurden diese Versuche nicht fortgesetzt. Eine Aufnahme der mit 512 M.-K. belichteten Keimlinge gibt uns die Fig. 6.

### Die Verteilung des einseitigen Lichtes in der Keimpflanze.

Nachdem wir also gesehen haben, daß die Hypokotylen einen ziemlich schwach bleibenden, aber sehr deutlichen Phototropismus bei einseitigen Dauerbelichtungen zeigen, so fragen wir jetzt, ob und inwieweit dieser Phototropismus mit der gerade zur selben Zeit auftretenden Photowachstumsreaktion im Zusammenhang steht. Die §§ 14 und 15 haben uns die Photo-

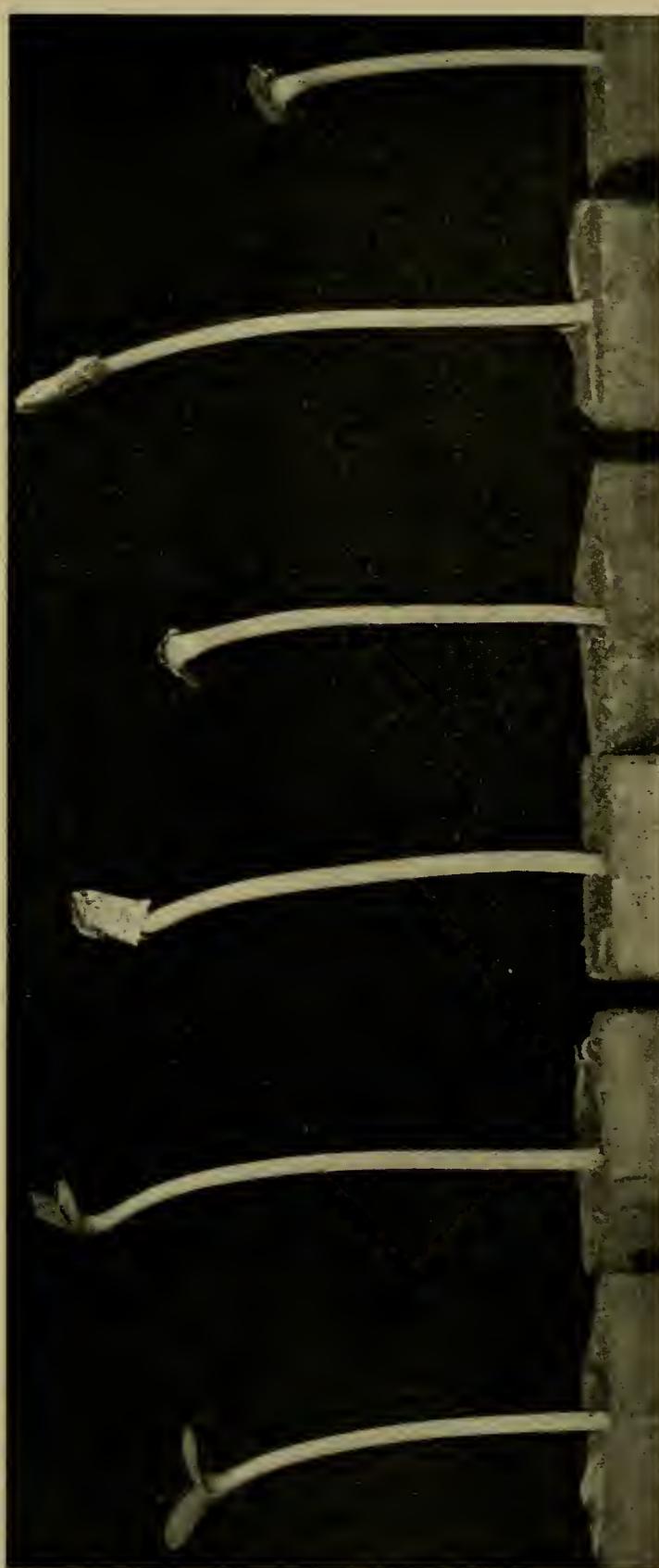


Fig. 6. Positiv gekrümmte Keimlinge, welche während 2— $2\frac{1}{2}$  Stunden einseitig mit 512 M.-K. belichtet wurden.

wachstumsreaktion bei Dauerbelichtung kennen gelehrt. Wollen wir jetzt wissen, welchen Einfluß sie auf die Hypokotylen bei einseitiger Beleuchtung ausüben wird, so müssen wir natürlich in der zweiten Stelle wissen, wie das Licht bei dieser einseitigen

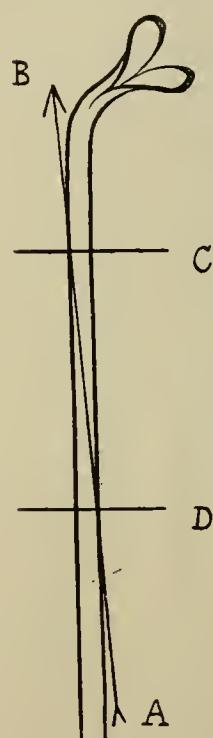


Fig. 7. Der Keimling wird nach der Linie AB durchgeschnitten und die zwischen C und D gelegenen Teile werden auf die photographische Platte gelegt (siehe Text).

Bestrahlung von vorn nach hinten im Organ verteilt ist. Das ist nicht im voraus zu sagen, denn das Licht wird zum Teil im zylindrischen Organ wie durch eine Linse gebrochen, weiter wird ein kleiner oder größerer Teil zerstreut werden und schließlich wird eine gewisse Menge des Lichtes durch Absorption verschwinden. Das ist in den 2 mm dicken vielzelligen Keimpflanzen von *Helianthus* natürlich wieder ganz etwas anderes als innerhalb der glashellen  $\frac{1}{20}$  mm dicken Zellen von *Phycomyces*.

Um nun ein Urteil zu gewinnen, wie viel Licht von der Vorderseite durch eine bestimmte Lage (also bis einer bestimmten Tiefe) ins Organ durchdringt, können wir Vertikalschnitte verschiedener Dicke durch die Keimpflanzen anbringen. Weiter können wir die Schnitte, nebeneinander z. B. auf eine Glasplatte gelegt, gegen das Licht halten und mit dem Auge das Verhältnis der Intensitäten beurteilen, welche durch die verschiedenen dicken Lagen der Keimpflanze von der Vorderseite aus durchdringen. Besser ist es, wenn man diese Schichten feucht auf eine photographische Platte legt und darauf die

Platte mit einer gewissen Lichtmenge bestrahlt. Man kann aber viel einfacher verfahren, indem man einen sehr schießen Längsschnitt durch die Pflanze anbringt, wie die Fig. 7 andeutet. Hält man solche Längsschnitte (z. B. auf einer Glasplatte) gegen das Licht, so sieht man mit einem Blick, daß die Vorderhälfte der Hypokotylen von viel mehr Licht durchstrahlt wird als die Hinterhälfte, während die Lichtintensität von der Vorderseite bis an die Hinterseite ziemlich gleichmäßig abnimmt.

Das will ich aber auch photographisch genauer beweisen und dafür habe ich solche schiefen Längs- oder Querschnitte (wie man sie nennen will) sofort, nachdem sie hergestellt waren, mit der Schnittfläche auf eine photographische Platte gelegt und mit einer gewissen geeigneten Lichtmenge die Platte senkrecht bestrahlt (Fig. 8). Das Licht kann natürlich nicht zugleich genau senkrecht auf die Platte und die Vorderseite der Pflanze fallen, aber der Fehler, den man dabei macht, ist nur sehr gering und er wird das Resultat noch verstärken, wenn man Rechnung damit hält. Es ist nicht so bequem, diese Bilder darzustellen, da die Schnitte leicht krümmen, da keine Luft zwischen den Schnitt und die Platte eindringen soll und drittens weil die Ränder bald auf die Gelatine festkleben. Diese Schwierigkeiten sind aber durch Übung größtenteils zu überwinden. An allen »Aufnahmen« oder besser »Abdrücken« erkennt man sofort, daß die durchdringende Lichtmenge von der Vorderseite nach der Hinterseite abnimmt. Einige der erhaltenen Bilder zeigt uns die Figur 9, welche wir noch etwas näher betrachten wollen.

In der Figur sind nur die Bilder der elliptischen Schnittflächen aufgenommen, indem das Übrige, das nur Verwirrung geben konnte, abgeschnitten ist. An den längeren Schnitten sieht man eine allmähliche Abnahme der Lichtstärke von vorn

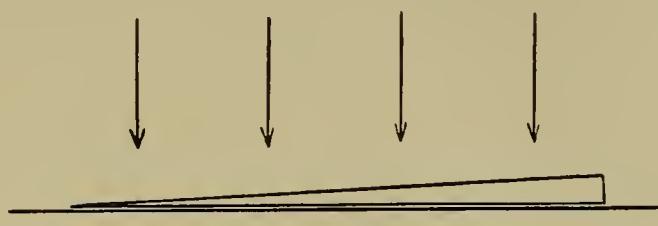


Fig. 8. Die Schnitte des Hypokotyls (siehe Fig. 7) auf die photographische Platte gelegt und von oben belichtet.



Fig. 9. Die Abdrücke der Schnittflächen des Hypokotyls auf die photographische Platte um das Verhältnis der Intensitäten des in das Hypokotyl durchdringenden Lichtes zu zeigen. Die Vorderseite ist nach unten gerichtet und das Bild ist ein Positiv.

nach hinten, an den kürzeren Schnitten ist der Kontrast natürlich stärker. Interessant ist es an den Abdrücken die durchgeschnittenen Gefäße wie dunkle Tüpfelchen auf einem helleren Feld beobachten zu können. (In der Reproduktion ist das fast nicht mehr zu beobachten.)

Wir machen bei dieser Methode noch einen kleinen Fehler, nämlich, daß bei diesen Aufnahmen nicht das Licht aufgenommen wird, welches im Organ aus hinteren Schichten nach vorn zurückgestrahlt wird. Das wird aber wohl sehr gering sein im Verhältnis zu dem von vorn nach hinten strahlenden Licht und wenn wir damit Rechnung hielten, so würde es den Kontrast zwischen Vorder- und Hinterhälfte gerade noch stärker machen.

Ich wollte noch außerdem zahlenmäßig ein Urteil gewinnen über das Verhältnis der Lichtstärke in der Pflanze. Es wurde dazu mit einer photographischen Platte eine Skala gemacht, indem die Platte in zwölf Streifen verteilt wurde, welche während 5,  $7\frac{1}{2}$ , 10, 15, 20, 30, 40, 60, 90, 120, 180 und 240 Sekunden belichtet wurden. Daß dies in einem auf eine Platte geschieht hat den großen Vorteil, daß die verschiedene Schwärzung der zwölf Streifen nur durch die verschiedenen Lichtmengen hervorgerufen wird, nicht durch die ungleiche Entwicklung.

Die Bilder der Schnittflächen wurden jetzt mit der Skala verglichen und das Verhältnis der Lichtstärken der Vorderseite, der Mitte und der Hinterseite abgeschätzt. Es wurde für die sieben Bilder der Fig. 9 das folgende Verhältnis gefunden:

Tabelle 70.

Lichtstärke an der Vorderseite bis in einer $\pm 0,2$ mm tiefen Schicht	Lichtstärke in der Mitte ( $\pm 1$ mm tief)	Lichtstärke an der Hinterseite bis $\pm 0,2$ mm von der Hinterwand ( $\pm 1,8$ mm tief)
10	6	4
21	10	6
15	7	4
15	7	4
8	5	3
18	10	5
15	8	4
Im Mittel 102	53	30

Also empfangen die Zellen an der Vorderseite  $\pm 3^{1/2}$  mal mehr Licht als an der Rückseite!

Es ist nicht unwichtig hier zu erwähnen, daß ich durch dieselben Messungen fand, daß nur  $1/3$  bis  $2/5$  der zugeführten Lichtmenge wirklich in die vordersten Zellen durchdringt. Es wird also mindestens  $3/5$  des Lichtes von der (stark glänzenden!) Cuticula zurückgeworfen (und absorbiert). Die Lichtempfindlichkeit der Zellen ist also noch höher, als wir es aus den benutzten Lichtmengen vermuten konnten.

### Die Ursache des Phototropismus.

Der § 14 hat uns gelehrt, daß die Hypokotylen von Helianthus bei Dauerbelichtungen mit 1 M.-K., 64 M.-K., 512 M.-K. eine langwährende Wachstumsverringerung aufweisen, und daß die Wachstumsabnahme um so stärker ist, je kräftiger die Intensität der Dauerbelichtung ist. Wenn wir die Hypokotylen einseitig belichten, so nimmt die Lichtstärke von vorn nach hinten ab, so daß sie in den Zellen der Hinterseite  $\pm 3^{1/2}$  mal geringer ist als in den der Vorderseite. Belichten wir die Vorderseite mit 512 M.-K. oder mit 64 M.-K., so wird also die Vorderhälfte der Keimpflanze eine stärkere Wachstumsverringerung erfahren als die Hinterhälfte. Die Pflanze muß krumm werden und die Krümmung wird eine positive sein. Wir haben im Anfang dieses Paragraphen gesehen, daß dies gerade der Fall ist. Wir nennen in der Pflanzenphysiologie dieses Krümmwerden ungleichseitig belichteter Organe »Phototropismus«, und wir sehen, daß die Photowachstumsreaktion, welche an den gleichseitig belichteten Keimpflanzen von *Helianthus globosus* immer auftritt, bei den ungleichseitig belichteten Hypokotylen den Phototropismus zur Folge haben muß.

Weder die schiefe Lichtrichtung, noch die ungleiche Belichtung der Vorder- und Rückseite wirkt an sich als Reiz. Das Licht selbst (gleichseitig oder ungleichseitig, schief oder recht) ist immer ein Reiz und sein Einfluß in der Zelle ist sehr bald merklich in einer Wachstumsänderung. Bei ungleichseitiger Belichtung ist die Wachstumsänderung ungleich und tritt (wenn keine besonderen verhindernden Faktoren auftreten) die

Krümmung, also der Phototropismus, auf. Diese sekundäre Erscheinung ist bei weitem nicht so bedeutungsvoll als die Photowachstumsreaktion, welche uns gerade zu den fundamentalen Erscheinungen des Zelllebens führt.

Ich glaube dies früher an den Zellen von *Phycomyces nitens* bewiesen zu haben. Die vielzelligen Keimpflanzen von *Helianthus globosus*, wo sowohl die Photowachstumsreaktion wie die Lichtverteilung in der Pflanze eine ganz andere ist, geben jetzt prinzipiell gerade dasselbe Resultat.

Obwohl hiermit das Wichtigste gesagt ist, so will ich doch nicht diesen Paragraph beenden, ohne auf einige Details hingewiesen zu haben. Erstens wird man sich die Frage stellen,

ob es nicht möglich ist, zu berechnen, wie viel die eine Hälfte mehr wachsen wird als die andere und daraus abzuleiten, ob dies stimmt mit dem nach einer bestimmten Zeit erreichten Krümmungswinkel. Ich gehe nicht zu tief darauf ein, weil man nicht genau genug berechnen kann, wie die zwei Resultanten der zu der Krümmung führenden Kräfte in der Vorder- und in der Hinterhälfte sich zueinander verhalten. Dafür muß ich z. B. auf die starke Gewebespannung in den Keimpflanzen hinweisen.

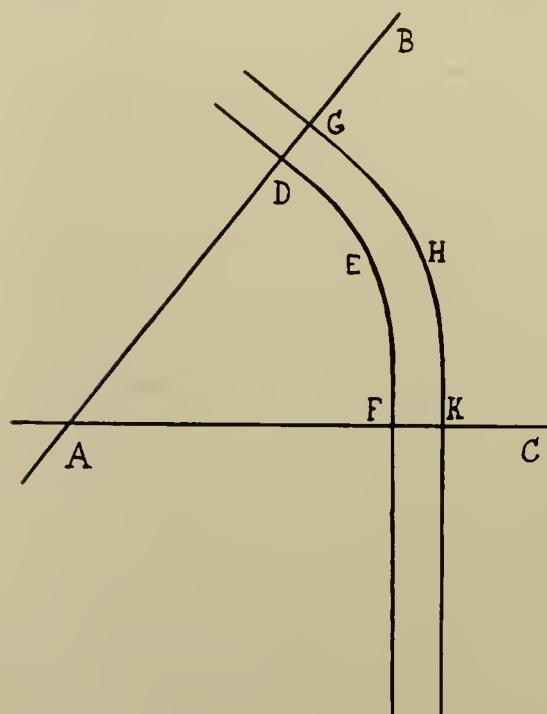


Fig. 10. Erklärung im Text.

Ich will hier aber eine Berechnung folgen lassen, welche ich hierüber gemacht habe. Dabei unterstellen wir einmal, daß die Entstehung der Krümmung hauptsächlich bedingt wird durch das Wachstum der vorderen und hinteren Zellen.

Bestrahlt man die Pflanze mit 512 M.-K. an der Vorderseite, so kann man die Wachstumsverringerung der vorderen Zellen ungefähr berechnen. Ich berechnete die Wachstumsverringerung während zwei Stunden nach einer mittleren Tabelle auf 1844  $\mu$ . Nehmen wir an, daß der Unterschied der Wachstumsverringerung bei den vorderen und den hinteren Zellen (deren Intensitäten sich verhalten wie  $3\frac{1}{2}:1$ ) ungefähr die Hälfte ist als zwischen 512 M.-K. und der achtmal geringeren Intensität (64 M.-K.). Aus einer mittleren 64 M.-K.-Tabelle berechnete ich eine Wachstumsverringerung von 1094  $\mu$  in zwei Stunden, also ein Unterschied von 750  $\mu$  mit 512 M.-K. Der Unterschied des Zuwachses der vorderen und der hinteren Zellen würde also  $\pm 375 \mu$  in zwei Stunden sein. Das ist nur roh berechnet, aber es wird nicht weit von der Wirklichkeit entfernt sein.

Wie groß wird nun die Krümmung sein, wenn die Vorderseite 375  $\mu$  kürzer ist als die Hinterseite? Aus der Fig. 10, S. 524, läßt sich das Folgende ableiten: A B und A C stehen senkrecht auf die oberhalb und unterhalb der Krümmungszone gelegenen Teile der Pflanze.

$\angle BAC$  gibt den Krümmungswinkel.

Der Längsunterschied zwischen der konkaven und konvexen Seite

$$= \frac{\angle BAC}{360^\circ} \times 2\pi AG - \frac{\angle BAC}{360^\circ} \times 2\pi AD,$$

also:

$$\frac{\angle BAC}{360^\circ} \times 2\pi (AG - AD) = 375 \mu.$$

AG - AD ist die Dicke der Keimpflanze, das ist  $\pm 2$  mm, also  $\pm 2000 \mu$ .

Wir berechnen weiter:

$$\angle BAC = \frac{375 \times 360^\circ}{2 \times 3, 14 \times 2000} = \text{fast } 11^\circ.$$

Experimentell wurde gefunden, daß die mit 512 M.-K. einseitig bestrahlten Pflanzen nach zwei Stunden im Mittel  $10^\circ$  positiv gekrümmmt sind!

Da dieser Berechnung eine nicht sehr genaue Schätzung vorausgehen müßte, so ist die sehr große Übereinstimmung zum

Teil zufällig. Aber es ist wichtig, daß hier auch die Vergleichung der theoretisch und experimentell gefundenen Zahlen beweisen, daß der Phototropismus nur eine Folge der Photowachstumsreaktion ist.

Schließlich komme ich noch einmal auf die Erscheinung zurück, daß kurze Belichtungen mit einer bestimmten Lichtmenge keine merklichen Krümmungen hervorrufen. Als ich dies gefunden hatte, habe ich auf die oben beschriebene Weise eine Berechnung gemacht, wie groß die Ablenkung theoretisch sein würde bei einseitiger Belichtung mit z. B. 32 M.-K.-S. und 16000 M.-K.-S. Und da ergab sich, daß diese Krümmungen jedenfalls nicht mehr als  $5^{\circ}$  werden konnten. Damit war es mir deutlich geworden, warum bei der ziemlich starken Nutation bei diesen Belichtungen praktisch kein Phototropismus beobachtet wird.

Unter Verweisung nach Fig. 10 ist es nicht ohne Bedeutung, hier auf das Folgende aufmerksam zu machen. Die Figur zeigt, daß, wenn die Längendifferenz zwischen Vorder- und Rückseite bei *Helianthus* und bei *Phycomyces* gleichgroß ist, dies bei *Helianthus* nur einen 40mal geringeren Krümmungswinkel hervorruft als bei *Phycomyces*, weil *Helianthus globosus* 40mal dicker ist als *Phycomyces nitens*! Es ist wichtig darauf zu achten, denn es zeigt uns, daß es durchaus unrichtig ist, die Lichtempfindlichkeit verschiedenartiger Pflanzen nach ihren Krümmungen zu beurteilen. Man würde bis jetzt diesem *Helianthus* eine schwache phototropische Empfindlichkeit zugeschrieben haben. Mit derartigen Vorstellungen habe ich jetzt gebrochen, nachdem die tieferen Ursachen des Phototropismus gefunden sind. — Es hat sich ja doch herausgestellt, daß der positive Phototropismus von *Helianthus* auf eine ganz andere Weise zustande kommt als bei *Phycomyces*, daß aber in beiden Fällen immer zwei Faktoren die Krümmungen bestimmen: die Photowachstumsreaktion und die Verteilung des einseitigen Lichtes im Organ.

### § 17. Schluß.

Wenn ich die Ergebnisse dieser Arbeit kurz zusammenfassen will, so brauche ich nur nach § 13, § 15 und dem Schluß des § 16 zu verweisen. Darum will ich mich in diesen letzten Seiten sehr beschränken.

Die Hypokotylen von *Helianthus globosus* haben, wenn sie 4 bis 6 cm lang sind, eine wachsende Zone von 3 bis  $4\frac{1}{2}$  cm, wobei der größte Zuwachs auf 4 bis 14 mm vom oberen Ende entfernt gefunden wird.

Wenn diese Hypokotylen gleichmäßig vierseitig belichtet werden, so zeigen sie nach wenigen Minuten eine typische Photowachstumsreaktion, welche aber gerade umgekehrt ist als bei *Phycomyces*. Bei *Helianthus* findet man als primäre Reaktion eine Wachstumsverringerung, bei *Phycomyces* eine Beschleunigung. Darum will ich den Reaktionstypus von *Helianthus* als negative, den von *Phycomyces* als positive Photowachstumsreaktion unterscheiden.

Weiter ist die Erscheinung bei *Helianthus* auf eine 4- bis 5 mal längere Zeit »ausgezogen« als bei *Phycomyces*. Übrigens zeigen beide Pflanzen in ihrem Reaktionsbild aufs Deutlichste die Doppelwirkung zweier antagonistischer Reaktionen, indem eine Antireaktion den Effekt der primären Reaktion beeinflußt und entgegenarbeitet. Die hieraus resultierende Reaktionsform zeigt bei *Helianthus* und *Phycomyces* bis in Einzelheiten Übereinstimmungspunkte, worauf wir in § 13 hingewiesen haben (vergleiche besonders Fig. 5 A bis H, 1914 und Fig. 3 in dieser Arbeit).

Bei Dauerbelichtungen tritt ebenfalls die negative Photowachstumsreaktion sehr stark auf, und verharrt in höheren Lichtintensitäten längere Zeit auf recht niedrige Wachstumswerte. Im Laufe der Stunden nach An- und Absteigungen wird das Wachstum immer ruhiger und nähert sich schließlich wieder der ursprünglichen Wachstumsschnelligkeit. Vielleicht liegt der Wachstumswert bei diesem neuerworbenen Gleichgewicht in schwächerer Intensität etwas oberhalb, bei höheren Lichtstärken ein wenig unterhalb dem normalen Dunkelwert. Die Wachstumsverringerung wird bei 1 M.-K., 64 M.-K. und 512 M.-K.,

zum Teil auch bei 4096 M.-K. mit der steigenden Intensität immer stärker.

Die Hypokotylen zeigen eine starke, rotierende Nutation, wodurch der Phototropismus vielfach wenig deutlich ist. Der positive Phototropismus tritt aber bei einseitiger Dauerbelichtung z. B. 64 M.-K., 512 M.-K., und Tageslicht, kräftig auf. Die Lichtstärke nimmt bei einseitiger Belichtung von vorn nach hinten ziemlich gleichmäßig ab, so daß die Lichtstärke der vordersten Zellen sich zu jenen der hinteren Zellen ungefähr wie  $3\frac{1}{2}:1$  verhält. Da bei Dauerbelichtungen das Wachstum in den stärkeren Intensitäten während der ersten Stunden mehr verringert wird als in den schwächeren Intensitäten, so ist die ungleiche Photowachstumsreaktion der ungleich belichteten Vorder- und Rückseite die vollständige Erklärung des Phototropismus dieser Keimlinge. Der aus den Wachstumsmessungen theoretisch berechnete Krümmungswinkel stimmt sogar mit dem experimentell gefundenen »phototropischen« Krümmungswinkel vollständig überein.

So bin ich mit diesem vielzelligen Organismus gerade zu denselben wesentlichen Resultaten gekommen als mit den einzelnen Zellen von Phycomyces, wie viel auch die Erscheinungen in Einzelheiten auseinandergehen. Die Wachstumsreaktion und die Lichtverteilung im Organ selbst ist bei diesen so verschiedenartigen Organismen eine ganz andere, und doch zeigen die beiden Pflanzen aufs deutlichste,

1. daß durch das Licht eine sehr charakteristische Reaktion des Wachstums hervorgerufen wird,

2. daß diesen durch das Licht hervorgerufenen Reaktionen das Betragen eines physikalisch-chemischen Gleichgewichts zugrunde liegt,

3. daß der Phototropismus eine sekundäre Erscheinung ist, welche notwendig infolge der ungleichen Photowachstumsreaktion ungleich belichteter Seiten auftritt; daß Pflanzenzellen also nicht erregt werden, weil das Licht schief fällt, oder weil die verschiedenen Seiten des Organismus ungleich belichtet sind; daß also

nicht eine Lichtrichtung oder ein Belichtungsunterschied vom Protoplasma perzipiert wird, aber daß das Licht (gleichseitig oder nicht gleichseitig), in der lebendigen Zelle immer wirkt oder »reizt«, so daß diese Wirkung schon nach 3 Minuten im Wachstum durch die auffallende Reaktion nachzuweisen ist.

Ich will hier keine ausführlicheren Betrachtungen hinzufügen. Was in dieser Arbeit mitgeteilt wurde, hat völlig die im vorigen Jahre für *Phycomyces* veröffentlichten Tatsachen und Auffassungen bestätigt, ebenso die schon zum Teil in 1909 auseinandergesetzte Gleichgewichtstheorie. Dafür verweise ich auf diese Arbeiten und außerdem auf den in den »Archives du Musée Teyler« (1915) gerade erschienenen Aufsatz, wo ich meine Auffassung über Empfindlichkeit, Erregung, Stimmung usw. auseinandergesetzt habe.

Man wird verstehen, daß von diesem Standpunkte aus die Literatur des Phototropismus und sogar der Tropismen im allgemeinen einer kritischen Revision unterliegen konnte. Man denke sich z. B. wie wir die Untersuchungen über die »phototropische« Stimmung, also die Versuche über den Einfluß einer Vorbelichtung oder sogar Nachbelichtung zu verstehen haben, während wir jetzt (auch durch die ausführlichen Versuche Vogts bei *Avena*) wissen, daß bei diesen Manipulationen das Wachstum der Pflanzen für viele Stunden eingreifend geändert wurde.

Wir können jetzt nicht länger tropistische Versuche anstellen und versuchen tropistische Erscheinungen zu verstehen, ohne das Wachstum selbst zu berücksichtigen!

Lieber möchte ich also in dieser Hinsicht die Literatur hier ruhen lassen. Nur glaube ich zum Schluß auf einige Äußerungen in der Literatur antworten zu müssen.

Vogt, der nur eine vorläufige Mitteilung berücksichtigt zeigt in meinen Darlegungen über den Phototropismus keinen Fehler, aber sagt nur unbestimmt, daß sie »nicht sehr überzeugend wirken. Sie könnten auch höchstens für einzellige glashelle Pilzhyphen zutreffen, keinesfalls aber können sie uns irgendwelche Aufklärung über die Vorgänge bei vielzelligen phototropischen Organen, Sprossen und Wurzeln höherer Pflanzen geben«. Warum denn nicht? Will man hier vielleicht die Versuche anführen, daß

man bei gewissen Keimpflanzen allein die Kotylen oder die Spitze einseitig zu belichten braucht, damit der verdunkelte Keimling doch nach Reizleitung sich krümmt? Kann diese Krümmung anders entstehen, als durch ungleiches Wachstum der Vorder- und Rückseite? Und wer kann mir dann beweisen, daß dieses ungleiche Wachstum durch eine spezielle unten ausgeführte »phototropische« Reaktion zustande kommt und nicht einfach durch einen direkten an beiden Seiten etwas ungleichen Einfluß auf das Wachstum von oben her?

Diesen Gegenstand will ich noch näher untersuchen.

Arisz (1915) sagt (S. 204): »Ob diese Richtung dadurch perzipiert wird, daß die Stärke der Prozesse an Vorder- und Hinterseite verschieden sind, ist noch nicht zu entscheiden« (vgl. Blaauw). Es ist mir nicht deutlich, ob Arisz in diesem Satz meine Auffassung zu charakterisieren meint, und also davon sagt, daß über ihre Richtigkeit noch nicht zu entscheiden ist. Ist das der Fall, so wird man hoffentlich einsehen, daß diese Formulierung meiner Auffassung gar nicht entspricht. Wenn also hier und da unbestimmte Anzweiflungen meiner Auffassung geäußert werden, so wäre es vielleicht für die Aufklärung besser, wenn man mit Bestimmtheit und mit Tatsachen über diese Sache diskutierte.

Auf S. 205 will ich noch hinweisen, weil Arisz da über meine Gleichgewichtstheorie sagt: »Warum es dann aber eine photochemische Gleichgewichtsänderung und nicht ein photokatalytischer Prozeß sein würde . . . , ist von Blaauw nicht mit genügender Sicherheit auseinandergesetzt worden«. Über diese Aufmerkung habe ich mich gewundert, da gerade die Tatsachen, welche der Autor selbst beim Phototropismus von *Avena* gefunden hat und die, welche ich für die Wachstumsreaktion bei *Phycomyces* (und jetzt bei *Helianthus*) fand, eine katalytische Wirkung des Lichtes in hohem Grade unwahrscheinlich machen. Arisz selbst fand doch, daß eine bestimmte Lichtmenge zu einer bestimmten Krümmung führt, daß die Reaktionsgröße also ganz abhängig ist von der Menge des zugeführten Lichtes. Schon daraus kann man doch verstehen, daß die Lichtwirkung einfach photochemisch ist und nicht katalytisch. In diesem Fall doch wäre die Lichtwirkung eine echte, »auslösende« gewesen, wobei zwischen

Reaktionsgröße und Lichtmenge keine bestimmte Beziehung bestanden hätte. Später habe ich für die Photowachstumsreaktion die quantitative Beziehung zu der Lichtmenge ausführlich untersucht und besprochen.

Die Bedeutung der genannten Versuche besteht also gerade darin, daß sie deutlich auf eine photochemische Gleichgewichtsänderung, auf einen nichtkatalytischen Prozeß weisen.

---

Ich hoffe, daß man nach dieser zweiten Arbeit über die Photowachstumsreaktion und den Phototropismus die Bedeutung und die Richtigkeit dieser Auffassung und Erklärung annehmen kann.

Wenn man sich aber, was der photochemischen Perzeption und dem Phototropismus anbelangt, entschieden gegen meine Auffassung erklärt, so möchte ich im Interesse der Sache bitten, durch bestimmte Tatsachen die Unrichtigkeiten zu beweisen. Wenn man die photochemische Natur der Lichtperzeption nicht annimmt, so wird man aber außerdem in exakterer Weise als es bis jetzt üblich war, eine andere Auffassung zu geben haben, welche auch mit allen beschriebenen Erscheinungen ebensogut stimmt. Wir können uns nicht länger mit Ausdrücke, wie »Erregung des lebendigen Plasmas« u. a., begnügen. Wenn man die Erklärung des Phototropismus verwirft, so muß man ihre Unzulänglichkeit beweisen, oder wenigstens zeigen, daß wirklich eine spezielle »phototropische« Empfindlichkeit besteht, welche sekundär, um ihr Ziel zu erreichen, zu einem ungleichen Wachstum Anlaß gibt.

Ich bevorzuge es bei einer Auffassung zu bleiben, welche sowohl, was der Lichtperzeption wie dem Phototropismus anbetrifft, nicht auf unbestimmten Ausdrücken, aber auf einfacheren und physikalisch-chemisch verständlichen Gründen beruht. Hoffentlich aber wird es nicht nötig sein, daß hierüber viel Streit entsteht und werden die Kräfte für einen gemeinschaftlichen weiteren Aufbau der Begriffe zusammenarbeiten können.

Haarlem, Juni 1915.

### Literatur.

- Arisz, W. H. (1914—1915), Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des trav. bot. néerl. Vol. XII.
- Blaauw, A. H. (1909), Die Perzeption des Lichtes. Ebenda. Vol. V.
- (1912), Ann. du Jardin Bot. de Buitenz. Sér. II. Vol. XI.
- (1914), Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6.
- (1915), Recherches et théories nouvelles sur la sensibilité physiologique. Arch. du Musée Teyler. Sér. III. Vol. III.
- Vogt, E. (1915), Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 7.

