

LABORATORIUM VOOR PLANTENPHYSIOLOGIE.

LICHT UND WACHSTUM III  
(DIE ERKLÄRUNG DES PHOTOTROPISMUS)

VON  
A. H. BLAAUW.

INHALT.

	Seite.
§ 1—10 in der Zeitschr. f. Botanik Jahrg. 6.	
§ 11—17 in der Zeitschr. f. Botanik Jahrg. 7.	
§ 18. Die Lichtwachstumsreaktion von <i>Phycomyces nitens</i> bei Dauerbelichtung ( $\frac{1}{8}$ , 1, 8, 64 und 40% M.K.) . . . . .	91
§ 19. Die empfindliche Stelle und die Wachstumszone von <i>Phycomyces nitens</i> . . . . .	110
§ 20. Der positive und negative Phototropismus von <i>Phycomyces nitens</i> bei einseitiger Dauerbelichtung . . . . .	116

DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION BEI WURZELN.

§ 21. Einleitung und Versuchsmethode . . . . .	121
§ 22. Die Wurzeln von <i>Lepidium sativum</i> in 2000 und 130.000 M.K.S.; in 1, 64 und 500 M.K. . . . .	124
§ 23. Die Wurzeln von <i>Avena sativa</i> in 1 Mill. M.K.S., in 1, 64 und 500 M.K. . . . .	130
§ 24. Die Wurzeln von <i>Raphanus sativus</i> in 8 und 500 M.K. . . . .	133
§ 25. Die Wurzeln von <i>Lepidium</i> , <i>Avena</i> und <i>Raphanus</i> bei einseitiger Dauerbelichtung . . . . .	135

VERSUCHE MIT DEN WURZELN VON SINAPIS ALBA.

§ 26. Die Wurzeln von <i>Sinapis alba</i> . Ihre Wachstumsgeschwindigkeit und die genaue Bestimmung der Wachstumsverteilung . . . . .	142
---	-----

210729

§ 27. Die Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln von <i>Sinapis alba</i> in 300.000 M.K.S., in 8, 64 und 500 M.K. . . . .	152
§ 28. Der Phototropismus und die Lichtwachstumsreaktion von <i>Sinapis</i> -Wurzeln bei einseitiger Dauerbelichtung.	
A. Der Phototropismus bei einseitiger Dauerbelichtung . . . . .	158
B. Das Wachstum bei einseitiger Dauerbelichtung . . . . .	159
C. Die Erklärung des negativen Phototropismus der <i>Sinapis</i> -Wurzeln . . . . .	164
§ 29. Das Problem des Phototropismus und sein Ende . . . . .	173
§ 30. Die Lichtwachstumsreaktion als Anfang weiterer Forschung . . . . .	188
Literaturangaben . . . . .	203
Erklärung der Figuren . . . . .	203

---

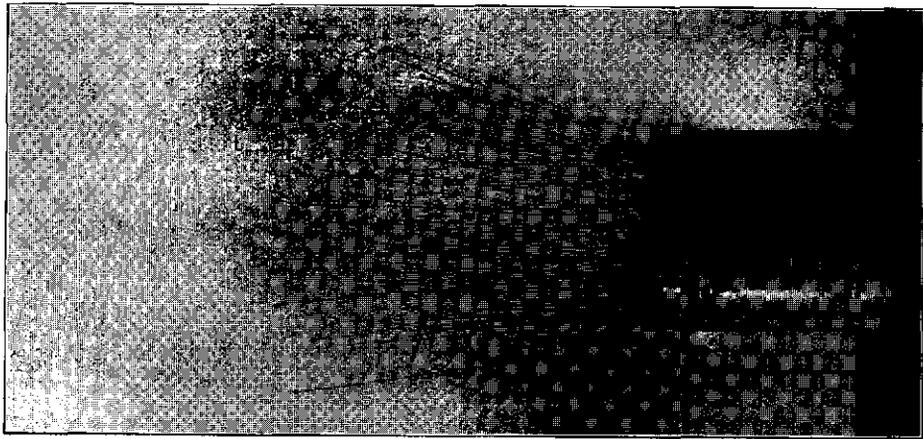


Fig. 1a. Für den Versuch geeignete Kultur von *Phycomyces nitens*.

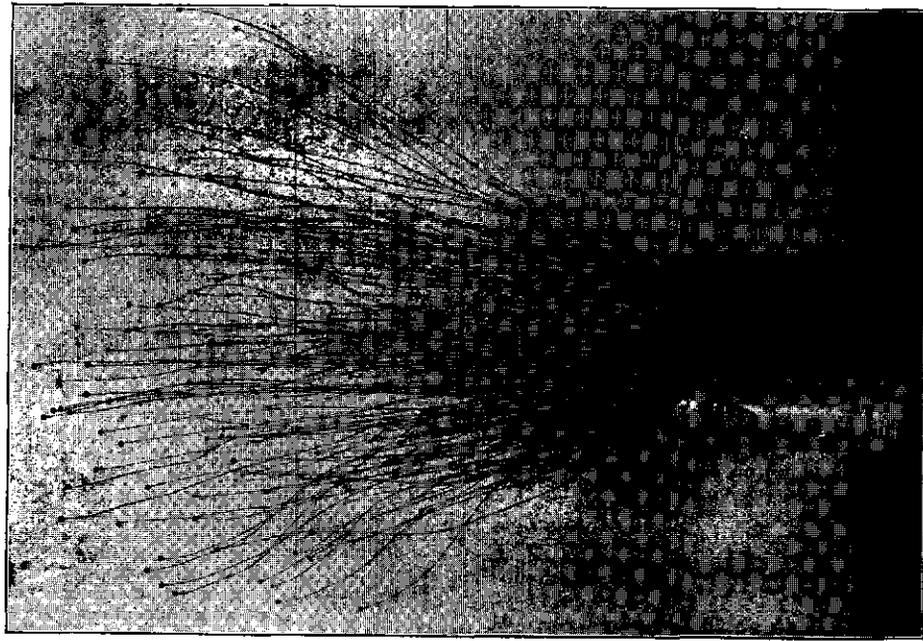


Fig. 1b. Dieselbe Kultur 24 Stunden später.

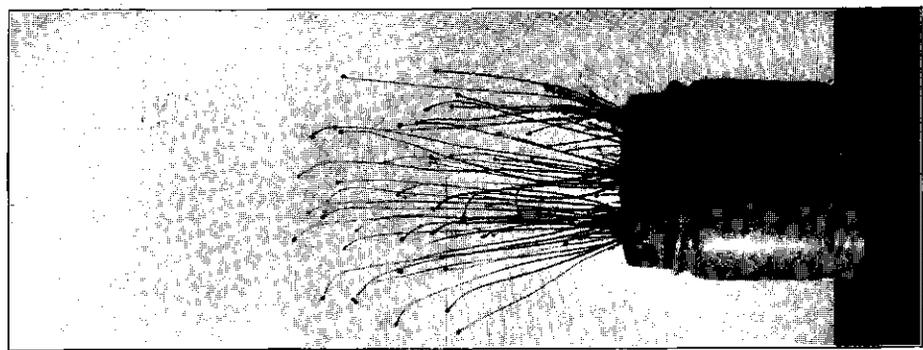


Fig. 2. *Phycomyces nitens* mit phototropischen Krümmungen (s. Erklärung der Figuren).

## LICHT UND WACHSTUM III (DIE ERKLÄRUNG DES PHOTOTROPISMUS)

---

Diese Arbeit ist die Fortsetzung der vorher als Licht und Wachstum I (§§ 1—10) und II (§§ 11—17) in der Zeitschrift für Botanik (Jahrg. 6 u. 7) erschienenen Abhandlungen. Die Untersuchungen wurden teils im Teyler-Laboratorium in Haarlem, später an der „Landbouwhoogeschool“ in Wageningen ausgeführt.

---

### § 18. DIE LICHT-WACHSTUMSREAKTION VON PHYCOMYCES NITENS BEI DAUERBELICHTUNG ( $\frac{1}{2}$ , 1, 8, 64 UND 4096 M. K.)

Wie schon in L. u. W. I. S. 642 bemerkt wurde und in L. u. W. II § 14 S. 502 für die Hypokotylen von *Helianthus globosus* ausgeführt ist, müssen wir neben dem directen Einfluss bestimmter Lichtmengen an zweiter Stelle die Reaktion und Anpassung des Wachstums bei einem konstanten Energiezufuhr, d.h. bei Dauerbelichtung, feststellen. Das war für *Phycomyces nitens* in L. u. W. I noch nicht geschehen und ist um so mehr von Interesse, weil die älteren phototropischen Versuche gerade bei einseitiger Dauerbelichtung angestellt wurden.

---

#### *Ueber Kultur, Photographie und Versuchsmethode.*

Da die Sporangienträger als einzelne Zellen ein sehr erwünschtes Objekt für physiologische Untersuchungen bilden und eine zweckmässige Kultur für solche Versuche anscheinend noch vielfach Schwierigkeiten bietet, so will ich nochmals auf die Vorschrifte hinweisen, welche schon in L. u. W. I § 4 gegeben sind. Dabei sei hier noch bemerkt, dass die während längerer Zeit, z.B. in einer Zentralstelle

für Pilzkulturen, auf Gelatine oder Agar in Reagenzgläsern gezogenen Kulturen meistens während einigen Generationen auf dem neuen Substrat (Brot) in frischer Luft weiter gezogen werden sollen um kräftige Sporangien und Sporangienträger zu bekommen. Vielfach sind die ersten Generationen schwach und wachsen langsam. Wie schon früher gesagt, sollen die Kulturen recht kräftig dezimiert werden durch Einbrennen, um am Tage des Versuches aus wenigen kräftigen Sporangienträgern wählen zu können. Dafür Sorge man regelmässig 6—10 Kulturen zur Verfügung zu haben.

Die Kulturen müssen ausserdem in trockener Luft gehalten werden. Eine feuchte Atmosphäre macht die Kultur schwächer und beschleunigt die Ueberwucherung von andern Pilzen.

Fig. 1a stellt die Photographie einer Pilzkultur dar, wie sie für unsere Versuche gut geeignet ist. Meistens wurden aber noch viel weniger Sporangienträger geschont, indem vor dem Versuche besonders am Rande noch mehrere entfernt wurden. Die Aufnahme derartiger Objekte, wobei die Zelle nur 50—100  $\mu$  dick ist und ausserdem stark glänzend, bietet einige Schwierigkeiten. Damit bei einseitiger Belichtung die Lichtrichtung auf der Photographie sichtbar sei, wird der Porzellantopf stark beleuchtet. Die Kultur wird aber im Dunkel gelassen. Die direkte Bestrahlung der glänzenden Sporangien giebt ein gutes Bild, die Sporangienträger aber geben durch starke Reflexe ungewünschte Lichteffekte. Der Hintergrund aus weissem Papier wird hinter der Kultur stark belichtet, hinter dem Topfe aber möglichst dunkel gelassen. Auf diese Weise bekommt man ein recht scharfes Bild dieser Zellen in natürlicher Grösse. Nur kann man auf der Platte um den Sporangien einen sehr schmalen Lichttring beobachten, welche das Bild aber durchaus nicht schadet. Es ist im Allgemeinen beim Photographieren der Naturobjekte die seitliche Belichtung zu empfehlen. Das photographische Bild wird dadurch nicht nur schöner aber auch mehr perspektivisch und macht besonders sehr dünne Details wie Pilzhypen und Wurzelhaare besser sichtbar. Die Platte lässt diese Einzelheiten weit besser hervortreten als die Reproduktion.

Fig. 1b giebt *dieselbe* Kultur 24 Stunden später. Sie taugt jetzt nicht mehr als Versuchsobjekt. Schliesslich füge ich noch die Aufnahme einer Kultur hinzu, welche nach einer

Stunde Dauerbelichtung die stark hervorgesprossenen Krümmungen zeigt. (Fig 2.) Da die Belichtung bereits eine Stunde gedauert hat, ist die Stelle der maximalen Krümmung schon von der Stelle des maximalen Wachstums entfernt.

Indem ich zu der Beschreibung der Versuche übergehe, sei hier nur noch bemerkt, dass diese unter denselben Bedingungen ausgeführt wurden, wie schon früher beschrieben ist. Die Temperatur wurde bei der damals beschriebenen thermostatischen Einrichtung mittels zirkulierenden Oels auf genau  $17\frac{1}{2}^{\circ}$  C. gehalten. Eine Aufnahme der Einrichtung nebst kurzer Beschreibung ist dieser Arbeit hinzugefügt. (Fig. 16.) Bei der Belichtung wurde das Licht von oben her durch vier Spiegel horizontal auf den Sporangienträger geworfen, welche gegen dem direkten Licht von oben geschützt war. Die Lichtquelle war bei  $\frac{1}{8}$  M.K. und 1 M.K. eine Walratkerze, bei 8 und 64 M.K. eine Nernstlampe, bei 4000 M.K. die Nitalampe. Die Beobachtungen fanden bei möglichst kurzem und schwachem rotem Licht mit kleinen Intervallen statt. Mit Absicht wurden in einigen Versuchen die Messungen nach Anfang der Belichtung jede Minute vorgenommen um nochmals die merkwürdig scharfe Reaktion von *Phycomyces* genau festzustellen. Das hat aber keinen grossen Vorteil da der Beobachtungsfehler dadurch grösser wird. Die Wachstumsgeschwindigkeit wird bequemlichkeitshalber in  $\mu$  pro Minute angegeben. Da nun die Stelle des Sporangiums an der Skala nur bis 3—4  $\mu$  genau abzulesen war, können die aufgegebenen Zahlen bei Beobachtungen jede Minute 3—4  $\mu$  schwanken ohne dass man hierauf einen Wert zu legen hat. Auf die Frequenz der Beobachtungen, werde ich später noch zurückkommen.

$\frac{1}{8}$  M.K.

Das Ergebnis dieser Bestrahlungen war das folgende. Die Tabellen sind so eingerichtet, dass der Anfang der Belichtung auf die Zeit Null gestellt wird. Die Beobachtungszeiten während der Belichtung, geben die Zeit nach Anfang der Bestrahlung (in kleinen Buchstaben), während die dazwischen gestellten gross gedruckten Zahlen das mittlere Wachstum des Objektes pro Minute in  $\mu$  darstellen. Sie geben also die Wachstumsgeschwindigkeit in dem betreffenden Zeitraum.



Tabelle 5. Belichtet mit  $4 \times \frac{1}{8}$  M.K.

51	28	54	28	57	28	Licht!	0	28	3	28	6	33	
9	37	12	28	16	27	19	23	23	24	30	26	36	25
43	25	49	26	54	28	1.St.1	28	1.8	29	1.13	29	1.18	28
1.23	28	1.31	28	1.39	29	1.47	29	1.55	29	2.St.2.			

Um eine Uebersicht der Reaktion zu bekommen habe ich diese und folgende Tabellen in Kurven dargestellt. Es war aber nicht leicht aus diesen eine mittlere Kurve zusammenzustellen und ich habe das nur schematisch für 1, 64 und 4000 M.K. getan. Die Hauptsachen, welche sich aus diesen Tabellen ableiten lassen, will ich aber für jede Intensität zusammenfassen. An allen Tabellen (1—5) ist zu ersehen, dass nach einigen Minuten die Wachstumsbeschleunigung eintritt, bald aufhört, in eine Verringerung übergeht, um darauf abwechselnd mehr oder weniger regelmässige, aber geringer werdende An- und Absteigungen zu zeigen, welche bald über, bald unter dem Normalwert liegen.

Die Hauptsachen lassen sich in die folgende Tabelle vereinigen. Die Wachstumsänderung giebt die mittlere Beschleunigung oder Verringerung der letzten halben Stunde.

Tabelle 6.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normaal- wert nach (Min.)	Minimum		Wachs- tums- änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
8—9	8—9	40	13—15	22—24	20	—5
5—7	9—11	54	13—15	23—27	22	+9
7—10	7—10	15	12—14	18—24	5	—7½
7—9	9—11	65	14—15	21—23	26	+4½
6—9	9—12	32	12—16	19—23	18	+7

Im Mittel giebt sich hieraus:

Das Wachstum fängt seine Reaktion erst nach 7—9 Min. an, erreicht seine maximale Beschleunigung sehr schnell nach  $8\frac{1}{2}$ — $10\frac{1}{2}$  Min., im Mittel  $41\%$ , geht nach 13—15 Min. wieder durch den Normalwert, erreicht ein Minimum nach

21—24 Min. mit einer Verringerung von  $\pm 18\%$ , steigt wiederheran, und wird schliesslich nach An- und Absteigungen ziemlich konstant, kaum (im Mittel 2%?) oder nicht mehr beschleunigt.

Man sieht also, dass das Wachstum nach der anfänglichen Reizreaktion ruhiger wird und sich dem konstanten Energiezufuhr anpasst.

Tabelle 7. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

48	30	51	29	54	28	57	Licht!	30	2	33	4	35	
6	40	8	44	10	39	12	34	14	33	16	33	18	31
20	29	22	28	24	25	26	26	28	27	31	28	34	28
37	28	40	27	43	25	46	27	49	27	52	26	55	26
58	26	1.St.3	26	1.8	27	1.14	29	1.19	28	1.22	28	1.26	26
1.30	26	1.35	27	1.40	27	1.44	25	1.49	27	1.54	27	1.57	25
2St.1.													

Tabelle 8. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

50	40	53	40	56	42	59	Licht!	40	3	40	5	50	
7	61	9	68	10	63	11	58	12	55	14	31	16	33
18	30	20	28	24	27	27	32	30	35	31	38	34	36
37	38	41	36	44	38	47	45	50	47	56	50	59	50
1St.2	49	1.5	49	1.9	50	1.14	52	1.22	35	1.27	50	1.30	50
1.33	49	1.37	52	1.40	54	1.45	52	1.50	51	1.54	52	1.58	52
2St.2.													

Tabelle 9. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

48	28	51	28	54	28	57	Licht!	27	1	26	3	26	
5	30	7	35	9	33	12	31	14	24	10	21	18	16
20	18	22	28	26	34	28	31	30	29	32	29	35	27
38	29	41	26	44	23	47	22	51	24	55	23	59	26
1St.2	26	1.5	24	1.9	26	1.14	25	1.17	20	1.21	28	1.25	32
1.29	28	1.32	24	1.37	27	1.40	27	1.43	27	1.46	25	1.50	25
1.53	24	1.56	24	1.59	23	2St.5.							

Tabelle 10. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

50	48	53	48	56	48	59	Licht!	49	2	48	5	58	
7	68	8	70	9	63	10	58	11	53	12	45	13	43

14	45	16	43	17	43	18	45	19	43	20	46	23	46
25	46	27	53	29	53	31	53	35	52	38	52	41	47
44	48	47	53	50	55	53	54	56	53	59	53	1St.5	52
1.9	49	1.13	52	1.18	53	1.22	50	1.27	53	1.33	51	1.38	51
1.43	49	1.47	52	1.53	53	1.57	52	2St.1					

Tabelle 11. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

51	35	53	35	55	35	59	Licht!	35	1	36	3	36	
5	45	7	56	9	48	11	36	14	29	16	33	18	37
21	32	24	34	27	34	30	34	33	35	37	37	40	38
43	38	48	40	52	41	56	41	1St.	41	1.4	40	1.8	39
1.13	40	1.18	38	1.23	37	1.28	35	1.33	35	1.39	35	1.46	34
1.50	34	1.54	33	2St.1									

Zum Vergleich mit der Belichtung in  $\frac{1}{8}$  M.K. werden die Kardinalpunkte der Reaktion wieder folgendermassen zusammengefasst:

Tabelle 12.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal nach (Min.)	Minimum		Wachs- tums- änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
2-4	8-10	50	20-22	24-26	14	-10
5-7	9-10	43	14	24-27	35	+27
5-7	9-12	41	14	18-20	41	-7
5-7	8-9	45	12	16-18	11	+9
5-7	7-9	60	11-14	14-16	17	-8

Woraus sich im Mittel ergibt:

Das Wachstum fängt seine Reaktion merklich früher, nach  $4\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$  Min. an, erreicht die maximale Beschleunigung nach 8—10 Min., zu einem Betrag von 48%, geht nach 14—15 Min. durch den Normalwert, erreicht nach 19—21 Min. das Minimum mit einer Verringerung von  $\pm 28\%$ . Darauf folgen wieder schwächere An- und Absteigungen, wobei meistens ein zweites Maximum hervortritt, bis das Wachstum ruhiger und schliesslich ziemlich konstant wird. Der Endwert liegt bald über bald unter dem Normalwert,

scheint aber im Mittel etwas darüber gestiegen zu sein (3%). Die Kurve aus Fig. 4 wurde schematisiert nach den obigen mittleren Zahlen und nach der Tab. 10, welche dem mittleren Verlauf am nächsten steht.

### 8 M.K.

Diese Belichtung lieferte die folgenden Tabellen.

Tabelle 13. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

41	28	48	26	54	27	Licht!	0	28	2	29	4	33	
6	48	8	53	10	48	11	45	13	33	14	33	15	30
16	28	17	30	19	31	21	24	23	24	25	28	27	24
29	24	31	28	33	30	35	30	37	33	40	31	44	31
48	33	53	31	57	31	1St.	29	1.3	30	1.5	27	1.15	30
1.21	27	1.23	25	1.26	26	1.34	30	1.36	30	1.40	30	1.44	31
1.51	30	1.53	29	1.57	31	2St.2.							

Tabelle 14. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

50	38	52	35	54	36	56	36	58	36	Licht!	0	36	
2	36	4	35	6	45	8	43	10	43	13	43	15	39
17	34	19	32	24	29	26	29	28	33	30	36	32	36
34	36	36	33	38	34	42	34	45	34	52	36	56	43
1St.	40	1.2	42	1.5	40	1.8	43	1.11	42	1.15	43	1.19	43
1.22	45	1.30	41	1.34	45	1.39	45	1.44	43	1.48	45	1.54	42
2St.1													

Tabelle 15. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

50	33	52	34	54	31	56	31	58	Licht!	33	1	33	
3	33	5	43	7	51	9	48	54	39	13	35	15	35
17	35	19	35	21	35	23	31	25	28	27	30	29	30
31	33	33	36	35	36	37	38	39	38	41	37	44	37
47	38	51	37	54	35	57	35	1St.	36	1.3	37	1.6	38
1.9	38	1.12	37	1.15	38	1.18	39	1.22	38	1.25	35	1.28	35
1.32	37	1.35	38	1.42	35	1.46	35	1.50	35	2St.1.			

Tabelle 16. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

52	50	54	51	56	50	57	51	59	Licht!	51	1.	50	
3	50	5	61	7	70	8	60	15	53	21	52	24	47
28	50	30	50	32	55	34	54	37	54	39	53	42	51
45	52	51	53	58	52	1St.2	51	1.6	54	1.13	53	1.16	53
1.23	52	1.30	54	1.34	54	1.40	56	1.48	54	1.54	53	2St.1.	

Tabelle 17. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

51	34	53	33	55	34	57	33	59	Licht!	34	1	33	
3	33	5	38	7	48	9	50	10	40	11	40	15	30
17	33	10	38	21	39	23	39	25	28	29	28	32	30
35	32	38	30	41	32	44	30	49	29	53	30	58	33
1St.4	32	1.9	31	1.14	30	1.19	32	1.24	34	1.29	32	1.34	33
1.39	34	1.44	35	1.49	36	1.54	35	1.58	34	2St.2.			

Tabelle 18.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal nach (Min.)	Minimum		Normal nach (Min.)	Wachs- tums-än- derung
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.		
2—4	8—10	93	21	27—31	11	31	+11
6—8	6—8	23	17	24—18	19	30	+21
5—7	7—9	54	23	25—27	15	31	+9
5—7	7—8	40	24	24—28	6	28	+8
5—7	9—10	51	25	27—29	24		+5

Im Mittel ergibt sich hieraus dass die Reaktion nach  $4\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$  Min. anfängt, nach  $7\frac{1}{2}$ —9 Min. die maximale Beschleunigung aufweist, welche  $\pm 52\%$  beträgt. Die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt jetzt langsamer als bei 1 M.K., indem das Wachstum nach 15—20 Min. während kurzer Zeit entweder etwas ansteigt oder konstant bleibt, um im Mittel nach 22 Min. unter den Normalwert zu sinken. Das Minimum wird nach 25—29 Min. erreicht und beträgt eine Verringerung von  $\pm 15\%$ . In den meisten Fällen steigt das Wachstum nach  $\pm 30$  Min. wieder oberhalb des Normalwertes und es wird schliesslich eine Geschwindigkeit ange-

nommen, welche in *allen* Versuchen über dem Anfangswert liegt, im Mittel 11 %.

Die bereits kräftigere Belichtung äussert sich hier besonders durch die langsamer eintretende oder von einer zweiten Ansteigung unterbrochene Wachstumsverringering nach dem ersten Maximum, wie wir das früher schon mehrmals bei starken Belichtungen gefunden haben, und zweitens durch die Wachstumsförderung, welche nach Anpassung an diese Intensität beibehalten wird.

Tabelle 19. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

49	30	52	32	55	30	58	Licht!	30	1	30	2	30	
3	33	4	33	5	40	6	48	7	50	8	50	9	43
10	33	11	33	12	30	13	25	14	30	15	30	16	33
17	38	19	35	22	30	24	28	26	23	28	28	30	29
32	31	34	35	36	36	38	31	40	30	42	28	45	33
50	32	54	31	58	29	1St.2	33	1.7	34	1.11	35	1.15	30
1.19	33	1.23	31	1.27	30	1.32	31	1.38	31	1.43	30	1.51	32
1.56	29	2St.1	30	2.5	30	2.9	32	2.14	31	2.22.			

Tabelle 20. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

45	42	48	43	51	45	54	42	57	45	Licht!0	45	2	50
4	55	5	70	7	85	8	78	9	70	10	70	11	65
12	60	13	60	14	60	15	60	16	58	18	55	20	58
22	55	24	49	28	48	31	56	34	49	40	46	50	47
54	49	58	51	1St.2	49	1.6	49	1.10	48	1.15	46	1.19	51
1.23	49	1.29	53	1.34	53	1.38	51	1.48	47	2St.1			

Tabelle 21. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

50	28	54	28	57	29	Licht!0	28	1	30	2	28	3	28
4	33	5	35	6	43	7	45	8	43	9	35	10	31
12	28	14	28	17	33	20	32	28	25	26	23	30	23
33	26	36	26	40	27	45	28	50	29	55	32	1St.	29
1.7	30	1.12	32	1.17	35	1.22	34	1.27	34	1.32	35	1.37	33
1.42	34	1.47	34	1.52	31	1.57	34	2St.2	34	2.17	36	2.22	

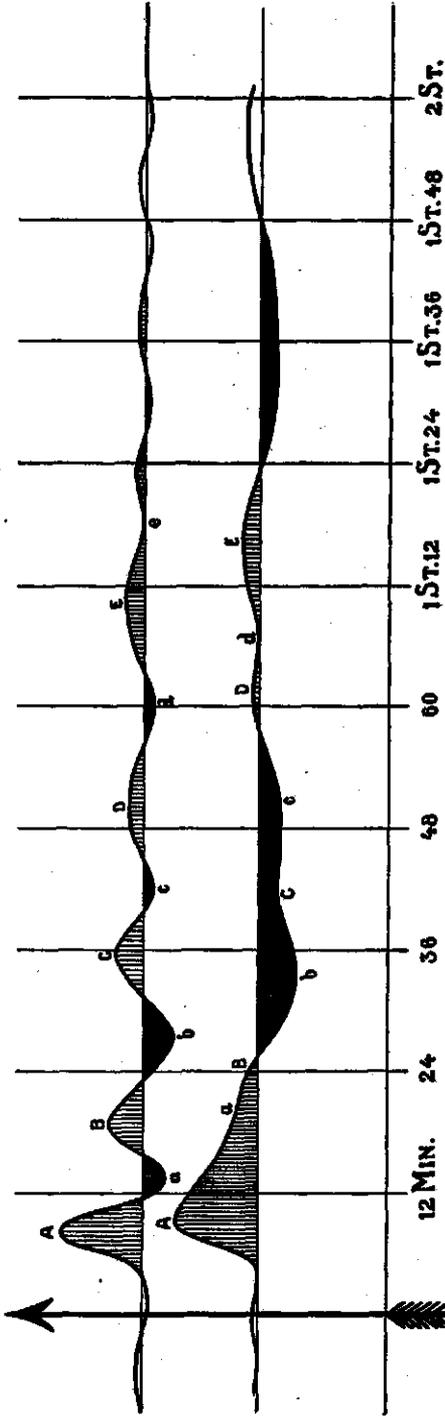


Fig. 8.

Lichtwachstumsreaktion von zwei Sporangienträgern in 64 M.K., genau nach den Beobachtungen. Kurzwelliger und langwelliger Typus. Die korrespondierenden Stellen sind mit denselben Buchstaben angedeutet. Die Schraffierung deutet das Wachstums-surplus und Wachstumsdefizit an.

Tabelle 22. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

50	25	53	27	56	24	59	Licht!	26	2	32	6	45	
7	50	8	45	9	45	10	35	11	30	12	30	14	30
15	30	16	35	17	35	18	35	19	35	20	35	21	35
22	28	24	20	26	25	27	25	29	28	31	28	33	30
35	30	37	33	42	32	45	32	48	32	51	32	54	32
57	32	1.St.	33	1.3	33	1.6	32	1.9	31	1.15	30	1.19	33
1.28	33	1.32	35	1.35	32	1.38	30	1.41	30	1.45	30	1.49	30

2St.

Tabelle 23. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

51	32	53	31	55	31	57	Licht!	32	1	31	3	31	
5	36	7	51	9	46	11	46	18	44	15	41	17	38
19	36	21	35	23	33	25	31	27	25	29	23	32	23
35	23	37	25	40	27	43	26	47	26	51	28	56	31
1St.	32	1.5	30	1.9	33	1.14	35	1.22	31	1.24	30	1.26	28
1.31	28	1.37	28	1.41	30	1.46	32	1.52	34	1.56	33	2.8	

Die wichtigsten Zahlen geben wir in der folgenden Tabelle.

Tabelle 24.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	Maximum		Normal nach (Min.)	Minimum		Wachs- tum änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
3—4	7—9	67	22	26—28	23	+ 24
2—4	8—9	78	—	—	—	0
4—5	7—8	61	23	26—33	18	+ 14
2—6	7—8	100	24	24—26	25	+ 21
5—7	7—9	65	25—27	29—37	26	0

Die Beschleunigung fängt im Mittel nach 3—5 Min. an, erreicht nach 7—9 Min. die beträchtliche Erhöhung von  $\pm 74\%$ . Das Wachstum zeigt in vier Versuchen nach einer Verringerung wieder die charakteristische Ansteigerung um  $\pm 20$  Min.; es bleibt in einem Fall oberhalb des Normalwertes, geht aber in den vier anderen Versuchen nach 24 Min. unter den Normalwert zu der tiefsten Verringerung,

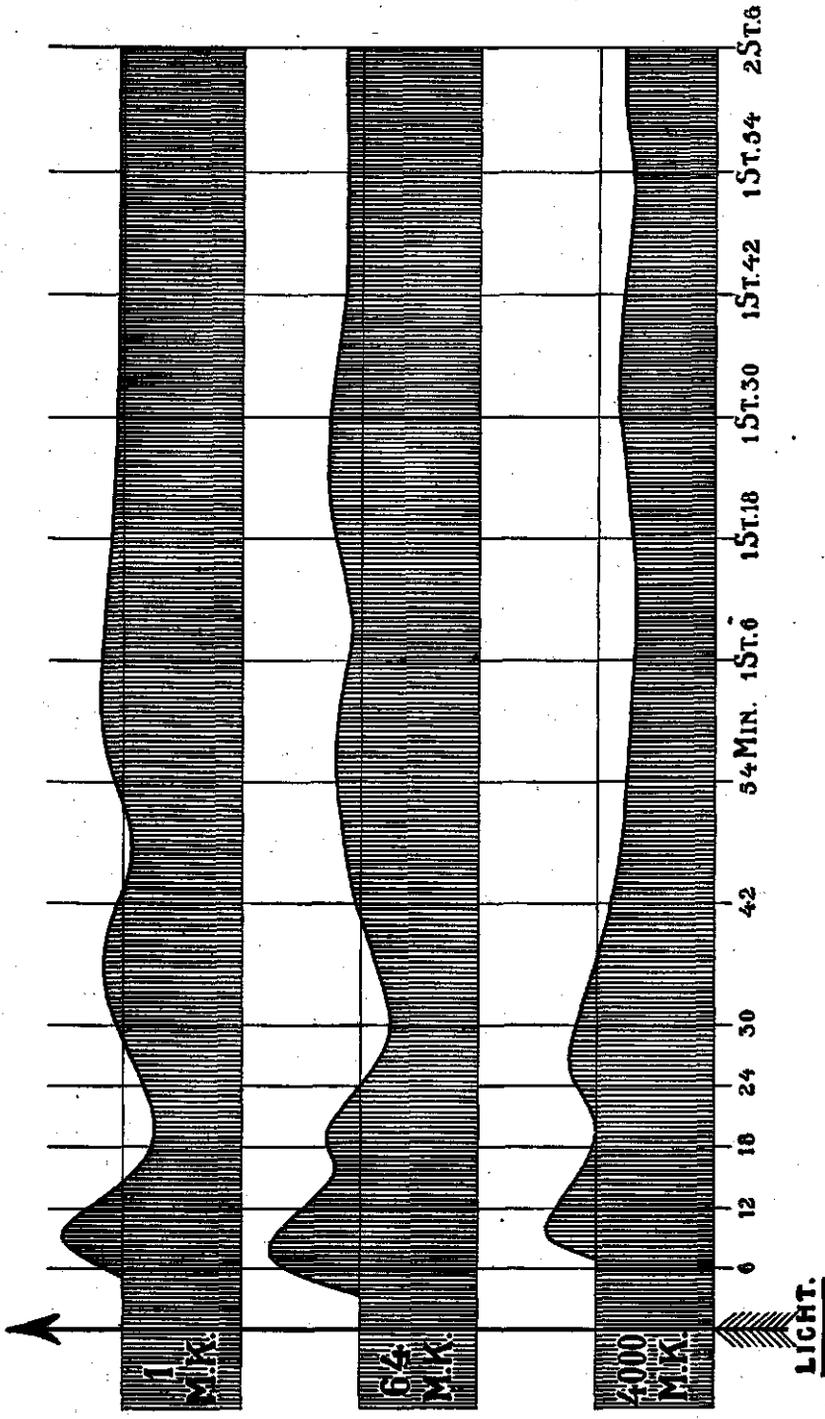


Fig. 4.  
Die Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces nitens* bei Dauerbelichtung in 1, 64 und 4000 M.K. Nach den mittleren Ergebnissen der Tabellen zusammengestellt.

welche nach 26—31 Min. mit  $\pm 23\%$  erreicht wird und steigt dann in allen Versuchen über das Anfangswachstum. Es zeigen sich dann noch mehrere An- und Absteigungen, sodass der *wellen-artige* Verlauf der Reaktion hier manchmal recht deutlich hervortritt. Am schönsten zeigen das die Versuche aus Tab. 19 und 23, welche in Fig. 3 dargestellt sind. Die Darstellung dieser Versuche hat in so weit einen Nachteil, dass die Zelle hier schliesslich wieder den Normalwert erreicht, während in den meisten Fällen das Wachstum recht beträchtlich (24, 14 und 21 %) gesteigert bleibt. Wir haben daher in der Fig. 4 bei 64 M.K. aus den Hauptzahlen und durch Vergleich der einzelnen Kurven so gut wie möglich die mittlere Reaktion schematisch angegeben.

Es ist nun interessant darauf zu achten, dass man im Allgemeinen bald mehr kurzwellige bald mehr langwellige Reaktionstypen beobachtet. In Fig. 3 habe ich die Tab. 19 und 23 genau nach den gefundenen Zahlen in Kurven gebracht. Die mit einander korrespondierenden Punkte der Kurven sind mit denselben Buchstaben angedeutet. Die erste Kurve zeigt viele kurze Wellen, die zweite wenige lange Wellen. Man kann aber die Uebereinstimmung der Kurven genau verfolgen. Statt zwei Hebungen *A* und *B* mit einer Senkung *a*, finden wir in der zweiten Kurve nur eine Hebung *A B* mit einer Einbiegung *a*; statt zwei Senkungen *b* und *c* mit einer Hebung *C* tritt in der zweiten Kurve eine Senkung *b c* mit einer Aufbiegung *C*; statt zwei Hebungen *D* und *E* mit einer Senkung *d* finden wir wieder *D E* mit einer Einbiegung *d*. Man sieht also wie genau die Beobachtungen die Wellen angeben, und wenn auch die kurzwelligen und langwelligen Typen ziemlich verschieden aussehen, im Grunde lässt sich eine gleiche Anzahl von An- und Absteigungsbestrebungen erkennen! Wodurch nun aber die Wachstumskurve im einen und im anderen Fall so verschiedenartig daraus resultiert, lässt sich nicht entscheiden. Es fragt sich nämlich, ob dieselbe Zelle von Natur immer mit ungefähr gleichartigen Wellen reagieren würde, oder ob die Form dieser Wellen von bestimmten Umständen oder nur von einer ziemlich zufälligen Koïnzidenz der Reaktion und Anti-reaktion abhängig ist. Wir wollen hier aber nicht auf diese Erscheinung tiefer eingehen.

Es sei aber hervorgehoben, dass die meisten Versuche



Tabelle 28. Belichtet mit  $4 \times 4000$  M.K.

48	23	51	25	54	24	58	Licht!	25	1	25	2	25	
4	25	6	36	8	36	10	33	13	33	15	31	18	25
21	23	25	28	29	29	32	27	35	25	38	26	41	24
44	22	48	21	52	20	56	19	1St.	21	1.6	20	1.10	20
1.14	20	1.17	18	1.21	21	1.25	19	1.29	18	1.34	19	1.38	19
1.42	21	1.46	19	1.50	19	1.54	19	2St.					

Tabelle 29. Belichtet mit  $4 \times 4000$  M.K.

41	27	46	28	51	28	56	Licht!	29	1	29	3	28	
4	28	5	30	7	33	8	33	9	38	10	33	11	33
13	29	15	30	17	30	19	31	21	29	23	30	25	30
28	28	32	28	38	25	42	21	46	21	49	17	53	15
57	15	1St.2	16	1.8	16	1.11	16	1.14	16	1.17	15	1.20	16
1.23	16	1.26	17	1.29	19	1.34	18	1.37	20	1.40	21	1.44	20
1.48	21	1.51	21	1.54	21	1.57	20	2St.					

Wir fassen die Hauptsachen aus diesen Tabellen wieder zusammen:

Tabelle 30.

Anfang der Reaktion nach (Min.)	1es Maximum		1es Minimum		2es Maxim.		Normal nach (Min.)	2es Minimum		Wachstums- änderung in Proz.
	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	in Proz.	nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
6—7	9—10	45	14—16	+6	16—20	15	22—26	52—59	-30	-48
7—9	7—9	36	15 $\frac{1}{2}$	0	22—26	32	41	1.16—1.27	-45	-10
5—7	9—11	44	23—25	+4	35—39	32	42	50—1.6	-16	-16
6 $\frac{1}{2}$ —8 $\frac{1}{2}$	6 $\frac{1}{2}$ —10 $\frac{1}{2}$	44	21—25	-8	29—32	16	41	1.29—1.34	-28	-24
5—7	9—10	37	?	?	?	?	28—32	53—1.2	-46	-29

Die Reaktion zeigt jetzt einen erheblichen Unterschied mit jener in mässig starken Belichtungen. Schon der Anfang der Beschleunigung ist merklich verspätet (6—8 Min.), der Höhepunkt wird darauf schon nach 8—10 Min. erreicht, beträgt aber nur 41% oberhalb des Normalwachstums (statt 74% bei 64 M.K.); es geht die Verringerung im Mittel bis an den Normalwert, (um  $\pm 18$ —21 Min.), steigt dann nochmals heran, wobei nach 26—29 Min. eine Er-

höhung von 24 % erreicht wird. Nur in einem Versuch ist diese Einsinkung und sekundäre Ansteigung nicht deutlich zu unterscheiden. Das Wachstum geht im Mittel nach 36 Min. durch den Normalwert zu der tiefen Verringerung (33 %) des zweiten Minimums, welche jetzt viel langsamer erreicht wird (im Mittel erst nach 64—74 Min.). Die Lage dieses Minimums ist nicht so scharf ausgeprägt. Bisweilen findet man nach einer Ansteigung später ein noch tieferes Minimum. Das Charakteristische dieser Reaktion in hoher Intensität besteht nun darin, dass die Wachstumsgeschwindigkeit, nachdem sie also nach  $\pm 36$  Min. unter den Normalwert gefallen ist, nicht mehr darüber ansteigt und in dem ganzen weiteren Verlauf meistens weit darunter bleibt.

Das Wachstum hat auch nach  $2\frac{1}{2}$  Stunde noch kein ganz konstanten Verlauf angenommen. Die mittlere Geschwindigkeit zwischen  $1\frac{1}{2}$  und 2 Stunden weist eine Verringerung von  $-25$  % auf, das ist also ein wesentlicher Unterschied mit den mässigen Intensitäten, welche zu einer Anpassung mit gesteigertem Wachstum führen.

### *Zusammenfassung.*

Wir wollen die gefundenen mittleren Hauptzahlen in eine Tabelle zum besseren Uebersicht zusammenfassen.

Es versteht sich, dass die Anzahl der Versuche zu klein und die Variabilität der Zahlen zu gross ist um die mittleren Zahlen als genau zu betrachten. Man wird aber aufmerken, dass die Hauptzahlen in den verschiedenen Versuchen im Verlauf der Reaktion anfänglich wenig, später mehr auseinander laufen. Die Zeiten des Anfangs, des Maximums, des Normaldurchgangs stimmen also am besten mit einander. Auch stimmen die Zeiten besser als die Prozente, was sich wohl verstehen lässt; denn die Prozente sind nur mittlere Werte und sind also in starkem Masse von der Länge des Beobachtungsintervalls abhängig. Je kürzer die Beobachtungen aufeinander folgen, desto höher wird das Maximum, desto niedriger das Minimum gefunden. Das ist wieder um so mehr der Fall je steiler die Wachstumskurve ist. Daraus erfolgt, dass man im Anfang der Reaktion und bei kräftig und kurzweilig reagierenden

Objekten (wie *Phycomyces*) zahlreichere Beobachtungen anstellen muss als im späteren Verlauf der Reaktion und bei langwelliger Reaktion (wie *Helianthus*) oder schwächerer Reaktion (wie *Sinapis*-Wurzeln) der Fall ist.

Tabelle 31.

Intensität (M.K.)	Anfang der Reak- tion nach (Min.)	Maximum		Normal nach (Min.)	Minimum		End- beschleu- nigung in Proz.
		nach (Min.)	in Proz.		nach (Min.)	in Proz.	
$4 \times \frac{1}{8}$	7—9	$8\frac{1}{2}$ — $10\frac{1}{2}$	+ 41	13—15	21—24	— 18	+ 2
$4 \times 1$	$4\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$	8—10	+ 48	14—15	19—21	— 28	+ 8
$4 \times 8$	$4\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$	$7\frac{1}{2}$ —9	+ 52	22	25—29	— 15	+ 11
$4 \times 64$	3—5	7—9	+ 74	24	26—31	— 23	+ 12
$4 \times 4000$	6—8	8—10	+ 41	36	64—74	— 38	— 25

Nach der Beschreibung der einzelnen Tabellen haben wir hier nicht Vieles hinzuzufügen. (S. Fig. 4). Wir begegnen wieder gleichartige Erscheinungen wie wir sie früher schon bei Moment-Belichtungen mit *Phycomyces* gesehen haben. Interessant ist es zu beobachten, dass auch hier bei Durchbelichtung mindestens drei Minuten verlaufen, bevor die Geschwindigkeit gesteigert wird. Das ist theoretisch eine überaus wichtige Tatsache, weil sie immer bei allen Versuchen und bei jeder Belichtungsweise ohne Ausnahme so auftritt (s. L. u. W. I. u II). Während aber schon  $4 \times 30$  und  $4 \times 210$  M.K.S. diese kürzeste Reaktionszeit bewirken, wenn die Lichtmenge in kurzer Zeit (14 Sek.) zugeführt wird, so sehen wir dass die minimale Reaktionszeit mit  $4 \times \frac{1}{8}$ ,  $4 \times 1$  und  $4 \times 8$  M.K. bei Durchbelichtung nicht erreicht wird, obwohl man vor Eintritt der Reaktion resp. schon ungefähr  $4 \times 60$ ,  $4 \times 240$  und  $4 \times 2000$  M.K.S. zugeführt hat. In  $4 \times 64$  M.K. erreicht die Reaktionszeit das Minimum.

Die Stelle des Maximums liegt in allen Intensitäten merkwürdig stabil, am frühesten in 64 M.K., am spätesten (aber im Mittel nur  $1\frac{1}{2}$  Minut später!) in  $\frac{1}{8}$  M.K. In schwächeren Intensitäten, womit ich aber bei diesen Ver-

suchen nicht gearbeitet habe, würde es gewiss wohl später gefunden werden.

Merkwürdig ist es nun zu bemerken, dass die Zuwachsvergrößerung, welche in 64 M.K. den höchsten Wert (im Mittel 74 %) erreicht, in keiner Intensität bei Durchbelichtung zu jenen hohen Werten steigt, wie ich sie bei kurzdauernden Belichtungen von 256 M.K.S. (im Mittel 125—150 % Erhöhung) gefunden habe. Eine Erhöhung mit 100 % hat sogar nur ein Versuch (bei 64 M.K.) aufgewiesen.

Umgekehrt haben wir bei *Helianthus* (L. u. W. II) gerade bei Durchbelichtung eine tiefere Reaktion (Wachstumsverringering) gefunden als bei allen kurz dauernden Belichtungen.

Die Eindrückung der ersten maximalen Reaktionswelle, wie wir diese als typische Ueberbelichtungserscheinung schon bei *Phycomyces* und *Helianthus* immer wieder begegnet haben, tritt auch hier schon bei 8 M.K. schwach, stärker aber bei 64 M.K. und 4000 M.K. auf. Auch sie ist theoretisch von Bedeutung als eine immer auftretende schöne Illustrierung der Wechselwirkung der zwei antagonistischen Gleichgewichtsreaktionen.

Auf den wellenartigen Verlauf des Wachstums, der aus dieser Wechselwirkung resultiert, haben wir schon oben hingewiesen. Wie bei den kurzdauernden Belichtungen mit bestimmten Lichtmengen die Wellen wieder in die gerade Linie der normalen Zuwachsgeschwindigkeit auslaufen, so sehen wir hier, dass bei Durchbelichtung die Wellen zahlreicher sind und länger anhalten, aber doch schliesslich flacher werden. Da die zwei gegenseitigen Reaktionen sich „mit einander verstehen“, werden die Wellen gedämpft, — oder: da die primäre und die Gegenreaktion ein neues Gleichgewicht mit einander eingehen, wird der Verlauf des resultierenden Wachstums wieder ruhiger und konstanter, obwohl noch immer dieselbe Lichtintensität einwirkt. Und das ist gerade die wichtige Erscheinung der Anpassung an einen konstanten Energiezufuhr.

In den geringen Intensitäten führt sie schliesslich zu einer kaum merklichen Abweichung von der Wachstumsgeschwindigkeit im Dunkeln; in den mittleren Intensitäten (8 und 64 M.K.) zu einer beträchtlichen Förderung des Wachstumswertes; in sehr hoher Intensität aber zu einer

sehr auffallenden Verringerung des Zuwachses. Wird das Wachstum in nicht zu starker Intensität bei *Helianthus*-Hypokotylen erst nach  $\pm 4$  Stunden ziemlich konstant, bei *Phycomyces* ist das meistens schon nach  $1\frac{1}{2}$ —2 St. der Fall. In hoher Intensität (4000 M.K.) dauert die Anpassung am längsten und ist vielleicht nach 6 St. (*Helianthus*) und 2 St. (*Phycomyces*) noch nicht erreicht. — Ob das Wachstum nach Anpassung an einen bestimmten Energiezufuhr überhaupt wohl zu einem so sehr konstanten Wert führen kann als im Dunkeln, ist noch nicht mit Bestimmtheit zu sagen, aber bei längerem Aufenthalt wohl wahrscheinlich.

Eine andere Frage: wie die Empfindlichkeit des Wachstums für das Licht nach Anpassung an bestimmte Intensitäten abgeschwächt wird, (s. L. u. W. S. 642) kann ich hier noch nicht behandeln, obwohl diese Bestimmung, wenn sie systematisch und quantitativ ausgearbeitet wird, für die Kenntnis der Anpassung von Interesse sein würde.

---

#### § 19. DIE EMPFINDLICHE STELLE UND DIE WACHSTUMS-ZONE BEI PHYCOMYCES NITENS.

In allen früheren Versuchen über den Phototropismus von *Phycomyces* und in den bisherigen Untersuchungen, welche ich über ihre Licht-wachstumsreaktion angestellt habe, wurden immer die 3—5 c.M. hohen Sporangienträger in ihrer ganzen Länge belichtet. Wir wissen aber, dass die Wachstumszone nur auf eine kurze Strecke, wenig unter dem Sporangium, beschränkt ist. Das können wir schon bald wissen aus der Krümmungstelle bei einseitiger Belichtung. Nach den Untersuchungen von Errera ist das Wachstum sogar auf eine Zone von 200  $\mu$  — höchstens 1000  $\mu$  unter dem Sporangium beschränkt.

Da die wachsende Zone nur eine kleine Strecke dieser sehr langen Zelle einnimmt, so liegt die Frage auf der Hand, ob die Belichtung des ganzen ausgewachsenen Teiles der Zelle für die Wachstumsreaktion wohl oder nicht von Bedeutung ist. Das ist hier um so mehr eine interessante Frage, weil es sich um nur eine Zelle handelt. Bisher

hat man das nur an mehrzelligen Organen zu bestimmen versucht, und gerade hier an dieser einzelnen Zelle ist die Trennung des wachsenden und des ausgewachsenen Teiles viel schärfer ausgeprägt als in jenen Fällen. Da ausserdem die einzelne Zelle nur  $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$  m.M. dick ist, ist die Verbindung des wachsenden und des ausgewachsenen Teiles nur recht schmal. Das ist bei einem derartigen Versuch ein beträchtlicher Vorteil, weil das Licht, welches die belichtete Zone aufnimmt, nur sehr wenig in die nicht-belichtete Zone eindringt. Und gerade damit muss man bei den vielzelligen Organen bis jetzt grosse Fehler gemacht haben. So habe ich während den Versuchen mit *Helianthus*-keimlingen (L. u. W. II) untersuchen wollen, ob die Belichtung der Keimblätter vielleicht in den verdunkelten Hypokotylen die Wachstumsreaktion hervorrufen konnte. Ich habe dazu die Keimpflanze in ein Schächtelchen dunkel aufgestellt, wobei aber die Keimblätter oben hinausragten. Die Durchtrittsstelle unter den Keimblättern wurde lichtdicht verschlossen. Wenn nun aber die Keimblätter belichtet wurden, so konnte ich durch ein kleines Loch in das Schächtelchen schauend, deutlich sehen, dass das Licht aus den Keimblätter diffus in den oberen Teil des Hypokotyls eindringt.

Da nun gerade die oberen Millimeter des Hypokotyls schnell wachsen, die Stelle des maximalen Zuwachses vielfach nur 2—6 m.M. vom Fuss der Keimblätter entfernt ist (s. L. u. W. II S. 474), da ist es aus diesen Gründen unmöglich den Einfluss der belichteten Keimblätter auf das verdunkelte Hypokotyl mit Zuverlässigkeit zu prüfen. Und dieses Bedenken wird auch bei vielen älteren Untersuchungen (z.B. in den Versuchen ROTHERTS bei *Avena* mit einfachen Papierschürzchen) zutreffen. Man konnte im Falle der Hypokotylen von *Helianthus* z.B. nur die oberen Hälften der Keim-

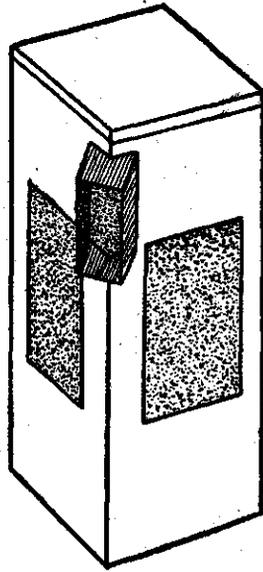


Fig. 5.

Häuschen aus schwarzem Papier um den Sporangienträger seitlich zu belichten während Sporangium und Wachstumszone verdunkelt bleiben, aber bei rotem Licht durch das obere Fenster beobachtet werden können.

blätter belichten, doch habe ich damals darauf verzichtet. Aus obigen Gründen hoffte ich aber bei *Phycomyces* wenigstens feststellen zu können, ob die Belichtung der ausgewachsenen Strecke des Sporangienträgers irgend einen Einfluss auf das Wachstum ausübt.

Wenn man den Einfluss irgend einer Bedingung auf die Lichtwachstumsreaktion prüfen will, so nehme man als Massstab jene Lichtmenge, welche unter normalen Bedingungen eine maximale Beschleunigung hervorruft, d.h.  $\pm 250$  M.K.S. (s. L. u. W. I).

Es wurde aus schwarzem Papier ein viereckiges Häuschen gefaltet, das über die Kultur und den Porzellantopf gesetzt werden konnte (s. Fig. 5). Von dem oberen Rand des Topfes an waren an den vier Seiten Fenster ausgeschnitten bis eine Höhe von 36 m.M. Auf dieser Höhe war innerhalb des Häuschens eine horizontale Scheidewand angebracht. In dieser Scheidewand fand sich wieder im Mitten ein viereckiges Loch, anfangs von  $15 \times 15$  m.M., später von  $3\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$  m.M. Als Versuchsobjekt wurde nun eine Kultur gewählt mit 1—4 Sporangienträgern, welche bei der Aufstellung des Versuches, also z.B. zwei Stunden vor dem Anfang der Beobachtungen,  $\pm 34$ —38 m.M. lang waren. Das Gehäuse wurde so über die Kultur gestellt, dass die 1—4 Sporangienträger, welche für die Beobachtung in Betracht gezogen werden konnten, ungehindert durch die Öffnung wuchsen.

In dieser dunklen oberen Etage konnte die Versuchszelle dadurch beobachtet werden, dass an zwei gegenüberliegenden Ecken, zwei sehr schmale Fenster ausgeschnitten waren, welche, um das Eindringen von Licht zu verhindern, durch einen Köcher aus Papier in die Richtung der roten Beobachtungslampe und des Fernrohrs verlängert waren.

Das Licht fiel von oben her durch ausgeschnittene Öffnungen nur auf die Spiegel und wurde von den Spiegeln durch die vier Fenster auf die Sporangienträger geworfen, welche also bis eine Höhe von 36 m.M. bestrahlt wurden.

Der Zuwachs wurde vor und nach der Belichtung mit 256 M.K.S. auf die übliche Weise beobachtet.

In den untenstehenden Tabellen ist für die Länge des





Tabelle 38. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung  $3\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$  m.M.

35	32	44	33	54	30	57	Licht!	30	3	32	6	30
10	31	12	33	14	32	17	30	20	29	24	30	27
32												

Tabelle 39. Belichtet 36 m.M., dunkel 4 m.M. Oeffnung  $3\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$  m.M.

47	30	50	30	53	30	56	Licht!	28	2	29	5	30
9	30	12	30	15	31	19	31	22	29	25	30	28
31												

Obwohl die wachsende Zone in diesen Versuchen gleich nah an der Oeffnung liegt wie in den Versuchen 32—34, so ist die Wachstumssteigerung, welche bei  $15 \times 15$  m.M. noch 30—40% beträgt, bei einer Oeffnung von  $3\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$  m.M. verschwunden.

*Wenn also am Sporangienträger von Phycomyces nitens, die oberen 3—4 m.M., worin die Wachstumszone liegt, verdunkelt gehalten wird, so hat die Belichtung des ganzen übrigen Teils (36 m.M.) mit 256 M.K.S., welche Lichtmenge sonst die höchste Wachstumssteigerung hervorruft, nicht den geringsten Einfluss auf den Zuwachs.*

Das ist ein merkwürdiges Resultat, denn daraus ergibt sich an dieser einzelnen Zelle, dass das Licht hier nur wirksam ist in der Zone wo die Zellwand gebaut wird. Man hätte sich nämlich auch denken können, dass das Licht auf irgend eine Weise den Turgor in der Zelle änderte, und dadurch der Zuwachs gesteigert wurde. Es wäre dann ziemlich gleichgültig, ob die vier oberen m.M. wohl oder nicht mitbelichtet würden. Und wenn die eigentümliche Lichtwachstumsreaktion nur die Folge von einer durch das Licht direkt oder indirekt hervorgerufenen Turgoränderung war, dann konnte diese Wachstumsreaktion bei einseitiger Bestrahlung in einer *einzelnen* Zelle in der Vorder- und Hintenwand beschwerlich ein ungleiches Wachstum hervorrufen.

Aber jetzt wissen wir, dass es bei *Phycomyces* gerade auf die Belichtung der in Aufbau begriffenen Zone der Zellwand ankommt. Und da der (direkte oder indirekte) Einfluss des Lichtes auf das Wachstum in dieser Zelle also stark auf

bestimmte Teile der Zellwand lokalisiert ist, da ist es jetzt auch gar nicht mehr unnatürlich, aber ganz verständlich, dass bei einseitigem Lichteinfall die ungleiche Lichtintensität an Vorder- und Rückseite lokal einen ungleichen Zuwachs bewirkt.

Wer früher vielleicht hieraus ein Bedenken gegen meine Theorie des Phototropismus machte, der wird es jetzt jedenfalls nicht mehr aus diesem Grund tun.

Nachdem hier bewiesen ist, dass die Empfindlichkeit des Wachstums für Licht auf die wachsende Zone beschränkt ist, will ich noch erwähnen, dass bei der nähnlichen Versuchsaufstellung unter einseitiger Bestrahlung die phototropischen Krümmungen ausbleiben, wie ich durch einige Versuche feststellen konnte.

---

§ 20. DER POSITIVE UND NEGATIVE PHOTOTROPISMUS  
VON *PHYCOMYCES NITENS* BEI EINSEITIGER  
DAUERBELICHTUNG.

Wir sind schon durch den vorigen Paragraph noch einmal an die Frage des Phototropismus von *Phycomyces* gelangt. Als ich in der ersten Arbeit über Licht und Wachstum zeigte, dass der Phototropismus von *Phycomyces* bei einseitigen kurzdauernden Lichtmengen aus dem durch die Lichtwachstumsreaktion hervorgerufenen ungleichen Wachstumsverlauf an der Vorder- und Hinterseite der Zellwand resultiert, da war das viel schwieriger als wenn man mit Dauerbelichtung arbeitet. Bei jenen kurzdauernden Belichtungen muss man nähnlich, was den Zeitpunkten und dem Grad der Beschleunigung (resp. Verringerung) anbetriift, viel mehr in die Details gehen um bestimmen zu können, welche bald vorübergehenden Krümmungserscheinungen aus dem ungleichen Wachstumsverlauf resultieren müssen. Wenn das Licht dauernd ist und die Wachstumsreaktion so wie die Krümmungen weniger vorübergehend sind und mehr stabil werden, da ist die obengenannte Prüfung einfacher. Obwohl die in viele Einzelheiten tretende damalige Untersuchung eine neue Prüfung dieser Lösung des Phototropismus tatsächlich überflüssig macht, so will ich doch der Vollständigkeit wegen auch hier nach der

Feststellung der Lichtwachstumsreaktion in verschiedener Intensität, noch einmal berechnen, welche Krümmungen zufolge der Lichtwachstumsreaktion in diesen Lichtstärken zu erwarten sind.

Bevor ich dazu übergehe, möchte ich noch erinnern an die Ursache, welche das ungleiche Wachstum an verschiedenen Stellen der Zellwand hervorruft, nämlich die ungleiche Intensität, welche bei einseitigem Lichteinfall an verschiedenen Seiten auftritt. Das Licht welches auf das zylindrische Organ fällt, wird nach der Hinterwand hin konzentriert (s. Fig. 6 L. u. W. 1). Man findet gerade dieselbe Sache von SENN (1908) behandelt, wo er den Strahlengang in den zylindrischen *Vaucheria*-zellen beschreibt. Nur sind die Sporangienträger von *Phycomyces* durchsichtiger, u. A. durch den Mangel an Chlorophyllkörner.

Gegen diese Lichtkonzentration nach der Hinterwand, kann man kein Bedenken machen. Doch komme ich darauf zurück, weil man wohl auf etwas andere Weise ein Bedenken vorzubringen versucht hat. Man kann doch (— abgesehen von dem winzigen Lichtverlust beim Durchtritt innerhalb dieser dünnen Zelle —) darauf hinweisen, dass die Lichtmenge, welche durch die ganze Vorderhälfte (180°) in die Zelle eintritt, gleich gross ist wie die Menge welche in die ganze Hinterhälfte anlangt; dass also die Konzentration der Strahlen nach den mittleren Teilen dieser Hinterhälfte mit einer um so geringeren Belichtung der *Seiten* der Hinterhälfte zusammentrifft. Ich brauche jetzt nur darauf zu weisen, dass wir hier gerade das Antwort finden. Denn an der Erreichung der Krümmung sind die wachsenden Teile der Zellwand um so mehr beteiligt je näher sie der *Mitte* der Vorder- und Hintenwand liegen. Da nun das Licht an der Hinterseite viel mehr nach dem Mitte verschoben ist als an der Vorderseite, so ist bei einem Antagonismus der Vorder- und Rückseite, die Belichtung „zu Gunsten“ der Rückseite verschoben.

Wir wollen jetzt die in § 18 behandelte Lichtwachstumsreaktion bei Dauerbelichtung noch etwas näher betrachten. Es fragt sich, welche Krümmungen resultieren müssen, wenn zufolge einseitiger Bestrahlung Vorder- und Hinterwand ungleich belichtet sind, also ungleiche Lichtwachstumsreaktionen ausführen.

Um dies zu bestimmen habe ich für jeden Versuch berechnet, wieviel die Zelle nach  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ , 1 und 2 Stunden mehr oder weniger gewachsen war, als wenn sie unbelichtet geblieben war. Wenn z.B. der mittlere Zuwachs pro Minut  $32 \mu$  ist, und in der ersten Viertelstunde ein Zuwachs von  $576 \mu$  gefunden wird, so ist das Wachstumssurplus  $576 \mu - 15 \times 32 \mu = 96 \mu$ . Da die absolute Zuwachsvermehrung desto geringer ist je kleiner die Geschwindigkeit (s. L. u. W. I S. 661) so wurde, um den Vergleich der Versuche zu verbessern, das berechnete Wachstumssurplus durch den Zuwachs pro Minut dividiert (s. L. u. W. I S. 664). Wir finden im obigen Beispiel  $96 \mu : 32 \mu = 3$  „Wachstumsminuten“, d.h. der Wachstumsgewinn ist gleich dem Betrag, den die Zelle in 3 Minuten im Dunkel wächst. Durch diese Berechnungen hat sich folgendes Resultat ergeben.

Wachstums-surplus (oder -defizit) in Wachstumsminuten bei Durchbelichtung verschiedener Intensität.

Tab. 40.  $4 \times \frac{1}{8}$  M.K.

	Nach 15 Min.	30 Min.	1 Stunde.	2 Stunden.
	+1,4	+0,1	+2,0	-1,3
	+1,9	-0,3	-0,1	+5,4
	+0,2	-0,2	-1,6	-6,2
	+3,6	+0,3	+0,3	+2,9
	+1,5	-0,5	-0,4	-1,3
Im Mittel	<u>+1,7</u>	<u>-0,1</u>	<u>-0,4</u>	<u>-0,1</u>

Tab. 41.  $4 \times 1$  M.K.

	+3,4	+5,2	+2,5	-3,4
	+3,5	-0,8	+2,5	+10,0
	+2,1	-0,6	-2,6	+5,6
	+1,5	+0,8	+2,8	+7,8
	+1,1	+0,6	+3,3	+5,9
Im Mittel	<u>+2,3</u>	<u>+1,0</u>	<u>+0,7</u>	<u>+2,9</u>

Tab. 42.  $4 \times 8$  M.K.

	+6,5	+6,6	+11,5	+18,0
	+1,7	+0,1	-0,4	+10,7
	+3,2	+3,2	+5,9	+13,4
	+2,0	+2,0	+3,3	+6,5
	+2,7	+2,5	-0,2	-0,5
Im Mittel	<u>+3,2</u>	<u>+2,9</u>	<u>+4,0</u>	<u>+9,6</u>

Tab. 43.  $4 \times 64$  M.K.

	+2,5	+2,1	+ 1,9	+ 3,1
	+5,9	+9,3	+12,6	+32,2
	+2,4	+2,0	+ 1,1	+10,0
	+5,4	+7,7	+14,5	+27,6
	+4,6	+6,4	+ 2,6	+ 2,9
Im Mittel	+4,2	+5,5	+ 6,5	+15,2

Man sieht, dass in mässigen Intensitäten (zwischen  $4 \times \frac{1}{8}$  und  $4 \times 64$  M.K.) an jeder Zeit die stärkere Belichtung ein grösseres Wachstumssurplus aufweist als die schwächere Intensität in derselben Zeit. Bei einseitiger Belichtung muss also die Hinterseite (d.h. die Seite mit der stärksten Intensität) etwas mehr wachsen als die Vorderseite. Es müssen notwendig positive Krümmungen auftreten.

Tab. 44.  $4 \times 4000$  M.K.

	+2,5	+3,8	-2,2	-22,8
	+1,1	+3,4	-0,3	-20,2
	+3,6	+5,9	+1,9	- 5,6
	+3,5	+4,9	+3,1	- 8,9
	+1,6	+2,8	-3,6	-24,3
Im Mittel	+2,5	+4,2	-0,2	-16,4

In dieser sehr hohen Intensität ist das Wachstums-surplus stark herabgedrückt und geht später in ein sehr ansehnliches Wachstumsdefizit über. Obwohl ich nur eine hohe Intensität geprüft habe, so lehren die Zahlen schon unabweisbar, dass in sehr intensiven Bestrahlungen negative Krümmungen hervortreten müssen. Und das ist gerade was wir vom Phototropismus dieser *Phycomyces*-zelle kennen.

Obwohl es nun möglich wäre noch weiter in Details die zwischenliegenden Intensitäten auf Krümmungs- und Lichtwachstumsreaktionen zu prüfen um von weiteren Einzelheiten Rechnung zu tragen, so habe ich, als ich so weit gekommen war, davon abgesehen. Denn ich meine, dass ich mit diesen und früheren Versuchen und Berechnungen genug Mühe und mehr als genug Beweise gegeben habe für die Wahrheit, dass auch der Phototropismus von *Phycomyces nitens* notwendig resultiert aus den ungleichen Lichtwachstumsreaktionen der zufolge der Lichtbrechung ungleich belichteten Seiten der wachsenden Zone.

Unter Hinweis auf die Fig. 10 in L. u. W. II S. 524, will ich schliesslich daran erinnern, dass zur Erreichung einer Krümmung von z.B.  $10^0$ , der Längenunterschied zwischen den Mitten der Vorder- und Rückseiten nur  $\frac{10}{360} \times 2\pi \times 75 \mu = \pm 12 \mu$  zu sein braucht ( $75 \mu =$  Dicke des Sporangienträgers); das ist bei einer mittleren Wachstumsgeschwindigkeit von z.B.  $36 \mu$  pro Minut also  $\pm 0,3$  Wachstumsminuten. Wir können von dem Intensitätsunterschied der Vorder- und Rückseite bei so ungleicher Verteilung keine zuverlässigen Berechnungen mit Hinsicht auf die Krümmungsbewegung machen. Aber man kan doch aus dieser Berechnung, dass  $10^0$  Krümmung einen Wachstumsunterschied von  $0,3$  Wachstumsmin. voraussetzt durch Vergleichung mit den obigen Tabellen jedenfalls einsehen, dass auch in dieser Hinsicht kein Bedenken entstehen kann.

---

## DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION BEI WURZELN

### § 21. EINLEITUNG UND VERSUCHSMETHODE.

Nachdem die Reaktion des Wachstums auf bestimmte Lichtmengen und bei Dauerbelichtung verschiedener Intensität erstens an einer einzelnen Zelle, zweitens an einem vielzelligen Organ wie den Hypokotylen von *Helianthus globosus* genau bestimmt war, sollte an dritter Stelle die Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln untersucht werden. Wir fanden bei einer Pilzzelle eine positive Wachstumsreaktion (d.h. die primäre Reaktion ist eine Beschleunigung), bei einem Stengel aber eine Zuwachsverringernng. Was würde jetzt die Wurzel zeigen? Wird sie dem Stengel entgegengesetzt reagieren wie die ebenfalls nicht-ergrünungsfähige Pilzzelle? Nach den Literaturangaben war das aber nicht zu erwarten, da man beim Vergleich langdauernder Belichtung und Verdunklung gleich wie bei Stengeln eine Retardation gefunden hatte. Doch war der Unterschied des Licht- und Dunkelwachstums z.B. bei den makroskopischen Messungen Kny's vielfach nicht erheblich, oder sogar nicht immer überzeugend. Unabhängig aber von den Literaturangaben über auf verschiedene Weise angestellte Untersuchungen über den Zuwachs der Wurzeln in Licht und Dunkel, war es erwünscht wieder mit mikroskopischen Messungen den Wachstumsverlauf bei gewissen Belichtungen mit Genauigkeit festzustellen. Darüber haben wir keine genauen Angaben und gleich wie bei anderen Organen ist die Erforschung der primären Reaktion des Wachstums auf Licht unbedingt nötig, bevor man die weiteren Wirkungen des Lichtes mit Frucht analysieren und vergleichen kann.

Ich habe mich anfangs überzeugt, welche Wurzeln sich für diese Versuche am besten eignen und bei der eigen-

tümlichen Versuchsanordnung sich gut aufziehen lassen. Es standen nämlich anscheinend ziemlich grosse Schwierigkeiten im Wege, um die Versuche in der selben Weise auszuführen wie dies bei *Phycomyces* und *Helianthus* geschehen war.

Es müssten doch die Wurzeln so gezogen werden, dass sie in feuchter Luft regelmässig wuchsen, dass sie von vier Seiten her seitlich bestrahlt werden konnten und dass ausserdem die Wurzelspitze, obwohl in feuchtem Raum, scharf als Silhouette gegen dem von hinten einfallenden Lichte an der Skala ablesbar war. Es hat sich schliesslich die folgende Einrichtung für viele Wurzeln als sehr zweckmässig und einfach erwiesen.

Zwischen zwei Objektgläser wird ein Stück dickes Fliesspapier (oder nach Umständen 2—4 Stücke auf einander) gelegt. Aus diesem Papier war die ganze Mitte herausgeschnitten, sodass nur ein Papierrahmen übrig bleibt (s. Fig. 6—8). Der obere Rand wird in der Mitte durchgeschnitten um die Wurzeln durchzulassen. Das untere Ende wird mit Kork in ein kleines Gefäss festgesetzt und im Wasser eingetaucht, wodurch das Fliesspapier sich tränkt. Auf diese Weise hat man eine feuchte Kammer, worin die Wurzeln vorzüglich wachsen. Durch Hebung und Senkung kann man die Kammer mehr oder weniger feucht machen. Diese Regulierung ist sehr wichtig, weil auf den Wänden sich keine Tropfen bilden sollen, welche die Beobachtung erschweren oder unmöglich machen. Ausserdem wachsen die Wurzeln nicht so gesund und recht, wenn die Wände zu feucht werden. Will man für besseren Luftzutritt den ganzen Unterrand des Fliesspapiers abschneiden, so dass die Kammer an der Unterseite offen ist, so kann man das ruhig tun und nachdem das Papier gut getränkt ist, die Kammer aus dem Wasser nehmen; sie bleibt dann während längerer Zeit feucht genug. Später habe ich statt der Objektgläser die  $9 \times 12$ -Gläser der Photographie benutzt. Die Unterseite wurde für einen grossen Teil offen gelassen für Luftzutritt und nachdem die Wurzel (oder mehrere Wurzeln, s. Fig. 9) in der geräumigen Kammer weit genug gewachsen war, wurde die Kammer vor dem Versuch mit dem unteren Rande aus dem Wasser gezogen, oder höchstens durch an das Papier gelegte Watten feucht gehalten.

Die Samen werden auf feuchtes Löschpapier in grosse Petrischalen gelegt. Wenn sie gerade keimen wird die Schale fast vertikal gestellt, die Samen werden in Reihen geordnet mit der Keimwurzel nach unten. Es ist nötig die Keimwurzel beim Hervortreten schon vertikal zu stellen, weil sie sonst nicht gut in die feuchte Kammer hineingeht oder krumm wächst. Bei einer Grösse von 1—2 c.M. werden die Versuchswurzeln in die einzelnen Kammern gestellt, wobei die Wurzel so auf das eine Glas gelegt wird, dass die Basis oben zwischen den Fliesspapierrändern schliesst. Das zweite Glas wird jetzt auf den Papierrand gelegt und die Kammer aufrecht, aber ein wenig schräge gestellt, so dass die Wurzel dem einen Glas angelehnt bleibt.

Die Kultur der Versuchswurzeln ist jetzt so einfach, die Luftfeuchtigkeit so konstant, das Wachstum und die Ausbildung der Wurzelhaaren so regelmässig und so bequem zu beobachten und zu belichten, dass schliesslich die Wurzeln sich als ein viel bequemerer Versuchsobjekt herausstellten als der Stengel.

Die Wurzeln von *Helianthus globosus*, dessen Hypokotylen schon untersucht waren, erwiesen sich als unbrauchbare Objekte, weil die Wurzeln anfangs sehr dick bleiben, erst später dünner werden und viel zu unregelmässig wachsen. Es sind aber die Wurzeln von *Lepidium sativum*, *Raphanus sativus*, *Sinapis alba* und auch die primären so wie die ersten zwei sekundären Wurzeln von *Avena sativa* für diese Versuche gut geeignet. Es wurde mit Absicht *Avena sativa* herangezogen als monokotyle Pflanze und wegen der Empfindlichkeit des Koleoptils für Licht.

Die Versuchsanordnung, die Belichtung, die Beobachtung u.s.w. waren dieselbe wie in den früheren Versuchen. Da die feuchte Kammer im Thermostat zwischen den Spiegeln sich innerhalb eines Raums konstanter Temperatur befand, wurde die Beobachtung nur selten durch einen Beschlag an die Gläser verhindert.

Die Temperatur betrug in sämtlichen Versuchen 22° C. Um einen möglichen Einfluss der Stengelbelichtung auszuschliessen, wurden in allen Versuchen die Stengel mit schwarzem Papier verdunkelt.

§ 22. DIE WURZELN VON LEPIDIUM SATIVUM IN 2000  
UND 130.000 M.K.S., IN 1, 64 UND 500 M.K.

Die Samen liegen 24 Stunden horizontal, und sind nach dieser Zeit grössenteils gekeimt; sie bleiben jetzt noch weitere 24 Stunden vertikal auf Fliesspapier. Einige ausgewählten Versuchsobjekte werden jetzt in feuchte Kammern aufgestellt, worin sie abermals 24 Stunden bleiben, bevor sie zum Versuch verwendet werden (Fig. 6). Die Wurzel wird also am vierten — und bisweilen auch am fünften Tage — beobachtet. Bei weitaus den meisten Exemplaren steigt das Wachstum am dritten Tage schnell heran und erreicht in der zweiten Hälfte dieses Tages die höchste Geschwindigkeit. Bei den meisten Wurzeln geht der Zuwachs darauf langsam zurück. So eignet sich der vierte Tag wohl am besten zum Versuch, wenn die Wurzeln 25—40 m.M. lang sind. Doch giebt es auch Exemplare, welche erst später den maximalen Zuwachs erreichen. Wenn wir uns also ein Versuchsobjekt heraussuchen, so wissen wir nicht mit Genauigkeit, ob es schon über seinem Maximum hinaus ist oder nicht. Eine grosse Zahl von Messungen auszuführen um hieraus zu bestimmen am welchen Tage das Wachstum am konstantesten ist, erwies sich bei diesem Objekt nicht sehr zweckmässig, da man doch bei dem einzelnen Versuchsobjekt unter etwas anderen Bedingungen sich hierauf nicht verlassen kann. Besser ist es also jedesmal aus den Beobachtungen zu ersehen, ob der Wachstumsverlauf, sei es dass diese Linie in Dunkel recht läuft, langsam ansteigt oder langsam sinkt, nach der Belichtung eine — wenn auch schwache — Biegung zeigt. Daran ist — wenn sie sich in den verschiedenen Versuchen wiederholt — die Reaktion, obwohl das Wachstum im Laufe der Stunden langsam steigt oder sinkt, zu erkennen.

Aus den folgenden Versuchen habe ich aber gelehrt, dass dennoch die Feststellung der Lichtwachstumsreaktion sehr schwierig sein kann.

Es stellte sich nämlich bald heraus, dass die Reaktion bei diesen Wurzeln recht schwach oder sogar zweifelhaft ist.

Als einige anfänglichen schwächeren Belichtungen, z.B. in 1 M.K., kein merkliches Resultat aufgeliefert hatten, so wurde belichtet mit 2000 M.K.S. Da die Reaktion jeden-

falls nicht scharf auftrat und der Zuwachs nicht schnell ist, so wurden keine zahlreichen Beobachtungen angestellt um den Beobachtungsfehler in der Zahl der Wachstumsgeschwindigkeit pro Minut herabzusetzen.

Tabelle 44. Belichtet mit  $4 \times 2000$  M.K.S.

50	15	54	14	58	Licht!	14	2	15	6	15	10	15	
18	15	22	15	26	16	31	14	35	15	39	13	47	13
51	13	55	15	59	15	1St.3	14	1.7	14	1.11	15	1.15	15
1.19	14	1.23											

Ist die Verringerung auf  $13 \mu$  statt  $14-15 \mu$  zwischen 39 und 55 Min. eine wirkliche Reaktion oder nur Zufall? Um dies zu prüfen habe ich es bevorzugt erst grössere Lichtmengen zu verwenden.

Tabelle 45. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

39	16	44	15	49	15	54	15	59	Licht!	16	3	15	
8	16	13	15	18	15	23	14	28	15	33	14	38	15
43	14	48	15	53	15	58	15	1St.3	15	1.8	15	1.18	15
1.28	15	1.38	16	1.48	15	1.58	15	2St.8					

Tabelle 46. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

44	14	49	15	54	15	59	Licht!	15	3	15	8	14	
13	13	23	13	33	13	43	14	53	14	1St.3	14	1.13	14
1.23	15	1.33	15	1.43	15	1.53	15	2St.3					

Tabelle 47. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

45	11	50	11	55	11	Licht!	0	11	5	11	10	11	
15	11	20	9	25	11	31	12	36	11	41	10	48	10
51	11	56	11	1St.1	11	1.6	11	1.11	11	1.16	10	1.21	11
1.31	11	1.36											

Tabelle 48. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

40	18	45	19	50	17	55	18	Licht!	0	18	5	19	
10	18	15	19	20	18	25	19	30	19	35	17	40	18
45	20	50	17	1St.	18	1.10	18	1.20	17	1.30	19	1.40	

Tabelle 49. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

40	18	44	17	48	18	52	17	56	18	Licht!	0	17	4	18
8	17	12	16	20	17	28	16	36	15	44	17	48	17	
52	15	1St.	15	1.8	16	1.16	16	1.24	16	1.32	16	1.40	15	
1.48	16	1.56	15	2St.4	16	2.11								

Tabelle 50. Belichtet mit  $4 \times 130.000$  M.K.S.

43	16	47	17	51	16	55	17	59	Licht!	16	7	15		
15	15	19	16	23	14	27	14	33	15	37	15	43	15	
47	14	51	15	55	14	1St.3	15	1.11	15	1.19	14	1.23	15	
2St.30	15	2.34	15	2.38	16	2.42	16	2.46	15	2.50				

Es wird nun recht schwierig zu bestimmen, ob wir es hier mit einer Lichtwachstumsreaktion zu tun haben oder nicht. Jedenfalls ist im Vergleich mit den früheren Erfahrungen die Empfindlichkeit für diese Lichtmenge erstaunend schwach.

Sehen wir uns die Tabellen näher an um einen bestimmteren Urteil darüber zu gewinnen.

	Geschwindigkeit			
	(am Anfang)	Idem	nach	Idem am Ende
Tab. 45.	$15\frac{1}{2}$	$14\frac{1}{2}$	23—48 Min.	$15\frac{1}{4}$
Tab. 46.	$\pm 15$	13	13—43 "	15
Tab. 47.	11	—	—	11
Tab. 48.	18	—	—	18
Tab. 49.	$17\frac{1}{2}$	—	—	$15\frac{1}{3}$
Tab. 50.	$16\frac{1}{2}$	$14\frac{1}{2}$	23—51 "	$15\frac{1}{2}$

Wir sehen dass der Wachstumsverlauf, der in zwei der sechs Versuchen sinkt, nur in drei der sechs Fällen ungefähr in derselben Zeit (20 à 45 Min.) eine schwache Biegung, d.h. eine Verringerung von  $\pm 10\%$  aufweist. Auch in Tabelle 50, wo die normale Zuwachsgeschwindigkeit anscheinend langsam sinkt, würde man denn och eine vorübergehende Wachstumsverringerng annehmen können.

Die Andeutung einer Reaktion bei dieser grossen Lichtmenge ist aber so schwach, dass ich sie noch als zweifelhaft ansehen müsste.

Es wurden daher die Versuche mit Dauerbelichtung fortgesetzt.

Tabelle 51. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

42	16	47	17	52	16	57	Licht!	17	3	16	9	17	
14	17	19	16	24	17	29	17	39	15	49	15	55	15
59	15	1St.9	15	1.19	15	1.29	16	1.39	16	1.49	16	2St.42	16
2.52	16	3.2	17	3.12	17	3.22	17	3.32					

Tabelle 52. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

41	15	46	14	53	14	58	Licht!	15	3	15	8	15	
13	14	23	13	28	13	33	13	43	13	54	13	1St.4	14
1.15	13	1.25	12	1.35	13	1.45	14	1.55	14	2St.5	15	2.15	14
2.26	14	2.36	15	2.46									

Tabelle 53. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

48	13	52	13	56	13	Licht!	0	12	5	12	10	12	
15	9	20	9	25	10	30	11	37	12	45	12	51	11
56	10	1St.1	11	1.6	12	1.11	12	1.16	12	1.26	11	1.36	12
1.51	13	2.11	13	2.26	13	2.36	13	2.46	13	2.57			

Tabelle 54. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

40	13	45	12	50	12	55	12	Licht!	0	12	5	13	
10	12	15	12	20	12	25	12	30	12	35	12	40	12
50	12	55	11	1St.5	11	1.10	12	1.15	11	1.20	11	1.25	12
1.30	12	1.35	12	1.40	11	1.45	12	1.50	12	1.55	13	2St.1	13
2.6	12	2.11	13	2.17	12	2.21							

In diesen vier Versuchen ist die Wachstumsgeschwindigkeit nach  $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$  Stunde ebenso gross wie am Anfang. Eine kleine Wachstumsverringering ist aber in allen Versuchen (am wenigsten in Tab. 54) zu beobachten.

	Dunkel- wachstum	Mittlere Geschwindigkeit	zwischen	am Ende
Tab. 51	$16\frac{1}{2} \mu$	15 $\mu$	39—1 St. 29	17 $\mu$
Tab. 52	$14\frac{1}{2} \mu$	13 "	23—1 St. 45	$14\frac{1}{2} \mu$
Tab. 53	$\pm 13 \mu$	9 à 11 "	15—1 St. 6	13 "
Tab. 54	$\pm 12\frac{1}{2} \mu$	$\pm 11\frac{1}{2} \mu$	55—1 St. 45	$12\frac{1}{2} \mu$

Eine schwache Lichtwachstumsreaktion ist hier also unzweifelbar zu erkennen. Die Herabdrückung von 13 auf 9  $\mu$  (zwischen 15—25 Min.) ist eine Ausnahme und vielleicht einer Zufälligkeit zuzuschreiben. Die Wachstumsverringerung beträgt  $\pm 10\%$  während einiger Zeit. Es ist möglich, dass die schwache Reaktion damit noch nicht ganz abgelaufen ist und später also nach drei Stunden die Verringerung schwächer wiederholt wird. Das ist aber bei einer so geringen Andeutung nicht leicht festzustellen, so dass ich davon abgesehen habe. Es wurden aber Versuche angestellt in 500 M.K. um zu sehen, ob die Reaktion darin kräftiger wird.

Tabelle 55. Belichtet mit 500 M.K.

51	4	54	15	57	15	Licht!	0	14	3	14	7	15	
12	13	17	14	22	13	27	12	32	12	40	13	46	13
51	13	58	13	1St.2	14	1.7	14	1.12	15	1.17	16	1.22	16
1.27	17	1.32	17	1.37	16	1.42	17	1.47	17	1.52	17	1.57	16
2St.2	17	2.7	16	2.12									

Tabelle 56. Belichtet mit 500 M.K.

48	19	51	19	54	18	57	19	Licht!	0	18	4	18	
9	16	14	15	19	16	24	17	29	15	34	17	40	17
48	17	53	18	59	17	1St.4	17	1.9	19	1.14	19	1.23	19
1.28	19	1.39	19	1.49	19	1.59							

Tabelle 57. Belichtet mit 500 M.K.

34	15	38	15	42	14	46	14	50	15	54	15	56	14
Licht!	0	14	4	15	13	15	17	15	21	15	25	14	
29	14	33	15	37	15	41	15	45	13	49	14	53	16
57	15	2St.16	16	2.20	16	2.24	15	2.28	15	2.32			

Tabelle 58. Belichtet mit 500 M.K.

36	13	48	12	54	14	Licht!	0	13	6	14	12	12	
18	14	24	13	30	13	36	13	42	13	48	13	54	13
1St.	14	1.6	13	1.12	13	1.18	13	1.24	14	1.36	14	1.42	

	Dunkel- wachstum	Mittlere Geschwindigkeit	zwischen	am Ende
Tab. 55	14 $\frac{1}{2}$	12 $\frac{1}{2}$	22—1 St. 2	16 $\frac{1}{2}$
Tab. 56	18 $\frac{1}{2}$	16	9—34 Min.	19
Tab. 57	14 $\frac{1}{2}$	—	—	15 $\frac{1}{2}$
Tab. 58	13	—	—	13 $\frac{1}{2}$

Die vier Beispiele, welche ich hier anführe, geben wieder ein zweifelhaftes Resultat. Ist in Tab. 55 und 56 eine deutliche Verringerung von 15 à 20 % zu beobachten, wie wir dies erwarten konnten, die Tab. 57 und 58 geben neuen Zweifel ob wir hier mit einer wirklichen Lichtwachstumsreaktion zu tun haben.

Die Versuche mit *Lepidium*-Wurzeln haben mir viel Mühe und Zeit gekostet, denn es ist recht schwierig sich selbst zu überzeugen, ob die Lichtreaktion besteht oder nicht. Viele anfängliche Versuche habe ich hier wegen ihres zweifelhaften Resultates nicht angeführt und schliesslich ist hier eine Serie gegeben, welche so sorgfältig möglich ausgeführt war.

Dass die Reaktion in 500 M.K., obwohl bisweilen stärker als in 64 M.K., doch zweifelhafter ist wie in der geringeren Intensität, kann vielleicht der Ueberbelichtung zuzuschreiben sein, welche wir schon mehrmals beobachtet haben, und wobei die Wachstumsreaktion komprimirt wird, d.h. wobei die primäre Reaktion durch die Gegenreaktion stärker aufgehoben wird als in der etwas geringeren Lichtmenge (s. L.u.W. I S. 675, II S. 498).

Fasse ich nun das Resultat für die *Lepidium*-Wurzeln zusammen, so kann ich das Folgende sagen:

*Die Wurzeln von Lepidium sativum haben im Vergleich mit Phycomyces und Helianthus-Hypokotylen eine erstaunlich geringe Empfindlichkeit für das Licht.* Belichtungen mit 130.000 M.K.S., welche da zu heftigen Reaktionen Anlass geben, führen hier zu einer kaum messbaren Reaktion. Nur bei Dauerbelichtung in 64 M.K. kann meistens eine schwache Wachstumsverringernng bis zu  $\pm 10\%$  während  $\pm 60$  Minuten beobachtet werden. Will man den Mass dieser Reaktion mit derjenigen von *Helianthus* vergleichen (s. L.u.W. S. 479), so sehen wir, dass eine Belichtung mit 4 M.K.S. bei *Helianthus*-Hypokotylen, was der Zeit und Tiefe der Verringerung anbetriift, ungefähr dieselbe Reaktion hervorruft

wie eine Durchbelichtung mit 64 M.K. und eine kräftigere Reaktion als 130.000 M.K.S. bei den *Lepidium*-Wurzeln. Weil ausserdem das Licht bei den dünneren Wurzeln viel besser eindringt als bei den *Helianthus*-Keimlingen, so kann man schliessen: *das Wachstum der Wurzeln von Lepidium sativum ist mindestens 30.000 Mal weniger empfindlich für Licht als bei den Hypokotylen von Helianthus globosus.*

#### *Stengel-Belichtung.*

Da wir aus den phototropischen Krümmungen der *Lepidium*-Stengel die Lichtempfindlichkeit ihres Wachstums kennen, so habe ich noch einige Versuche angestellt, ob nicht vielleicht die Belichtung des Stengels eine Reaktion des Wachstums in der Wurzel hervorruft. Da hier die wachsende Zone der Wurzel genügend weit vom Stengel entfernt ist, so war es hier möglich die Wachstumszone, während der Stengelbelichtung, vollkommen dunkel zu halten.

Die feuchte Kammer mit der Wurzel wurde dazu in schwarzes Papier gewickelt, am oberen Rande beim Stengeldurchtritt gut verschlossen. Weiter wurden an der Stelle der Wurzelspitze kleine Fenster ausgeschnitten, welchen nach dem Beobachtungslicht und nach dem Fernrohr hin kleine Papierröhren aufgesetzt wurden, damit kein Versuchslight auf die Spitze fallen konnte.

Der Stengel wurde jetzt längere Zeit mit 64 und später mit 500 M.K. bestrahlt. Eine Reaktion des Wachstums der Wurzel habe ich nicht beobachten können, weshalb ich keine Versuchstabellen darüber hier aufnehme.

---

#### § 23. DIE WURZELN VON AVENA SATIVA IN 2 MILL. M.K.S., IN 1, 64 UND 500 M.K.

Wie schon bemerkt wurde, habe ich weiter die Wurzeln von *Avena sativa* gewählt, um auch eine monokotyle Pflanze in die Untersuchung zu beziehen, und zweitens wegen der bekannten Empfindlichkeit der Koleoptilen für Licht. Die Wurzeln liessen sich recht gut ziehen in den kleinen feuchten Kammiern, wo nicht nur die primäre, sondern auch die zweite, dritte und vierte Wurzel sich gut entwickeln (s. Fig. 8). Gewöhnlich wurde nur die primäre Wurzel für den Versuch verwendet, weil sie am besten vertikal wächst und in der

Fig. 6.

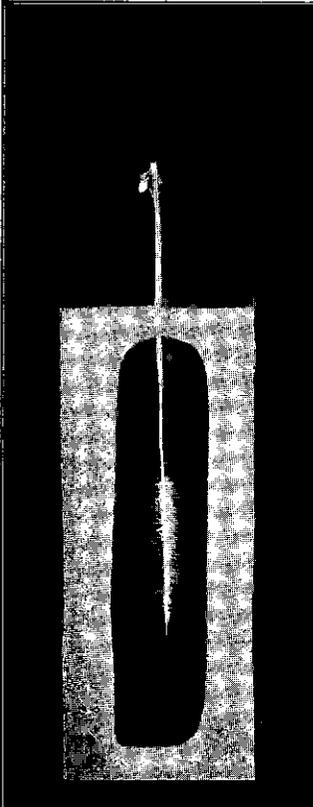


Fig. 7.

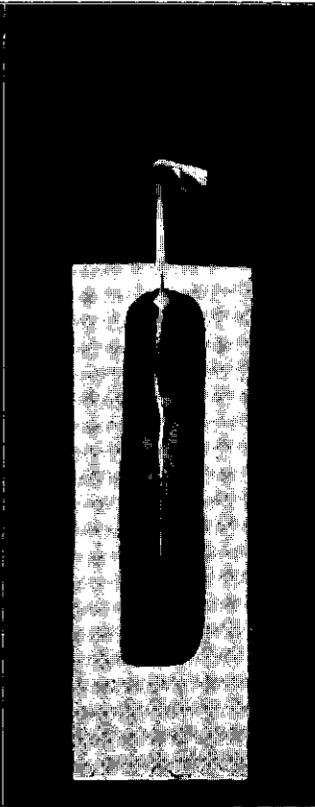


Fig. 8.

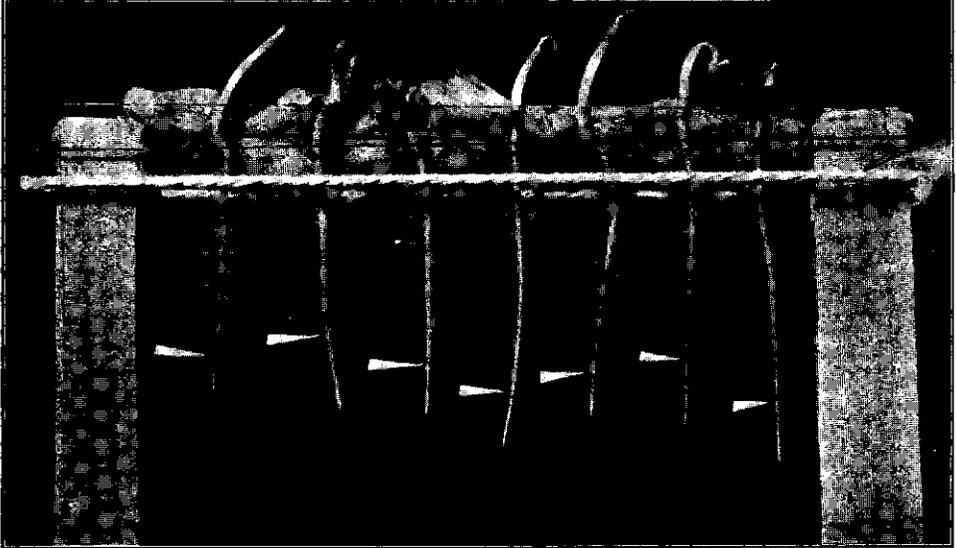
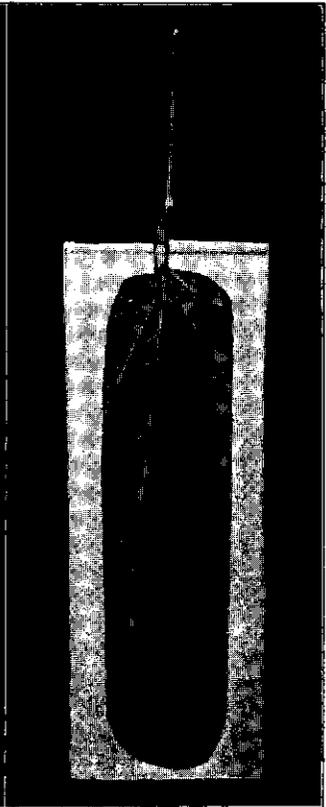


Fig. 9.

Fig. 6. Wachstum der *Lepidium*-Wurzeln in einer feuchten Kammer aus Objektgläsern und Fliesspapier.

Fig. 7. Wachstum der *Raphanus*-Wurzel in der feuchten Kammer.

Fig. 8. Wachstum der *Avena*-Wurzel in der feuchten Kammer.

Fig. 9. *Raphanus*-Wurzeln während acht Stunden einseitig mit 8 M.K. belichtet. (Zwischen Gläsern bei reichlichem Luftzutritt). Die weissen Marken zeigen den Zuwachs während der Belichtung. Kräftiges Wachstum ohne Krümmungen.

Mitte bleibt. Am vierten oder am fünften Tag, nachdem die Samen zu weichen gesetzt waren, konnten die Wurzeln verwendet werden. Dabei wurde der Stengel wieder verdunkelt gehalten.

Als Belichtungen mit geringeren Lichtmengen keine Reaktion hervorrufen konnten, wurde schliesslich noch mit 1 Million M.K.S. (180 Sek.  $\times$  6000 M.K.) belichtet. Hieraus ergab sich:

Tabelle 59. Belichtet mit  $4 \times 1$  Mill. M.K.S.

24	13	28	12	32	13	36	13	40	13	44	12	48	12	
52	11	56	11	Licht!	10	11	4	12	8	13	11	13	15	13
19	13	23	13	27	13	31	13	35	11	39	12	47	12	
51	12	55	11	59	12	1.St.4	12	1.8	12	1.16	13	1.24		

Sogar mit dieser erheblichen Lichtmenge kein Spur eines Reaktionsanfangs innerhalb 90 Minuten.

Es wurden jetzt Dauerbelichtungen angewendet, anfangs mit 1 M.K., welche Intensität aber keine Reaktion hervorruft, z.B.:

Tabelle 60. Belichtet mit  $4 \times 1$  M.K.

44	26	48	27	52	27	56	Licht!	27	5	25	10	27	
17	26	21	26	26	25	31	27	36	26	41	25	46	25
51	26	57	26	1.St.2	26	1.7	24	1.12	25	1.17	26	1.24	24
1.29	25	1.44	27	1.49	26	1.55	26	2.St.	27	2.6	26	2.10	

Belichtungen mit 64 M.K. lieferten kein anderes Resultat auf. Ich gebe aus den Versuchen nur zwei Beispiele:

Tabelle 61. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

44	12	48	11	52	12	56	12	Licht!	10	13	4	12	8	11
13	11	17	12	21	10	25	10	30	12	34	11	38	11	
42	11	46	12	50	11	54	11	59	11	1.St.4	12	1.9	11	
1.13	10	1.18	11	1.24	11	1.32	12	1.40						

Tabelle 62. Belichtet mit  $4 \times$  M.K.

35	13	40	13	44	13	48	13	52	14	56	13	Licht!	10	13
5	13	10	14	15	14	20	13	25	13	30	13	35	13	
42	13	48	12	53	12	1.St.0	13	1.5	13	1.10	13	1.15	13	
1.20	12	1.26	12	1.32	11	1.38	12	1.44	12	1.49				

Obwohl das Wachstum im letzten Versuch eine langsame Verringerung aufweist, so ist dies nicht einer Reaktion aber nur inneren Ursachen zuzuschreiben, denn in anderen Fällen fand ich eine geringe Ansteigung oder ein vollkommen konstantes Wachstum. Noch stärkere Intensitäten, d.h. 500 M.K., haben ebensowenig eine Reaktion hervorrufen können; z.B.:

Tabelle 63. Belichtet mit  $4 \times 500$  M.K.

47	12	51	13	55	12	59	Lichtl	13	3	13	7	13	
11	13	18	13	22	14	27	14	31	13	36	14	41	13
46	12	51	14	56	13	1St.1	13	1.6	13	1.11	13	1.17	13
1.22	13	1.27	14	1.33									

Belichtungen mit 4000 M.K. habe ich nicht versucht, weil es bei einer eventuellen winzigen Reaktion in dieser Intensität nicht zu entscheiden wäre, ob dies nicht der geringen Temperaturschwankung zugeschrieben werden müsste, welche bei dieser Intensität nicht völlig auszuschliessen war.

*Wenn also die Wurzeln von Avena sativa plötzlich mit einer Intensität von  $4 \times 500$  M.K. bestrahlt werden, so wachsen sie ruhig weiter wie wenn sie im Dunkel geblieben waren.* Wir haben hier mit einer hochgradigen oder sogar vollkommenen Unempfindlichkeit für Licht zu tun.

Vorsichtigkeitshalber wollen wir nicht die Möglichkeit für ausgeschlossen halten, dass durch eine sehr intensive Belichtung von 24 Stunden oder länger schliesslich die Länge der Wurzeln (z.B. durch Verkürzung der Wachstumsperiode, s. § 36) einigermaßen beeinflusst würde. Die typische Lichtwachstumsreaktion fehlt hier aber völlig. Diese Unempfindlichkeit kann uns hier um so mehr wundern, wo das Koleoptil gerade so lichtempfindlich ist.

Daher wurden auch hier wie bei *Lepidium* einige Versuche angestellt, wobei das Koleoptil belichtet war und das Wachstum der verdunkelten Wurzel gemessen wurde. Das hat aber nur als Resultat ergeben, dass von irgend einem Einfluss dieser Belichtung an der Wurzel nichts zu bemerken war.

§ 24. DIE WURZELN VON RAPHANUS SATIVUS IN  
8 UND 500 M.K.

Da nun aber nach VOUK und LINSBAUER die Wurzeln von *Raphanus sativus* in 8 M.K. zum Teil positive und in 500 M.K. negative Krümmungen ausführen sollten, so wurde mit Absicht auch *Raphanus sativus* als Versuchspflanze herangezogen. Denn nach ihren Angaben konnte ich hier wahrscheinlich eine Lichtwachstumsreaktion beobachten.

Die Kultur und Versuchsaufstellung waren wieder vollkommen dieselben und lieferten keinerlei Schwierigkeiten auf. (Fig. 8 und 9.) Ich lasse hier ohne weiteres einige Versuche folgen:

Tabelle 64. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

39	15	43	15	47	14	51	16	55	13	Licht!	0	16	
5	13	10	15	15	16	20	15	25	15	30	15	35	15
40	15	45	15	50	16	55	16	1St.0	15	1.5	16	1.10	16
1.15	16	1.20	16	1.25	16	2St.40	15	2.45	15	2.50	16	2.55	15
3St.	16	3.7	15	3.14	16	3.19	15	3.24	13	3.29	16	3.34	15
3.39	15	3.44	15	3.49	16	3.54	15	4St.0					

Tabelle 65. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

47	17	51	18	55	16	Licht!	0	16	4	17	8	16	
12	17	16	18	20	17	24	17	28	18	32	17	36	18
40	17	44	18	48	18	52	18	56	18	1St.	18	1.5	17
1.10	17	1.17	17	1.22	18	1.27	17	1.32	17	1.37	17	1.42	18
1.47	17	1.52	17	1.57	17	2St.3	17	2.8	17	2.13	17	2.18	17
2.23	17	2.28	17	2.33	16	2.38	18	2.43	17	2.48	17	2.53	18
3St.3	17	3.13	18	3.23	17	3.33							

Tabelle 66. Belichtet mit  $4 \times 8$  M.K.

44	18	48	16	52	17	56	17	Licht!	0	17	5	17	
10	17	16	17	22	17	28	17	37	16	42	17	48	16
54	17	1St.0	17	1.7	17	1.15	18	1.21	17	1.27	17	1.34	17
1.40	18	1.48	17	1.55	17	2St.4	16	2.9	18	2.16	17	2.24	17
2.34	17	2.42	17	2.49	16	2.59	18	3St.6					

Nicht die geringste Andeutung einer Wachstumsreaktion lässt sich hier aufweisen. Der Zuwachs ist bei den *Raphanus*-Wurzeln äusserst regelmässig und lässt dadurch um so deutlicher das vollkommene Fehlen einer Lichtreaktion erkennen.

Tabelle 67. Belichtet mit  $4 \times 500$  M.K.

40	17	44	16	48	18	52	17	56	17	Licht!0	17	6	17
11	18	16	17	21	17	26	17	31	17	36	18	41	18
46	17	51	17	56	18	1St.1	18	1.6	17	1.11	18	1.16	16
1.21	18	1.31	18	1.36	18	1.42	17	1.47	18	1.52	17	1.57	18
3St.6	18	3.11	18	3.16	17	3.21	17	3.27	17	3.32			

Tabelle 68. Belichtet mit  $4 \times 500$  M.K.

44	15	48	14	52	14	56	14	Licht!0	14	4	15	8	14
18	15	18	15	24	14	29	15	34	15	39	16	45	16
50	16	55	15	1St.0	15	1.5	16	1.12	15	1.17	16	1.29	15
1.34	16	1.40	16	1.48	15	1.55	15	2St.0	17	2.6	17	2.11	16
2.18	16	2.21	15	2.26	16	3St.28	16	3.38	15	3.45	16	3.53	15
4St.0.													

Tabelle 69. Belichtet mit  $4 \times 500$  M.K.

80	16	84	17	88	18	48	18	47	18	52	17	56	17
Licht!	0	17	8	18	7	17	10	17	18	18	17	17	
21	17	25	17	29	16	34	16	43	16	48	16	53	16
1St.1	16	1.6	16	1.11	16	1.16	16	1.22	17	1.28	17	1.33	16
1.38	16	1.46	16	1.56.									

Auch in dieser Intensität von 500 M.K. bleibt jede Reaktion aus. Steigt das Wachstum in Tab. 68 ein wenig an, in Tab. 69 sinkt der Zuwachs etwas. Auch wo die Belichtung  $3\frac{1}{2}$  und 4 Stunden fortgesetzt wird, findet man kein Spur einer Reaktion.

*Das Wachstum der Wurzeln von Raphanus sativus ist so unempfindlich für Licht, dass die Wurzel sogar bei einer Bestrahlung mit  $4 \times 500$  M.K. während 4 Stunden keine Lichtwachstumsreaktion aufweist und weiter wächst wie wenn sie im Dunkel geblieben war.*

§ 25. DIE WURZELN VON LEPIDIUM, AVENA UND  
RAPHANUS BEI EINSEITIGER DAUERBELICHTUNG.

Als ich nun gefunden hatte, dass die *Lepidium*-Wurzeln eine ausserordentlich geringe und diejenigen von *Avena* und *Raphanus* gar keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen trotzdem sie üppig gedeihen, so war ich begierig zu erfahren, wie diese Wurzeln sich verhalten würden, wenn sie, unter denselben Umständen gezogen, jetzt einseitig belichtet wurden. Besonders das nicht-Reagieren der *Raphanus*-Wurzeln, welchen VOUK und LINSBAUER je nach der Intensität einen negativen oder positiven Phototropismus zugeschrieben haben, und welche darum etwas Anderes erwarten liessen, wunderte mich.

Die Wurzeln wurden nun in sehr verschiedener Weise belichtet. Auch die Kultur wurde noch etwas variiert, indem nicht nur einzelne Wurzeln in feuchten Kammern gezogen wurden. Meistens wurden mehrere Wurzeln zusammen zwischen Glas kultiviert (Fig. 9). Nachdem sie auf Löschpapier gekeimt waren, wurden die Wurzeln mit feuchten Watten zwischen zwei Gläser befestigt, wobei die Glaswände, durch zwei- oder vierfaches dickes Fliesspapier von einander gehalten, eine feuchte Kammer bildeten, welche von oben frische Luft empfängt und unten in Wasser taucht oder durch feuchtes Papier oder Watten ganz oder zum Teil verschlossen ist. Es wurde also genügend für frische Luft gesorgt, und die Wurzeln gediehen vorzüglich (s. unten bei *Raphanus*). Das Resultat war inzwischen bei den von feuchtem Fliesspapier ringsum verschlossenen und bei den für Luft zugänglichen feuchten Kammern vollkommen dasselbe. Auch wurden die Wurzeln zum Teil in aufrecht stehenden geräumigen Petrischalen gezogen, wobei sie dann auf Löschpapier wachsend belichtet wurden. Da auch diese Methode ein ähnliches Resultat aufliederte, wie bei den auf Glas wachsenden Wurzeln, so wird die Kulturmethode in den einzelnen Versuchen nicht weiter erwähnt.

*Versuche mit Lepidium sativum.*

I. Es wurden 26 Wurzeln mit 8 M.K. einseitig belichtet und während 12 Stunden beobachtet. Krümmungen

wurden nicht bemerkt. Nach Ablauf der 12 Stunden waren alle Wurzeln gerade; wohl standen wenige etwas positiv und wenige etwas negativ aus der Senkrechte, ohne aber irgend eine Krümmung zu zeigen.

II. 16 Wurzeln in 16 M.K. einseitig belichtet, wurden während  $4\frac{1}{2}$  Stunde beobachtet.

Nach 2 Stunden 12 recht, 3 positiv, 1 negativ gekrümmt.

Nach 4 Stunden 15 recht, 1 positiv.

III. 4 Wurzeln in 64 M.K., zeigten nach 1,  $1\frac{1}{2}$ ,  $2\frac{1}{2}$ ,  $3\frac{1}{2}$ , 5 und 7 Stunden keine einzige Krümmung.

IV. 22 Wurzeln in 64 M.K., zeigten nach  $1\frac{1}{4}$ ,  $3\frac{1}{4}$ ,  $4\frac{3}{4}$ ,  $6\frac{1}{2}$  und  $7\frac{3}{4}$  St. keine einzige Krümmung.

V. 27 Wurzeln 500 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 27 recht; nach  $1\frac{1}{2}$  St. 27 recht.

„  $3\frac{1}{2}$  St. 25 recht, 1 —, 1 +.

„ 5 St. 27 recht.

„  $6\frac{1}{2}$  St. 22 recht, 2 —, 3 +.

„  $8\frac{1}{2}$  St. 17 recht, 4 —, 6 +.

„  $10\frac{1}{2}$  St. 16 recht, 5 —, 6 +.

Die — und + Wurzeln zeigen aber keine echte Krümmungen; sie sind nur allmählich in negative oder positive Richtung von der Senkrechte entfernt.

VI. 24 Wurzeln mit 500 M.K. einseitig belichtet. Im Laufe von 8 Stunden ergab sich folgendes Resultat:

Nach 1 St. 22 recht, 1 —, 1 +.

„ 2 St. 22 recht, 1 —, 1 +.

„  $4\frac{1}{4}$  St. 20 recht, 1 — (schwach), 3 + (schwach).

„  $6\frac{1}{4}$  St. 25 recht, 1 + (schwach).

„  $8\frac{1}{4}$  St. 25 recht, 1 — (schwach).

VII. 9 Wurzeln in 1200 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 8 recht, 1 +.

„ 2 St. 7 recht, 1 +, 1 — (schwach).

„ 4 St. 8 recht, 1 + (schwach).

VIII. 12 Wurzeln in 4000 M.K.

Nach 1 St. 10 recht, 2 — (schwach).

„ 2 St. 10 recht, 2 — (schwach).

In den folgenden 6 Stunden keine weiteren Krümmungen.

Es sei schliesslich noch erwähnt, dass diese Versuche teils in Haarlem, teils ein Jahr später mit frischen Samen in Wageningen ausgeführt wurden. *Die Wurzeln von Lepidium zeigen also unter diesen Kulturbedingungen kein merklichen Phototropismus. Dass sie unter den nämlichen Bedingungen bei gleichseitigem Licht keine oder nur eine sehr schwache Lichtwachstumsreaktion aufweisen, steht hiermit in völligem Einklang.*

*Versuche mit Avena sativa.*

Diese Wurzeln wurden in derselben Weise kultiviert wie jene von *Lepidium*. Da die 1e, 2e und 3e Wurzel, welche vielfach bei den einseitigen Belichtungen allen in Betracht gezogen wurden, besonders in einer etwas geräumigen feuchten Kammer in verschiedenen Winkeln von der Vertikale abwärts wachsen, habe ich jedesmal am Anfang der Belichtung von den für den Versuch geeigneten Wurzeln durch eine Skizze die Richtung aufgezeichnet, und weiter beobachtet, in wie weit ein Krümmungsbestreben in positive oder negative Richtung stattfand.

I. 7 Ex. in 8 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 7 recht.

„ 2 St. 6 recht, 1 +.

„ 3 St. 6 recht, 1 +.

„ 4 St. 4 recht, 2 +, 1 —.

II. 7 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 7 recht

„ 1½ St. 7 „

„ 2½ St. 7 „

„ 3½ St. 7 „

„ 5 St. 5 recht, 1 +, 1 — (schwach).

„ 7 St. 6 „ 1 +.

III. 25 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1, 2, 3, 4, 6 und 8 Stunden keine Krümmungen beobachtet.

IV. 45 Ex. in 64 M.K. einseitig belichtet. Von diesen 45 ex. waren am Anfang 7 etwas —, 4 etwas + gekrümmt. Es konnte nach 1, 2<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 4<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 5<sup>3</sup>/<sub>4</sub>, 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub> und 8<sup>3</sup>/<sub>4</sub> St. keine Einwirkung der einseitigen Belichtung beobachtet werden. Nach fast 9 Stunden waren 39 recht, 4 ein wenig in neg., 2 ein wenig in pos. Richtung abgelenkt.

V. 46 Wurzeln in 500 M.K. einseitig belichtet. Sie wurden während 6 Stunden beobachtet.

Nach 3 St. 43 recht, 3 —.

„ 6 St. 41 „ 4 —, 1 +.

VI. 12 Wurzeln in 4000 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 12 recht.

Nach 2 St. 10 recht, 1 schwach —, 1 +.

Der Versuch wurde einige Stunden fortgesetzt, ohne dass weitere Krümmungen auftraten.

Also schliessen wir:

*Die Wurzeln von Avena sativa, bei welchen das Wachstum in gleichseitigem Licht keine Reaktion aufweist, zeigen, während vielen Stunden einseitigem Licht ausgesetzt, auch kein Phototropismus.*

#### *Versuche mit Raphanus sativus.*

Die Wurzeln konnten wieder in der oben beschriebenen Weise gezogen werden. Das gelingt besonders mit *Raphanus*-Wurzeln sehr gut. Die Abbildung einer derartigen Kultur findet man in Fig. 9. Die weissen Papier-spitzen, welche dem Glas aufgeklebt wurden, zeigen die Stelle, wo die Wurzelspitze 8 Stunden vor der Aufnahme am Anfang der Belichtung sich befand. Man sieht also, dass die Wurzeln recht gut wachsen. In anderen Fällen wuchsen die Wurzeln in Petrischalen auf Löschpapier.

Auch hier wurden die Versuche teils in Haarlem, teils ein Jahr später mit neuer Saat in Wageningen angestellt.

## I. 8 Wurzeln in 8 M.K. einseitig belichtet.

Während 9 Stunden fortgesetzt, konnte nach 6 St. nur *eine negative Krümmung* beobachtet werden. Sonst blieben alle Wurzeln gerade. Auch war diese einzige Krümmung wieder bald ausgeglichen.

## II. 4 Wurzeln in 8 M.K. einseitig belichtet.

Während vielen Stunden keine Krümmungen.

## III. 7 Wurzeln in 8 M.K.

Nach 1,  $1\frac{1}{2}$ ,  $2\frac{1}{2}$ ,  $3\frac{1}{2}$  St. allen gerade.

„ 5 St. 5 recht, 1 schwach +, 1 schwach -.

„ 7 St. 5 recht, 1 schwach +, 1 -.

## IV. 22 Wurzeln in 8 M.K.

Nach 1, 2, 3, 4, 6, 8 und 9 St. keine Krümmungen.

## V. 12 Wurzeln in 8 M.K.

Während 7 Stunden beobachtet, blieben allen gerade.

## VI. 12 Wurzeln in 64 M.K.

Nach 1,  $2\frac{1}{4}$ ,  $4\frac{1}{4}$ ,  $5\frac{3}{4}$ ,  $7\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{3}{4}$  St. allen gerade.

## VII. 12 Wurzeln in 500 M.K.

Während 6 St. keine Krümmungen.

## VIII. 10 Wurzeln in 500 M.K.

Nach 1, 2, 3, 4, 6 Stunden allen gerade.

## IX. 13 Wurzeln in 500 M.K.

Keine Krümmungen; nach 6 St. 11 recht, 1 schwach +, 1 schwach -.

Der Zuwachs in diesen 6 Stunden war:

$4\frac{1}{2}$ ,  $7\frac{1}{2}$ ,  $6\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ ,  $3\frac{1}{2}$ , 7,  $8\frac{1}{2}$ ,  $6\frac{1}{2}$ , 6, 7, 5, 8 und 6 m.M.

X. Da VOUK und LINSBAUER sehr junge Wurzeln ( $\pm 1\frac{1}{2}$ —2 c.M.) für ihre Versuche verwendeten, habe ich schliesslich noch 23 Wurzeln von  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  c.M. Länge mit 500 M.K. einseitig belichtet.

Während 7 Stunden beobachtet, fand ich:

Nach 4 St. 20 recht, 2 +, 1 -.

„ 6 St. 21 recht, 1 +, 1 -.

„ 7 St. 21 recht, 1 +, 1 -.

Also zeigen die Wurzeln von *Raphanus sativus* in feuchter Luft, trotz kräftiges Wachstums kein Phototropismus. Sie wachsen weiter, wie wenn sie im Dunkel standen. Da es mir auf keine Weise gelang die *Raphanus*-Wurzeln zu phototropischen Krümmungen zu veranlassen, so haben auch diese negativen Ergebnisse auf Neuem die Richtigkeit bewiesen, dass der Phototropismus nur eine sekundäre Erscheinung, nur die Folge einer ungleichseitigen Lichtwachstumsreaktion ist. Beim Wachstum der *Raphanus*-Wurzeln fehlt die Lichtwachstumsreaktion völlig, es ist also unmöglich, dass zu Folge einer ungleichseitigen Belichtung ein ungleicher Zuwachs, also eine Krümmung, auftritt.

Die Befunde VOUKS und LINSBAUERS kann ich also in keiner Weise bestätigen. Sie fanden bei Kultur im feuchten Raume z.B. bei 8,8 M.K. 75 % pos. gekrümmt und 25 % recht (nur 12 Individuen), in 500—800 M.K. 80 % neg. gekrümmt und 20 % recht (20 Wurzeln). Wie der erhebliche Unterschied unsrer Ergebnissen zu erklären ist, kann ich nicht sagen. Ich möchte nur bemerken, dass die stärkste Lampe, welche sie verwendeten 32 M.K. war, dass also für die Intensität 500—800 M.K. die Lampe nur 20—25 c.M. von den Wurzeln entfernt war. Bei 5000 M.K. welche Intensität sie auch geprüft haben, und worin 100 % negativ krümmte, war die Entfernung von der Lampe also nur 8 c.M. ! Das sind, auch wenn man Spiegelglas einschaltet, keine Umstände wobei man thermostatisch mit hohen Intensitäten arbeiten kann. Es scheint mir das Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse bei diesen Ergebnissen eine Rolle gespielt haben können, aber ich darf das nicht entscheiden.

Und ich will — ohne weiteren Kritik auf jene Arbeit — nur konstatieren, dass in allen meinen Versuchen bei einer äusserst konstanten Temperatur das Wachstum der *Raphanus*-Wurzeln zu keiner Reaktion durch Licht von 8 und 500 M.K. veranlasst wird, und zweitens dass die Wurzeln in einseitiger Bestrahlung mit 8, 16, 64, 500 und 4000 M.K. keine phototropischen Krümmungen zeigen.

Wird man doch vielleicht einmal phototropische Krümmungen an *Raphanus*-Wurzeln entdecken, so wird man bei genauer Messung unter den nämlichen Verhältnissen und an derselben Varietät auch die Lichtwachstumsreaktion auffinden.

Ich habe in meinen Versuchen das Fehlen der Wachstumsreaktion so wie der Krümmungen feststellen müssen. Und das stimmt.

So haben wir bei diesen Wurzeln von *Lepidium*, *Avena* und *Raphanus* im Vergleich mit *Phycomyces* und *Helianthus*-Hypokotylen wieder ganz andere Typen kennen gelernt. Eine ausserordentlich geringe Empfindlichkeit bei *Lepidium*, eine anscheinend vollkommene Unempfindlichkeit für Licht bei *Avena* und *Raphanus* und schliesslich das Fehlen phototropischer Krümmungen trotz kräftiges Wachstums. Es sei noch erwähnt, dass mehrmals nach stundenlangem Ausbleiben der phototropischen Krümmungen durch Horizontalstellung bewiesen wurde, dass die Kultur-Bedingung in keiner Weise der (geotropischen) Krümmungsbewegung hinderlich war.

---

#### VERSUCHE MIT DEN WURZELN VON SINAPIS ALBA.

Die vorhergehenden Untersuchungen, wie viel Zeit sie auch gekostet hatten, konnten mich nicht zufrieden stellen. Es zeigte sich gewiss, dass vielen Wurzeln der Phototropismus völlig abgeht, dass der übliche Ausdruck „Die Stengel kehren sich dem Licht zu, die Wurzeln wenden sich vom Licht ab“, für Wurzeln sich nicht verallgemeinern lässt, ja sogar Ausnahme zu sein scheint. Da man an den Gegensatz zwischen Stengeln und Wurzeln gewöhnt ist, gebraucht man diesen Antagonismus gern als Beispiel, besonders weil die Zweckmässigkeit ihm plausibel macht und weil wir bei den Keimlingen immer wieder die Wurzeln sich der dunklen Erde zuwenden sehen, wobei nicht immer genügend daran gedacht wird, dass der Geotropismus hierbei die grosse Rolle spielt, und dass, wie wir gesehen haben, das Licht z.B. bei *Raphanus*, *Avena*, und *Lepidium* ganz ohne Wirkung bleiben kann.

Obwohl gerade in den drei untersuchten Objekten die Wurzeln kein Phototropismus zeigten, so gab es doch Wurzeln derer negativen Phototropismus ich durch die häufigen Literaturangaben doch nicht anzweifeln konnte. Und nach den gemachten Erfahrungen, dürfte ich diese Wurzel-Versuche nicht abschliessen, bevor ich auch einen solchen Typus auf Licht und Wachstum geprüft hatte. Aus den Wurzeln, derer Phototropismus behauptet ist, wird diejenige von *Sinapis alba* am meisten als Beispiel gewählt.

Mit Absicht habe ich angefangen die Keimlinge von *Sinapis alba* in gleicher Weise zu kultivieren wie diejenigen von *Lepidium*, *Avena* und *Raphanus*, um festzustellen ob diese Wurzeln unter den nämlichen Bedingungen ihre Krümmungen wohl ausführen in einseitigem Licht. Als sich nun herausstellte, dass dies wirklich der Fall war (s. näher § 28), so habe ich die *Sinapis alba* als Versuchspflanze gewählt. Ausserdem war mir das, nach den vielen negativen Ergebnissen mit den drei ersten Versuchspflanzen, nochmals eine Beruhigung, dass meine Kulturbedingungen in guter Ordnung waren.

---

#### § 26. DIE WURZELN VON SINAPIS ALBA. IHRE WACHSTUMSGESCHWINDIGKEIT UND DIE GENAUE BESTIMMUNG DER WACHSTUMSVERTEILUNG.

Diese Wurzeln liessen sich wieder recht gut ziehen in der früher beschriebenen Weise. Sie haben den grossen Vorteil, dass sie sehr schnell keimen, sodass die Samen am ersten Tag auf feuchten Löschpapier weichen, die gekeimten nach 15 Stunden vertikal gestellt und in Reihen gelegt werden mit der Wurzelspitze nach unten, und — bei 22° C. kultiviert — schon am dritten Tag für die Wachstumsversuche verwendet werden können. Da ich über das Wachstum dieser Wurzeln noch etwas genauer orientirt sein wollte als bei den früheren Versuchen, so kann ich hier einige genaueren Bestimmungen über den Wachstumsverlauf und die Wachstumsverteilung vorangehen lassen.

Alle Versuche sind bei 22° C. angestellt. Die in diesem Paragraphen erwähnten groberen Messungen geschahen alle

an Keimlingen, welche in grossen Petrischalen auf feuchtem Löschpapier wuchsen.

Es wurden für diese und alle folgenden Versuche nicht die langsam gekeimten Wurzeln verwendet. Die gefundenen Zahlen geben also nicht das Bild der mittleren Verhältnissen bei *Sinapis*, sondern der schnell keimenden Samen, so wie ich sie für alle weiteren Versuche verwendete.

Die Keimung geht sehr rasch vor sich. Bei einem Versuch mit 66 Samen, waren z.B. nach 15 Stunden schon 51 Wurzeln durch die Samenhülse gebrochen.

Nach 24 Stunden, also 9 Stunden später, wurden die 20 längsten Wurzeln gemessen und weiter um 10 Uhr A.M. und 7 U. P.M. die Länge bestimmt. Die gefundenen Zahlen giebt die folgende Tabelle, wobei in der ersten Zeile die Wurzeln nach ihrer Länge ansteigend geordnet sind.

Tab. 70. Zuwachs der 20 schnellst gekeimten Wurzeln von *Sinapis alba* im Dunkel.

No.	Länge nach 24 St. in m.M.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 39 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 48 St.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 63 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 72 St.	Zuwachs in 15 St.	Länge nach 87 St.	Zuwachs in 9 St.	Länge nach 96 St.
1	3 <sup>3</sup> / <sub>4</sub>	11 <sup>8</sup> / <sub>4</sub>	15 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	25	19	44	11	55	22*	77	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	83 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
2	4	19	23	13	36	27*	63	13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	76 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	20 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	97		83 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
3	4	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	31	29*	60	15	75	26	101	2	103
4	4	15 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	30	21	51	15*	66	14	80	6	86
5	4	16 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	20 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	12	32 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	22	54 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	11 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	66	23*	91	6	97
6	4	17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	21 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	15	36 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	27 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	64	17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	81 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	29 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	111	9	120
7	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	14	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	9 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	28	20*	48	12*	60	20*	80	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	84 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
8	4 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	17	21 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	13	34 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	25 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	60	16	76	31*	107	7	114
9	4 <sup>8</sup> / <sub>4</sub>	19 <sup>1</sup> / <sub>4</sub>	24	11	35	26	61	13	74	28*	102		
10	5	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	13	37 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	62	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	74 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	18	102		
11	5	21	26	13 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	40 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	65	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	77 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	26*	103 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	6	109
12	5	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	37	26*	63	14	77	26*	103		
13	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	23	13	36	24*	60	11	71	19	90		
14	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	17	22 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	33	25*	58	9	67	19	86		
15	5 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	16 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	22	13	35	29*	64	12	76	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	95 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>		
16	6	16 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	22 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	9	31 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	23 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	53	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	67 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	7 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	75		
17	6	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	39	31*	70	17	87	28	115		
18	6	22	28	13	41	29*	70	13	83	21	104		
19	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	17 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	24	14 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	38 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	22 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	61	12 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	73 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	19	92 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	2	84
20	6 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	16	22 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	33	19 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> *	52 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	11	63 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	18 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	82		
Mittel. Länge	5,1		22,3		34,5		59,2		72,4		94,3		(97,9)
Mittel. Zuw. pro Stunde		1,15		1,36		1,65		1,47		1,46		(0,61)	

Da die letzten 9 Stunden die Versuche nur mit 9 Wurzeln fortgesetzt wurden, sind diese Zahlen zwischen Klammern gestellt, wobei der mittlere Zuwachs nur nach dem Zuwachs der neun Exemplaren berechnet ist. Dieser Zahl ist also keine grosse Genauigkeit beizumessen, auch darum, weil die Wachstumsverhältnisse in den Schalen, wenn die Wurzeln so lang geworden sind, ungünstiger werden. Doch tritt eine sehr starke Wachstumsverringerng natürlich ohne Zweifel auf.

Wir können an dieser Tab. 70 das Folgende aufmerken.

Die Anfangslänge (nach 24 St.) hat keinen merklichen Einfluss auf die Endlänge. Wenn wir die 8 kleinsten mit einer mittleren Länge von 4 m.M. mit den 8 längsten, welche im Mittel 6 m.M. gross sind, in Vergleich bringen, so sehen wir dass die ersten nach 87 St. im Mittel 93 m.M., die letzten  $92\frac{1}{2}$  m.M. lang sind. Die 4 mittleren von etwa 5 m.M. Anfangslänge werden wohl etwas länger, aber das ist wahrscheinlich rein Zufall.

Wenn wir mit \* den Zeitraum mit dem stärksten Zuwachs markieren, so sehen wir, dass bei den Wurzeln mit kleinerer Anfangslänge der stärkste Zuwachs im Durchschnitt später liegt als bei jenen mit grösserer Anfangslänge. Und das ist auch nach dem Vorstehende sehr natürlich.

Wir bemerken dass in den meisten Fällen der maximale Zuwachs schon in der ersten Hälfte oder in der Mitte des dritten Tages liegt, in vielen Fällen aber bis in die erste Hälfte des vierten Tages verschoben ist. Wir sehen aber auch, dass bisweilen während diesen 24 Stunden, also vom dritten bis in den vierten Tag, das Wachstum sich wenig ändert. Dass aber in den 9 Stunden zwischen 63 und 72 St. nur in drei Versuchen das Maximum liegt, ist gewiss wohl nicht natürlich, aber daran zuzuschreiben, dass die Temperaturerniedrigung während den Messungen, auf die kürzere Periode von 9 St. einen grösseren Einfluss hat als auf die längere von 15 St. Für genaue Messungen hatten die Perioden gleich lang sein müssen. Wir können aber darum gewiss wohl annehmen, dass der Zuwachs 1,47 zu niedrig ist und dass das Fallen von 1,65 auf 1,46 in 24 Stunden, ohne auf 1,47 zu achten, uns ein genaueres Bild des natürlichen mittleren Wachstumsrückgang giebt.

Fragen wir nun aber was wir aus diesen mittleren Werten für unsere weiteren Versuche, wofür sie tatsächlich angestellt

wurden, ableiten können, so ist das nicht Vieles. Wir können höchstens sagen, dass, wenn wir Wurzeln wählen, welche nach 24 St.  $\pm$  40 m.M. lang sind, die Möglichkeit ziemlich gross ist, dass der Zuwachs bis in den vierten Tag steigt und darauf schnell sinkt, und dass bei Wurzeln von  $\pm$  6 m.M. (nach 24 St.) der Zuwachs in der ersten Hälfte des dritten Tages wahrscheinlich kulminiert. Da wir aber die Versuchswurzel besser später wählen, haben wir daran nicht Vieles. Wir können ebenso wenig aus der Länge entscheiden, ob der Wurzel den Höhepunkt des Zuwachses schon passiert ist. Denn, wie die Tabelle zeigt, ist das sehr verschieden bei den einzelnen Wurzeln.

Da also nach dieser Tabelle die Zahlen nur sagen, dass bei den längeren und älteren Wurzeln meistens ein schneller Wachstumsrückgang auftritt, so wurden die Wurzeln am dritten Tage bei einer Länge von 35—55 m.M. verwendet. Wir haben dann ein kräftiges Wachstum. Um zu prüfen, ob das Wachstum auf das Licht reagiert, müssen wir, gleich wie bei *Lepidium*, darauf achten, dass der Zuwachs aus inneren Ursachen im Laufe der Stunden wohl langsam sinken oder ansteigen kann. Eine wirkliche Reaktion muss doch immer durch eine mehr oder weniger starke Biegung der Wachstumslinie sich erkennen lassen.

Da die Versuchswurzeln unter etwas anderen Verhältnissen wuchsen als diese in Petrischalen gezogenen, so möchte ich noch erwähnen, dass der mittlere Zuwachs aus zwanzig Versuchspflanzen 1,4 m.M. pro Stunde war, also ein wenig geringer als nach der Tabelle am dritten Tag bei Wurzeln dieser Länge ( $\pm$  1,6 m.M.) in Petrischalen der Fall war.

Es wurden jetzt Versuche angestellt *um die Länge der wachsenden Zone und die Verteilung des Wachstums* zu bestimmen.

Bei den Versuchen der Tab. 71, wurden die Marken um 10 Uhr A. M. auf die Wurzeln angebracht, und die Länge der Zonen mit einer Loupe bei 10-facher Vergrößerung gemessen. Um 7 Uhr P. M., also 9 Stunden später wurde der Zuwachs der Zonen bestimmt. Jede Wurzel ist mit *A*, *B* u.s.w. angedeutet, die Anfangslänge wird darunter aufgegeben, die erste Zeile giebt die Länge der Zonen (von der Spitze an) um 10 U., die zweite um 7 U.

Tabelle 71. Die Zahlen geben die Länge der Zonen in  $\frac{1}{10}$  m.M. am Anfang und nach 9 Stunden.

A.		B.		C.		D.		E.		F.		G.	
24 $\frac{1}{2}$ m.M.		26 m.M.		21 $\frac{1}{2}$ m.M.		24 m.M.		22 $\frac{1}{2}$ m.M.		20 $\frac{1}{2}$ m.M.		25 m.M.	
6	7	8	14	10	15	10	20	10	17	11	20	18	36
9	40	7	40	7	54	8	58	8	59	10	69	7	47
7	50	7	35	9	27	8	22	8	17	9	16	8	14
10	19	8	19	6	11	8	10	9	18	10	12	8	9
9	10	7	9	8	10	8	8	9	9	10	10	9	9
9	9	9	9	9	9	10	10	10	10	11	11	10	10
18	18	10	10							11	11		
		10	10										

Wenn wir bequemlichkeitshalber annehmen, dass durchschnittlich die Stelle *welche in den darauffolgenden neun Stunden das maximale Wachstum aufweist* in der Mitte der Zone mit dem stärksten Zuwachs liegt, und dass das Ende der wachsenden Zone in der Mitte der letzten Zone, welche noch einen geringen Zuwachs aufweist, gelegen ist, so finden wir:

Die Stelle des maximalen Zuwachses (im Mittel während neun Stunden) ist am Anfang des Versuchs resp. 1,8—1,2—1,4—1,4—1,4—1,6 und 1,6 m.M., im Mittel 1,5 m.M. von der Spitze entfernt.

Die Länge der Wachstumszone ist resp. 3,6—3,4—3,6—3,0—3,1—3,5 und 3,2 m.M., im Mittel 3,3 m.M. lang.

Von der gefundenen Stelle, welche 1,5 m.M. von der Spitze entfernt ist, können wir nur sagen, dass sie in den neun darauffolgenden Stunden einen maximalen Zuwachs aufweist, — sie entspricht aber nicht der Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit. Wir wissen nur, dass sie in diesen neun Stunden einen grösseren Teil ihrer Wachstumsperiode durchläuft als jede andere Stelle. Aber es ist wahrscheinlich, dass die Stelle, welche am geschwindigsten wächst, d.h. also die Stelle, welche „am Gipfel“ ihrer Wachstumsperiode ist, etwas weiter von der Spitze entfernt ist.

Obwohl im Vergleich mit den aus der Literatur bekannten Messungen der Wachstumsverteilung an Wurzeln eine Periode von neun Stunden schon kurz ist, so ist auch

diese noch viel zu lang, denn wir können hieraus die Stelle des maximalen Wachstums nicht genau bestimmen. Man sieht doch, dass die stärkst wachsende Zone in neun Stunden sich ungefähr auf das 7-fache vergrössert! Eine Zone von 0,7 m.M. ist nach neun Stunden 4,5—5,0 m.M. lang geworden, während die wachsende Zone überhaupt nur 3,0—3,6 lang ist. Aus den Tabellen ist weiter zu ersehen, dass die Stelle des maximalen Wachstums innerhalb neun Stunden grössenteils — und meistens sogar ganz — ausgewachsen sein muss.

Wollen wir also diese Stelle genauer bestimmen, so müssen wir den Zuwachs innerhalb einer viel kürzeren Periode messen. Mit diesen schnell wachsenden Wurzeln ist das noch ziemlich gut auszuführen und ich gebe in den folgenden Tabellen den Zuwachs innerhalb drei Stunden bei Wurzeln verschiedener Länge.

Tabelle 72. Länge der Zonen in  $\frac{1}{10}$  m.M. am Anfang und nach 3 Stunden.

A.		B.		C.		D.	
16 $\frac{1}{2}$ m.M.		18 m.M.		15 $\frac{1}{2}$ m.M.		15 $\frac{1}{2}$ m.M.	
6	6	7 $\frac{1}{2}$	7 $\frac{1}{2}$	6 $\frac{1}{2}$	6 $\frac{1}{2}$	5	5
5	5 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$	5	5 $\frac{1}{2}$	7 $\frac{1}{2}$	9
5 $\frac{1}{2}$	6 $\frac{1}{2}$	6	7 $\frac{1}{2}$	5	9	5	12
5	9	8	11	5 $\frac{1}{2}$	12 $\frac{1}{2}$	5	15
5 $\frac{1}{2}$	12	6	8	7	10	7	14
6	9	6	7	6 $\frac{1}{2}$	7	5	7
6	7	6	6	9	9	5 $\frac{1}{2}$	5 $\frac{1}{2}$
5	5						

Verfahren wir mit diesen Zahlen wie bei der Tab. 71, so wird die Stelle des maximalen Wachstums auf 2,4—2,3—1,9—2,0 im Mittel auf 2,1 m.M. von der Spitze entfernt gefunden. Das Wachstum ist auf einer Entfernung von 3,6—3,6—3,2—3,2, im Mittel 3,4 m.M. von der Spitze aufgehört. Bei diesen sehr jungen Wurzeln finden wir nun die am geschwindigst wachsende Zone bei einer Periode von drei statt neun Stunden auf 2,1 statt 1,5 m.M. von der Spitze. Das ist sogar ausserhalb jener Zone, derer Mitte wir in der Tab. 71 vorläufig bestimmten.

Die Länge der wachsenden Zone (3,4 m.M.) stimmt aber gut mit der oben gefundenen Zahl (3,3 m.M.).

Wir wählen jetzt Wurzeln, welche viel länger ausgewachsen sind.

Tabelle 73. Länge der Wurzeln 50–60 m.M.

A.		B.		C.		D.		E.	
7	7	5	5	6	6	7	7	6	6
5	7	8	9	7	8	8	9	5 $\frac{1}{2}$	7 $\frac{1}{2}$
7	13	7	11	6	8	6	12	5 $\frac{1}{2}$	8 $\frac{1}{2}$
9	20	7	16	8	14	8	15	6	10
7	12	6	11	6	13	6	10 $\frac{1}{2}$	5	10
7	9	7	10	6	10 $\frac{1}{2}$	7	9 $\frac{1}{2}$	6	10 $\frac{1}{2}$
5	6	5	7	6	9	6	6	6	7
6	6	7	8	6	7	8	8	9	9
9	9	6	6	7	7				

Die Stelle des maximalen Wachstums ist auf 2,3—2,4—3,0—2,1 (hier ist die Grenze der dritten und vierten Zone gewählt) —2,6, im Mittel 2,5 m.M. von der Spitze entfernt. Das Ende der Wachstumszone liegt 4,4—4,8—4,8—3,9—3,7, im Mittel 4,3 m.M. von der Spitze. Also die wachsende Zone hat sich bei dieser Länge — welche ungefähr am geschwindigkeitsten wächst — auch merklich verlängert (3,4 auf 4,3 m.M.) und die Stelle des maximalen Wachstums ist auch ein wenig verschoben (2,1 auf 2,5 m.M.).

Wie steht es nun mit den älteren Wurzeln, welche schon ihren maximalen Zuwachs hinter sich haben?

Tabelle 74.

A. 77 m.M.		B. 84 m.M.		C. 75 m.M.		D. 70 m.M.		E. 78 m.M.		F. 75 m.M.	
6	6	7	7	5	5 $\frac{1}{2}$	9 $\frac{1}{2}$	10	8	9	7 $\frac{1}{2}$	8 $\frac{1}{2}$
5	8	4 $\frac{1}{2}$	5	8	10	7 $\frac{1}{2}$	10 $\frac{1}{2}$	7	10	8	9
6 $\frac{1}{2}$	13	7	12	8	14	8	11	8	15	6 $\frac{1}{2}$	12
8 $\frac{1}{2}$	16	7 $\frac{1}{2}$	13	9	13	5	5 $\frac{1}{2}$	8	10	10	13
7	7	7	10	9	10	6	6	7 $\frac{1}{2}$	9	8 $\frac{1}{2}$	10
9	9	6	6	6	6	7	7	8	8	8	8
		7	7	9	9	6	6	9	9	8	8

Wo der Zuwachs von zwei Zonen annähernd gleich ist, wird als Stelle des maximalen Wachstums die Grenze dieser zwei Zonen gewählt.

So finden wir die maximale Wachstumsgeschwindigkeit auf 1,8—1,8—1,7—1,7—1,9—1,9, also auf 1,8 m.M. von der Spitze entfernt; das Ende der wachsenden Zone auf 2,6—3,0—3,4—2,8—3,5—3,6, im Mittel auf 3,2 m.M. von der Spitze. Bei diesen älteren und schon langsamer wachsenden Wurzeln ist die wachsende Zone wieder stark verkürzt und dementsprechend die Stelle des maximalen Zuwachses der Spitze näher gelegen.

Fassen wir das Obige zusammen, so heben wir daraus das Folgende hervor:

Wenn man die Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit an schnell wachsenden Wurzeln bestimmen will, so darf man nicht viele Stunden zwischen den beiden Messungen verlaufen lassen, wie dies in den meisten Untersuchungen über die Wachstumsverteilung geschehen ist. Die Zone mit dem stärksten Zuwachs entspricht dann nicht der Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit, welche oft nicht einmal in dieser Zone gelegen ist. Man soll also eine sehr kurze Periode für die zwei Messungen wählen. Für genauere Bestimmungen ist Beobachtung mit einem Horizontalmikroskop bei schwacher Vergrößerung unbedingt nötig um die zwei Messungen kurze Zeit nach einander ausführen zu können.

Die Messungen an den Wurzeln von *Sinapis alba* ergeben die folgende Tabelle:

Länge der Wurzeln	Stelle des max. Wachstums	Ende der wachsenden Zone
15—18 m.M.	2,1 m.M.	3,4
50—60 m.M.	2,5 m.M.	4,3
70—85 m.M.	1,8 m.M.	3,2

Man sieht also, dass der Zunahme und Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit eine Verschiebung der Stelle des maximalen Wachstums und eine Verlängerung und Verkürzung der wachsenden Zone entspricht.

Die Längenzunahme der gesamten Zonen ist geringer

als aus der Tab. 70 zu erwarten war. Das Aufbringen der Marken und die Messung der Zonen geschah bei Zimmertemperatur, so dass diese Temperaturänderung (und vielleicht auch die angebrachten Marken) besonders bei einer so kurzen Periode von drei Stunden einen gewissen Einfluss auf das Wachstum ausüben. Auf die Lage der bestimmten Stellen wird das wohl keinen nennenswerten Einfluss gehabt haben.

Die Wachstumsverteilung der Wurzeln ist hier besonders wegen des in § 28 behandelten Gegenstandes, etwas ausführlicher untersucht. Da es später noch erwünscht war über die Wachstumsverteilung der oberen 2 m.M. etwas genauer orientiert zu sein, so füge ich hier noch einige Bestimmungen hinzu. Um die feinere Wachstumsverteilung solcher kurzen Strecken festzustellen, bringe ich mit einem ausgezogenen Glasfaden sehr feine Amarylkörner auf das Objekt. Mit einem Fernrohr werden die Entfernungen der Körner bei 10—20-maliger Vergrößerung gemessen am Anfang und nach drei Stunden. Hierunter folgt das Resultat von drei Versuchen, welche aber bei Zimmertemperatur (16°), nicht bei 22° angestellt wurden, und also nicht direkt mit den oberen Versuchen vergleichbar sind.

I.		II.	
Zone in m.M.	Zuwachs während 3 Stunden in Proz. der Zonen-Länge.	Zone.	Zuwachs.
0—0,7	0 %	0—0,5	0 %
0,7—1,0	17 %	0,5—0,8	5 %
1,0—1,55	27 %	0,8—1,25	7 %
1,55—1,9	86 %	1,25—1,6	41 %
1,9—2,3	125 %	1,6—1,9	70 %

## III.

Zone.	Zuwachs.
0—0,5	5 %
0,5—0,8	42 %
0,8—1,2	41 %
1,2—1,65	56 %
1,65—1,9	60 %
1,9—2,2	117 %

Aus diesen Tabellen lässt sich schliessen, dass sogar bei 16° innerhalb drei Stunden auch der erste m.M. merklich verlängert ist. In § 28 wird noch näher auf diese Tabellen hingewiesen.

§ 27. DIE LICHT-WACHSTUMSREAKTION DER WURZELN  
VON *SINAPIS ALBA* IN 300.000 M.K.S.;  
IN 8, 64 UND 1500 M.K.

Kultur und Versuchsmethode sind schon genügend im Vorhergehenden beschrieben. Nur sei bemerkt, dass ich bei *Sinapis* meistens etwas grössere feuchte Kammer benutzt habe, indem anstatt Objektgläser Gläser von  $9 \times 12$  c.M. gebraucht wurden. Vielfach wurden darin zwei Keimpflanzen gesetzt und die beste als Versuchspflanze gewählt.

Kurze Belichtungen bestimmter Lichtmenge gaben wieder ein so zweifelhaftes Resultat, dass ich hier nur drei Versuche mit 300.000 M.K.S. anführe um weiter zu Dauerbelichtungen überzugehen.

Tabelle 75. Belichtet mit  $4 \times 300.000$  M.K.S.

35	23	40	23	45	21	50	23	55	21	Licht!	0	23	6	22
12	22	15	21	18	22	21	22	24	22	27		23	33	22
39	22	42	22	45	22	51	22	54	23	57		23	1St.3	22
1.9	22	1.21	22	1.27	22	1.33								

Tabelle 76. Belichtet mit  $4 \times 300.000$  M.K.S.

45	24	50	24	55	24	Licht!	0	23	5	23	8	23	11	22
14	23	17	22	20	23	23	23	26	22	29	21	32	22	
35	21	38	21	41	23	44	24	47	23	50	24	53	22	
56	22	59	22	1St.2	23	1.5	23	1.8	24	1.11	22	1.14	22	
1.17	22	1.23	22	1.26	23	1.29	23	1.32	23	1.35	22	1.38	22	
1.44	22	1.52												

Tabelle 77. Belichtet mit  $4 \times 300.000$  M.K.S.

48	16	48	17	58	17	59	Licht!	17	4	16	9	15		
14	15	19	16	24	16	29	17	35	17	40	16	45	16	
50	17	55	18	1St.	16	1.5	17	1.10	17	1.15	17	1.20	17	
1.25	17	1.35	17	1.41	17	1.46	16	1.51	18	1.57	17	2St.2		

In dem Versuch der Tab. 75 ist keine Reaktion zu beobachten. In Tab. 76, wo der Zuwachs  $\pm 23\frac{1}{2} \mu$  pro Minut beträgt, kann man 26—41 Min. nach der Belichtung einen Zuwachs von  $\pm 21\frac{1}{2} \mu$  bemerken, während das Wachstum



Tabelle 81. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

29	19	39	19	49	19	59	Licht!	20	9	19	19	19
29	18	39	17	41	17	51	17 1St.1	17	1.11	17	1.21	17
1.32	17	1.42	18	1.52	16	2St.2	17	2.12	17	2.27	16	2.42 17
2.57	17	3St.12.										

Tabelle 82. Belichtet mit  $4 \times 64$  M.K.

17	27	29	27	39	28	49	27	59	Licht!	28	29	23
42	20	50	22	59	23	1St.9	21	1.19	23	1.29	23	1.51 25
2St.1	23	2.12.										

In allen Versuchen tritt jetzt die Lichtwachstumsreaktion auf. Sie äussert sich in eine Wachstumsverringering. Nur die Tab. 80 stimmt nicht so gut mit den anderen überein, indem die Verringerung nicht nur schwächer ist sondern auch früher (nach 10 Min.) eintritt. Sie erinnert an die Tab. 77, wo ebenfalls die schwache Reaktion schon nach 9 Min. anfängt.

Die Zeit des Minimums ist durch die seichte Biegung der Wachstumslinie nicht genau festzustellen. Wir können aber aus den Tabellen die folgenden Hauptpunkte hervorheben.

Tab. 83.

	Anfang nach.	Stärkste Verringerung.	Mittlere Verringerung nach 2 Stunden.	Wachstumsdefizit in 2 Stunden.
	28 Min.	-16 %	-8 %	-9,4 Wachstumsminuten
	24 "	-22 %	-12 %	-9,7 "
	(10 " )	-18 %	-8 %	-6,2 "
	29 "	-15 %	-10 %	-6,8 "
	29 "	-27 %	-12 %	-12 "
Im Mittel:	$\pm$ 28 Min.	$\pm$ -19 %	-9 %	-8,8 Wachstumsminuten

Bevor wir das Resultat noch etwas näher betrachten,

lassen wir noch drei Tabellen als Ergebnis von drei Belichtungen mit 1500 M.K. folgen.

Tabelle 84. Belichtet mit  $4 \times 1500$  M.K.

32	12	38	12	43	12	48	11	53	12	58	Licht!	12	
6	13	11	12	16	11	21	12	26	13	31	12	36	11
41	9	46	8	51	7	56	9	1St.1	8	1.6	8	1.11	8
1.21	8	1.31	8	1.41	8	1.51	8	2St.1					

Tabelle 85. Belichtet mit  $4 \times 1500$  M.K.

35	32	40	33	45	33	50	32	Licht!0	32	5	33	12	29
17	23	22	23	27	20	32	27	37	28	43	27	48	28
54	27	1St.	23	1.6	21	1.11	25	1.16	27	1.21	27	1.26	29
1.31	24	1.41	23	1.46	28	1.52	28	1.58	31	2St.3	31	2.12	29
2.29	30	2.36	29	2.46									

Tabelle 86. Belichtet mit  $4 \times 1500$  M.K.

34	21	39	21	48	21	54	20	59	Licht!	21	5	20	
10	16	15	18	20	16	26	15	31	15	37	15	41	17
48	17	52	17	57	17	1St.2	17	1.8	17	1.14	15	1.19	15
1.25	15	1.30	17	1.35	17	1.40	18	1.47	18	1.52	16	1.57	18
2St.2	17	2.7	16	2.13									

Die Wachstumsverringering ist jetzt noch stärker als in 64 M.K. Während die Tab. 84, vielleicht durch die geringe Wachstumsgeschwindigkeit, einigermaßen abweicht, zeigen die Tab. 85 und 86 aufs deutlichsten die typische Ueberbelichtungserscheinung, indem das Minimum durch eine vorübergehende Ansteigerung in zwei Minima zerfallen ist. Diese zwei Minima treten nach Tab. 85 um 27—32 Min. und 1St.6—1St.11, nach Tab. 86 um 26—41 Min. und 1St.14—1St.30 auf, was also recht gut übereinstimmt. Wo nur ein Minimum gefunden wird (Tab. 84), liegt es gerade zwischen den zwei Minima der Tab. 85 und 86.

Fassen wir zum Vergleich mit der Belichtung in 64 M.K. die wichtigsten Punkte zusammen, so finden wir:

Tabelle 87.

Anfang nach	1 <sup>es</sup> Minimum nach in Proz.	2 <sup>es</sup> Minimum nach in Proz.	Mittlere Verringerung n. 2 Stunden.	Wachstumsdefizit nach 2 Stunden.
86 Min.	51-56 Min.: —42 %		—34 %	—26 Wachstumsminuten.
12 „	27-82 Min. —38 %	66-71 Min. —35 %	—11 %	—22 „
10 „	26-41 Min. —29 %	74-90 Min. —29 %	—19 %	—23 „
Im Mittel:	± —36 %		—21 %	—24 „

So sehen wir die Lichtwachstumsreaktion für die Wurzeln von *Sinapis alba* unzweifelhaft bewiesen. In 8 M.K. noch schwach und zweifelhaft, ist sie bei 64 M.K. schon recht deutlich, und wird in 1500 M.K. kräftig verstärkt, so dass die Geschwindigkeit ungefähr zweimal tiefer sinkt als in 64 M.K. und die gesammte Wachstumsverringerung innerhalb 2 Stunden 24 statt 8,8 Wachstumsminuten beträgt. (Für den Ausdruck „Wachstumsminuten“ s. § 5 und 20). Zum Vergleich der Reaktion von *Sinapis*-Wurzeln in 64 und 1500 M.K. sei ausserdem nach der Fig. 10 verwiesen. Die Kurve für 64 M.K. wurde nach den Zahlen der Tab. 83, die für 1500 M.K. nach den mittleren Werten der Tab. 85 und 86 konstruiert.

Somit ist hier ebenfalls bewiesen, dass die Wurzeln von *Sinapis alba*, welche phototropische Krümmungen ausführen, auch wirklich bei gleichseitiger Belichtung die Lichtwachstumsreaktion besitzen, eine Tatsache, welche aber mich nicht wunderte, weil sonst Phototropismus ausgeschlossen war.

Die Stärke der Lichtwachstumsreaktion dieser *Sinapis*-Wurzeln noch mit derjenigen anderer Organen zu vergleichen, geht nicht leicht. Die Belichtung mit 300.000 M.K.S. gab kein merklich kräftigere Reaktion als die Belichtung von *Lepidium*-Wurzeln mit 130.000 M.K.S. Die Dauerbelichtung mit 64 M.K. bewirkt aber bei *Sinapis* eine viel stärkere Reaktion als bei *Lepidium*, und die Reaktion steigt in der höheren Intensität (1500 M.K.) stark an, bei *Lepidium* in 500 M.K. aber ist die Reaktion wieder zweifelhaft.

Die Verringerung ist bei den *Sinapis*-Wurzeln in 1500 M.K. ungefähr gleich stark wie bei *Helianthus*-Hypokotylen in 1 M.K., die Empfindlichkeit dürfen wir auf mindestens 1000-Mal geringer schätzen als bei den *Helianthus*-Keimlingen.

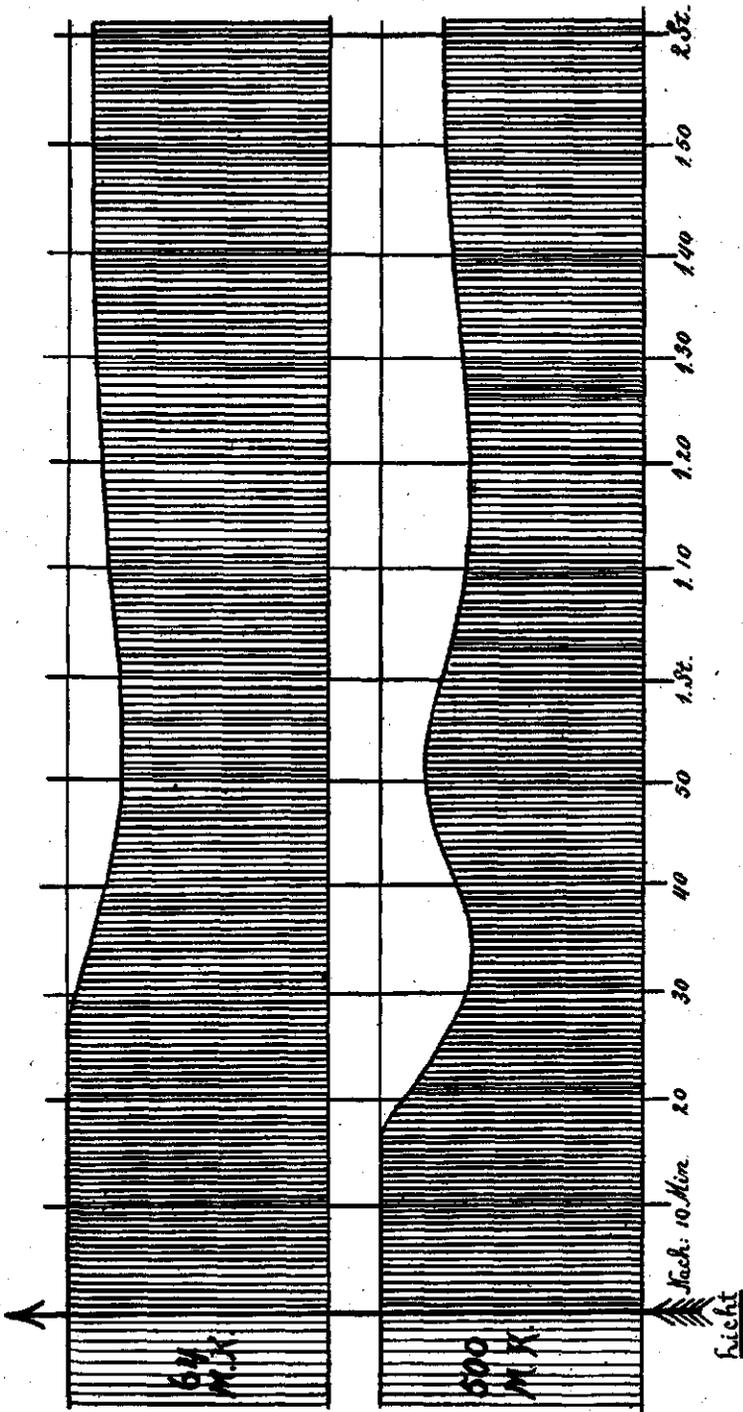


Fig. 10.

Lichtwachstumsreaktion der *Sinapis*-Wurzeln bei Dauerbelichtung in 64 und 500 M.K.

§ 28. DER PHOTOTROPISMUS UND DIE LICHTWACHSTUMS-  
REAKTION DER SINAPIS-WURZELN BEI  
EINSEITIGER DAUERBELICHTUNG.

A. *Der Phototropismus.*

Obwohl das gleichzeitig Fehlen oder Auftreten des Phototropismus und der Lichtwachstumsreaktion der Wurzeln schon völlig mit meiner Theorie des Phototropismus stimmt, so will ich doch dem Phototropismus dieser *Sinapis*-Wurzeln noch etwas näher treten und genauer beobachten. Dazu stellen wir erst das Auftreten der phototropischen Krümmungen in verschiedener Intensität fest. Die Wurzeln wurden in grossen Petrischalen gezogen und auf Löschpapier in feuchter Luft wachsend dem Licht ausgesetzt (s. Fig. 12).

Tab. 88. 19 Wurzeln mit 1 M.K. einseitig belichtet.

Obwohl die Belichtung während  $9\frac{1}{2}$  Stunde fortgesetzt wurde, wuchsen die 19 Wurzeln alle gerade weiter.

Tab. 89. 22 Wurzeln mit 8 M.K. einseitig belichtet.

Nach 2 St. 16 gerade, 1+, 5—.  
 „  $3\frac{1}{2}$  St. 15 gerade, 1+, 6—.  
 „ 5 St. 13 gerade, 1+, 8—.  
 „ 7 St. 11 gerade, 1+, 10—.

Die Reaktionszeit ist also auf mindestens 7 Stunden zu stellen, denn auch dann ist noch die Hälfte ungekrümmt.

Tab. 90. 32 Wurzeln mit 64 M.K. einseitig belichtet.

Nach  $1\frac{1}{2}$  St. 27 gerade, 5—.  
 „  $2\frac{1}{2}$  St. 13 gerade, 19—.  
 „  $3\frac{1}{2}$  St. 9 gerade, 23—.  
 „ 4 St. mittlerer Winkel der gesammten Wurzeln  $18\frac{1}{2}^{\circ}$ .  
 Reaktionszeit zwischen 2 und  $2\frac{1}{2}$  St.

Tab. 91. 24 Wurzeln mit 500 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 16 gerade, 8—.  
 „  $1\frac{1}{2}$  St. 9 gerade, 15—.  
 „  $2\frac{1}{2}$  St. 4 gerade, 20—.  
 „ 3 St. 3 gerade, 21—.  
 „ 4 St. 1 gerade, 23—.

Mittlerer Winkel der gesammten Wurzeln  $21\frac{1}{2}^{\circ}$ .  
 Reaktionszeit  $\pm 1\frac{1}{4}$  St.

Tab. 92. 22 Wurzeln mit 4000 M.K. einseitig belichtet.

Nach 1 St. 11 gerade, 11—.  
 „  $1\frac{1}{2}$  St. 5 gerade, 17—.  
 „ 2 St. 4 gerade, 18—.  
 „  $2\frac{3}{4}$  St. 1 gerade, 21—.  
 „ 4 St. 0 gerade, 22—.

Mittlerer Winkel der Wurzeln  $26\frac{1}{3}^{\circ}$ .

Reaktionszeit 1 Stunde.

Aus diesen fünf Tabellen ist der Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln bei Dauerbelichtung recht übersichtlich. In 1 M.K. bleiben die Krümmungen aus, in 8 M.K. treten sie noch recht verzögert auf, in 64, 500 und 4000 M.K. werden sie immer früher und kräftiger.

Die Fig. 12 gibt uns eine Aufnahme der *Sinapis*-Keimlingen nach mehreren Stunden in 500 M.K., und die Tab. 93 fasst die Hauptsachen noch einmal zusammen.

Tab. 93.

Intensität.	Reaktionszeit.	Prozent der gekrümmten Wurzeln nach 4 St.	Mittlerer Winkel nach 4 St.
1 M.K.	$\infty$ St.?	0 %	
8 „	$\pm$ 7 Stunden	$\pm$ 32 %	
64 „	$\pm$ $2\frac{1}{4}$ Stunde	78 %	$18\frac{1}{2}^{\circ}$
500 „	$\pm$ $1\frac{1}{4}$ Stunde	96 %	$21\frac{1}{2}^{\circ}$
4000 „	1 Stunde.	100 %	$26\frac{1}{3}^{\circ}$

Auch das stimmt wieder mit dem Befund, dass die Lichtwachstumsreaktion in jenen niederen Intensitäten nicht oder nur schwach auftritt, bei diesen stärkeren Intensitäten aber um so kräftiger wird.

### B. Das Wachstum bei einseitiger Dauerbelichtung.

Wir gehen jetzt dazu über das Wachstum auch einmal bei einseitiger statt vierseitiger Dauerbelichtung zu beobachten.

Dabei wird die Wurzel, so viel wie es in meiner Versuchsaufstellung möglich war, senkrecht zur Lichtrichtung bei einer 70-maligen Vergrößerung beobachtet. In den folgenden Tabellen beschreibe ich etwas ausführlicher was am Anfang der Reaktion auftritt.

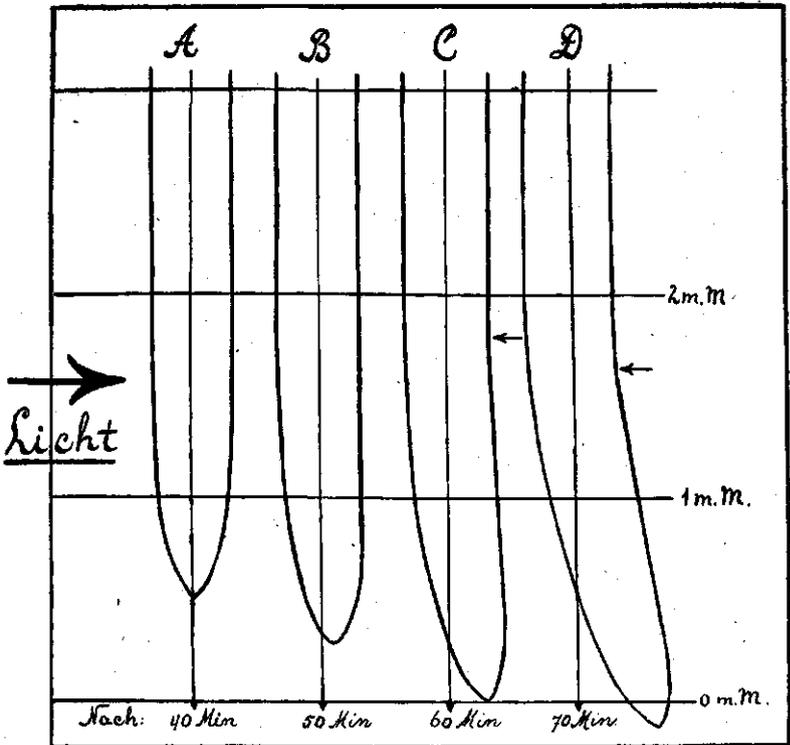


Fig. 11.

Der Krümmungsanfang bei den *Sinapis*-Wurzeln. Erklärung im Text.  
Nach den Ergebnissen der Tab. 95 u. 96.

Tabelle 94. Belichtet mit 500 M.K., einseitig.

30	19	35	20	55	19	Licht!	0	19	5	19	10	19	15	19
20	20	25	20	30	17	35	17	40	17	45.				

Um 45 Min. nach Anfang der Belichtung sehen wir die erste Erscheinung an der Wurzelspitze eintreten. Es fällt nämlich auf, dass während die Wurzel noch vollkommen gerade ist, die „Dunkelseite“ von 0,8—0,3 m.M. von der

Spitze kerzengerade ist, während die „Lichtseite“ von 0,8—0,9 m.M. an mit einem seichten Bogen nach der Spitze verläuft; also die Dunkel- und Lichtseite erscheinen im Anblick plan-convex mit Ausnahme von dem äussersten 0,3 m.M., welche als Ende der Wurzelspitze vollkommen symmetrisch bleibt (s. Fig. 11B).

Das Wachstum geht wie folgt weiter:

45 17 50 16 55 16 1 St.

Um 1 Stunde: 0,3 m.M. der Spitze bleibt vollkommen symmetrisch. An der geraden Dunkelseite bemerken wir jetzt auf 1,3 m.M. von der Spitze einen schwachen Knick. Die Lichtseite läuft von 1,0—1,2 an convex nach der Spitze. Die erst platt gewordene Dunkelseite wird also zunächst *nicht konkav* sondern wird mit einem sehr schwachen aber bestimmten Knick etwas umgelegt. Das ist die typische zweite Erscheinung, welche wir unterscheiden können. (Fig. 11C.)

1st. 16 1.5 17 1.10 17 1.15 16 1.20

Um 1 St. 15: 0,3 m.M., der Spitze vollkommen symmetrisch. Die Lichtseite ist von 1,2—1,4 m.M. an convex gebogen, und die Dunkelseite hat jetzt bei 1,3—1,5 ihren Knick, ist aber weiter gerade (nicht konkav) Fig. 11D.

Die Krümmung, welche also um  $\pm 1$  St. als Krümmung anfängt, wird aber schon um 45 Min. eingeleitet durch die plan-convexe Form (mit Ausnahme der äussersten Spitze). Wenn wir sie noch längere Zeit verfolgen, so wird der Knick mehr eine kurze konkave Strecke, während diese kurze konkave Stelle und der längere convexe Bogen an der Lichtseite, durch das Wachstum des spitzwärts gelegenen Teiles der Wurzel allmählich mehr von der Spitze entfernt wird. Dass auch die äusserste 1,5 m.M. schon merklich wächst, haben wir am Ende des § 26 beschrieben.

Tabel 95. Belichtet mit 500 M.K. einseitig.

30	28	45	28	55	28	Licht!	0	28	5	28	10	28	15	28
20	28	25	26	30	24	35	27	40.						

Um 40 Min. nach Anfang der Belichtung erscheint die

Dunkelseite platt, die Lichtseite convex, die Spitze bis 0,3 m.M. aber vollkommen symmetrisch.

40 27 45 (Fig. 11B).

Um 45 Min. tritt bei 1,7 m.M. der Knick auf, die Dunkelseite gerade, Lichtseite convex, 0,3 m.M. symmetrisch. (Fig. 11C.)

45 25 50 27 1st. 26 1st.5

Um 1 St. 5: der Knick liegt bei 1,8 m.M., der convexe Bogen fängt bei 1,9 m.M. an; 0,4 m.M. ist symmetrisch. (Fig. 11D).

Um 1 St. 40 liegt der Knick auf 2,0 m.M., um 2 St. 10 auf 2,2 m.M. von der Spitze entfernt.

Tabel 96. Belichtet mit 500 M.K., einseitig.

45	24	50	24	55	23	Licht!	0	24	5	23	11	24	16	24
21	21	26	20	31	23		36	23	41	21	48.			

Um 48 Min.: mit Ausnahme der äussersten 0,2—0,3 m.M. erscheint die Wurzelspitze wieder plan-convex. (Fig. 11B.)

48 21 53 23 58

Um 58 Min.: der Knick ist auf 1,9 m.M. wieder sichtbar. (Fig. 11C.)

58 23 1st.3 21 1.8 22 1.13

Um 1 St. 3: der Knick liegt auf 1,9 m.M., weiter ist die Dunkelseite bis auf 0,3 m.M. von der Spitze gerade; der konkave Bogen der Lichtseite fängt auf 2,0 m.M. an und ist besonders um 1,4—1,1 am deutlichsten; 0,3 m.M. der Spitze bleibt symmetrisch. (Fig. 11D.)

Um 1 St. 30 liegt der Knick auf 2,1, um 1 St. 45 auf 2,2 m.M. von der Spitze entfernt.

Fassen wir das Ergebnis betreffs des Eintretens der Krümmung aus diesen Versuchen (noch mehrere haben immer dasselbe Resultat geliefert) zusammen, so finden wir:

Die Lichtwachstumsreaktion (Wachstumsverringern) tritt auch bei einseitiger Belichtung auf.

Sie geht immer dem Krümmungsanfang voraus.

Die Krümmung wird eingeleitet durch das plan-convex. Werden der zwischen 1,3—1,9 m.M. bis 0,3 m.M. von



Fig. 12.

Die negativen Krümmungen der *Sinapis*-Wurzeln bei 500 M.K.-Dauerbelichtung nach mehreren Stunden.

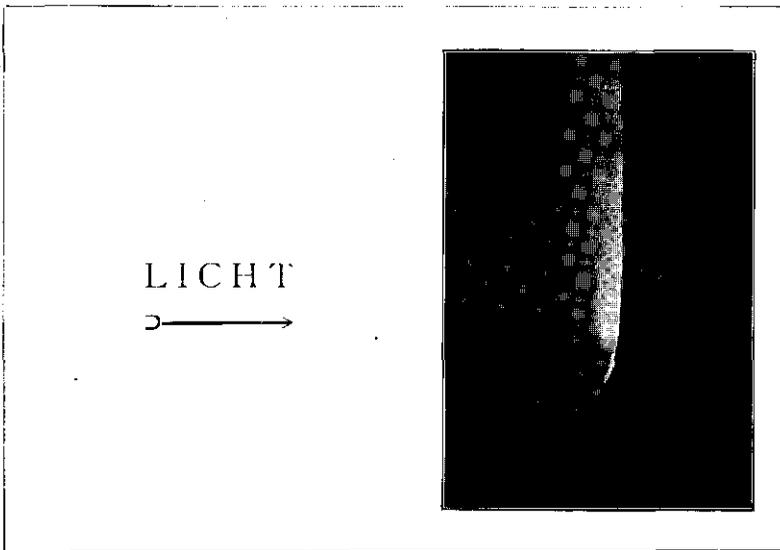


Fig. 13.

Photographische Aufnahme der Wurzelspitze von *Sinapis* bei dunklem Hintergrund von der linken Seite mit 500 M.K. belichtet. 20-mal vergrößert.

der Spitze gelegenen Strecke (Fig. 11B). In diesem Stadium ist also die dem Licht zugekehrte Seite dieser Strecke schon länger als die „Dunkelseite“, da sie konvex und diese platt ist.

Die Krümmung selbst zeigt ihren ersten Anfang dadurch, dass man an einer bestimmten Stelle der „Dunkelseite“ (1,3—1,9 m.M. von der Spitze) einen sehr schwachen Knick bemerken kann. Ungefähr auf derselben Höhe fängt zur anderen Seite der konvexe Bogen spitzwärts zu laufen an.

Die Krümmung geht jetzt weiter, indem der Bogen mehr gewölbt wird und der Knick deutlicher und allmählich etwas mehr konkav wird. Die „Lichtseite“ wird also etwas länger als die „Dunkelseite“, wodurch sie die Spitze — so zu sagen — „umlegt“.

Die äusserste Zone von  $\pm 0,3$  m.M. bleibt immer unverändert, also symmetrisch.

Die Krümmung tritt also nur in der ersten Hälfte (d.h. der spitzwärts gelegenen Hälfte) der wachsenden Zone ein. Hier tritt also ein Wachstumsunterschied der Licht- und Dunkelseite auf. Die andere Hälfte, worin sogar die Stelle des maximalen Wachstums liegt, nimmt am Krümmungsanfang kein Teil, d.h. die Licht- und Dunkelseite bleiben gleich lang.

Im Laufe der Stunden sieht man die Anfangsstelle der Krümmung (den Knick) sich weiter von der Spitze entfernen, oder besser gesagt: sie gerat weiter von der Spitze entfernt, denn das rührt daher, dass der spitzwärts gelegene Teil auch wächst und nachdem es länger wird sogar schneller wächst. Wir sehen doch den Knick (nach Tab. 95 und 96) ungefähr jede Viertelstunde  $\pm 0,1$  m.M. weiter von der Spitze entfernt. Diesen Betrag von  $\pm 400 \mu$  pro Stunde können wir auf die Rechnung des Wachstums der oberen 2 m.M. stellen, da der Zuwachs der ganzen wachsenden Zone  $1440 \mu$  beträgt, also 3—4-mal mehr. Denn wir sehen aus der Tab. 73 (A—E) bei ziemlich roher Messung, dass wo 1,9—2,0—1,9—2,1—1,7 m.M. im Mittel  $\pm 190 \mu$  pro Stunde wachsen, die ganze Wachstumszone im Mittel  $790 \mu$  wächst, also  $\pm 4$ -mal mehr. Dadurch komme ich zu dem Schluss, dass die Rückverschiebung der ursprünglichen Anfangsstelle der Krümmung, (des „Knicks“), nur scheinbar ist, weil sie durch den Zuwachs des apikalen Teiles bedingt wird. Hieraus folgt:

Die Zonen, welche beim Eintreten der Lichtwachstumsreaktion, und bei dem bald darauf folgenden Krümmungsanfang, weiter als  $\pm 1,9$  m.M. von der Spitze entfernt sind, haben *also auch an der weiteren Krümmung kein Teil*. Diese Zonen, worin meistens auch die am geschwindigst wachsende Stelle liegt, wachsen also an der Licht- und Schattenseite gleich stark, sind aber wenige Stunden später ausgewachsen, während die Zonen welche  $\pm 1$  Stunde nach dem Belichtungsanfang die Krümmung einleiteten jetzt ihre Stelle eingenommen haben.

### C. Die Erklärung des negativen Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln.

Ich hoffe im Obigen vom Auftreten und Fortschreiten der Krümmung bei den *Sinapis*-Wurzeln eine möglichst genaue Beschreibung gegeben zu haben. Das wichtigste, was wir dabei beobachtet und berechnet haben ist dies, dass die Krümmung durch ungleiches Wachstum der Licht- und Dunkelseite jener Zone eintritt, welche zwischen 0,3 und 1,3—1,9 m.M. von der Spitze liegt. Wir sehen dabei, dass die „Dunkelseite“ dieser Zone etwas weniger wächst als die Lichtseite. Wie ist das nun möglich, während die Wachstumsverringeringung durch die Lichtreaktion um so stärker wird, je intensiver die Bestrahlung ist.

Wenn man mit einer starken Loupe bei dunklem Hintergrund die Wurzelspitze genau beobachtet in paralleler seitlicher Bestrahlung, bei Lampenlicht oder auf einiger Entfernung vom Fenster bei Tageslicht, so bemerkt man erstens, dass die Lichtseite stark glänzt. Man soll diesen äusserlichen Reflex, welche uns weiter nicht interessiert, von dem nach innen eingedrungenen Licht unterscheiden. Stellt man die Wurzelspitze ein wenig (z.B.  $10^\circ$ ) schräg abwärts von der Vertikale, wenn das Licht horizontal einfällt, so kann man den hinderlichen Glanz grossenteils los werden. Man kann dann weiter an den meisten Wurzeln deutlich beobachten, dass die vom Licht abgekehrte Seite der oberen 1—2 m.M. stärker leuchtet als die Vorderhälfte. Die lichte Stelle ist am breitesten und hellsten bei 0,5—0,8 m.M. von der Spitze und ist, schmaler werdend, bis auf  $\pm 1,5$ —1,8 m.M. von der Spitze, bisweilen noch weiter, sichtbar. Eine photo-

grafische Aufnahme der Wurzelspitze bei seitlicher Bestrahlung und dunklem Hintergrund und bei 20-maliger Vergrößerung giebt die Fig. 13.

Wenn wir den *Phycomyces*-Sporangienträger als Versuchsobjekt benutzen, so bestimmt bei einem so hellen durchsichtigen dünnen Objekt die Lichtbrechung fast ausschliesslich die Lichtverteilung innerhalb der Zelle. Bei den 2 m.M. dicken vielzelligen Hypokotylen von *Helianthus globosus* (s. L. u. W. II) spielen hingegen die Absorption und die Zerstreuung des Lichtes, mehr als die Lichtbrechung, die grosse Rolle bei der Lichtungleichheit der Vorder- und Rückseite. Bei derartigen Organen wie die äusserste Spitze der *Sinapis*-Wurzeln, welche nur 0,3—0,4 m.M. dick ist, ist aber die Lichtbrechung von grösserer Bedeutung und die Absorption von geringerer Bedeutung als z.B. bei *Helianthus*:

10. Wenn wir gleichstark absorbierende Medien voraussetzen, was hier nur annähernd der Fall ist, und die Intensität des Lichtes durch

Absorption in einer Schicht auf  $\frac{x}{100}$  sinkt, so wird die Intensität nach Passierung einer 5-mal dickeren Schicht auf  $(\frac{x}{100})^5$  sinken. Wenn also, wie ich früher berechnete, die Intensitäten in der Vorderhälfte

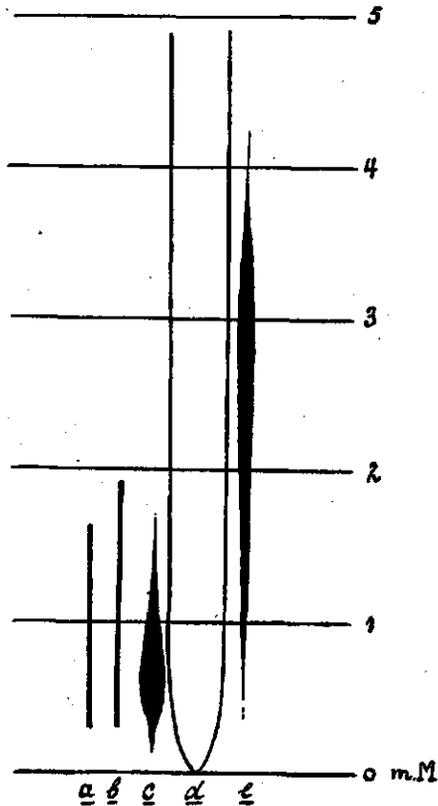


Fig. 14.

d. Die äussersten 5 m.M. der Wurzel; e die Wachstumsverteilung am Wurzelende; c. die Zone der von der Lichtkonzentration hervorgerufenen ungleichseitigen Lichtverteilung; b. die Zone durch deren ungleichseitiges Wachstum die Krümmung nach pl. m. 1 Stunde bewirkt wird; a. die Stelle, welche diese Zone eine Stunde vorher, also am Anfang der Belichtung einnahm.

und Hintenhälfte bei *Helianthus* grossenteils durch Absorption sich verhalten wie  $\pm 10 : 3$ , so würde das nähmliche Verhältnis bei der 5-mal dünneren Schicht wie die *Sinapis*-

Wurzeln  $\sqrt[5]{\frac{10}{3}} = \pm 10 : 8$  werden.

Ich verstehe dass einer solchen Vergleichung natürlich noch kleine Fehler anhaften; aber man kann sich auf diese Weise doch eine Vorstellung machen von dem verschieden starken Einfluss der Absorption bei so verschiedener Dicke der Organe wie *Helianthus*-Hypokotylen und *Sinapis*-Wurzelspitzen.

20. Die Lichtbrechung in der Wurzelspitze ist nicht nur eine Brechung in einer zylindrischen Linse, aber die Spitze hat eine Art paraboloid-förmiger Krümmung. Dadurch werden die Lichtstrahlen (so weit sie nicht absorbiert oder zerstreut sind) nicht nur von den Seiten aber auch von unten her nach einer Strecke, oder Stelle, in der Hintenhälfte konzentriert. Dadurch wird eine hellere Stelle in der Hintenhälfte besonders bei 0,5—0,8 m.M. von der Spitze beobachtet, welche Stelle oberwärts, wo die Form der Spitze ihren Einfluss verliert und nur die Zylinderform in Betracht kommt, schmaler wird und bald verschwindet. Das Licht, welches die symmetrisch geliegenden und also im Vergleich zu einander homogenen Stellen der Vorder- und Hintenhälfte, dem Beobachter zusenden, lässt die Lichtkonzentration und stärkere Intensität der bewussten Strecke der Hintenhälfte deutlich hervortreten.

Das Verhältnis der Lichtstärken an den betreffenden Stellen selbst photometrisch zu bestimmen, wie ich dies bei *Helianthus* ausführen konnte, war bei diesen zarten Objekten unmöglich und darf auch nicht einfach aus der Fig. 13 abgeleitet zu werden.

Während nun oberhalb 2 m.M., wo die Wurzel gerade am stärksten wächst, die Form der Wurzelspitze keinen Einfluss hat, wo die Wurzel dazu etwas dicker ist als an der Spitze, da entsteht kein genügender Intensitätsunterschied, weil die Lichtbrechung welche die Belichtung der Hintenhälfte bevorzugt, hier eine geringere Rolle spielt, während die Absorption aber die Intensität der Vorderhälfte bevorzugt. Wo aber in dem unteren  $1\frac{1}{2}$  m.M. die Lichtkonzentration in der Hintenhälfte durch die gebogene Oberfläche der

*Spitze sehr verstärkt werd, da tritt ein Intensitätsunterschied, also eine Wachstumsungleichheit, also eine Krümmung ein.*

Das ist die Ursache, wodurch ein grosser Teil der wachsenden Zone nicht krümmt, aber die Krümmung durch das ungleiche Wachstum jener Zone zu Stande kommt, welche in der ersten Stunde der Belichtung zwischen  $\pm 0,5$  und  $\pm 1,5$  m.M. von der Spitze entfernt ist. Wir sahen doch die Krümmung eintreten in der Zone, welche sich von  $0,3$  bis  $1,3-1,9$  m.M. ausstreckte. Dabei muss man noch bedenken, dass die Stelle welche beim Anfang der Krümmung auf  $1,3-1,9$  m.M. von der Spitze liegt, beim Anfang der Belichtung der Spitze noch etwas näher ( $\pm 1,2-1,6$  m.M.) liegt.

Die Zone, welche die Krümmung zu Stande bringt, ist die Zone, welche eine deutliche Lichtkonzentration aufweist. (s. Fig. 14, wo die Verteilung der Krümmung, der Lichtkonzentration und des Wachstums über die wachsende Zone schematisch angedeutet ist).

Wie ausführlich bewiesen wurde, ist das Weiterrücken der Krümmungsstelle nur dem Wachstum der ursprünglichen Zone zuzuschreiben.

Es wird jetzt auf einmal klar, warum die Belichtung der äussersten Spitze gerade von so grosser Bedeutung ist, warum gerade die Spitze „phototropisch-empfindlich“ heisst, und den Lichtreiz perzipiert.

Obwohl hiermit die Sache der phototropischen Krümmung der *Sinapis*-Wurzeln schon genügend gelöst ist, so habe ich noch einige Versuche angestellt um diese Erklärung zu kontrollieren.

10. Ich stellte aus Lack sehr kleine Hülschen dar, indem ein Glasfaden zur Dicke der *Sinapis*-Wurzeln bis  $\pm 1-1\frac{1}{2}$  m.M. in den geschmolzenen Lack eingetaucht und wieder herausgezogen wurde. Der erstarrende Lacktropfen wurde an einer Seite ein wenig abgeplattet und vom Glasfaden abgenommen. Es wurden dann einige Wurzeln mit ihrer Spitze in diese kleinen „Lackschuhen“ gesteckt. Die abgeplattete Seite der Hülschen ruhte auf dem feuchten Löschpapier, sodass beim Wachstum das Hülschen über die Unterlage fortgeschoben wurde.

Die auf diese Weise versehenen Wurzeln wurden dann

einseitig bestrahlt, wobei also  $1-1\frac{1}{2}$  m.M. der Spitze kein directes Licht aufnehmen konnte.

Von 19 Wurzeln in 500 M.K. waren dann nach einigen Stunden 7 *neg.*, 6 *pos.* abgelenkt, 6 *gerade*. Obwohl also weitaus der grösste und stärkst wachsende Teil der Wurzel einseitig belichtet wurde, so konnte kein Phototropismus in eine bestimmte Richtung festgestellt werden. Wahrscheinlich haben die Lackhülschen das Fortgleiten über das Fliesspapier bisweilen gehindert und sind dadurch die Wurzeln zum Teil in positive oder negative Richtung abgelenkt.

2<sup>o</sup>. Um die Wurzeln gar nicht zu berühren, habe ich zweitens kleine schwarze Papierstreifen, über die Wurzel hingebogen, dem Fliesspapier aufgesetzt. Sie wurden so über die Wurzelspitze gesetzt, dass  $1-1\frac{1}{2}$  m.M. vor den direkten Strahlen geschützt war und nur in diffusum Licht sich befand. weiter wurden die Papierstreifen beim Weiterwachsen der Wurzelspitze dementsprechend jede halbe Stunde ein wenig verstellt. Auf diese Weise empfing der oberste  $1\frac{1}{2}$  m.M. nur diffuses Licht, der grössere und stärkst wachsende Teil der Wurzel aber direkte einseitige Strahlen.

Von 19 Wurzeln in 500 M.K. waren dann nach einigen Stunden 3 *neg.*, 4 *pos.* abgelenkt, und 12 *gerade*.

3<sup>o</sup>. An dritter Stelle habe ich daran gedacht den schönen Versuch, welchen BUDER bei *Phycomyces* angewandt hat, auf diese Wurzelspitzen anzuwenden. Dabei muss aber bemerkt werden, dass das Eintauchen der Wurzeln in Oel einen beträchtlichen Einfluss auf das Wachstum hat, indem der Zuwachs mindestens stark herabgesetzt wird, bisweilen sogar ganz aufhört. Zweitens muss man darauf achten, dass gerade die Wurzelspitze, wo das Gewebe grösstenteils aus Zellwänden und Protoplasma besteht, ein stärkeres Brechungsvermögen hat als ein Gewebe (oder wie *Phycomyces* eine Zelle) mit grossen wasserreichen Vakuolen. Wir können hierüber die Angaben in der vorzüglichen Arbeit SENNS (1908) heranziehen. Daraus ergibt sich, dass die Membranen und das Plasma ungefähr ein gleiches Brechungsvermögen von  $\pm 1.49$  ( $1.47-1.51$ ) aufweisen, während der Brechungsindex des Zellsaftes ungefähr = 1,34 ist. Die Brechung

im Gewebe der äussersten Spitze ist also stärker als jene im oberen Gewebe, und wenn wir die Wurzel wie BUDER in Paraffinöl (Brechungsindex = 1,46) eintauchen, so können wir damit die Brechung nicht umkehren, höchstens aufheben. Andere Oele anzuwenden mit höherem Brechungsvermögen geht nicht leicht, weil die meisten schädlich sind. Ein Versuch mit Cassia-Oel (Brechungsindex = 1,59) konnte mir nicht gelingen, weil die Wurzeln ihr Wachstum einstellten und sich sogar verkürzten. Ich habe dann einige Versuche mit dem weniger schädlichen, aber leider zu schwach brechenden Paraffinöl angestellt.

Die Wurzeln wurden in eine Küvette aufgestellt, welche am Anfang der Belichtung mit 4000 M.K. so weit mit Paraffinöl gefüllt wurde, bis die Wurzeln 1—2 c.M. hineintauchten. Um ein Effekt zu erreichen innerhalb kurzer Zeit, damit der schädliche Einfluss der abnormalen Verhältnissen nicht zu lang einwirken konnte, wurde mit der starken Intensität von 4000 M.K. durchbelichtet. Hierbei fand ich aber das Wachstum bei den Wurzeln in ziemlich verschiedenem Maasse herabgesetzt, sodass der Zuwachs in 4000 M.K. bei 20° C. in 2½ St.  $\pm \frac{1}{3}$ —1½ m.M. betrug, bei wenigen Wurzeln aber aufgehoben wurde. Dennoch ergab sich dabei ein bemerkenswertes Resultat. Dabei wurde meine Beobachtung mit gleichem Ergebnis von einer anderen Person kontrolliert.

Versuch I:	9 Ex.,	nach 2½ St.:	2 neg.,	4 pos.,	3 gerade.
„ II:	8 Ex.,	„ „	: 0 neg.,	5 pos.,	3 gerade.
„ III:	11 Ex.,	„ „	: 3 neg.,	6 pos.,	2 gerade.
„ IV:	11 Ex.,	„ „	: 1 neg.,	6 pos.,	4 gerade.

Zusammen: 39 Ex., nach 2½ St.: 6 neg., 21 pos., 12 gerade.

Die Krümmungen waren aber bei den meisten Wurzeln — wie bei einem schwachen Wachstum verständlich ist — nur schwach und wurden mit der Loupe beobachtet. Aber die Neigung zur positiven Richtung tritt deutlich hervor. Nun muss man aber diese positiven Krümmungen näher betrachten bei einer 20—40-maligen Vergrösserung. Dann ergibt sich dass jetzt diese Krümmung *nicht* durch ungleiches Wachstum in der Zone  $\pm 0,5$ — $\pm 1,5$  mit einem Knick bei 1,3—1,9 m.M. anfängt.

*Es entsteht hier meistens bei  $\pm 2,2$ — $2,8$  m.M. von der Spitze,*

also gerade in der Zone des maximalen Wachstums, eine Krümmung, wobei eine konvexe und konkave Seite entsteht!

Dies lässt sich wie folgt erklären: Wo das Brechungsvermögen der äussersten Spitze dem des Oels nicht hintersteht, da wird die Linsenwirkung der Spitzenform durch das Oel nicht umgekehrt, aber jedenfalls so weit aufgehoben, dass die allgemeine negative Krümmung ausbleibt. Im Teil der maximalen Streckung, treten in Luft keine Krümmungen auf, weil die Intensitätsabnahme durch Absorption zusammen mit der Intensitätserhöhung durch Konzentration von vorn nach hinten, hier nicht zu einem genügenden Lichtungleichheit führt (s. oben). Wo aber in Oel die Absorption im Organ dieselbe bleibt, die Lichtbrechung aber aufgehoben oder vielleicht durch den mehr wässrigen Inhalt dieser Zellen hier sogar umgekehrt wird, da kommt jetzt eine Lichtungleichheit zustande, wobei die Hintenhälfte schwächer belichtet ist als die Vorderhälfte, und es entstehen also meistens positive Krümmungen. Wir können das Ergebnis dieser Versuche mit Oel folgendermassen zusammenfassen.

Die Wurzeln von *Sinapis alba*, in Luft belichtet, zeigen in dem stärkst wachsenden und grösseren Teil der wachsenden Zone keine Krümmung, weil kein genügende Lichtungleichheit hier auftritt. In der äussersten  $\pm 1\frac{1}{2}$  m.M., wo durch die Form der äussersten Spitze (und vielleicht zum Teil auch durch stärkere Brechung dieses Gewebes) zu folge stärkerer Konzentration eine Intensitätsungleichheit hervorgerufen wird, da entsteht wohl eine Wachstumsungleichheit und somit eine negative Krümmung. Umringen wir jetzt diese Wurzeln mit einem Stoff, wodurch die Lichtkonzentration von vorn nach hinten stark herabgesetzt, oder aufgehoben wird, so sehen wir dass der ungleiche Zuwachs nahe der Spitze (d.h. die negative Krümmung) ein gleicher Zuwachs wird, und dass das sonst gleichmässige Wachstum der weiteren wachsenden Zone in ein ungleichseitiges Wachstum d.h. in eine positive Krümmung übergeht. Tatsächlich kann man also sagen, dass so wohl die apikale Zone von  $\pm 1\frac{1}{2}$  m.M. als der übrige Teil der wachsenden Zone in positive Richtung abgeändert werden; was negativ krümmte wird gerade, und was gerade blieb wird positiv.

Ich will aber dafür warnen solchen Versuchen zu grossen

Wert beizulegen, weil die Oel-Umgebung so abnormal ist, und man tatsächlich erst den Verlauf des Wachstums und weiter die Lichtwachstumsreaktion in Oel bestimmen müsste. Der schädliche Einfluss einer solchen abnormalen Umgebung wird leicht zu schwer erklärbaren oder auch zufälligen bedeutungslosen Krümmungen Anlass geben. Dass die Versuche hier — ungeachtet wenige negative Krümmungen — meine Theorie des Phototropismus auf Neuem bestätigen, ist gewiss wohl kein Zufall aber bei solchen abnormalen Verhältnissen doch wenigstens ein Glück. Man wird sich vielleicht wundern, dass ich selbst gegenüber dem Wert solcher Versuche etwas reserviert bin. Das rührt daher, weil ich fürchte, dass bei weiterer Anwendung dieser Methode man bei den Resultaten die verwickelten Folgen solcher abnormalen Verhältnissen besonders in Beziehung zum Wachstum nicht genügend berücksichtigen wird oder kann.

Immerhin haben die unter den Punkten 1—3 angeführten Versuche die Erklärung des negativen Phototropismus der *Sinapis*-Wurzeln, welchen wir schon aus den Tatsachen völlig klarlegen konnten, auf Neuem vollkommen bestätigt.

Auf diese Weise hat eine genaue Bestimmung der Lichtwachstumsreaktion, der Wachstumsverteilung, des Krümmungsvorgangs und die Berücksichtigung der Lichtverteilung, auch bei den Wurzeln von *Sinapis alba* die Richtigkeit meiner Erklärung des Phototropismus bewiesen: *Wo das Licht eine Wachstumsreaktion hervorruft, ruft eine ungleiche Lichtverteilung ein ungleiches Wachstum hervor, welches wir Phototropismus nennen.*

Da wir jetzt für die *Sinapis*-Wurzeln klargelegt haben, was diese „phototropische Perzeption speziell durch die Spitze bedeutet“, so möchte ich der Deutung dieser Erscheinung noch etwas näher treten.

Durch die Form der Wurzelspitze wird aus rein physikalischen Gründen in dem äussersten  $1\frac{1}{2}$  m.M. eine Lichtungleichheit hervorgerufen, welche weiter nach oben fehlt oder gering ist. Diese Lichtungleichheit hat notwendig eine Wachstumsungleichheit und somit eine Krümmung zur Folge.

In gewissem Maasse kann man hier aber von einer Perzeption der Spitze reden bleiben, ja sogar kann man diese perzep-

torische Linsenwirkung der Spitze den „Lichtsinnorganen“ HABERLANDTS anreihen, obwohl ich jede tendenziöse Benennung vermeiden möchte. Die Linsenwirkung der Wurzelspitze (oder auch jene von *Phycomyces*) oder der Laubblätterzellen kann man der Wirkung der Augenlinse parallel stellen, d.h. es wird dadurch rein physikalisch eine Lichtungleichheit hervorgerufen. Wenn einmal die Lichtungleichheit entstanden ist, da ruft diese weiter in den Zellen ungleiche physische und chemische Aenderungen hervor, welche bei manchen Pflanzenorganen (wie bei den *Sinapis*-Wurzeln) z.B. zu Wachstumsungleichheiten führt, beim Auge zu gewissen bekannten Retina-Erscheinungen. Bis so weit kann man die Vergleichung der pflanzlichen Organen mit den höheren Lichtsinnorganen ziehen. Höchstens wird der Einfluss dieser chemischen Aenderungen sich vielleicht bisweilen bei der Pflanze auch auf eine kurze Strecke fortpflanzen können. Zu einer weiteren Vergleichung mit der bei höheren Lebewesen darauffolgenden Perzeption in einem Zentralorgan und der hieraus wieder hervortretenden Reflexbewegung hat man bei der Pflanze nicht das Recht, weil jeder Beweis hierfür durchaus fehlt und eine derartige Vorstellung zu fataler Verwirrung führt. Die Entwicklungshöhe der Pflanze im Hinblick zur Lichtperzeption und Lichtreaktionen (wie Krümmungen, Chlorophyllkörnerbewegung u.s.w.) geht nicht höher wie z.B. jene der Netzhautzellen.

---

## § 29. DAS PROBLEM DES PHOTOTROPISMUS UND SEIN ENDE.

Seit vielen Dezennien, fast während eines Jahrhunderts ist der Phototropismus der beliebte Gegenstand mannigfaltiger Forschungen gewesen. Besonders DE CANDOLLE (1832) hatte dem Phototropismus die ersten wissenschaftlichen Untersuchungen gewidmet. Er hat auch eine Erklärung dieser Krümmungserscheinungen zu geben versucht, welche seinerseits zu einfach und primitiv aufgestellt, aber von den spätern Kritikern zu weit verworfen wurde. Er suchte doch die positiven Krümmungen dadurch zu erklären, dass die Dunkelseite (also die mehr etiolierte Seite) weniger vom Licht gehemmt wurde wie die Lichtseite und das Organ dadurch krumm wurde. Denn es war ihm bekannt, dass die Stengel im Licht im Allgemeinen langsamer wachsen als im Dunkel. Als aber später — u.A. von SACHS — darauf hingewiesen wurde, dass diese Erklärung jedenfalls nicht für negativ-phototropische Organe und ebenso wenig für glashelle einzelne Zellen zutreffen konnte, da war mit Einem der Prinzip von DE CANDOLLE abgelehnt. So wurde bei der weiteren Entwicklung unserer Kenntniss des Phototropismus und der Reizerscheinungen im Allgemeinen die verälterte Meinung DE CANDOLLES bis 1914 nicht mehr berücksichtigt. Es hatte aber keiner bewiesen, dass seine Auffassung jedenfalls für die betreffenden positiven Stengel auch falsch war. Zweitens wurde im Falle der glashellen einzelnen Zellen, derer Vorder- und Rückseite keinen merklichen Intensitätsunterschied aufweisen sollten, die Lichtbrechung ganz übersehen. Drittens war im Allgemeinen bis vor Kurzem die Kenntniss der Reaktion des Wachstums auf Licht (besonders auch der einzelnen Zellen und der Wurzeln) so dürftig, ungenau und fehlerhaft, dass man tatsächlich kein Recht hatte auf Grund dieser Kenntniss die Erklärung des Phototropismus aus Licht-Wachstumsreaktionen so doktrinär abzuweisen.

Die Ablehnung nun der anfänglichen — und allerdings

viel zu oberflächlichen — Erklärung DE CANDOLLES, hat dann aber weiter einen überaus wichtigen Einfluss auf die theoretische Auffassung des Phototropismus — und der Reizerscheinungen im Allgemeinen — ausgeübt. Das Studium des Einflusses des allseitigen Lichtes auf das Wachstum wird ein ganz anderes als die Untersuchung des einseitigen „Lichtreizes,“ und man findet diesen Stoff in den meisten Handbüchern in zwei verschiedenen Kapiteln weit von einander entfernt behandelt. Hat doch das einseitige Licht, wie ein Reiz, bald die so demonstrative Krümmungsreaktion zur Folge, während das Wachstum nach den herrschenden Anschauungen (s. PFEFFER 1904) nicht zu einer auffälligen Reaktion durch das Licht gereizt und nur allmählich etwas verlangsamt werden sollte. Die bequemere makroskopisch wahrnehmbare Krümmungsreaktion wurde immer wieder zum Gegenstand der Untersuchung gewählt, die mühsameren mikroskopischen Beobachtungen des Wachstums unter dem Lichteinfluss wurden längere Zeit vernachlässigt. Dadurch entwickelte — oder besser verwickelte — sich die Untersuchung des einseitigen Lichtreizes in ausgedehntem Maasse, bevor wir genügend über die Einwirkung des gleichseitigen Lichtes unterrichtet waren. Wo etwas genauere Messungen des Wachstums in Licht früher von VINES (1878), REINKE (1876) und STAMEROFF (1897) angestellt wurden, da waren die Beobachtungen nicht zahlreich genug und wurde die Belichtung intermittierend gemacht, wodurch die typische Lichtwachstumsreaktion ganz oder zum Teil verschleiert wurde.

Durch diese Umstände sehen wir das Problem des Phototropismus sich so entwickeln, dass an einen direkten Einfluss des Lichtes auf die Wachstumserscheinung nicht mehr gedacht wird. Das empfindliche Protoplasma wird speziell phototropisch erregt. Wenn die Erregung stark genug geworden ist, giebt sie zu der weiteren phototropischen Reaktion Anlass und bedient sich um die gleichseitige Lichtlage zu erreichen eines ungleichen Wachstums der Vorder- und Rückseite. Obwohl man bei allen Krümmungsreaktionen hat zustimmen müssen, dass sie nur durch ungleiches Wachstum der Vorder- und Rückseite entstehen können, so hat man sich diese Reaktion des Wachstums von der bei ungleichseitiger Belichtung auftretenden pho-

totropischen Erregung des Protoplasmas abhängig gedacht. Von der phototropischen Erregung dieses Protoplasmas würde es — wie von einem primitiven Zentralorgan — abhängen, ob das Organ mit einer starken oder schwachen, mit einer positiven oder negativen Krümmung auf die ungleichseitige Belichtung reagieren wird — und das phototropisch erregte Organ würde dies weiter mittels eines ungleichen Wachstums erreichen.

Nach DE CANDOLLE und bevor ich seit 1914 meine Theorie des Phototropismus ausgeprochen habe, ist dies im Kurzen ohne Ausnahme die Auffassung des Phototropismus. Nun haben wir bei dieser Anschauung der Hauptsache nach zwei Richtungen zu unterscheiden, welche seit einigen Dezennien einander bekämpfen. Da man sich das ungleiche Wachsen nicht erklären will *als ein örtlich ungleiches Wachstum durch die örtlich ungleiche Lichtintensität*, so muss man bei der Hypothese einer spezifischen phototropischen Erregung entscheiden, wodurch das Protoplasma so erregt wird, das später das Organ sich merkwürdigerweise gerade zu der Lichtrichtung orientiert! Und dabei entstehen zwei verschiedene Auffassungen. Nach der ersten, besonders schon von SACHS vertretenen Meinung, ist es die Richtung der Lichtstrahlen selbst, welche vom empfindlichen Protoplasma perzipiert wird. Diese Meinung wurde neuerdings noch auf unrichtigen Gründen (s. Licht und Wachstum I) von NOACK (1914) und sogar noch vor kurzem von HEILBRONN (1917) (s. unten) verteidigt. Nach der zweiten, am besten von OLTMANN'S gegebenen Auffassung, ist es nicht die Richtung, sondern der Intensitätsunterschied in der Zelle oder im Organ bei einseitiger Belichtung, welcher als Reiz für das Protoplasma auftritt und die Orientierung zur Lichtrichtung ermöglicht. Gewiss steht diese Auffassung etwas stärker als die erste, weil die Perzeption eines Intensitätsunterschieds bei weitem nicht so hypothetisch ist, als die einer Lichtrichtung.

Ich brauche nicht länger beim Streit dieser beiden Meinungen zu verweilen, denn ich bestreite das Prinzip, dass beiden zu Grunde liegt. Die herrschende Auffassung sagt, dass das Wachstum nur sekundär ungleichseitig wird zur Erreichung einer bestimmten Krümmungsrichtung, nachdem zuvor das Protoplasma die Ungleichseitigkeit des Lichtes

(durch Richtung oder Intensitätsunterschied) perzipiert hat und von ihr erregt ist. Sie glaubt in einer spezifischen „phototropischen“ Empfindlichkeit, „phototropischen“ Perzeption, „phototropischen“ Erregung. Ich lehne das Alles mit Bestimmtheit ab und nenne es eine überflüssige und irreführende Hypothese, welche in einem halben Jahrhundert nicht bewiesen ist. Sie ist schädlich weil sie zu unrichtigen verwickelten reizphysiologischen Betrachtungen Anlass gegeben hat und den Gedankengang von den wahren physiologischen Vorgängen in den Zellen abgelenkt hat. Die fundamentelle und charakteristische Lebenserscheinung des Wachstums, welche aus dem Betrieb der Assimilations- und Dissimilationsreaktionen hervortritt, wurde um so weniger erforscht und in Betracht gezogen, je mehr die Reizphysiologen auf die mannigfaltigsten Weisen die Objekten reizten: einseitig, zweiseitig, antagonistisch, unter verschiedenen Winkeln, intermittierend, invers gestellt, zugleich geotropisch, teilweise verdunkelt, mit Spitzenbedeckung oder mit Schürzen, mit Eingipsen und schliesslich sogar dekapitiert oder mit anderen horribelen Wunden, wobei vielfach der Untersucher mehr reizend als physiologisch arbeitet. Denn jederman wird fragen: „Und wie steht es denn mit dem Wachstum, welches bald die Krümmung bewirken muss? Wird das Wachstum nicht abgeändert, wenn man auf so verschiedene und bisweilen so derbe Weise (Traumatotropismus, dekapitieren, eingipsen!) die Pflanze angreift?“ Aber in der Reizphysiologie hat man den direkten Einfluss auf das Wachstum viel zu wenig in Betracht gezogen, weil man so sehr überzeugt war, dass die Perzeption des Reizes durch das empfindliche Protoplasma der prinzipielle Faktor war. Wenn die Erregung des Protoplasmas nur eine gewisse Höhe erreicht hatte, konnte die Krümmungsbewegung in die bestimmte Richtung erfolgen.

Zu dieser Entwicklung der Auffassungen hat auch besonders die damit verbundene Vorstellung der Reizwirkung als Auslösung beigetragen. Das Auslösungsprinzip, namentlich von PFEFFER ausgearbeit und für die Reizphysiologen besonders der jüngeren Zeit die beliebte Vorstellung, verstärkte noch den Gegensatz zwischen der Perzeption, wie durch ein primitives Zentralorgan, und die Bewegungsreaktion, wie eine primitive Reflexbewegung.

So hat man sich allmählich die Beschaffenheit der einzelnen Pflanzenzelle viel zu psychisch vorgestellt und auf die einzelne Zelle Vorstellungen und Begriffe aus der menschlichen Sinnesphysiologie übertragen, welche da nur auf das recht komplizierte System des Gehirns mit Sinnesorganen und Nerven als Gesamtheit angewandt werden darf, nicht aber auf die kleine Teilarbeit einer einzelnen Zelle. Obwohl ich nur zu sehr überzeugt bin, dass die einzelne Zelle — aber auch das physisch-chemische System — primitive Grundlagen des höheren vielzelligen und differenzierten Systems aufweist, so muss ich doch aufs kräftigste für die Uebertragung gewisser Begriffe auf die einzelne Zelle oder auf die primitiven Pflanzengewebe warnen, wenn man damit die tiefe, verwickelte psychische Beschaffenheit des Protoplasmas betonen will. Das führt nur von der wissenschaftlichen Analyse ab, welche uns den wahren Bau des Lebens muss erkennen lassen. Ausserdem stellt sich vielfach diese Vorstellung ein, wo durch Unzulänglichkeit der Versuchsergebnissen bessere Begriffe fehlen. So hat man sich vielfach mit dem Ausdruck „Auslösung“ zufriedengestellt, wo die quantitativen Verhältnisse ungenügend bestimmt wurden und die Analyse somit unterblieb. Durchaus verfehlt ist es die Auslösung als das Kriterium einer *physiologischen* Reizwirkung anzusehen, denn gerade gewisse physikalischen Systeme liefern die besten Beispiele einer echten Auslösung.

Als ich aber in 1908 meine Untersuchungen über die Perzeption des Lichtes anfängte, so war ich ebensowohl mit jenem Gedankengang einverstanden. Und als ich die Präsentationszeit immer mehr verkürzen konnte und schliesslich bemerkte, dass schon Belichtungen von  $\frac{1}{100}$ ,  $\frac{1}{1000}$  Sek. von der Pflanze aufgenommen wurden und zur Reaktion führten, so schien mir das anfangs um so mehr ein Beweis der typischen Auslösung. Die Produkte, welche sich aus Zeit und Intensität ergaben, warfen dann aber ein neues Licht über diese Sache und liessen auf diesem Punkt die Wirklichkeit einfacher und klarer erscheinen, als wie wir sie vorher geahnt hatten. Es ergab sich hieraus doch den Grundsatz der Photochemie, welche die weitere Untersuchung der quantitativen Beziehung zwischen Reiz und Reaktion (z.B. im Spektrum) ermöglichte. Und damit war gerade das charakteristische einer Auslösung angegriffen. Die photochemische Beschaffenheit der Perzeption

liess sich dann weiter in den verschiedenartigen Versuchen bis in Einzelheiten aus der Reaktion erkennen.

Aber das gab noch keine Lösung der phototropischen Erscheinung im Ganzen. Obwohl die in der Literatur bekannten Tatsachen nicht ermutigend waren, so konnte ich doch nicht glauben dass, wenn die einseitige Belichtung einen Wachstumsunterschied hervorruft, die allseitige Belichtung keine typische Wachstumsreaktion hervorrufen würde. Und dieser Gedankengang führte zur Entdeckung der Lichtwachstumsreaktion bei *Phycomyces nitens*, welche ich in 1914 publizierte, während VOGT für *Avena* ebenfalls eine Lichtwachstumsreaktion feststellte.

Als es sich nun herausstellte, dass das Wachstum mit einer typischen Reizreaktion auf das Licht (gleichseitig oder nicht) antwortet, da habe ich untersucht erst bei *Phycomyces*, später bei *Helianthus*, ob nicht diese Lichtwachstumsreaktion die völlige Erklärung des Krumm-werdens der Organe ist, wenn das Licht ungleichseitig einfällt und es also notwendig ungleichseitige Wachstumsänderungen hervorruft. Und da dies schon bei *Phycomyces* bis in Einzelheiten zutraf, so habe ich meine Erklärung des Phototropismus schon in 1914 für *Phycomyces* gegeben und sie in 1915 näher für *Helianthus*-Hypokotylen bewiesen. Obwohl meine Theorie, welche so sehr gegen die allgemeine Auffassung eingeht, öffentlich noch keinen Anklang gefunden hat, so brauche ich jetzt nach den Erfahrungen bei *Phycomyces*, *Helianthus* und *Sinapis* nicht mehr daran zu zweifeln, dass sich dies wohl bessern wird. Denn sie arbeitet nur mit den Tatsachen und braucht nicht mehr die ganz unbewiesene Hypothese einer spezifisch-phototropischen Perzeption, Empfindlichkeit und Erregung des Protoplasmas. Man kann dieses Prinzip mit seinen verwickelten Konsequenzen, so wie wir es bis vor kurzem gepflegt und anerkannt haben, wie einen Ballast fahren lassen. Nach dem üblichen Prinzip ist die phototropische Erregung primär und das ungleiche Wachstum sekundär, das ungleiche Wachstum also nur Mittel (Reflex-bewegung) um sich zur perzipierten Licht-richtung zu orientieren. Dagegenüber stelle ich: *die Reaktion des Wachstums auf Licht ist primär, der Phototropismus ist sekundär*. Sie ist der notwendige Erfolg der Lichtwachstumsreaktion, wenn das Licht durch Ungleichseitigkeit eine

ungleichseitige Lichtwachstumsreaktion bedingt. Auch die Tatsache, dass der Phototropismus der Pflanze nützlich sein kann (besonders z.B. bei der Orientierung der Blätter) ist mir kein Reden die kausale Reihenfolge der Wirklichkeit umzuordnen. Dass die bei einem immerhin kausalen Zusammenhang hervortretenden Erscheinungen oder Eigenschaften im Allgemeinen dem Individuum „nützlich“, „zweckmässig“ sein können, ist eine Tatsache, welche mit dem Kausalverband nicht streitet und eine allgemeine, andersartige Erklärung braucht, welche wir hier ruhen lassen können.

Was nun dem Phototropismus anbetriefft, so will ich mit Absicht stark betonen, wie es mir überaus nötig und hohe Zeit erscheint sich von dem bis jetzt üblichen Gedankengang beim Phototropismus loszumachen.

Das Problem an sich des Phototropismus ist leer geworden. Weitere theoretische Betrachtungen über dieses Problem würden uns nur noch länger von der Forschung der wirklichen und dadurch inhaltsreichen Erscheinungen des Wachstums fernhalten. Im Phototropismus selbst doch liegt kein Problem; denn der Phototropismus ist eine reine Wachstumserscheinung. Aber das Wachstum ist als Lebenserscheinung eine Problem voller Tiefe.

Da man aber nicht leicht das Alte fahren lässt, besonders wenn es uns längere Zeit gefesselt hat und weil man die Tiefe und Reiz eines Problems nicht gern als erschöpft aufgibt, wenn man sie noch nicht in einem neuen erblickt, so scheint es mir nicht überflüssig hier im kurzen die Tatsachen zusammenzufassen, welche ich meines Erachtens zum Beweis dieser Auffassung gegeben habe, und will ich weiter in § 30 die Bestimmung des neuen Problems etwas näher erläutern.

I. Die Organe, welche bei einseitigem Licht phototropisch krümmen, zeigen eine Lichtwachstumsreaktion in gleichseitiger so wohl wie in einseitiger Belichtung. (*Phycomyces*, *Helianthus*, *Sinapis*-Wurzeln).

II. Die Organe, welche keine Lichtwachstumsreaktion aufweisen, zeigen unter den nämlichen Versuchsbedingungen

auch kein Phototropismus bei einseitiger Belichtung (*Raphanus*- und *Avena*-Wurzeln).

III. Bei einseitiger Bestrahlung geht immer die Lichtwachstumsreaktion (Wachstums-Beschleunigung oder Verringerung) der Krümmung voraus. Die Krümmung entsteht niemals ohne vorhergehende Wachstumsreaktion.

IV. Der Phototropismus der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* wird durch die ungleiche Lichtwachstumsreaktion an Vorder- und Rückseite der Zelle bedingt. Diese ungleiche Reaktion des Wachstums wird durch die ungleiche Belichtung bedingt, welche von der Lichtbrechung in diesen Zellen wie in zylindrischen Linsen hervorgerufen wird.

Bei Einwirkung bestimmter Lichtmengen kann man aus der Lichtwachstumsreaktion und der Lichtbrechung in der Zelle, die *Zeit* des Eintretens der Krümmungen, die *positiven* Krümmungen nach mässigen Lichtmengen, das *Hin- und Herschwanken* nach grossen Lichtmengen, die *negativen* Krümmungen besonders oberhalb 2 Mill. M.K.S., völlig erklären. Diese Erscheinungen folgen notwendig daraus.

Das Auftreten positiver Krümmungen bei Dauerbelichtung in mässigen Intensitäten und negativer Krümmungen in sehr hohen Intensitäten erfolgt ohne weiteres aus dem Wachstums-surplus, welches in mässigen Belichtungen mit der Intensität steigt, in den hohen aber sinkt und in ein Wachstumsdefizit übergeht.

V. Es stellte sich heraus, dass nur die Belichtung der kleinen wachsenden Zone eine Lichtwachstumsreaktion hervorruft, dass also das Licht nicht auf die ganze Zelle, sondern auf das Wachstum bestimmter Zellwandteile einwirkt. Und ebenfalls können die phototropischen Krümmungen nicht hervorgerufen werden, wenn man die kleine wachsende Zone genau verdunkelt, obwohl die ganze weitere Zelle einseitig bestrahlt wird. Das letzte stimmt also mit der Erfahrung bei der Lichtwachstumsreaktion.

VI. Es wurde von BUDER neuerdings bewiesen, dass durch Aenderung der Lichtbrechung in einem Medium aus Paraffinöl auch die Krümmungsrichtung umgekehrt wird,

gerade wie meine Theorie des Phototropismus dies fordert. Aber man muss darauf achten, dass hiërmit wohl zu Gunsten meiner Theorie die Auffassung der Lichtrichtungs-Perzeption widerlegt wird, nicht aber der Prinzip der Perzeption eines Intensitätsunterschieds. Die Argumente für meine Theorie können nicht aus der Lichtbrechung *allein* gefunden werden, denn diese können auch zum Prinzip der Lichtunterschiedsperzeption verwendet werden, — aber nur in der Wachstumsreaktion in Zusammenhang mit dieser Lichtverteilung.

VII. Die Hypokotylen von *Helianthus globosus* zeigen im Gegensatz zu *Phycomyces* eine negative Lichtwachstumsreaktion, aber ebenfalls positive Krümmungen. Und dennoch war auch hier der positive Phototropismus völlig aus der Lichtwachstumsreaktion zu erklären, obwohl in ganz anderer Weise als bei *Phycomyces*. Denn, während die Wachstumsreaktion die Umgekehrte war von der bei *Phycomyces*, so war auch die Lichtverteilung hier umgekehrt. Die stärkste Intensität, welche bei *Phycomyces* an der Hintenwand liegt, wird bei *Helianthus* in der Vorderhelft gefunden, so dass auch hier — obwohl durch andere Ursachen — positiver Phototropismus auftreten muss. Dies ist also der Fall, wobei die Meinung DE CANDOLLES völlig zutrifft.

VIII. Wenn man die Intensitäten der Vorder- und Hintenseite bei *Helianthus* vergleicht und aus der Lichtwachstumsreaktion berechnet, wie viel die eine Seite in einer gewissen einseitigen Belichtung weniger wachsen wird als die andere, so findet man daraus einen Krümmungswinkel, welcher mit dem experimen tellaufgefundenen recht gut stimmt (s.L.u.W.II).

XI. Bei den Wurzeln von *Lepidium sativum* konnte ich kaum eine sehr schwache Lichtwachstumsreaktion, und unter den nähmlichen Bedingungen in einseitiger Belichtung gar kein Phototropismus feststellen. Wo bei den Wurzeln von *Raphanus* und *Avena* die Lichtwachstumsreaktion völlig fehlt, fehlt unter diesen Bedingungen ebenfalls der Phototropismus.

Wo aber bei *Sinapis*-Wurzeln der negative Phototropismus, besonders in höheren Intensitäten deutlich auftritt, da wurde

auch die Lichtwachstumsreaktion aufgefunden. Diese weist eine Verringerung auf und führt dennoch zu negativen Krümmungen. Das rührt daher, dass in der dünnen Wurzelspitze das Licht durch die teils zylindrische, teils parabolöide Form in der Hintenhälfte die stärkste Intensität hervorruft. Die Krümmung entsteht in jener Zone, wo dieser Intensitätsunterschied auftritt, nicht aber im weiteren Teil der wachsenden Zone, wo die Form der Spitze keinen Einfluss mehr hat.

Das Weiterrücken der Krümmungsstelle wird von dem Wachstum des spitzwärts gelegenen Wurzelteiles bedingt. Sie ist hier also nur scheinbar.

X. Wenn man den äussersten m.M. der Wurzelspitze vor dem direkten Lichteinfall schützt, also die Lichtbrechung durch diese äusserste Spitze ausschliesst, so hört der negative Phototropismus auf, und es treten zum Teil keine, zum Teil wenige bald positive bald negative Krümmungen auf.

Wenn man die Wurzeln in Oel taucht, dessen Brechbarkeit ungefähr gleich der der Spitze ist, so werden in starker Intensität bei den meisten Keimlingen die negativen Krümmungen der Spitzenzone aufgehoben, und tritt an der sonst nicht krümmenden Zone meistens positiver Phototropismus auf.

In allen Fällen, wo ich seit 1914 die Lichtwachstumsreaktion bestimmte und die Lichtverteilung im Organ in Betracht zog, haben diese beiden Faktoren die phototropischen Erscheinungen völlig bis in Einzelheiten erklärt. Es zeigte sich jedesmal, *dass der Verlauf der phototropischen Krümmungen aus den Lichtwachstumsreaktionen bei einer bestimmten ungleichseitigen Lichtverteilung notwendig so folgen muss.* Damit sind wir am Ende des Problems des Phototropismus angelangt. Die Lichtwachstumsreaktion ist jetzt von Keinem mehr zu leugnen. Ebenso wenig, dass sie auch bei einseitiger Bestrahlung auftritt. Wo aber bei einseitiger Bestrahlung lokal ungleiche Intensitäten auftreten, wird die Lichtwachstumsreaktion lokal ungleich, und muss eine Krümmung auftreten, was allerdings auch der Fall ist.

Will dann jetzt noch einer neben dieser Reizreaktion des Wachstums auch noch eine spezifische phototropische Erregung annehmen, welche sich des Wachstums bedient,

um sich zur Lichtrichtung zu orientieren? Das ist ja durchaus überflüssig, unbewiesen und unfruchtbar.

Ich will jetzt noch einmal überlegen auf welchen Gründen man sich vielleicht noch an der bis jetzt üblichen Auffassung des Phototropismus festhalten wird. Da haben wir an erster Stelle die Bemühungen, welche NOACK (1914) und neuerdings HEILBRONN (1917) gemacht haben um die Perzeption der Lichtrichtung statt des Intensitätsunterschieds zu beweisen. Dass die Beweise NOACKS auf Fehlern beruhen, habe ich schon in 1914 ausführlich gezeigt. HEILBRONN hat eine vorläufige Mitteilung gegeben in den Ber. d. D. Bot. Ges. und er meint durch gewisse Versuche bewiesen zu haben „dass bei gleichem Lichtgenuss der Oberflächen antagonistischer Seiten *die* Richtung als Angriffsrichtung des Lichtreizes perzipiert wird, in welche die meisten Lichtstrahlen das lichtempfindliche Gewebe durchsetzen. Nicht Unterschiede im Lichtgenuss antagonistischer Flanken, sondern die Menge gleichgerichteter Strahlen in der Zelle scheint den Ausschlag zu geben.“ Mit Recht sagt HEILBRONN „bei gleichem Lichtgenuss der *Oberflächen*“. Aber es kommt ja nicht auf die Lichtstärke der *Oberflächen* aber des *Inneren* der Zellen und Geweben an. Und wenn HEILBRONN die *Avena*-Koleoptile einerseits mit diffusem andererseits mit parallelem Licht bestrahlt, sodass die örtliche Intensität an der Vorder- und Hintenoberfläche dieselbe ist, so ist die Belichtung im Innern noch nicht symmetrisch. Denn der Gang der parallelen Strahlung einerseits und der diffusen andererseits ruft gerade im Innern der Zellen (oder der Geweben) Intensitätsunterschiede hervor, weil die parallele Strahlung in viel stärkerem Maasse der Lichtbrechung unterworfen ist als die mehr diffuse Belichtung. Daraus erklärt es sich, dass die Koleoptile, auch wenn dass diffuse Licht sogar an der Oberfläche stärker war als das parallele Licht an der anderen Oberfläche, die Pflanze sich dennoch zum parallelen Licht krümmen kann. Jedenfalls hat HEILBRONN gar nicht erwiesen, dass er durch die antagonistische Bestrahlung mit oberflächlich gleich starkem oder stärkerem *diffusem* Licht den Intensitätsunterschied, welchen die gegenseitige *parallele* Belichtung hervorruft, aufgehoben oder umgekehrt

hat. Die Krümmung beweist nur, dass dies nicht der Fall war, und HEILBRONN hat hiermit gar kein Beweis für die Lichtrichtungsperzeption gegeben. Es ist bei diesen scheinbaren Beweisen der Richtungs-Perzeption immer wieder derselbe Fehler, dass man sich über die Lichtverteilung im Innern nicht klar macht. Das wird ja besonders bei *Avena* nicht leicht sein, aber der Mühe lohnen, wo wir einen halbdurchsichtigen Hohlzylinder haben, grossenteils mit einem anderen Gewebe gefüllt und an der Spitze ungefähr paraboloidförmig gekrümmt und hier vielfach hohl.

Auch die weiteren Versuche HEILBRONNS zwingen gar nicht zu der von ihm erwünschten Schlussfolgerung.

Er belichtet Koleoptile zwischen einem weissen und schwarzen Schirm von oben her. Die Keimlingen bleiben gerade. Das beweist nur das die Menge des diffusen vom Papier reflektierten Lichtes im Innern des Gewebes einen viel zu geringen Lichtunterschied im Innern an der gleichseitigen direkten Bestrahlung hinzufügt, um zu einem merklichen Wachstumsunterschied zu führen.

Koleoptile, bei welchen die eine Hälfte mit Tusche in Arabischer Gummilösung schwarz gemacht wurde (wie ändert dieses Eingreifen das Wachstum?), krümmen nach HEILBRONN, von oben her belichtet, nicht; in diffusum „allseitigem“ Lichte aber wohl nach der lichten Seite. Wenn man die Hälfte seitlich bestrahlt, so wird die lichte Hälfte mit einer ungewein viel grösseren Lichtmenge bestrahlt als wenn man von oben her auf die Spitze belichtet. Das Ergebnis des Versuches beweist nur, dass bei dieser Belichtung von oben her keingenügender Wachstumsunterschied auftritt um den Keimling unter diesen abnormalen Bedingungen krümmen zu lassen. Man bedenke doch, dass die anscheinend verdunkelte Hälfte keineswegs verdunkelt ist und eine ansehnliche Lichtmenge aus der belichteten Hälfte empfängt, nicht nur diffus aber vielleicht auch durch Brechung des Lichtes auf die paraboloidförmige Spitze. Wie hier die Sache genau liegt, darauf will ich nicht näher eingehen, aber nur behaupten, dass also auch dieser Versuch bei weitem nicht exakt ist und HEILBRONNS Folgerungen nicht berechtigt.

Ein letzter Versuch HEILBRONNS wurde so angestellt, dass die geschwarzte Hälfte seitlich mit parallelem Licht bestrahlt wird, wobei das Licht durch sehr kleine Risse in

der Tuschebedeckung eindringt. Die Keimlinge krümmen sich dem Licht zu. Das wird keinem wundern, aber HEILBRONN fügt hinzu: „obwohl der absolute Lichtgenuss der ungeschwärzten Hälfte ein ganz beträchtlicher ist.“ Woher kann dieser Lichtgenuss anders als von dem an der „schwarzen“ Seite einfallendem Licht herrühren? Sonst stehen die Keimlinge nicht in einem dunklen, reflex-losen Raum. Vielleicht dass die sehr kurze Beschreibung die Aufstellung dieses Versuches etwas schwierig erkennen lässt.

In keiner Weise hat HEILBRONN den Beweis gebracht, dass die Pflanze die Lichtrichtung perzipiert, denn in keinem Versuch hat er eine parallele Durchstrahlung ohne Intensitätsunterschied erreicht. Hingegen hat der wertvolle Versuch BUDERS gezeigt, dass durch Umkehrung des Intensitätsunterschieds die Krümmungsrichtung ebenfalls umgelegt wird, obwohl die Lichtstrahlen, das eine Mal konvergierend, das andere Mal divergierend, in beiden Fällen von vorn nach hinten gerichtet bleiben. Das ist die beste und meist schlagende Widerlegung des Prinzips der Lichtrichtungsperzeption.

Das Resultantengesetz, welches von HAGEM (1911) für den Phototropismus, von BUDER (1917) für die Phototaxis bewiesen und auch für den Phototropismus diskutiert wurde steht mit meiner Theorie des Phototropismus in vollem Einklang. Es zeigt sogar dass die Krümmung im Allgemeinen recht mechanisch aus dem ungleich starken Wachstumsbestreben resultiert. Dass schon in der Erregung bei der zweiseitigen Belichtung die resultierende Krümmungsrichtung festgelegt („entschieden“) würde und darauf durch eine einfache Krümmungsreaktion diese Richtung erreicht würde, wäre nur eine reine überflüssige Hypothese. Wenn wirklich eine spezifische phototropische Lichtunterschiedsperzeption statt fand, konnte man eher erwarten, dass sich die Pflanze nach Perzeption der ungleichen Intensitäten sich zur stärkeren orientieren würde. Ich will aber nicht auf solche Spekulationen, welche mir gerade zuwider sind, eingehen und weise nur darauf hin, dass das Resultantengesetz recht natürlich nach der Lichtwachstumsreaktion zu erwarten ist. Man kann hier — so man will — noch auf recht mannigfaltige Weise die pflanzlichen Organe belichten

und sich mit vielen Belichtungsvariationen beschäftigen und sogenannte Gesetze auffinden. *Wenn man das aber auch jetzt noch weiter ausbreitet und damit weiter fährt, so wird das Alles allmählich nur Spielerei. Man zwingt die Organe nur auf die mannigfaltigsten Weisen zu ungleichem Wachstum und hat im Grunde nur mit einer wirklich-interessanten Erscheinung zu tun: die Lichtwachstumsreaktion.* Nur in so weit diese ungleiche Belichtungen uns über diese Reaktion weitere Auskunft geben, scheinen sie mir gerechtfertigt. Wo sie aber zu weiteren Spekulationen über den Phototropismus Anlass geben, scheinen sie mir recht unfruchtbar und schädlich, in so weit sie uns von der Vertiefung und Erforschung des reellen Problems des Wachstums fernhalten.

Man wird schliesslich noch auf jene Fälle hinweisen, wo die Krümmung an einer anderen Stelle stattfindet, als die Belichtung (s. ROTHERT 1896). Wir müssen dabei — wie ich schon in § 19 betont habe — besonders darauf achten, ob wirklich aus den belichteten Teilen kein Licht in den sogenannten dunklen Teil eindringt, denn das ist, wie ich selbst erfuhr, in vielen Fällen nicht auszuschliessen und war unzweifelhaft in manchen Versuchen der Fall. Wo dieser Versuch aber einwandfrei aufgestellt werden kann und bewiesen würde, dass tatsächlich die Krümmung an einer vom Anfang an vollkommen dunklen Stelle auftritt, so würde auch das nicht im geringsten gegen meine Auffassung streiten. Man wird dann nur festzustellen haben, ob nicht ebenfalls bei gleichseitiger Belichtung an dieser verdunkelten Stelle die Lichtwachstumsreaktion auftritt, und das wird zweifellos der Fall sein, wenn bei einseitiger Belichtung an der nämlichen dunklen Stelle ein Wachstumsunterschied (= Krümmung) entstehen kann.

Man wird dabei noch auf den speziellen Fall von *Setaria* hinweisen, wo die Belichtung des krümmenden Hypokotyls selbst keine Krümmung bewirkt, wohl aber die Belichtung des unmittelbar darüber geliegenden Kötyledons. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass dies dadurch entsteht, dass die direkte Belichtung der krümmenden Stelle kein genügenden Lichtunterschied in der wachsenden Zone hervorruft, so wie dies an einem grossen Teil der wachsenden Zone der *Sinapis*-Wurzeln ebenfalls auftritt. Wenn aber im un-

mittelbar darüber geliegenden anders gebauten Kotyledons bei einseitiger Bestrahlung wohl ein genügender Lichtunterschied vor und hinten entsteht, so dringt auch in das unmittelbar darunter liegende Gewebe unzweifelhaft eine Lichtungleichheit (oder eine unmittelbar aus ihr erfolgende photochemische Ungleichheit) ein.

Ich hatte diesen Punkt ruhen lassen können, meinte aber dass es gut war im voraus hierauf zu weisen, da man sonst zu sehr geneigt sein würde in diesen nicht einmal einwandfreien Versuchen ein Argument für die alte Auffassung des Phototropismus zu sehen. Auch wenn sie zum Teil einwandfrei sind, so widersprechen sie meiner Theorie nicht.

Es folgt aus diesen Erwägungen immer wieder, dass man den direkten Einfluss des Reizes auf die Wachstumsprozesse und die Verteilung des Lichtes bei der speziellen angewandten Bestrahlungsweise genau berücksichtigen muss. Nur wenn man das nicht oder unvollständig tut, wächst das Beweismaterial für den mystischen Begriff der spezifischen phototropischen Empfindlichkeit und Erregung.

Ich zweifle nicht daran, dass man durch unvollständige Berücksichtigung der Wachstumsreaktion und der Lichtverteilung noch manchmal mit scheinbaren Argumenten gegen die Wachstumstheorie des Phototropismus hervorkommen wird.

Diese Theorie ist im kurzen die folgende:

**Die Lichtwachstumsreaktion ist die primäre, der Phototropismus die sekundäre Erscheinung, welche notwendig aus ihr erfolgt, wenn durch örtlich ungleiche Belichtung, örtlich ungleiche Lichtwachstumsreaktionen entstehen.**

Wir haben uns mit jenen Vorstellungen der üblichen Auffassung behelfen müssen, so lange wir noch an der Aussen-  
seite des phototropischen Prozesses standen. Da aber, meines Erachtens, dieser Prozess, was dem Phototropismus anbelangt, jetzt in seine mehr fundamentalen Faktoren zerlegt ist, da ist das spezielle Problem des Phototropismus zum Ende und sind wir, zur allgemeinen Frage der Reizphysiologie des Wachstums gelangt.

---

### § 30. DIE LICHTWACHSTUMSREAKTION ALS ANFANG WEITERER FORSCHUNG.

Man hat wohl gegen diese Lösung des Phototropismus den Einwurf gemacht, sie sei zu einfach um wahr zu sein. Nun ist allerdings die Verwickeltheit überaus kein bessere Gewähr für die Wahrheit. Doch kann ich es mir eindenken, dass man gegen eine so nüchtere Erklärung des Phototropismus, als Lebenserscheinung, nach anderen sogar eine Aeussierung des Sinneslebens der Pflanze, den Einwurf machen will, dass sich das Leben nicht so einfach erklären lässt, und ich kann mir vorstellen, dass Viele schon aus diesem Grunde allein, ohne genauere Untersuchung eine solche Erklärung intuitiv ablehnen. Aber man soll nicht denken, dass ich mit meiner Theorie des Phototropismus meine, tief in das noch unentdeckte Geheimnis des Lebens eingedrungen zu sein. Ich meine nur gezeigt zu haben, wo die Tiefe der Lebenserscheinung nicht liegt und wohin wir uns zur tieferen Erforschung zu wenden haben. Da wir jetzt gerade durch den äusseren Anschein des Phototropismus hindurchgedrungen sind, so schauen wir, dass im Phototropismus selbst kein inhaltsvolles Lebensproblem mehr liegt, aber dass dieses tiefer geliegen ist in der Wachstumserscheinung selbst. Gerade darum habe ich mich von der jetzt eingetretenen Unfruchtbarkeit und Leerheit der speziellen phototropischen Untersuchungen abgewandt und sie durch das Studium des Wachstums ersetzt. Man wird vielleicht fragen, ob ich dann die früheren phototropischen Untersuchungen ebenfalls als wertlos bezeichne. Das ist nun aber im allgemeinen nicht der Fall. Sie haben uns jedenfalls zum Teil das Problem des Phototropismus lösen helfen, zum Teil — wie im Falle des Energiemengegesetzes — haben sie uns fundamentelle Gesetze der Lebenserscheinungen erkennen lassen, wobei die phototropische Krümmung uns ein bequemes Kriterium und genauer Indikator war. In so weit kann der Phototropismus uns vielleicht noch einige Dienste beweisen.

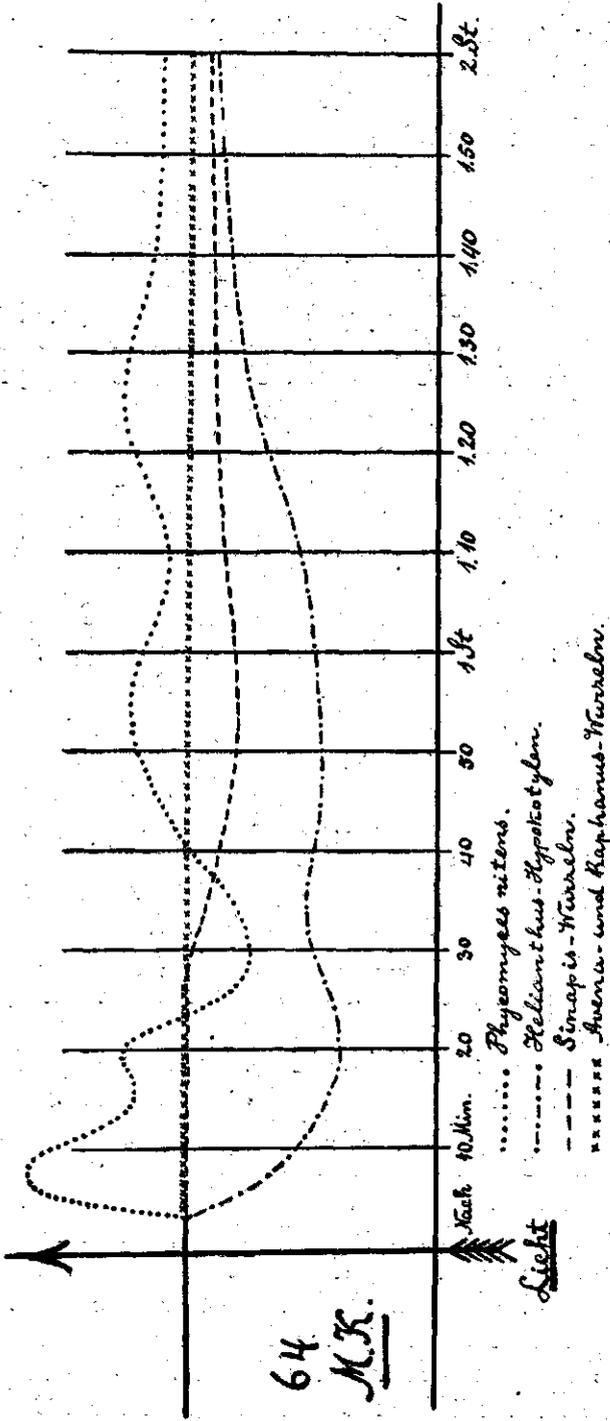


Fig. 15.

Vergleichende Darstellung der Lichtwachstumsreaktion bei *Physcomyces*, *Helianthus*-Hypokotylen, *Sinapis*, *Avena*- und *Raphanus*-Wurzeln, in 64 M.K. Dauerbelichtung.

Nachdem der Phototropismus in seine Faktoren analysiert ist, können wir das Alte ruhen lassen und uns zum Aufbau neuer Fragen wenden, welche schon aus den gerade festgestellten Wachstumserscheinungen hervortreten.

Wir wollen uns aber erst das Material ansehen, worüber wir seit kurzer Zeit in der Literatur verfügen.

Ausserhalb der Arbeit von VOGT mit *Avena*-Koleoptilen, und den meinigen mit *Phycomyces*, *Helianthus*-Hypokotylen und den Wurzeln von *Lepidium*, *Raphanus*, *Avena* und *Sinapis*, ist noch eine Arbeit von Frl. H. JACOBI (1917) erschienen: „Wachstumsreaktionen von Keimlingen, hervorgerufen durch monochromatisches Licht“. Es sei nur beiläufig bemerkt, dass man bei Benützung der Farbenfilter kein echtes monochromatisches Licht erzielt; nur wenn man den schwierigeren und exacteren Weg des Spektrums wählt, darf man behaupten monochromatisch gearbeitet zu haben. Monochromatisch-blau z.B. heisst bei Frl. JACOBI die Strahlung „von  $480 \mu$  an“. Was der Versuchsordnung anbelangt, so wird erwähnt, dass die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse (letztere mit einem Thermograph aufgezeichnet) „ziemlich konstante“ waren. Ob das bei genauen Messungen hinreichend ist, kann man bezweifeln. Auch wurden die Versuche bei „schwachem Licht (10 M.K. in 3 M. Distanz)“ makroskopisch angestellt. Dass derartige Belichtungen merkliche Lichtwachstumsreaktionen hervorrufen können, habe ich schon genügend angezeigt. Warum wurde hier kein schwaches rotes Licht verwendet? Jetzt wurden die Pflanzen jede 24 Stunden also mit 1 M.K. während der Messung belichtet.

Gegen diesen makroskopischen Messungen habe ich schon früher gewisse Einwände gemacht. Sie haben den Vorteil, dass sie während viel längerer Zeit fortgesetzt werden können und dafür können sie wertvoll sein. Man muss aber bedenken, dass sie die interessantesten Einzelheiten des Reaktionsverlaufes ganz verhüllen und für das Wachstum in den ersten 24 Stunden eine mittlere Zahl aufliefern, woraus man nahezu nichts ableiten kann. Darum kann ich sie zur Vergleichung mit den mikroskopischen Beobachtungen schwerlich heranziehen, obwohl sie für den weiteren Verlauf während mehrerer Tage nach kräftigen Belichtungen, oder bei Dauer-

licht gewiss interessante Tatsachen auf liefern können. Besonders das lange Anhalten der Wachstumsschwankungen nach den Belichtungen, also der lange fortgesetzte wellenartige Verlauf des Wachstums, steht mit den Befunden bei mikroskopischen Beobachtungen in Einklang. Uebrigens haben diese groben Beobachtungen jede 24 St. wenig Wert für den Verlauf der Reaktion. Wenn z.B. Frl. JACOBI sagt (S. 118) „dauert die Belichtung länger, zum Beispiel 1 Stunde, so zeigt sich die Beschleunigung bei den grün belichteten Pflanzen schon am zweiten Tage, bei den blau belichteten erst am sechsten Tage,“ so erweckt dies eine unrichtige Vorstellung der Reaktion. Dass sich die Beschleunigung erst am zweiten und sechsten Tage zeigt, davon trägt nur die Messungsweise jede 24 St. Schuld. Beschleunigung wird gewiss wohl viel früher anfangen und sich manchmal in den ersten 24 Stunden wiederholt haben. Die Ergebnisse von Frl. JACOBI sagen nur aus, dass — wie in dem genannten Beispiel — die Summe der Verringerungen jene der Beschleunigungen bis zum zweiten, resp. sechsten Tage übertrifft.

Weiter hat die Vergleichung des grünen und blauen Lichtes absolut keinen Wert. Die einzige Angabe über die Energie dieser beiden Belichtungen ist (S. 114) dies, dass durch die Filter aus der verwendeten Bogenlampe 11.25-mal so starkes rotes, 64-mal so starkes grünes und 100-mal so starkes blaues Licht durchgelassen wird als aus 25 M.K. einer Osramlampe. Da Frl. JACOBI aber das Energieverhältnis des roten, grünen und blauen Bezirks einer Osramlampe nicht in Betracht zieht, ist ihre Vergleichung des roten, grünen und blauen Lichtes vollkommen wertlos. Jetzt hat Frl. JACOBI mit der ganzen Vergleichung des roten, blauen und grünen „monochromatischen“ Lichtes nichts mehr erreicht als bei der Anwendung verschiedener Intensitäten. Hatte sie diese Farben selbst vergleichen wollen, so hätte sie durch in Betrachtziehung der spektralen Energieverteilung der Osramlampe, die Belichtung mit rot, grün und blau so einrichten müssen, dass die Energieintensität (und somit bei gleichem Belichtungsdauer die Energiemenge) gleich war. Dann hatte das Resultat eine spezielle Vergleichung von Rot, Grün und Blau auf geliefert. Jetzt nicht. Obwohl schon im 1909 diese Sache bei der Anwendung des Spektrums ausführlich von mir aus einander gesetzt ist, so scheint man in dieser

Hinsicht noch immer die grössten Fehler zu machen. Für die Methode s. weiter BLAAUW (1909) und H. SIERP (1918), und S. 202 dieser Arbeit.

Frl. JACOBI hat weiter Auxanometerversuche angestellt. Darin finden wir den Zuwachs pro Stunde nach verschiedener Belichtung registriert. Das kann jedenfalls ein genaueres Bild des Wachstumsverlaufs geben. Doch geben auch hier die noch grossen Intervalle von 1 Stunde zu unrichtigen Schlüssen Anlass, z.B. wo Frl. JACOBI (S. 121) sagt: „Ob gleich nach Einwirkung des Lichtreizes Beschleunigung oder Verzögerung auftritt, ist von der Dosierung des Reizes abhängig.“ Aber dieses „gleich nach Einwirkung“ hat Frl. JACOBI nicht festgestellt. Bei mikroskopischer Beobachtung würde sie gefunden haben, dass gleich nach der Belichtung das Wachstum entweder immer eine Verzögerung oder immer eine Beschleunigung aufweist. Ihr Befund trifft nur für das Gesamteffekt einer Stunde zu, aber führt dadurch leicht zu unrichtigen Schlüssen.●

Als man sich nun aber auf Tabel III die Auxanometeraufschreibungen ansieht, so müssen wir da im Laufe vieler Tage nach der Belichtung die Verdichtungen und Auflockerungen der Spiralen, also Verlangsamung und Beschleunigung des Wachstums aufmerken. Erstens kann man das Effekt der Belichtung in den ersten Stunden nach der Belichtung nicht wohl beurteilen, weil die Abbildungen keine Aufschreibungen *vor* der Belichtung geben! Weiter wunderte es mich, dass eine Belichtung mit  $1\frac{1}{4}$  M.K. während 3 Min. also mit 225 M.K.S., am dritten Tage (nach 50 Stunden) eine stundenlange Verzögerung des Wachstums bewirken sollte. Das schien mir nach den Erfahrungen bei der empfindlichen *Phycomyces* und bei *Helianthus* wohl recht zweifelhaft. Ich habe darauf die ebenfalls registrierte Kontrolle der *Dunkelpflanzen* ausgemessen und finde dass der Zuwachs der Keimlinge in aufeinanderfolgenden Stunden z.B. folgende Verhältnisse zeigt:

Taf. I: 23—20—11—21—19—36—20—15—18—21—23—24—26—  
19—19—u.s.w.!

Taf. III:

(Am zweiten Tage): 18—26—25—24—19—15—19—20—34—18—19  
u.s.w.!

(Am dritten Tage): 18—21—22—17—15—27—17—20—22!

(Am fünften Tage): 17—14—9—12—17—14!

Das sind die unter konstanten Bedingungen wachsenden Keimpflanzen, welche Frl. JACOBI mit ihren Versuchspflanzen vergleicht. Man kann hieraus ersehen, welchen Wert man diesen Untersuchungen beizulegen hat. Denn ich erkläre bei den zahllosen Messungen, welche ich unter sehr konstanten Bedingungen ausgeführt habe, niemals derartige Schwankungen bei der Pflanze in aufeinander folgenden Stunden beobachtet zu haben. Sie waren dann gerade schwierige Objekte um eine wirkliche Reaktion festzustellen. Der wunderliche Wachstumsverlauf der Dunkelpflanzen beweist, dass die Pflanzen entweder unter stark schwankenden Einflüssen standen, oder dass der Auxanometer oder der Registrierapparat ungeheure Fehler gehabt hat.

Ich würde nach dieser Erfahrung nicht so ausführlich bei dieser Arbeit verweilt haben, wenn es nicht so sehr erwünscht war Kritik zu üben an Arbeiten, welche in die wissenschaftliche Literatur aufgenommen werden.

Es hat H. SIERP (1918) einen Teil seiner Versuche bekannt gemacht, wobei er den Einfluss verschiedener Intensitäten bei Dauerbelichtung an verschiedenen Zeiten der grossen Wachstumsperiode feststellt. Er macht seine Resultate in deutlichen Abbildungen klar, und zeigt, wie nicht nur die Wachstumsgeschwindigkeit, sondern auch die Wachstumsperiode stark abgeändert wird. Seine Beobachtungen finden leider nur jede 12 Stunden statt. Dadurch tritt aus seinen Versuchen mehr die Abänderung der Wachstumsperiode als die Lichtwachstumsreaktion hervor. Dass er aber diese Abänderung der Wachstumsperiode — welche auch von VOGT angezeigt wurde, — weiter begründet, ist interessant. SIERP kommt schliesslich zu einer Meinungsverschiedenheit mit VOGT. Wo VOGT gleich wie SIERP bei schwacher Dauerbelichtung eine recht anhaltende Förderung des Wachstums beobachtet, sieht er in dieser Förderung eine Folge der Lichtwachstumsreaktion; SIERP aber glaubt „dass diese einzig und allein auf das Konto der in der Pflanze steckenden und durch äussere Bedingungen in ganz bestimmter Weise abänderbaren Wachstumsweise, die wir grosse Periode nennen, zu schieben ist.“ Da wir nun am Anfang eines neuen Forschungsgebietes stehen, da möchte ich die Hoffnung aussprechen, dass wir dieses Gebiet

methodisch ausforschen und besonders im Anfang Verwirrung vermeiden. Die Dauerbelichtung und besonders die Zuwachsbestimmungen mit grossen Intervallen geben Resultate, welche die Analyse der Erscheinung erschweren, weil alle feineren Details der Reaktion Einem entgehen. Ob — wie in diesem Falle — die anhaltende fördernde Wirkung schwächer Intensitäten zur Lichtwachstumsreaktion gehört oder nicht, kann man nur feststellen, wenn man den Verlauf dieser Reizreaktion vom Anfang an mit kurzen Intervallen beobachtet. Man wird dann wahrnehmen, dass zufolge der Dauerwirkung des Lichtes die anfängliche wellenförmige Reizreaktion immer ruhiger wird und sich einem gewissen Wachstumswert nähert, welche von der Intensität abhängig ist. Das ist die allgemeine Erscheinung der Anpassung, welche bei andauernder Reizung auf den stärksten Reaktionsanfang folgt. Auf diese Weise finden SIERP und VOGT eine lange andauernde Förderung des Wachstums bei *Avena*, und habe ich bei *Phycomyces* in dieser Arbeit und bei *Helianthus*-Hypokotylen (1915, welche Arbeit SIERP aber nicht erwähnt) derartige fördernden oder hemmenden Wirkungen zufolge der Anpassung gefunden. Dass diese Anpassung zur Lichtwachstumsreaktion gehört, wird jeder zustimmen der die Reaktion vom Anfang an stundenlang verfolgt hat. Man kann sie auch die Folge der Lichtwachstumsreaktion, nennen, aber das bleibt gerade dasselbe. Ich glaube SIERP wird hiermit auch einverstanden sein können, wenn ich dann weiter das Folgende hinzufüge. Die Pflanze zeigt also auf die Belichtung eine Wachstumsreaktion, und passt sich darauf bei Dauerbelichtung einem ziemlich konstanten Wert an, welche je nach dem Versuchsobjekt und der angewandten Intensität, eine Förderung oder eine Verringerung sein kann. Ausserdem sehen wir aber (wie VOGT und SIERP zeigten), dass die Wachstumsperiode des *Avena*-Koleoptils dabei abgekürzt wird, und um so mehr je stärker die Intensität ist. Dadurch können wir die Anpassung, oder besser das „Angepasst-sein“, in den schwächeren Intensitäten längere Zeit verfolgen; in den stärksten Intensitäten aber, wo gerade die Anpassung eine viel längere Zeit braucht, hat die Pflanze kaum die Zeit ihre Anpassung, also ihren ruhigen Verlauf zu erreichen, so stark wird hier die Wachstumsperiode verkürzt. Diese

Wachstumsperiode-verkürzung, welche besonders SIERP studiert hat, können wir also nach der Reizreaktion und der Anpassung des Wachstums als eine weitere Folge des Belichtungseinflusses unterscheiden. Ich vermutete aber, dass sie in so engem Zusammenhang mit der ihr vorangehenden Lichtwachstumsreaktion steht, dass wir hier nicht an zwei verschiedenen *nebeneinander* herlaufenden Wirkungen des Lichtes denken müssen.

SIERP drückt sich etwas vorsichtiger aus, wo er bald darauf (S. 19) vorschlägt die Lichtwachstumsreaktion die „primäre“ Wirkung und die Periode-verkürzung die „sekundäre“ Wirkung des Lichts zu nennen. Dieselbe Vorsicht habe ich gerade bei der ersten Publikation der Lichtwachstumsreaktion in dem Ausdruck „the *primary* photo-growth-reaction“ beachtet (s. BLAAUW 1913).

Die Tatsache dass die Lichtintensitäten bei *Avena*-Koleoptilen den Zuwachs fördern in den ersten Stunden, aber in den späteren Stunden oder Tagen um so früher und stärker den Wachstumswert herabdrücken je höher die Intensität ist, erinnert auffallend an die von Miss MATTHAEI und Fr. DARWIN (und späteren Forschern) studierte Wirkung höherer Temperaturen. Aus den Zahlen SIERPS kann man die Kurven so konstruieren, dass sie eine weitgehende Aenlichkeit haben mit den Kurven DARWINS für die Kohlensäure-Assimilation bei höheren Temperaturen. Darauf hoffe ich später zurückzukommen.

Im Interesse der weiteren Forschung und zur Vermeidung theoretischer Verwirrung möchte ich noch einmal auf die genaue Verfolgung des Wachstumsverlaufs vom Anfang an andringen und möchte dafür warnen zu bald auf verschiedene spezifische Lichtwirkungen zu schliessen.

Wie schon früher gesagt, ist eine Vergleichung der Resultate VOGTS mit den meinigen fast nicht möglich wegen der verschiedenen Versuchsanordnung. Erstens wegen der dauernd brennenden roten Beobachtungslampe, welche VOGT anwendete „da ich mir sagte, dass ein solcher intermittierender Lichtreiz von stärkerem Einfluss auf die Gleichmässigkeit des Wachstums sein müsse als ein konstant einwirkender“. Das ist aber nicht richtig. Wenn man sehr schwach wirkendes rotes Licht bei *Avena* verwendet, so ruft

gerade erst eine lange andauernde Belichtung einen merklichen Einfluss hervor. Und wo man ein sehr schwaches, rotes Licht wenige Sekunden brennt und darauf fast drei Minuten ausschaltet, so wird ein solches intermittierendes Beobachtungslicht einen viel geringeren, vielfach überhaupt keinen Einfluss auf die Wachstumsmessung haben. Wo VOGT vorsichtshalber nur von einem stärkeren Einfluss auf die *Gleichmässigkeit* des Wachstums redet, da muss ich bemerken, dass sich diese Gleichmässigkeit im kontinuierlichen roten Licht nur durch Anpassung erreichen lässt. Obwohl die Belichtung schwach war, so hat doch diese Anpassung an einen wenn auch geringen konstanten Energiezufuhr ihren Einfluss auf das Effekt der Versuchsbelichtung, besonders bei den schwächeren Reizungen. S.250 beweist VOGT, dass das rote Licht fördernd auf das Wachstum gewirkt hat.

Dass dasselbe rote Licht einseitig phototropisch unwirksam ist, wie VOGT hinzufügt, kann z.B. daher rühren, dass ein so schwaches rotes Licht wegen seiner schwachen Brechbarkeit kein genügenden Lichtunterschied hervorruft um eine merkliche Wachstumsungleichheit zu bewirken.

Dass VOGT bei einem so empfindlichen Objekt wie das Avena-Koleoptil die Wachstumsreaktion erst bei 3000 M.K.S. feststellen konnte, erklärt sich aus den folgenden Gründen, welche bei der Beurteilung der Ergebnisse und bei der Vergleichung mit anderen Versuchen mit Sorgfalt berücksichtigt werden müssen:

1°. Bei einer Belichtung von oben her empfängt diese Keimpflanze 20—25-mal weniger Licht als bei Belichtung von *einer* Seite.

2°. Bei einer Belichtung in die Längsrichtung der wachsenden Längswänden wird ausserdem das Licht wahrscheinlich viel weniger in Beziehung zur Lichtwachstumsreaktion ausgenützt werden als bei einer Belichtung senkrecht auf diese streckenden Wände. Man kann aber das Verhältnis hier nicht leicht feststellen und kein einfaches Zahlenverhältnis erwarten, da wir hier nicht einfach zu tun haben mit dem Winkel, welchen die auswendigen Strahlen mit den wachsenden Längswänden machen, aber auch mit der Lichtbrechung und der Zerstreung des verschieden gerichteten Lichtes im Organ.

3°. Die Versuchspflanzen VOGTS waren, weil sie schon

einem geringen konstanten Lichtzufuhr angepasst waren, weniger empfindlich als Pflanzen im Dunkelgleichgewicht.

4°. Das Feststellen einer schwachen Reaktion ist ausserdem in VOGT'S Versuchen sehr schwierig, da die Zahlen vielfach sehr inkonstant sind (vielleicht durch die Nutation); z.B. S. 210 no. 6, wo das Wachstum innerhalb einer Stunde sogar von 30—64  $\mu$  pro Min. schwankt!

Wenn VOGT also S. 214 darauf hinweist, dass er überhaupt keine Lichtwachstumsreaktion mehr wahrnimmt in Lichtmengen „durch die bekanntlich phototropische Krümmungen schon induziert werden“, so ist dies nur seiner Versuchsanordnung zuzuschreiben und zeigt sich wie kritiklos derartige Vergleichen dahingeschrieben werden.

Ergibt sich schon hieraus, dass diese Versuchsanordnung zum Studium der Lichtwachstumsreaktion nicht zu empfehlen ist, so leuchtet das weiter noch aus dem Folgenden hervor. Wenn man von oben her belichtet, so reagieren die höchst geliegene Zellen der wachsenden Zone auf einen ungewein viel stärkeren Reiz als die unteren Zellen. Dadurch liefert diese Wachstumsmessung eine recht täuschende Resultante der verschiedenen Stufen der wachsenden Zone auf. Für die theoretische Beurteilung der Lichtwachstumsreaktion vielzelliger Organe ist es sehr erwünscht dies zu vermeiden, da man — auch bei gleichmässiger seitlicher Belichtung — schon bei einer Etage in gewissen Maasse mit einer Reaktionsresultante der Gewebezellen dieser Stufe zu tun hat. Wenn man aber die Lichtwachstumsreaktion der wachsenden Zone (als Gesamtbild) ins Auge fassen will, so muss man nicht die einzelnen Stufen dieser Zone mit ganz verschiedenen Intensitäten durchstrahlen, was tatsächlich bei einer Belichtung von oben her der Fall ist.

Wir haben im Obigen etwas ausführlich bei den genannten Arbeiten verweilt, da wir am Anfang eines neuen Forschungsgebietes stehen, und es für die weitere Entwicklung dieser Forschung notwendig ist besonders die Methode der Versuchsanordnung kritisch zu prüfen. Denn man begegnet in der Literatur bei den Belichtungsversuchen, entweder in der Versuchsanordnung oder in der Beurteilung der inneren Lichtverhältnisse im Organ, noch immer beträchtliche Fehler. Diese schon bei einer einfachen kritischen Ueberlegung

festzustellen Fehler müssen unbedingt beseitigt werden, weil wir bei unsrer Forschung des Zellebens zufolge der unvollkommenen Methode und unsrer mangelhaften Kenntnis unvermeidlich schon manche Fehler machen.

Ich möchte jetzt auf das Interessanteste hinweisen, dass uns die neue Kenntnis der Lichtwachstumsreaktion schon bietet. Ich habe in dieser und in vorigen Arbeiten die Lichtwachstumsreaktion bei verschiedener Lichtmenge und verschieden starker Dauerbelichtung bei *Phycomyces*, *Helianthus*-Hypokotylen, *Sinapis*-, *Lepidium*-, *Raphanus*- und *Avena*-Wurzeln untersucht und in Kurven dargestellt. Auf diese Weise werden die Resultate wenigstens so einfach und schnell möglich angedeutet. Bloss mit diesen Kurven können wir aber in der Zukunft nicht zufrieden sein. Sie sind nur die Abspiegelung des tieferen Lebensgeschehens, nur die Oberfläche der Lichtwachstumsreaktion, nicht ihre volle Inhalt.

Aber sie weisen schon auf diesen reichen Inhalt hin. Gleich wie der Phototropismus nach seiner Analyse in einfachere Faktoren nur eine äussere Erscheinung ist, derer physiologischer Inhalt die Lichtwachstumsreaktion ist, so weist auch die Wachstumsverringering oder -beschleunigung auf noch mehr fundamentelle Lebensreaktionen des Stoffwechsels hin.

Denn was heisst es, dass die *Phycomyces*-Zelle mit einer Wachstumsbeschleunigung auf das Licht reagiert, das *Helianthus*-Hypokotyl aber mit einer Verringerung? Worin steckt dieser Gegensatz? Und nicht weniger interessant ist weiter die Frage, warum wieder die Wurzeln so unempfindlich für die Belichtung sind, dass sie bald sehr schwach, bald überhaupt nicht reagieren. Was fehlt hier der Wurzel, dass sie nicht reagiert auf denselben Lichtreiz, welche im Stengel eine starke Reaktion hervorruft? Wenn man auch hier an eine Beziehung zum ähnlichen Unterschied von Wurzel und Stengel bei der Assimilation denkt, so bleibt die merkwürdige Tatsache, dass die Pilzzelle nicht nur nicht, sondern sogar umgekehrt reagiert wie der Stengel (wenigstens wie das *Helianthus*-Hypokotyl).

Ich will mich hier nicht in eine Spekulation über die möglichen tieferen Ursachen vertiefen, aber möchte nur

hervorheben, dass es viel fruchtbarer sein wird und überaus wichtig ist vor Allem bei sehr vielen Organen diese primären Lichtwachstumsreaktionen festzustellen. Gerade da es sich bei den wenigen Organen, welche ich selbst bis jetzt habe untersuchen können, herausgestellt hat, dass sie recht verschiedene Lichtwachstumsreaktionen ausführen, da ist eine reichliche Ansammlung dieses Beobachtungsmaterials nicht nur für die Kenntnis des Wachstums selbst, aber besonders auch für die Erforschung der zum Wachstum führenden Grundreaktionen des Stoffwechsels von grosser Bedeutung. *Die vergleichende Untersuchung der Lichtwachstumsreaktion ganz verschiedener Pflanzenorgane wird uns über den Zustand der inneren Zellverhältnisse in wichtiger Weise orientieren*, und vielleicht unerwartete Aussichten öffnen können.

Wenn man sich die schon gesammelten Tatsachen ansieht, so fragt sich weiter, was die Reaktionszeit bei der Lichtwachstumsreaktion bedeutet. Warum kann man diese bei *Phycomyces* und den *Helianthus*-Hypokotylen durch keine Belichtung kürzer machen als 3 Minuten (d. h.  $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$  Min.)? Warum aber tritt die Reaktion bei den *Sinapis*-Wurzeln auch in 500 M.K. so spät ein und ist die Reaktionszeit bei weitem nicht so genau festzustellen als bei den empfindlichen Organen in sehr schwacher Belichtung? Vogt hat an der von mir festgestellte minimale Reaktionszeit von 3 Min. bei *Phycomyces* einigermassen gezweifelt. Er dachte, dass vielleicht das Intervall von 2 oder 3 Minuten zwischen meinen Beobachtungen noch zu lang war. Obwohl es recht unwahrscheinlich war, dass innerhalb 2 oder 3 Minuten unbemerkt eine Ab- und Ansteigung, welche einander aufheben, hätte stattfinden können, so habe ich in dieser Arbeit bei einigen Versuchen jede Minute den Zuwachs beobachtet (s. § 18). Von einer innerhalb  $2\frac{1}{2}$  Min. eintretenden Reaktion aber nicht die geringste Spur. Wie ich schon früher in § 10 angeführt habe, ist die in sehr starken Belichtungen bisweilen bei *Phycomyces* innerhalb 3 Min. beobachtete Wachstumsverringering nicht der Lichtreaktion, aber wahrscheinlich einem geringen Wärme-einfluss zuzuschreiben. Wie in § 2 Fig. 2 beobachtet wurde, kann durch einen plötzlichen sehr geringen Wärme-einfluss unmittelbar eine Wachstumsverringering entstehen, welche bald in eine Wachstums-

vermehrung übergeht. Wo Vogt die Temperatur bei weitem nicht so konstant hatte, als ich es in dem Oelthermostat herstellen konnte, da kann bei so starken Belichtungen der Wärme-einfluss nicht vollkommen ausgeschaltet sein. So findet VOGT auch (S. 216) in extremen Intensitäten von 12.000—400.000 M.K., meistens während 15 Min., schon in den ersten drei Minuten eine erhebliche kurzdauernde Wachstumsvergrößerung. Da bei solchen übermässig-starken Belichtungen der Wärme-einfluss mit VOGTS Vorrichtungen gewiss nicht auszuschliessen ist, so kann ich diese Wachstums-abänderungen innerhalb 2—3 Min. in VOGTS Versuchen bei Anwendung solcher extremen Intensitäten nicht als der Lichtwachstumsreaktion angehörig ansehen. Besonders auch nicht, weil sie sich der Reaktion bei geringeren Lichtreizen nicht in natürlicher Weise anschliesst, wie dies nach meinen Erfahrungen immer der Fall ist.

Vorläufig kann nur mit Bestimmtheit festgestellt werden, dass die Lichtwachstumsreaktion, so weit sie bis jetzt bekannt ist, bei einer Dunkelpflanze eine minimale Reaktionszeit von  $\pm 3$  Minuten aufweist. Theoretisch ist dies wichtig, denn da das Licht momentan bei seiner Einwirkung absorbiert (= photochemisch perzipiert) wird, so sehen wir dass die photochemisch hervorgerufene Gleichgewichtszerstörung erst nach wenigstens 3 Min. im Wachstum merklich wird. Die Wachstumsreaktion ist also die bald hervortretende Folge irgend einer vom Licht bewirkten chemischen Gleichgewichtsverschiebung. Mehr können wir vorläufig ohne gewagter Voraussetzung nicht entscheiden. Ob die photochemische Reaktion z.B. die Wasseraufnahme von den wachsenden Stellen und dadurch die Streckung der Zellwand beeinflusst, — oder dass die photochemische Reaktion im fundamentalen Stoffwechselgleichgewicht der Assimilation und Dissimilation begründet ist, wodurch bald die Menge des für die Zellwand produzierten Baumaterials beeinflusst wird, — wir müssen abermals die Entscheidung über derartige Hypothesen ruhen lassen, bis uns ein ausgiebigeres Material zur Verfügung steht.

Zu den auffallenden Eigenschaften der Lichtwachstumsreaktion gehört weiter der kürzere oder längere Verlauf der Reaktion bei verschiedenen Objekten. Woher kommt es, dass die Reaktion bei *Phycomyces* sich immer in einer

viel kürzeren Zeit abspielt als z.B. bei den *Helianthus*-Hypokotylen, wo sie sich auf eine 4—5-mal längere Zeit ausstreckt. Auch das ist eine Frage, welche näher zu beantworten ist. Bei Vermehrung des Beobachtungsmaterial kann sich schon herausstellen, ob dies mit der Ein- und Vielzelligkeit zusammengeht.

Auf die lang- und kurzwelligen Reaktionstypen verschiedener Individuen desselben Versuchsobjekts, habe ich schon ausführlich in § 18 hingewiesen. Es bleibt hier z.B. die Frage, ob dies von den verschiedenen Individuen abhängig ist, oder auch bei demselben Individuum z.B. je nach dem Alter verschiedenartig ausfallen kann. Wie schon gesagt, zeigen die Versuche aber nur ausnahmsweise so deutlich und regelmässig diese extremen Fälle der Kurz- und Langwelligkeit.

Wo ich in diesen Arbeiten über Licht- und Wachstum die Reizphysiologie des Phototropismus analysiert habe, da bleibt uns von der phototropischen Reizreaktion die Lichtwachstumsreaktion als wirklicher Inhalt übrig. Da diese Wachstumsreaktion durch den „Lichtreiz“ bewirkt wird, so kann man sie, wenn man will, vorläufig als Reizerscheinung betrachten. Wo eine spezifische phototropische Empfindlichkeit des Protoplasmas ausfällt, da tritt vorläufig an ihre Stelle die Wachstumsempfindlichkeit. Ich sage mit Absicht „vorläufig“, denn die weitere Analyse wird später aussagen in welchen tieferen Faktoren diese „Reizerscheinung“ des Wachstums und diese „Wachstumsempfindlichkeit“ begründet ist. Schliesslich doch führt eine immer weitere Analyse zu der fundamentalen überall anwesenden Empfindlichkeit der physikalischen und chemischen Gleichgewichte. Nur durch die sehr komplizierte Zusammenstellung solcher für manche „Reize“ empfindlichen physikalischen und chemischen Gleichgewichte kommen jene höheren Reizerscheinungen zu stande, deren Aufbau für uns vielfach so schwierig zu verstehen und zu analysieren ist.

Der Begriff „phototropische Empfindlichkeit“ ist in die physikalischen Faktoren des Organs (die Dicke, die Absorption, die Zerstreuung, die Lichtbrechung des Organs) und in die physiologischen Faktoren des Wachstums (Geschwindigkeit und Empfindlichkeit des Wachstums) zerlegt. Es

ist nun nicht überflüssig, schliesslich noch darauf hinzuweisen, dass durch diese Analyse des Begriffes „phototropische Empfindlichkeit“, auch meine Bestimmung der *spektralen* phototropischen Empfindlichkeit (1909) etwas anders aussieht. Sie braucht nämlich nicht völlig mit einer eventuell zu untersuchen spektralen Wachstumsempfindlichkeit zu stimmen. Denn bei meinen Bestimmungen hat nicht nur der physiologische Faktor der Wachstumsempfindlichkeit eine Rolle gespielt, aber auch der physikalische Faktor der Lichtbrechung im Organ war in den verschiedenen Teilen des Spektrums verschieden. Ob dieser Faktor von grossem Einfluss war, kann nur durch eine genaue Bestimmung der spektralen Wachstumsempfindlichkeit entschieden werden.

Ueber die Art der Perzeption des Lichtes haben wir nach dieser Analyse des Phototropismus natürlich dieselbe Auffassung wie vorher (s. 1909, 1914, 1915). Die Perzeption des Lichtes = die direkte erste Einwirkung des Lichtes, ist bei den Wachstumsreaktionen unzweifelhaft photochemischer Natur. Dafür spricht nicht nur das Energiemengegesetz, sondern alle Aeusserungen der Reaktionsform, woraus bis in Einzelheiten die zwei antagonistischen Reaktionen (oder Reaktionsketten) eines chemischen Gleichgewichts hervortreten. Und damit hat die Theorie der photochemischen Wirkung des Lichtes beim Wachstum, und somit beim Phototropismus, auch eine recht natürliche Grundlage, da der ganze Lebensbetrieb ein kompliziertes System antagonistischer Reaktionsketten, der Assimilations- und Dissimilationsvorgänge, darstellt.

Nachdem ich in diesen Arbeiten ausführlich bewiesen habe, dass bei den phototropischen Organen das Längenwachstum immer durch Belichtung abgeändert wird, so hat man nicht mehr das Recht über den Phototropismus weiter zu theoretisieren oder zu urteilen, wenn man nicht zuvor diese Lichtwachstumsreaktionen seines Versuchsobjekts genau bestimmt und in Betracht zieht.

Ein ausgebreitetes und eingehendes Studium der „Wachstumsempfindlichkeit“ und Wachstumsreaktionen wird für die Analyse des ganzen Gebietes der „tropistischen“ Reizerscheinungen, für die bessere Kenntnis des Wachstums und schliesslich für die Erforschung der tieferen Stoffwechselverhältnisse des Protoplasmas von der grössten

Bedeutung sein. Wo wir der Natur unsre Fragen nur richtig stellen, da giebt sie (nicht wir) die Antwort, welche uns zu neuen, aber tieferen Fragen anregt. Die Lichtwachstumsreaktion ist eine solche Antwort, wodurch die Natur selbst uns den Weg zur weiteren Forschung zeigt.

Wageningen, 1918.

### LITERATUR.

- BLAAUW, A. H. (1909). Die Perzeption des Lichtes. Rec. d. Trav. bot. neerl., Vol. V.  
 — (1913). Proc. Kon. Ak. v. Wet. 1914. (Comm. Dec. 1913).  
 — (1914). Licht u. Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. 6.  
 — (1915). Licht u. Wachstum II. Zeitschr. f. Bot. 7.  
 BUDER, J. (1917). Jahrb. wiss. Bot., Bd. 58.  
 — (1918). Ber. d. D. B. G., Bd. XXXVI, Heft 3.  
 DE CANDOLLE, (1832). Physiologie Végétale.  
 ERRERA, L. (1884). Bot. Ztg. 42.  
 HAGEM, O. (1911). Bergens Uns. Aarbok. No. 3.  
 HEILBRONN, A. (1917). Ber. d. D. B. G., Bd. 35.  
 JACOBI, H. (1917). K. Akad. d. Wiss. Wien, 94 Bd.  
 KNY, (1902). Jahrb. wiss. Bot., Bd. 38.  
 NOACK, K. (1914). Zeitschr. f. Bot. 6.  
 OLTMANN, FR. (1892) Flora 75.  
 PFEFFER, W. (1904). Pflanzenphysiologie. 2e Aufl.  
 REINKE, W. (1876). Bot. Zeit. 34.  
 SACHS, J. (1882). Vorl. u. Pflanzenphys.  
 SENN, G. (1908). Gestalts- und Lageveränd. d. pflanz. Chromatophoren.  
 SIERP, H. (1917). Ber. d. D. B. G., Bd. 35.  
 — (1918). Biol. Centr.bl. Bd. 38.  
 STAMEROFF. (1897). Flora 83.  
 VINES, S. H. (1878). Arb. Würzburg II.  
 VOGT, E. (1914). Ber. d. D. B. G. 32.  
 — (1915). Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.

### ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

- Fig. 1a. Für den Versuch geeignete Kultur von *Phycomyces nitens*.  
 Fig. 1b. Dieselbe Kultur 24 Stunden später. Nat. Gr.  
 Fig. 2. Kultur von *Phycomyces nitens* mit phototropischen Krümmungen nach 1-stündiger Belichtung. Die Krümmungsstelle ist durch die lange Exposition schon ziemlich weit vom Sporangium entfernt.  
 Fig. 3. Die Lichtwachstumsreaktion von zwei Sporangienträgern in 64 M.K. genau nach den Beobachtungen.  
 Fig. 4. Die Lichtwachstumsreaktion von *Phycomyces nitens* bei Dauerbelichtung in 1, 64 und 4000 M.K.

- Fig. 5. Häuschen aus schwarzem Papier um den Sporangienträger bei verdunkelter Wachstumszone seitlich zu belichten.
- Fig. 6. Wachstum der *Avena*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
- Fig. 7. Wachstum der *Lepidium*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
- Fig. 8. Wachstum der *Raphanus*-Wurzel in einer feuchten Kammer.
- Fig. 9. *Raphanus*-Wurzeln während 8 Stunden einseitig mit 8 M.K. belichtet.
- Fig. 10. Die Lichtwachstumsreaktion der *Sinapis*-Wurzeln in 64 und 500 M.K. Dauerbelichtung.
- Fig. 11. Der Krümmungsanfang bei den *Sinapis*-Wurzeln.
- Fig. 12. Die negativen Krümmungen der *Sinapis*-Wurzeln nach mehreren Stunden.
- Fig. 13. Photogr. Aufnahme der einseitig belichteten Wurzelspitze. 20-Mal vergrößert.
- Fig. 14. Die Verteilung des Wachstums, der Wachstumsungleichheit und der Lichtungleichheit an der Wurzelspitze von *Sinapis alba*.
- Fig. 15. Vergleichende Darstellung der Lichtwachstumsreaktion in 64 M.K. *Phycomyces nitens*, *Helianthus*-Hypokotylen und *Sinapis*, *Avena*- und *Raphanus*-Wurzeln.
- Fig. 16. Aufnahme der bei diesen Untersuchungen verwendeten Einrichtung für Wachstumsmessungen bei sehr konstanter Temperatur.

A. Motor mit Pumpe, welche das Oel zirkulieren lässt. — B. Elektrische Erwärmung, welche mit der Pumpe ein- oder ausgeschaltet wird. — C.C. Zirkulationsröhren. — D. Akkumulatoren, welche den Strom für die beiden Relais lieferten. — E. Relais mit dem schwächsten Strom, welcher durch den Quecksilberregulator (F) geht. — H. Relais mit stärkerem Schwachstrom, welcher durch das Relais E in Tätigkeit gesetzt wird und darauf bei K den Starkstrom (für Pumpe und Erwärmung) ausschaltet. — L. Fernrohr. — M. Beobachtungskasten. — N. Rote Beobachtungslampe. — P. Beckmann-thermometer.

Wenn also das Quecksilber des 3 M. langen im Oel liegenden Quecksilberregulators (F) in der sehr engen Ansteigröhre den Platinkontakt (S) zufolge des angeführten erwärmten Oels erreicht, so wird ein sehr schwacher Strom geschlossen, wodurch das Relais E in Tätigkeit gesetzt wird und ein schwacher Strom geschlossen wird, welche durch das Relais H geht, wodurch der Hauptstrom für Pumpe und Erwärmung bei K ausgeschaltet wird. Und umgekehrt. S. weiter die Beschreibung und Abbildung in Licht u. Wachstum I.

So war die Einrichtung bei 220 Volt Gleichstrom.

Bei 127 Volt Wechselstrom (Wageningen) wurde der Schwachstrom statt von den Akkumulatoren (D), von einem Stark-Schwachstromtransformator geliefert, und die zwei Relais wurden dabei durch einen in Relais umgeänderten Strombegrenzer ersetzt. Dem durch Regulator und Relais gehenden Strom wurde ausserdem ein kleiner Kondensator parallel geschaltet, wodurch der Funke an der Kontaktstelle vermieden wurde.

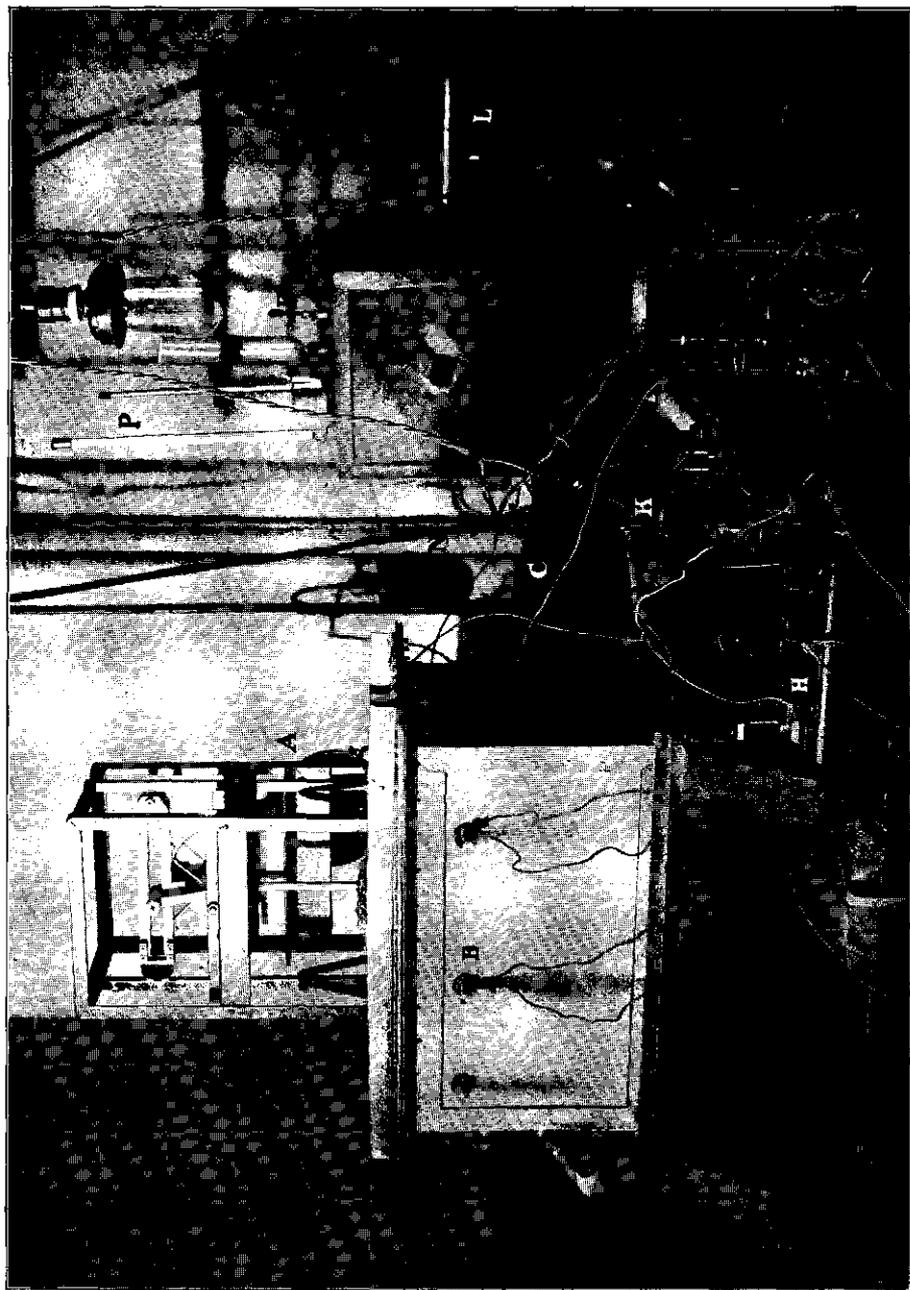


Fig. 16.