



# Tropismus und Wachstum

<https://hdl.handle.net/1874/277591>

4. 4° 1921, 1922.

23. Juni 1922

# TROPISMUS UND WACHSTUM



V. J. KONINGSBERGER

s.  
cht

2





UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT



3709 7288

*Diss. Utrecht 1922*

# TROPISMUS UND WACHSTUM

PROEFSCHRIFT TOT HET VERKRIJGEN VAN DEN GRAAD  
VAN DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN DE  
RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT, OP GEZAG VAN DEN  
RECTOR MAGNIFICUS DR. J. A. C. VAN LEEUWEN, HOOG-  
LEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODEGELEERDHEID,  
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSI-  
TEIT, TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT  
DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN OP VRIJ-  
DAG, 23 JUNI 1922, DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

VICTOR JACOB KONINGSBERGER

GEBOREN TE BUITENZORG (N. O. I.).

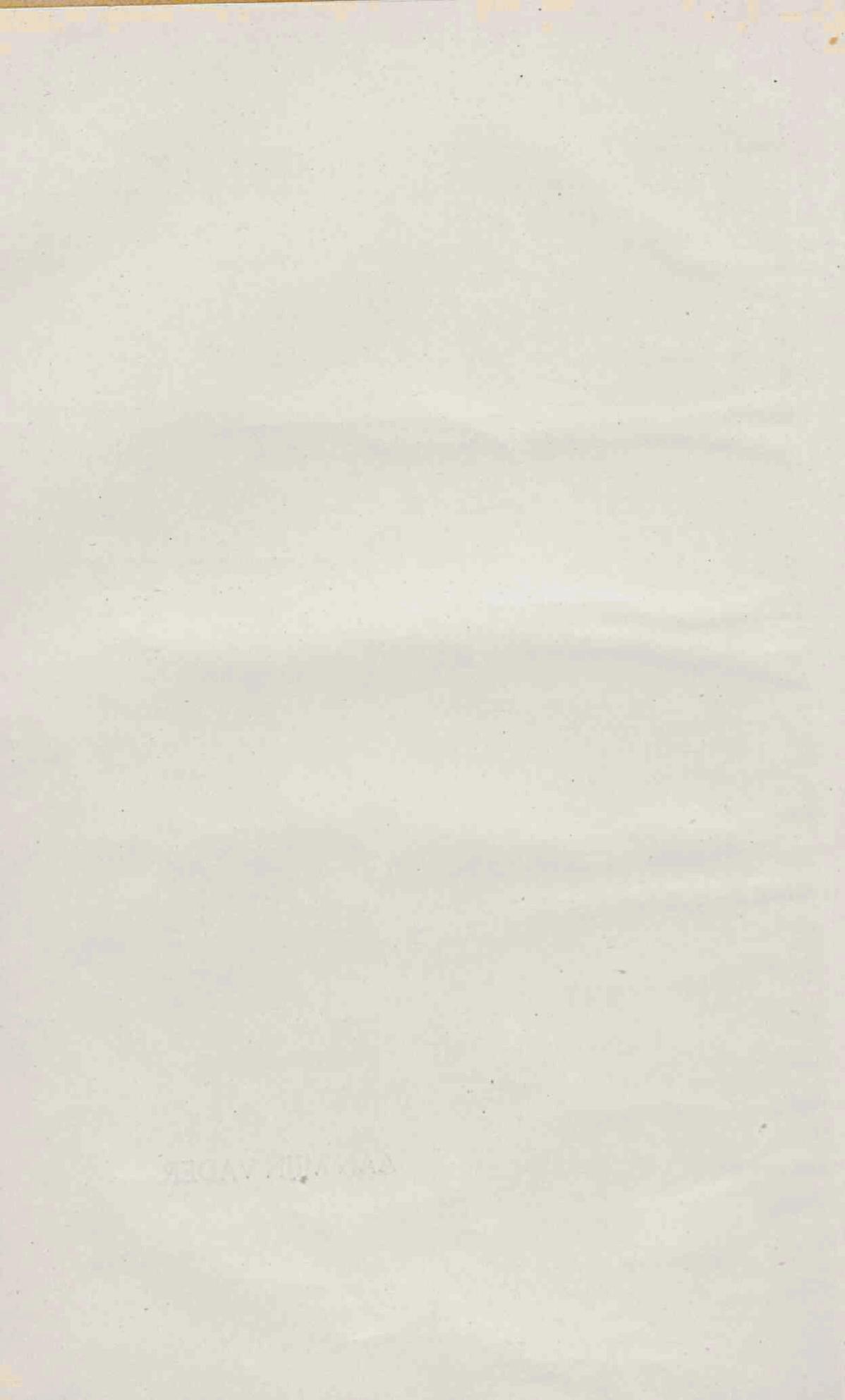


---

A. OOSTHOEK. — UTRECHT. — 1922.



AAN MIJN VADER.



Op dezen dag, die mijn liefste wenschen in vervulling laat gaan, doch die aan den anderen kant een tijdperk afsluit, dat ik noode zie verstrijken, welt een gevoel van groote dankbaarheid bij mij op. Dankbaarheid allereerst jegens U, Hoogleeraren in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde, voor het onderwijs, dat ik van U mocht ontvangen. Dat Gij, Hooggeerde Wichmann, die mij bij mijn studie met zooveel belangstelling hebt gevolgd, niet bij mijn promotie aanwezig zult kunnen zijn, is mij een groote teleurstelling.

De helderheid, waarmede Gij, Hooggeerde Van Romburgh, mij hebt ingeleid in de beginselen van het vak, waarheen wij zoo gaarne onze problemen verplaatsen, heeft mij groote bewondering afgedwongen.

U, Hooggeerde Julius en Ornstein, dank ik voor de welwillende wijze, waarop Gij mij bij de onderzoeken van dit proefschrift met raad en daad ter zijde stondt, wanneer physische vraagstukken moesten worden opgelost.

Zeer prettige herinneringen heb ik, Hooggeerde Nierstrasz, aan de uren, onder Uw gehoor en leiding doorgebracht. Het spijt mij, dat ik in latere jaren geen gelegenheid vond mijn kennis onder Uw auspiciën te verdiepen.

U, Hooggeerde Pulle, dank ik niet alleen voor Uw onderwijs, doch tevens ben ik zeer erkentelijk voor de hartelijke belangstelling, die Gij mij, ook buiten de studie, steeds hebt betoond.

Er is een tijd geweest, Hooggeerde Jordan, dat ik tusschen Uw vak en de Plantenphysiologie geen keuze kon doen. Zonder dat ik ooit de genomen beslissing heb betreurd, denk ik toch dankbaar terug aan den tijd, waarin ik bij U werkte. Het is voor den botanicus, die uitteraard meent met eenvoudiger materiaal te werken dan de zoöloog, van groote beteekenis in aanraking te zijn geweest met de methodes en de mentaliteit van iemand, die tracht de levensverschijnselen van meer gecompliceerde organismen te analyseeren en te doorgronden. Ik dank U zeer voor alles, wat Gij voor mij deed.

De wijze, waarop Gij, Hooggeleerde Westerdijk, de ziekteverschijnselen der planten behandelt, heeft niet alleen belangstelling voor de Phytopathologie bij mij opgewekt, maar was mij ook een heerlijk voorbeeld, hoe levensvreugde en blijmoedigheid aan wetenschappelijk onderzoek gepaard kunnen gaan.

Het is mij een groote vreugde een gelegenheid te vinden, om mijn gevoelens jegens U, Hooggeleerde Went, Hooggeachte Promotor, te uiten, al laten deze zich niet gemakkelijk in enkele woorden weergeven. De toewijding voor het werk Uwe leerlingen stelt iedere gedachte aan eigen tijd en onderzoek bij U ter zijde; Uw persoonlijke belangstelling voor hen strekt zich tot ver buiten het zakelijke uit. In de jaren, dat ik Uw assistent mocht zijn, kon ik dit telkens constateeren en ik zal U steeds dankbaar ervoor blijven in zoo onbeperkte mate dat alles zelf van U ondervonden te hebben. Hoever Uw bemoeiingen met Uw leerlingen gaan, blijkt uit de gulle gastvrijheid van Uw huis. Het is ook namens mijn aanstaande vrouw, dat ik U en Mevrouw Went voor alle hartelijkheid onze groote erkentelijkheid uitspreek. Wij beiden verheugen ons erin, dat deze dag geen afscheid uit de door U geschapen spheer beduidt.

Ten slotte dank ik allen, diemij op eenigewijze bij de samenstelling van dit proefschrift ter zijde stonden. De technische adviezen van U, Zeergeleerde Moll, en Uw hulp, Zeergeleerde Hirsch, waren mij onmisbaar. Door U, Mijne Heeren Denier van der Gon en Druyvesteyn, is voor mij zeer belangrijk werk verricht. Niets zou evenwel van mijn methode terecht gekomen zijn, waarde De Bouter, zoo Gij U niet met al Uw vaardigheid en kennis aan Uw zware taak hadt gegeven. Mijn grooten dank voor het kranige werk, dat Gij leverde en voor de toewijding mij betoond.

Een vaarwel aan vrienden en kennissen beteekent mijn promotie — gelukkig — niet. Alleen van U, Utrechtsch Studenten-Corps, moet ik scheiden. Moogt Gij steeds den U passenden weg vinden tusschen de traditie en de eischen van het heden, opdat, tot in lengte van dagen, Uw leden bij het afscheid, even dankbaar als ik, terug mogen zien op het vele, dat Gij voor hen waart.

# INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

## Einleitung.

### Kapitel I. Apparat und Material.

§ 1. Allgemeines über den Apparat .....	5
§ 2. Das Auxanometer .....	9
§ 3. Die Relais .....	15
§ 4. Die Registriervorrichtung .....	18
§ 5. Das Material .....	23

### Kapitel II. Fragestellung.

§ 6. Allgemeines .....	25
§ 7. Dauerbelichtung und nachherige Finsternis .....	27
§ 8. Kleine Lichtmengen .....	30
§ 9. Die Schwerkraft .....	31
§ 10. Licht und Schwerkraft .....	34

### Kapitel III. Das Wachstum im Dunkeln. Die große Periode.

§ 11. Allgemeine Versuchsbedingungen .....	37
a. Der Boden .....	37
b. Der Feuchtigkeitszustand .....	37
c. Die Temperatur .....	39
d. Das rote Licht .....	40
e. Nutationen .....	40
§ 12. Die große Wachstumsperiode .....	41
§ 13. Der Einfluß des ersten grünen Blattes .....	45

### Kapitel IV. Dauerbelichtung und Verdunkelung.

§ 14. Theoretisches .....	48
§ 15. Wachstumsmessungen bei und nach Dauerbelichtung .....	50
§ 16. Krümmungsversuche .....	62
§ 17. Wachstumsgeschwindigkeit und Lichtempfindlichkeit .....	66

### Kapitel V. Monochromatisches Licht.

§ 18. Apparat .....	71
§ 19. Krümmungsversuche .....	76
§ 20. Wachstumsmessungen .....	80
§ 21. Blaauw's Theorie .....	96
§ 22. Theoretisches über die Lichtwachstumsreaktion .....	97

## VIII

<b>Kapitel VI. Die Schwerkraft.</b>	<b>Seite</b>
§ 23. Der Klinostat .....	102
§ 24. Wachstumsmessungen auf dem Klinostaten .....	103
a. Dauerrotation .....	103
b. Kurzdauernde Rotationen .....	105
c. Vertikalstellung nach Dauerrotation .....	113
d. Die horizontale Rotation von einer kurzen Vertikalstellung unterbrochen .....	114
§ 25. Diskussion der Ergebnisse .....	117
§ 26. Besteht eine Beziehung zwischen der Schwerewachstumsre- aktion und dem Geotropismus? .....	119
§ 27. Bemerkungen zur Klinostatentheorie .....	121
 <b>Kapitel VII. Licht und Schwerkraft.</b>	
§ 28. Allgemeines .....	124
§ 29. Die Lichtwachstumsreaktion auf dem Klinostaten .....	125
§ 30. Können die beiden Wachstumsreaktionen einander kompen- sieren? .....	127
 Zusammenfassung und Schluß .....	130
 Literaturverzeichnis .....	134
 Erklärung der Abbildungen .....	137

# TROPISMUS UND WACHSTUM

von

V. J. KONINGSBERGER

---

Extrait du Recueil des travaux botaniques néerlandais Vol. XIX. 1922.

---

## EINLEITUNG.

„Ein ausgebreitetes und eingehendes Studium der ‚Wachstums-empfindlichkeit‘ und der 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.“

Dieser Satz, womit Blaauw (6)<sup>1</sup> seine bekannte Arbeit über „Licht und Wachstum“ abschließt, hat mir zu der vorliegenden Arbeit die Anregung gegeben. Blaauw hat seine Untersuchungen mit Hilfe des Horizontalmikroskops ausgeführt, womit er imstande war, genaue Wachstumsmessungen anzustellen. Eine derartige Methode wurde gleichzeitig von Vogt (42) und später auch von anderen Forschern benutzt. Bei den Versuchen Blaauw's (4—6), wurden die äußeren Versuchsbedingungen sehr konstant gehalten, wonach auch die anderen Forscher gestrebt haben. Um aber die Pflanze beobachten zu können, ist Belichtung notwendig. Man hat dafür immer schwaches rotes Licht benutzt, in der Meinung, daß dadurch das Wachstum nicht, oder nur verhältnismäßig wenig beeinflußt würde.

Zuerst hat aber Vogt (42), später auch speziell Fr. Zollikofer (44), gezeigt, daß rotes Licht tatsächlich das Wachstum beeinflußt;

---

<sup>1</sup> Die zwischen Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

die Reaktion konnte aber natürlich nur bei rotem Lichte festgestellt werden.

Wenn man mit Blaauw annimmt, daß die phototropischen Erscheinungen in den Lichtwachstumsreaktionen ihre Erklärung finden, so wird man die Frage stellen, ob nicht auch für den Geotropismus eine derartige Erklärung möglich sein würde. In diese Richtung hat Frl. Zollikofer (5) ihre Forschungen gelenkt. Mit der bis jetzt benutzten mikroskopischen Methode stößt man aber auf erhebliche Schwierigkeiten, weil man nicht imstande ist, das Wachstum während der Klinostaten- oder Zentrifugenrotation verfolgen zu können.

Weiterhin hat schon Sachs (32) darauf hingewiesen, daß genaue Messungen mit optischen Apparaten in hohem Maße erschwert werden durch physikalische Ursachen. Die hieraus entstehenden Fehler werden sich desto unliebsamer manifestieren, je weniger die Versuchspflanze eine feste Einheit mit dem Apparate ausmacht.

Es hat sich sogar herausgestellt, daß auch beim Apparate, womit Frl. Zollikofer gearbeitet hat, bei welchem Mikroskop und Pflanze auf demselben Tische aufgestellt sind, derartige störende Faktoren sich geltend machen. Weil ich unregelmäßige Zuwachswerte für ein *Avena*-Koleoptil fand, habe ich an dessen Stelle den Versuch ausgeführt mit einem Objektglas-Mikrometer, das in die Erde eingepflanzt wurde. Das Mikroskop wurde nun auf einen bestimmten Strich des Mikrometers eingestellt und der Stand dieses Striches wurde jede drei Minuten bestimmt. Wo man jetzt einen unveränderlichen Stand erwarten würde, kamen dahingegen folgende Werte zu Gesicht, wenn die Beobachtungen während einer halben Stunde geschahen:

$$+ 12; + 8; - 15; \underline{+ 0}; + 3; - 10; + 7; + 15; - 12; + 7 \mu.$$

Eine kleine horizontale Verstellung des Mikroskops, welche bei der benutzten Vergrößerung bei der geringsten Nutation nicht zu umgehen ist, ergab Fehler, welche von  $+ 52$  bis  $- 68 \mu$  variierten.

Wenn man die größeren oder kleineren, aber nicht eliminierbaren, Beobachtungsfehler noch hinzuzählt, wird es einleuchtend sein, daß diese Erwägungen mich veranlaßt haben zu versuchen, diese Me-

thode durch eine andere zu ersetzen, welche diesen Schwierigkeiten entgeht. Selbstverständlich wurde nach einer selbstregistrierenden Methode gesucht.

In der Literatur findet man nur zwei Apparate beschrieben, welche für derartige Beobachtungen konstruiert sind.

Der eine ist derjenige von Böse und Das (7); sie übertrugen das Wachstum mit Hilfe eines komplizierten Hebelsystems auf eine geschwärzte Platte mit 1000- bis 10000-facher Vergrößerung. Dieser „Kreskograph“ kann nur während sehr kurzer Zeit das Wachstum registrieren.

Die Autoren meinen, daß dieser Umstand kompensiert wird durch die starke Vergrößerung; sie vergessen aber, daß die Beobachtungszeit von sehr großer Bedeutung ist, weil die Änderungen im Wachstum, z. B. infolge Lichtzufuhr, längere Zeit anhalten. Auch würde dieser Apparat auf dem Klinostaten seine Dienste nicht leisten können. Es ist überhaupt wahrscheinlich, daß ein solches labiles System auf jeden Anspruch auf Genauigkeit verzichten muß.

Der zweite Apparat ist der von Lundegårdh (24). Jede Stunde wird automatisch auf einem sensibilisierten Filme mit gelbem Lichte eine photographische Aufnahme der Pflanze gemacht. Späterhin wird auf dem entwickelten Filme das Wachstum mikroskopisch gemessen. Auch hier wird — und sogar gelbes! — Licht benutzt, weil überdies die stündlichen Aufnahmen uns nicht in den Stand setzen, den Wachstumsverlauf genau zu verfolgen.

Ich habe deshalb eine neue Methode ausgearbeitet, welche im Kapitel I beschrieben wird. Das Prinzip meines Apparates ist schon von Bovie (8) für die Konstruktion eines Präzisionsauxanometers benutzt, aber auf andere Weise zur Anwendung gebracht worden.

Vielleicht ist auch diese Methode mit einem Fehler behaftet; die Pflanze ist ja in Berührung mit einer feinen elektrischen Kontaktvorrichtung. Aber wenn überhaupt dieser Fehler besteht, so ist er doch wenigstens während des ganzen Versuches konstant.

Es ist auch die Möglichkeit in Betracht gezogen, ob eine genaue Registrierung ohne irgend eine mechanische Berührung möglich

sei. Tatsächlich würde man mit einem Lampenverstärker die Änderung der dielektrischen Konstante messen können, wenn man die Pflanze zwischen zwei Kondensatorplatten wachsen ließ. Die Längenzunahme der Pflanze würde ja diese Konstante beträchtlich ändern. Das Objekt würde sich dann in einem elektro-magnetischen Feld von hoher Frequenz aufhalten, wodurch vielleicht jedoch auch das Wachstum beeinflußt würde. Die hohen Kosten einer derartigen Versuchsanordnung ließen mich darauf verzichten.

Mit dem unten beschriebenen Apparat, womit diese Untersuchungen angestellt sind, kann man in verschiedensten Richtungen und mit vielartigem Material experimentieren. In dieser Arbeit habe ich mich beschränkt auf ein bestimmtes Objekt, auf *Avena*, und habe vorläufig nur experimentiert in derjenigen Richtung, in der bis jetzt technische Schwierigkeiten ferneren Fortschritten im Wege standen.

## Kapitel I.

### APPARAT UND MATERIAL.

---

#### § 1. Allgemeines über den Apparat.

Der Apparat, womit diese Arbeit ausgeführt ist, ist schon früher von mir beschrieben worden (22). Ich lasse die Beschreibung noch einmal und jetzt vollständiger folgen, mit den Kontrollversuchen, welche zur Prüfung der Methode angestellt wurden.

Das Prinzip des Apparates besteht in der Tatsache, daß die wachsende Pflanze mittels einer sehr feinen Kontaktvorrichtung einen schwachen elektrischen Strom schließt. Die Kontaktvorrichtung ist auf einer Mikrometerschraube angebracht worden, welche eine Ganghöhe von 0,5 mm hat. Am unteren Ende der Schraube ist ein Sperrad fixiert worden mit 100 Zähnen. Der schwache, von der Pflanze geschlossene Strom fließt durch ein äußerst empfindliches Relais, wodurch ein stärkerer Strom geschlossen wird. Dieser Strom aktiviert einen Elektromagneten; wenn letzterer seinen Anker anzieht, wird das Sperrad ein, zwei oder mehr Zähne weitergedreht. Die Schraube macht also eine  $1/100$ ,  $1/50$  usw. Umdrehung; die Kontaktvorrichtung rückt entsprechend 5, 10 oder mehr  $\mu$  empor. Die Pflanze hat jetzt wieder diesen Abstand zu wachsen, bevor aufs Neue der schwache Strom geschlossen wird. Während dieser Zeit wird ein Wägelchen mit gläserner Feder durch eine elektrische Uhr aufgezogen, mit einer Geschwindigkeit von 1 mm pro Sekunde, längst einer stillstehenden Trommel. Die Feder schreibt also eine gerade Linie. Wenn aber die Pflanze den Kontakt herstellt, eilt die Feder zurück nach dem Ausgangspunkt. Zugleich wird die Trommel um 1,5 mm gedreht und das Wägelchen wird aufs Neue

aufgezogen mit derselben Geschwindigkeit. So wird man eine Reihe gerader Linien erhalten und die Länge jeder Linie in mm gibt an, wieviel Sekunden die Pflanze für ein Wachstum von 5, 10 oder mehr  $\mu$  brauchte. Wenn man nun die Gipfel dieser Linien verbindet, so erhält man sofort eine graphische Darstellung des Wachstums. Im Gegensatz zu anderen Methoden registriert dieser Apparat also, wie lange Zeit für ein bestimmtes Wachstum nötig ist — und nicht, wie viel die Pflanze in einer bestimmten Zeit weitergewachsen ist.

Bevor dieser Entwurf ausgeführt wurde, hatte ich mich davon zu überzeugen, daß der Kontakt an sich das Wachstum nicht beeinflußte. Dann wurde folgende Versuchsanordnung hergestellt. Am Tubus eines Zeiß-Mikroskops wurde ein Seitenstück angebracht und an dessen Ende eine vorläufige Kontaktvorrichtung. Die letztere wurde in den Stromkreis eines Akkumulators eingeschaltet, in welchen auch ein großer Widerstand und ein Nadelgalvanometer aufgenommen waren. Unter der Kontaktvorrichtung war die Pflanze auf einem Messingtische aufgestellt. Die Pflanze wurde gerade unter den Kontakt gestellt und dann wurde der Kontakt mittels Zahn und Trieb vorsichtig heruntergedreht, bis der Strom geschlossen war. Mittels der Mikrometerschraube des Mikroskops wurde der Kontakt  $10\mu$  emporgedreht. Jedesmal wurde dann mit einer Arretieruhr die Zeit aufgenommen, welche verstrich zwischen dem Empordrehen des Kontaktes und dem Ausschlagen des Galvanometers, d. h. die Zeit, welche die Pflanze für  $10\mu$  Wachstum brauchte. Die Pflanze wurde abwechselnd unter den Kontakt und in den Apparat, womit Frl. Zollikofer (44) arbeitete, gestellt. Im letzteren wurde mittels eines Horizontalmikroskops das Wachstum jede drei Minuten bestimmt (1 Okularstrich =  $6\frac{2}{3}\mu$ ).

Mit Absicht habe ich diese Versuche bei Dauerbelichtung von oben unternommen, weil ich dann nicht vorher vermuten konnte, welche Werte ich finden „mußte“. Das Wachstum schwankte demgemäß stark, wenn aber die Versuche zugunsten des Kontaktes verliefen, mußten unregelmäßige Schwankungen wenigstens unterbleiben.

Zwei Protokolle der 38 gemachten Versuche gebe ich hier wieder:

Tabelle 1.

Bei a wächst die Pflanze unter der Kontaktvorrichtung, dann wird (b) das Wachstum mittels des Mikroskops gemessen.

a. Zeit in Sekunden, welche die Pflanze für  $10\ \mu$  Wachstum braucht.

40, 40, 40, 40, 55, 50, 60, 70, 65, 70, 70, 75, 75,

b. Längenzunahme pro 3 Minuten in  $\mu$ :

$26\frac{2}{3}$ , 20,  $13\frac{1}{3}$ ,  $13\frac{1}{3}$ ,  $13\frac{1}{3}$ .

Umgerechnetes Wachstum pro Minute; bei \* der Umwechsel von a nach b.

15, 15, 14, 11,  $10\frac{1}{2}$ , 9, 9, 9, 9,  $8\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ \*,  
 $8\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2}$ ,  $6\frac{2}{3}$ ,  $6\frac{2}{3}$ ,  $6\frac{2}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$ ,  
 $4\frac{1}{3}$ ,  $4\frac{1}{3}$  usw.

Tabelle 2.

Bei a wird das Wachstum mittels des Mikroskops gemessen,

- dann (b) kommt die Pflanze unter die Kontaktvorrichtung.

a Längenzunahme pro 3 Minuten in  $\mu$ .

$$26\frac{2}{3}, \quad 26\frac{2}{3}, \quad 33\frac{1}{3}, \quad 26\frac{2}{3}, \quad 26\frac{2}{3}, \quad 20.$$

b. Zeit in Sekunden, welche die Pflanze für  $10 \mu$  Wachstum braucht:

90, 110, 125, 125, 140, 145, 150, 130, 70, 75, 75, 65, 60, 60,  
60, 60.

Umgerechnetes Wachstum in  $\mu$  pro Minute; bei \* der Umwechsel von a nach b.

9, 9, 9, 9, 9, 9, 11, 11, 11, 9, 9, 9, 9, 9, 9, 9, 6<sup>2</sup>/<sub>3</sub>, 6<sup>2</sup>/<sub>3</sub>,  
6<sup>2</sup>/<sub>3</sub> \*, 6<sup>2</sup>/<sub>3</sub>, 6<sup>2</sup>/<sub>3</sub>, 6<sup>1</sup>/<sub>3</sub>, 5<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 5, 5<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 4<sup>3</sup>/<sub>4</sub>, 4<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 4, 4, 4, 4, 4,  
4, 4, 4, 4, 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub>, 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub>, 7<sup>1</sup>/<sub>4</sub>, 8, 8, 9<sup>1</sup>/<sub>2</sub>, 9<sup>1</sup>/<sub>2</sub>, 10, 10, 10.

Bei anderen Versuchen wurde die mikroskopische Messung fortgelassen und nur der Kontakt abwechselnd 20, 10, 5 usw.  $\mu$  emporen.

gedreht. Diese Versuche dienten insbesondere dazu, die Zuverlässigkeit des Kontaktes selbst zu prüfen.

Tabelle 3.

Bestimmung der Zeit, welche die Pflanze für eine verschiedene Zahl  $\mu$  braucht.

Anzahl $\mu$	Zeit	Anzahl $\mu$	Zeit	Anzahl $\mu$	Zeit	Anzahl $\mu$	Zeit
10 $\mu$	35	Sek.	10 $\mu$	25	Sek.	5 $\mu$	22 $\frac{1}{2}$ Sek.
—	35	—	—	25	—	—	23
—	25	—	30 $\mu$	75	—	—	23
—	25	—	10 $\mu$	25	—	2 $\mu$	8
20 $\mu$	50	—	—	25	—	—	9
—	50	—	50 $\mu$	165	—*	—	8
10 $\mu$	25	—	10 $\mu$	35	—	—	9
5 $\mu$	12,5	—	—	35	—	—	10
—	12,5	—	—	35	—	10 $\mu$	50
10 $\mu$	25	—	—	40	—	—	55
20 $\mu$	50	—	—	45	—	20 $\mu$	115
5 $\mu$	12 $\frac{1}{2}$	—	—	45	—	10 $\mu$	55
5 $\mu$	12 $\frac{1}{2}$	—	—	45	—	5 $\mu$	20
10 $\mu$	25	—	20 $\mu$	90	—	—	25
30 $\mu$	75	—	5 $\mu$	23	—	10 $\mu$	20

Man sieht, daß das Wachstum bei \* eine Verzögerung erfährt; infolge der großen Strecke (50  $\mu$ ) tritt der Übergang nicht in die Erscheinung.

Die primitive Aufstellung in Betracht gezogen, waren diese Resultate derartig, daß sofort mit der Konstruktion des Apparates angefangen wurde. In dieser Zeit ist meine Aufmerksamkeit gefallen auf eine Arbeit von Bovie (8), welcher schon dieselbe Idee für ein Auxanometer benutzt hat. Seine Methode aber hat verschiedene Nachteile. Erstens muß die Verbindung der Pflanze mittels eines „Invar“-Drahtes schädlich für die Pflanze sein und ferner ist diese Verbindung keinesfalls eine feste. Der Hauptfehler aber liegt darin, daß die Pflanze selbst direkt den Strom schließt, welcher die Empordrehung des Kontaktes auslöst. Dieser Strom,

welcher einen Elektromagneten aktiviert, muß eine ziemlich hohe Spannung haben und infolgedessen wird bei der Stromöffnung eine so kräftige Selbstinduktion stattfinden, daß Funken am Kontakt auftreten werden. Dadurch brennen die Kontaktmetalle ab und werden die Kontaktstellen veränderlich. Bovie's Auxanometer registriert auf einer Trommel, welche eine Umdrehungsgeschwindigkeit hat von nur 1 mm pro Minute. Nach jedem Kontakt macht eine Feder einen Querstrich und der Abstand zwischen zwei solchen Signalen gibt die für ein bestimmtes Wachstum benutzte Zeit an. Abgesehen von dem langweiligen Nachrechnen und Messen dieser Abstände, wird auch die langsame Bewegung der Trommel leicht Schätzungsfehler geben. Bovie hat mit seinem Apparat ein genaues Demonstrations-Auxanometer beabsichtigt und hat es für diesen Zweck einige Jahre später vereinfacht (9), wodurch es an Genauigkeit einbüßte.

Mein Hauptziel war das Erlangen einer großen Präzision und dafür mußten viele Schwierigkeiten beseitigt werden. Der ganze Apparat mit allem Zubehör ist angefertigt worden von dem Institutsmechaniker Herrn P. A. de Bouter, welcher immer mit großem Interesse seine schwere Arbeit ausgeführt und viele technische Aufgaben gelöst hat. Es ist mir besonders angenehm, ihm an dieser Stelle meinen besten Dank für alle seine Mühe und Arbeit auszusprechen.

## § 2. Das Auxanometer.

Das Auxanometer ist angebracht an einer 18 cm langen Hauptachse 1, (siehe Fig. 1) welche auf einem Klinostatentische 2 fixiert worden ist. Um eine Rotation der Pflanze wagerecht zur Klinostatachse zu gestatten, kann eine Seitenachse 3 an der Hauptachse 1 befestigt werden. Die Versuchspflanze, welche in einem kleinen Zinktöpfchen (3 cm hoch und 4 cm diam.) steht, wird auf einem kleinen beweglichen Tische 4 aufgestellt und mittels Deckel und Henkel 6 fixiert. Der Henkel 6 wird mit einer Schraube 7 fest auf dem Tische angeklemmt, wodurch eine feste Verbindung zwischen Apparat und Pflanze hergestellt ist. Der Tisch 4 wird an

der Achse 1 fixiert durch das Emporziehen des Handgriffs 5. Im Deckel ist eine Öffnung für die Pflanze, und auf dem Deckel sind

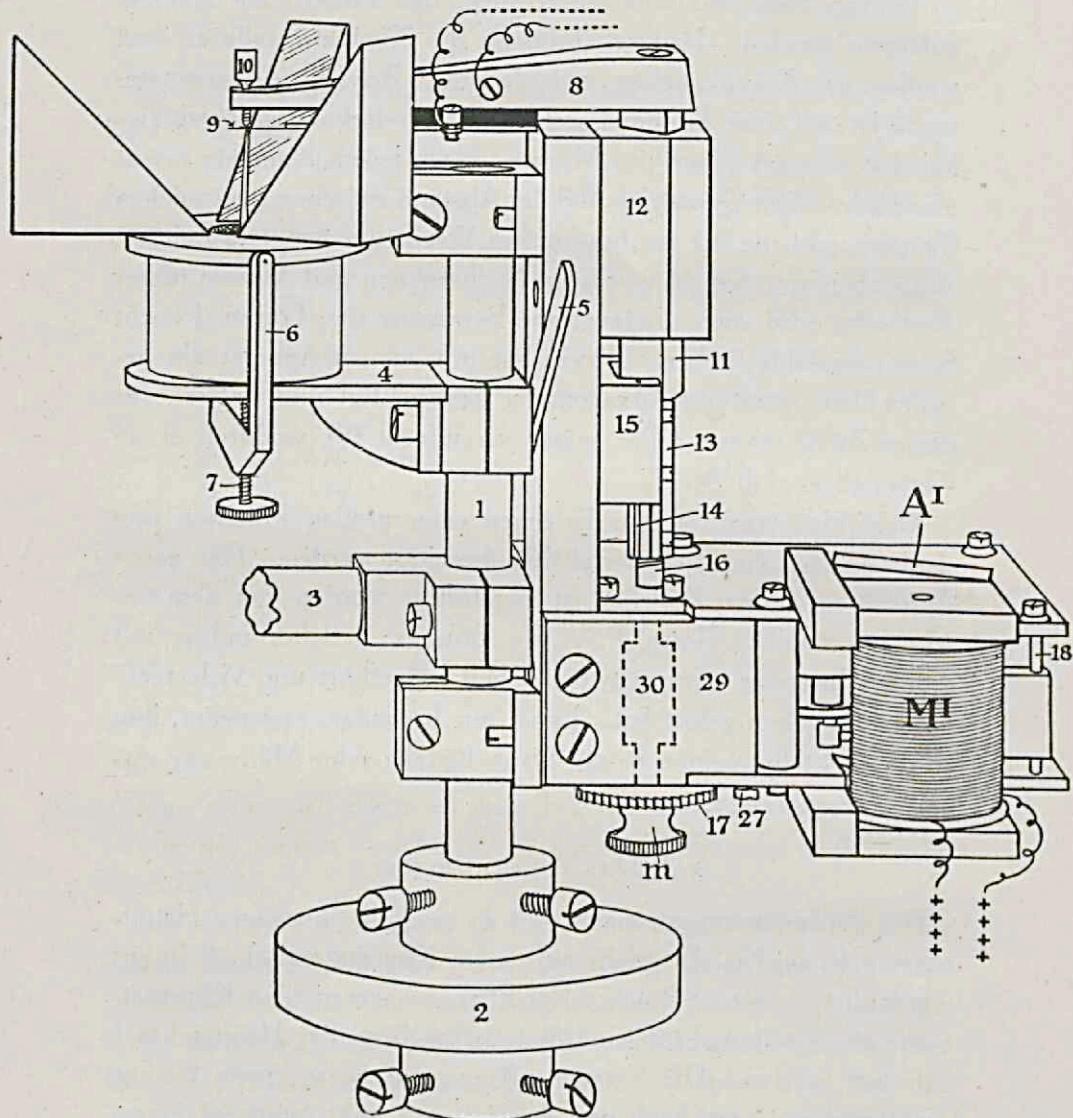


Fig. 1. Das Auxanometer.

drei kleine Spiegel für Belichtungen angebracht worden. Ich habe drei Spiegel gewählt, weil man dann durch die Dividierung mit  $\pi$

(= ungefähr 3) sofort Werte erhält, welche derjenigen einer einseitigen Belichtung vergleichbar sind. Die Pflanze wird genau unter der Mitte der Kontaktvorrichtung 9 aufgestellt.

Auf das Messingstück 8 ist ein feiner Messingstreifen mittels Hartgummi isoliert angebracht und daran ist ein äußerst dünner Platinstreifen 9 gelötet. Auf dem Platin ist ein winziges Goldplättchen festgelötet worden, einer Schraube 10 genau gegenüber. Diese, im Messingstück 8 angebrachte Schraube trägt in ihrem unteren Ende eine feine Platin spitze. Diese Vorrichtung ist sehr sorgfältig gearbeitet. Es ist eine zwingende Bedingung, daß die Platinfeder sehr leicht einem Druck nachgibt und doch federnd ist. Wenn Schraube 10 auf dem kleinsten Abstand von dem Goldplättchen entfernt ist, ohne Kontakt zu machen, genügt ein Gewicht von 2 mgr. um in inverser Lage den Strom zu schließen. Auch muß der Versuch sich automatisch einstellen, wenn die Pflanze nicht gerade wächst oder nutiert. Dafür ist der Platinstreifen nur schmal und erlaubt nur eine Abweichung der Pflanzen spitze geringer als 1 mm.

Das Messingstück 8 ist auf einem sechseckigen Prisma 11 angebracht worden, das in einem allseitig gut passenden Gestell 12 läuft. Dieses Prisma ist mittels einer steifen, inneren Spiralfeder fest, aber doch beweglich, mit der gespaltenen Mutter 13 verbunden. Diese Mutter läuft mit Zapfen 14 in Schlitten 15. Eine sehr sorgfältig bearbeitete Mikrometerschraube 16 paßt in die Mutter 13. Die Schraube hat eine Ganghöhe von 0,5 mm. An der Schraubenachse ist ein Zylinder 30 ausgespart worden, welcher genau in Gestell 29 paßt. Wenn die Mikrometerschraube gedreht wird, werden also die Mutter 13, das Prisma 11 und die Kontaktvorrichtung gehoben oder gesenkt. Am unteren Ende der Mikrometerschraube ist ein Zahnrad 17 mit 100 Zähnen angebracht in solcher Weise, daß die Kontaktvorrichtung gehoben wird, wenn das Rad in der Richtung der Zähne gedreht wird.

Im Anfang geschah dies durch einen kräftigen Elektromagneten, welcher mit seinem Anker eine Sperre anzug. Eine Spiralfeder zog den Anker gerade so weit zurück, daß die Sperre, wenn der Strom

wieder geschlossen wurde, ein, zwei oder mehr Zähne mitnehmen würde. Diese einfache Methode aber war nicht brauchbar, weil durch die stoßweise Bewegung das Rad bisweilen zu weit gedreht wurde. Dieser Fehler konnte nur durch eine ziemlich komplizierte Vorrichtung beseitigt werden.

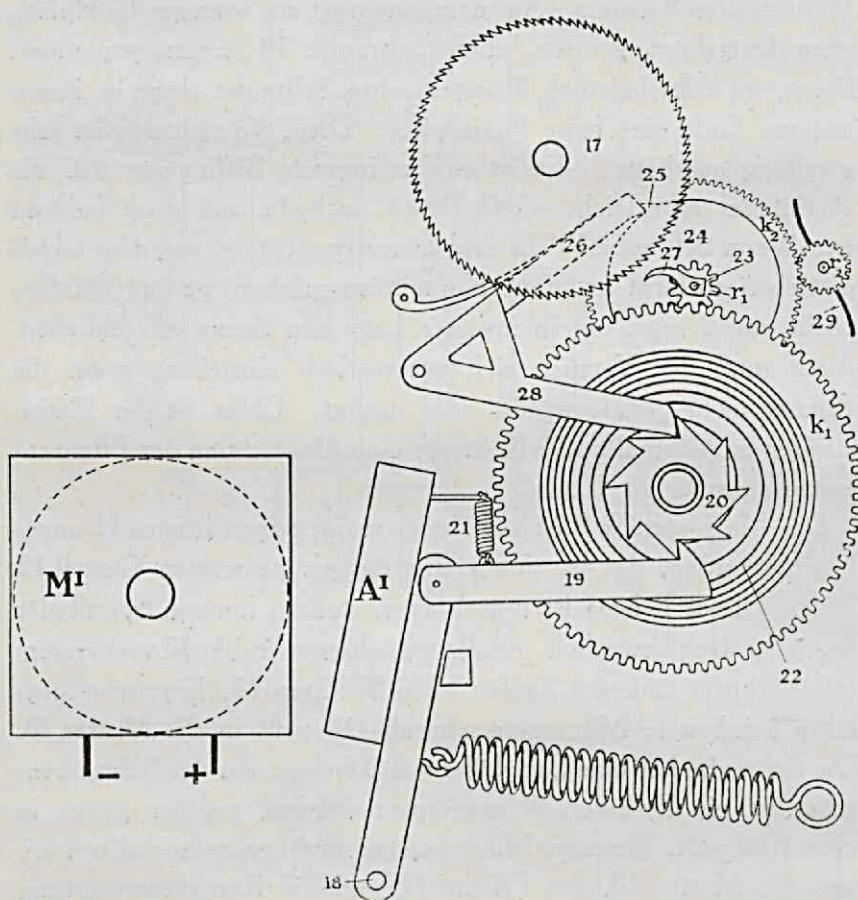


Fig. 2. Erklärung im Text.

Dieser Mechanismus ist von Herrn de Bouter entworfen worden. Jedesmal, wenn ein Strom durch die Spule des Elektromagneten  $M^1$  fließt, wird der Anker  $A^1$  angezogen. Dieser Anker (siehe Fig. 2) dreht um die Achse 18. An dem Anker ist ein Hebel mit Zahn 19 angebracht, welcher durch die Spiralfeder 21 gegen das

Sperrad 20 angedrückt wird. Auf derselben Achse, woran dieses Rad angebracht ist, ist die Urfeder 22 montiert, welche aufgewunden wird, wenn der Anker A<sup>1</sup> vom Magneten angezogen wird. Diese Feder leistet einen Druck auf das Uhrwerk, das aus den Zahnrädern k<sub>1</sub> und k<sub>2</sub> und den Trieben r<sub>1</sub> und r<sub>2</sub> besteht. Sie kann sich aber nicht entspannen, weil sich auf der Achse 23 von Zahnrad k<sub>2</sub> und Trieb r<sub>1</sub> auch ein Echappementrad 24, mit einem Zahn 25 befindet. Der Zahn wird festgehalten von Sperrkegel 26. An derselben Achse 23 ist auch ein kleines Zäpfchen 27 angebracht, das, wenn es runddrehen würde, in einen Zahn des Zahnrads des Auxanometers 17 hineingreifen und dieses Rad über eine gewisse Strecke in seiner Rotation mitnehmen würde.

Der Sperrkegel 26 ist einheitlich verbunden mit der Gegensperre 28, welche die direkte Entspannung der Feder 22 verhindert. Sobald nun der Anker A<sup>1</sup> angezogen und dadurch die Feder 22 weiter aufgewunden wird, weichen die Gegensperre 28 und damit Sperrkegel 26 aus. In dem Augenblicke, in welchem die Gegensperre 28 über die Spitze des Sperrades 20 gleitet, kommt Zahn 25 frei und macht Achse 23 mit Zubehör eine Umdrehung. Auch das Zäpfchen 27 dreht mit und nimmt das Zahnräder 17 über eine gewisse Strecke mit. Durch die Anwendung von Zäpfchen 27 von verschiedener Länge kann man sehr genau die Zähnezahl regulieren, welche durch das Zäpfchen jedesmal mitgenommen wird. Zwei Zähne (= 10  $\mu$ ) erwies sich für *Avena* am besten geeignet.

Die allmähliche Drehung des Zahnrades 17 gewährt eine große Genauigkeit. Die Verhältnisse der Zähnezahlen des Zahnrads k<sup>1</sup> und des Triebes r<sub>1</sub> sind so gewählt (8:1), daß bei jeder Anziehung des Ankers das Uhrwerk genau so weit abläuft, als es zu gleicher Zeit aufgewunden wird. Die Ablaufsgeschwindigkeit des Uhrwerks wird von einer Flügelregulation 29 moderiert.

Dieses Auxanometer gestattet die Registrierung einer Längenzunahme von ungefähr 3,5 cm eines Keimlings, ohne jewelche Verstellung. Vor jedem Versuch hat man nur die Kontaktvorrichtung durch Drehung an der Mutter m herunter zu drehen. Das Aufstellen der Pflanze geht am besten, wenn man die Pflanze genau

unter dem Kontakte anbringt und fixiert. Dann dreht man langsam und vorsichtig an der Mutter **m** den Kontakt weiter herunter, bis die Pflanze zum ersten Mal den Kontakt herstellt.

Die Mikrometerschraube des Auxanometers wurde geaicht mit der horizontalen Mikrometervorrichtung eines Zeiß-Mikroskops. Dazu wurde an den Mikroskopstubus ein Seitenstück angebracht mit einer Messingspitze am Ende. Diese Spitze wurde genau unter den Kontakt gebracht und emporgedreht. Dann wurde mittels der Mikroskopmikrometerschraube der Tubus jedesmal so weit emporgedreht, bis der Kontakt hergestellt und die Kontaktvorrichtung verstellt wurde. Dies geschah über die ganze Länge der Schraube genau jede  $10\text{ }\mu$ .

Wie schon Bovie l. c. bemerkt hat, bietet der Umstand, daß die Aufstellung der Pflanze völlig unabhängig ist von dem Registrierapparat einen großen Vorteil. Auch ich habe diesen Umstand benutzt.

Nur das beschriebene Auxanometer ist in einem Dunkelzimmer mit Vorrichtung für konstante Temperatur aufgestellt. Dieses Zimmer wurde schon von Fr. Talm a (40) S. 375 u. f., und später von Fr. Zollikofer (45) S. 242, beschrieben. Seitdem ist die Thermoregulation viel verbessert worden durch eine verbesserte Aufstellung des Thermoregulators und die Erneuerung der Relais, so daß die Temperatur sehr konstant ist. Hierzu trägt auch die verminderte Ventilation bei. Denn die hohen Kosten der elektrischen Heizung haben uns gezwungen, die Röhren für Luftzufuhr und Abfuhr mit Klappen abzuschließen. Nur nach der Beendigung eines Versuchs, meistens spät am Abend, werden die Klappen geöffnet und wird mittels eines elektrischen Fächers ventiliert.

Das Auxanometer wurde für Versuche mit Schwerkraftreizung angebracht auf die Achse eines Universal-Klinostaten nach Van Harreveld (21), welcher ungefähr in der Mitte des Zimmers steht. Unten am runden Klinostatische sind 4, von einander und vom Klinostate isolierte, konzentrische Messingringe angebracht worden, gegen welche Schleppkontakte drücken, um die elektrischen Verbindungen, während der Rotation, herzustellen.

Alle anderen zum Apparat gehörigen Teile sind in einem willkürlichen Zimmer aufgestellt, wo auch die zum Klinostate gehörige Sekundenuhr steht.

### § 3. Die Relais.

Wie schon betont wurde, schließt die Pflanze einen sehr schwachen Strom. Um Funken bei der Stromöffnung zu vermeiden, könnte man einen Kondensator oder einen Widerstand (parallel mit dem Kontakte) in den Stromkreis aufnehmen. Man kann Funken aber sicherer vorbeugen durch die Anwendung eines Stromes von nie-

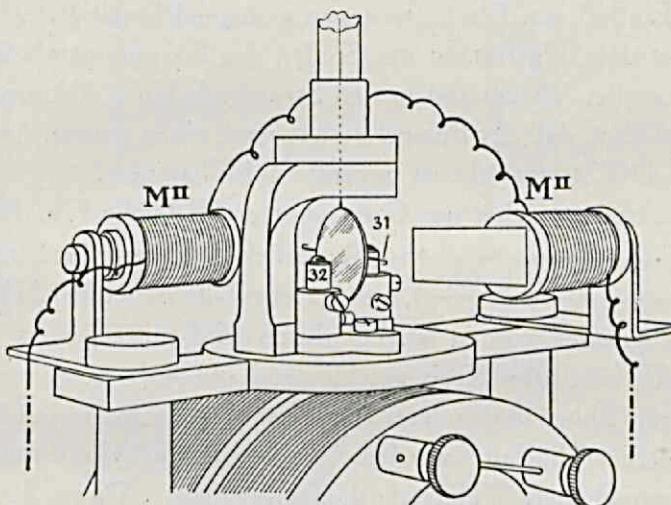


Fig. 3. Das Galvanometer, umgebaut als Relais.

driger Spannung, welcher durch ein geeignetes Relais umgeschaltet wird. Ein solches Relais wurde in einem Spiegelgalvanometer gefunden. Hinter dem Spiegel des Galvanometers wurde ein weich-eisernes Stäbchen (31) (siehe Fig. 3) angebracht.

An beiden Enden des Stäbchens sind zwei umgebogene Platinstiftchen gelötet. Wenn der Spiegel dreht, dreht das eiserne Stäbchen mit und tauchen die beiden Platinstiftchen in zwei Behälter mit Quecksilber hinein, wodurch ein zweiter Stromkreis geschlossen wird. Dieses als Relais umgebaute Galvanometer hat viele Vorteile.

Erstens ist das System äußerst empfindlich. (Jede Spule des Galvanometers hat 4000 Windungen.)

Und zweitens: weil das Galvanometer keinen eisernen Kern hat, im Gegensatz zu sonst üblichen Relais, ist die Selbstinduktion so gering, daß der Öffnungsfunktion ganz unterbleiben wird.

Schließlich fordert die Drehung des Spiegels eine ziemlich lange Zeit; dieses Relais hat also eine große Inerz. Kurze Stromstöße, wie sie z. B. durch Vibrationen usw. verursacht werden können, sind nicht imstande, das eiserne Stäbchen in das Quecksilber zu bringen. Um das letztere zu erreichen, muß der Strom wenigstens während  $\frac{1}{5}$  Sekunde geschlossen sein. Auf diese einfache Weise ist der störende Einfluß von Erschütterungen genügend beseitigt.

Nebst dem Widerstand der Spulen des Galvanometers ist noch ein so großer Widerstand in den Stromkreis eines Akkumulatoren eingeschaltet, daß der Spiegel gerade noch einen ganzen Ausschlag macht. Die Stromstärke ist ungefähr 1 Milliampère.

Der Strom, welcher das Galvanometer III (siehe Fig. 4) durchfließt ( ..... ), schließt einen zweiten Stromkreis ( - - - - - ), welcher ebenfalls von einem Akkumulatoren abgeleitet worden ist. Hierdurch wird mittels eines zweiten Relais IV ein dritter Kreis geschlossen ( - - - - - - - - - ). Der Strom dieses und anderer Kreise ist vom Zentralnetze (220 Volt Gleichstrom) abgeleitet worden. Die Stromstärke wird durch geeignete eingeschaltete Widerstandslampen reguliert. Dieser Strom löst drei Dinge aus:

1. Ein drittes Relais V wird affiziert, welches den Elektromagneten  $M^1$  des Auxanometers ( + + + + + + + + + + + + ) durchfließt. Dadurch geht die Kontaktvorrichtung  $10\mu$  empor.

2. Wenn die Platinstifte 31 in das Quecksilber hineingedrungen sind, ist eine ziemlich erhebliche Kraft nötig, um diese wieder frei zu machen. Der Erdmagnetismus ist nicht imstande die Oberflächenspannung des Quecksilbers mit Sicherheit zu überwinden. Deshalb fließt dieser Strom durch zwei kleine Elektromagneten  $M^{II}$ , welche wagerecht zu dem eisernen Stäbchen angebracht sind. Letzteres wird jetzt kräftig zurückgezogen; die Schwingungen des Spiegels werden

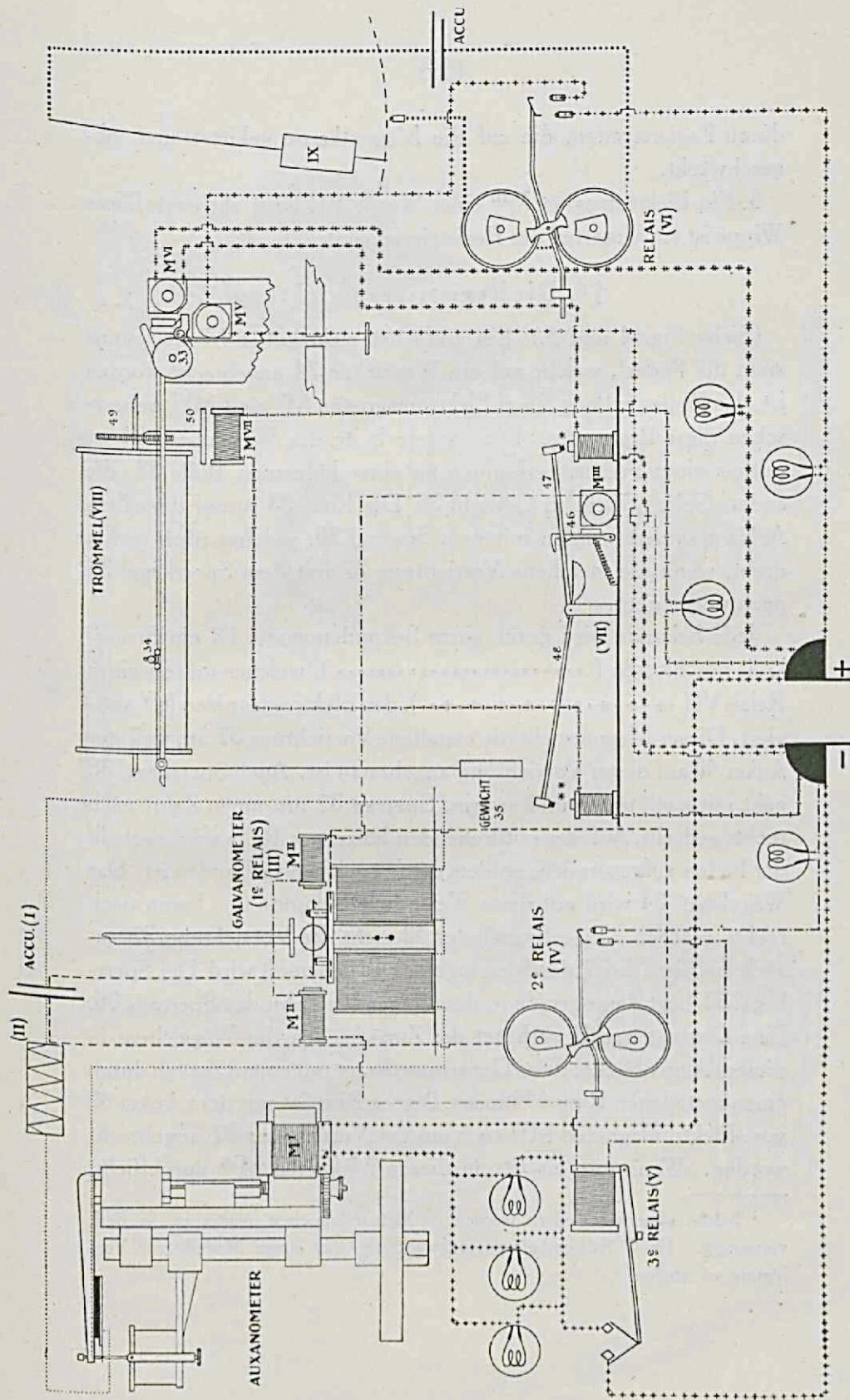


Fig. 4. Schaltungsskizze.

durch Papierstreifen, die auf die Magnetkerne gekittet sind, abgeschwächt.

3. Ein Elektromagnet  $M^{III}$  einer Wippe VII wird aktiviert. Diese Wippe ist ein Unterteil des Registrierapparates.

#### § 4. Die Registriervorrichtung.

(Siehe Fig. 4 und 5.) Ein einfacher elektrischer Mechanismus zieht die Feder<sup>1</sup>, welche auf ein Wägelchen 34 angebracht worden ist, das Papier entlang. Zwei Elektromagneten M<sup>V</sup> und M<sup>VI</sup> beherrschen diese Bewegung. Die vordere Seite des Wägelchens 34 ist mittels eines Fadens verbunden an einer hölzernen Rolle 33, die andere Seite mit einem Gewicht 35. Die Rolle 33 ist auf derselben Achse montiert worden mit dem Sperrad 36, welches nach rechts dreht, wenn die metallene Vorrichtung 37 mit dem Sperrkegel 38 nach unten geht.

<sup>1</sup> Solche gläsernen Federn werden im Meteorologischen Institut zu de Bildt verwendet. Dr. C. Schoult war so freundlich, mir einige Modelle zur Verfügung zu stellen.

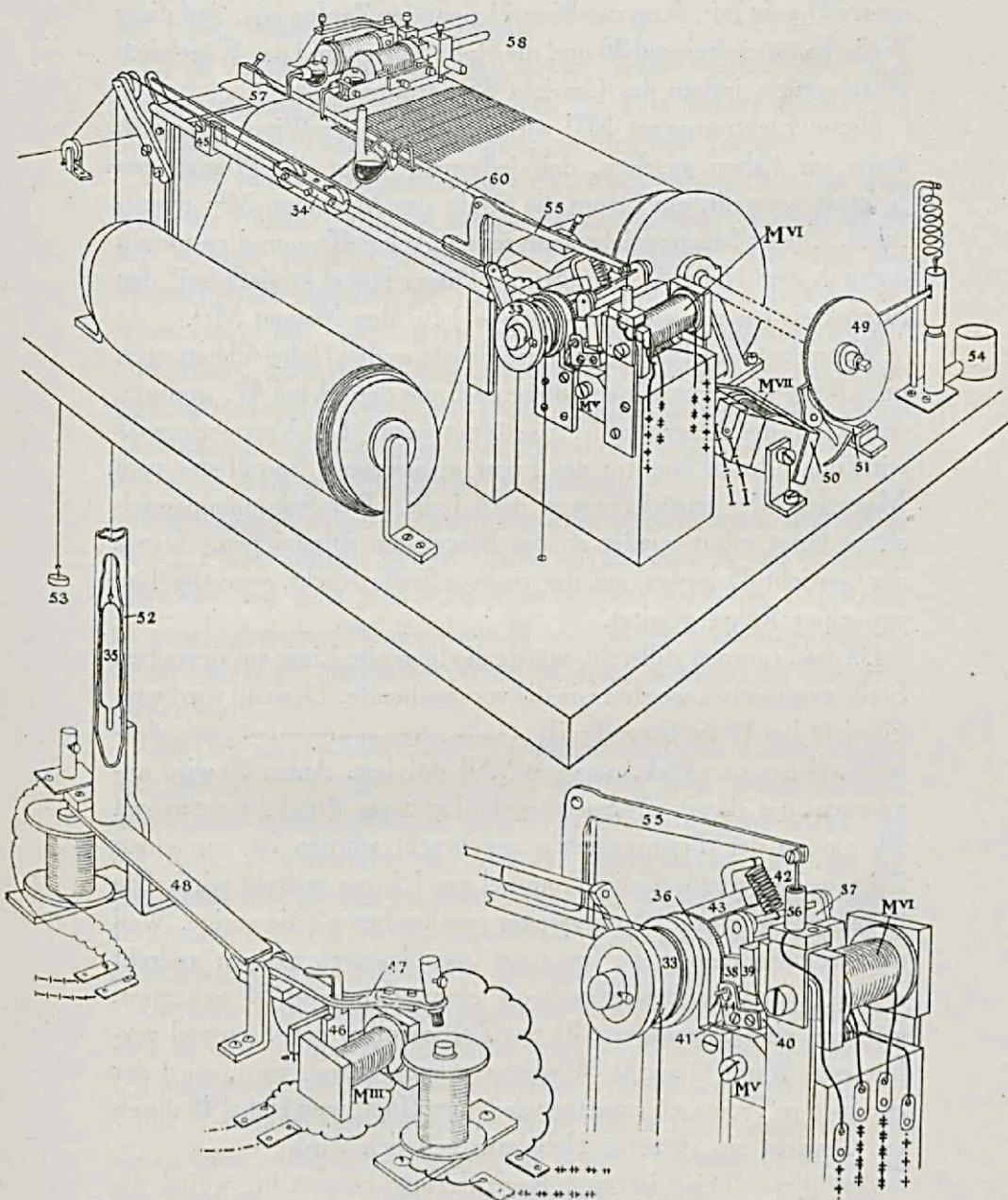


Fig. 5. Der Registrierapparat.

wird die ganze Vorrichtung 37 nach rechts gezogen. Auch die Gegensperre 41 geht mit, denn der Ring 44 zieht den Zapfen mit. Auf diese Weise kommen Sperrad 36 und die Rolle 33 frei, und das Wägelchen fährt zurück, indem das Gewicht 35 herunter fällt.

Dieser Elektromagnet M<sup>VI</sup> wird nun von einer Wippe aktiviert, denn wir haben gesehen, daß jedesmal, wenn die Pflanze den Kontakt herstellt, ein Strom die Spule des Magneten M<sup>III</sup> durchfließt. Dieser Magnet zieht dann seinen Anker 46 an und entnimmt dadurch dem Hebel 47 seine Stütze. Dieser Hebel schließt bei\* den Stromkreis ( + + + + + + + + + + + + ) für den Magnet M<sup>VI</sup>.

Wenn das Gewicht 35 gefallen ist, drückt es den Hebel 48 herunter, und dieser hebt mit seinem kürzeren Ende den Hebel 47, wodurch der Strom des Magneten M<sup>VI</sup> geöffnet wird. Die Vorrichtung 37 wird dann durch eine (in der Figur unsichtbare) Spiralfeder vom Magneten M<sup>VI</sup> zurückgezogen nach links. Der Sekundenpendelstrom fängt sofort wieder an das Wägelchen aufzuziehen. Damit das Gewicht 35 immer auf der rechten Stelle drückt, wird der Fall von einer Röhre geleitet.

Da die Trommel stillsteht, würde die folgende Linie auf derselben Stelle geschrieben werden wie die vorangehende. Deshalb wird vom Gewicht bei \*\* ein Stromkreis ( - - - - - - - - - - ) geschlossen, welcher den Elektromagnet M<sup>VII</sup> aktiviert. Anker 50 wird angezogen und damit ein Sperrkegel. Letzterer drückt das Sperrad 49, das an der Trommelachse angebracht worden ist, um einen Zahn weiter, wodurch die Trommel um 1,5 mm gedreht wird. Die neue Linie wird also 1,5 mm weiter geschrieben als die vorige. Weil die Trommel eine große Inerz hat und bisweilen zu weit gedreht wurde, wird die Bewegung von einer Ölpumpe 54 gehemmt, während eine Gegensperre 51 das Zurückrollen der Trommel verhindert. Wenn Gewicht 35 wieder emporgezogen wird, wird der Strom des Trommelmagneten wieder geöffnet, weil Hebel 48 durch ein Gewicht am kürzeren Hebelarm gehoben wird.

Auf diese Weise ist eine Registrierung hergestellt, wobei die Länge jeder Linie in mm wiedergibt, wieviel Sekunden die Pflanze für ein Wachstum von 10  $\mu$  brauchte. Da die Linien 1,5 mm von-

einander gezogen werden, hat 15 cm beschriebenes Papier Beziehung auf 1 mm Wachstum (100 Linien).

Es ist selbstverständlich, daß verschiedene Vorkehrungen und Sicherheitsmaßregeln getroffen sind, um eine sichere Aufstellung zu bekommen. Nur die wichtigsten werden hier genannt.

Erstens muß die Registrierung automatisch ausgeschaltet werden, wenn die Pflanze unrichtig wächst, das heißt, wenn sie nicht länger den Kontakt herstellt (siehe S. 11). In diesem Falle wird das Wägelchen 34 natürlich ganz aufgezogen und stößt schließlich auf einen Hebel 55. Der Strom, welcher den Sekundenmagnet  $M^V$  durchfließt, geht durch diesen Hebel (fortgelassen in der Schaltungsskizze) und von da in ein Töpfchen mit Quecksilber 56. Durch das aufdringende Wägelchen wird zuletzt der Hebel aus dem Quecksilber gehoben, und der Strom ist geöffnet.

Um während längerer Zeiten registrieren zu können, sind einige Meter Papier nötig. Dieses Papier ist auf eine zweite Trommel gewickelt und geht über eine Messingplatte nach der Registriertrommel. Auf der Messingplatte 57 wird es beschrieben, so daß die Feder immer auf demselben Niveau schreibt, während die Trommel dicker wird.

Um eine gerade Abszisse zu bekommen, muß das Wägelchen immer auf derselben Stelle gehemmt werden. Dies wurde erreicht durch eine Klampe 45 und durch ein kleines Gegengewicht, das mit Rolle 33 verbunden ist. Dieses Gegengewicht wird von der Unterseite des Tisches gehemmt, wenn das Wägelchen die Klampe 45 erreicht hat. Ein zweites Gewicht 53 zieht am Wägelchen, wenn das Gewicht 35 auf Hebel 48 niedergekommen ist.

Um dem langweiligen Abbrennen der Kontaktstellen vorzubeugen, sind an der Wippe Spulkontakte angebracht worden, wobei der Öffnungsfunkent durch Selbstinduktion fortgeblasen wird.

Die Verteilung der Linien ist hergestellt worden durch die auf einem Messingstreifen 60 gekitteten Borsten, welche auf Abstände von 5 mm durch die noch feuchte Tinte schleppen.

Parallel mit der Abszisse zieht ein elektrisches Zeitsignal eine gerade Linie, welche nach Belieben, z. B. jede 10 oder 6 Minuten,

durch einen Querstrich unterbrochen wird. Dieses Zeitsignal wird in der von Van Harreveld (21) beschriebenen Weise (S. 187 u. f.) von der Sekundenuhr gegeben. Da die „Wachstumslinien“ 1,5 mm voneinander gezogen werden, gibt der Abstand zwischen zwei Zeitsignalen sofort bis auf  $10\mu$  genau die Längenvermehrung der Pflanze während 10 bzw. 6 Minuten. Weil es vorkommen kann, daß das Wägelchen zurückfährt, gerade nachdem das Zeitsignal gegeben wird und das folgende Zeitsignal gerade vor dem Zurückrollen gegeben wird, ist der größtmögliche Fehler  $20\mu$ . Auf diese Weise haben wir eine einfache Methode, nicht nur um unsere Resultate mit denjenigen anderer Forscher zu vergleichen, sondern auch um unsere Versuche wiederzugeben. Denn es ist nicht möglich alle verschiedene Meter lange Protokolle zu reproduzieren. Dazu kommt noch, daß die „Zeitlinie“ weitaus leichter berechenbare Werte gibt als die zahllosen „Wachstumslinien“. Nichtsdestoweniger aber haben die Originalprotokolle großen Wert, denn daran kann man Einzelheiten zurückfinden, welche die „Zeitlinie“ allein nicht gibt. Die Wachstumsverzögerungs- bzw. Förderungskurven, wie die „Wachstumslinien“ diese vorführen, laufen ja viel gelinder, als wie man sie aus der „Zeitlinie“ konstruieren kann.

Endlich kann man, wenn man auf einen Klingelknopf im Dunkelzimmer drückt, noch mit einem zweiten Signal 58 einen Punkt auf das Papier setzen in dem Augenblicke, in welchem man die Pflanze belichtet hat oder auf dem Klinostaten rotieren läßt usw.

Ich gebe hier eine etwas verkleinerte Reproduktion eines Protokolls

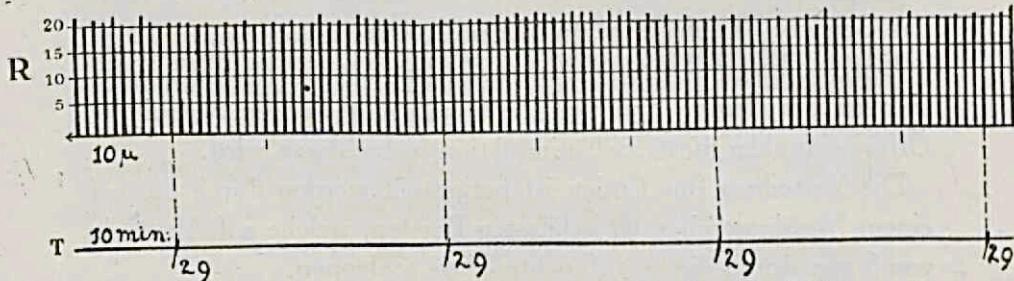


Fig. 6. Registrierung von 1 mm Wachstum. Bei R gibt jede Linie an, wieviel Zeit die Pflanze für  $10\mu$  Wachstum brauchte. T = die Zeitlinie; jede 10 Minuten war die Längenvermehrung  $290\mu$ .

teiles wieder, das 4,05 m lang ist und sich bezog auf eine Längenvermehrung von ungefähr 27 mm im Dunkeln.

Dieser Apparat ist nicht nur geeignet für Wachstumsmessungen. Man kann auch sehr genau den Krümmungsverlauf nach einseitiger Reizung damit bestimmen. Die Pflanze wird dann auch gerade unter der Kontaktvorrichtung aufgestellt, man benutzt jetzt einen Deckel ohne Spiegel. Wird die Pflanze einseitig gereizt, dann wird das Wachstum in der Längsrichtung allmählich geringer, bis die Pflanze sich ganz unter dem Kontakt hinweggekrümmt hat.

### § 5. Das Material.

Im Anfang wurden verschiedene reine Linien des Hafers benutzt: Sieges-, Kron-, Liwogo- und Goldregen-Hafer. Die erste Varietät erwies sich bald als die meist geeignete. Ein ausreichender Vorrat Samen des Sieges-(Segre-)Hafers wurde mir freundlichst von Herrn Dr. Åkerman in Svålov zur Verfügung gestellt.

Die Samen wurden entspelzt und auf feuchtes Fließpapier in Keimschalen ausgelegt. Nach 1½ oder 2 Tagen fängt die Wurzelentwicklung an; dann wurden die Samen in feuchte, gesiebte Erde eingepflanzt, in kleinen runden Zinktöpfchen. In der Mitte der gut mit Erde ausgefüllten Gefäße wurde mittels eines dreieckigen hölzernen Spatels eine 1 cm tiefe Rinne gemacht, worin der Samen gebracht wurde. Die Rinne wurde dann mit Erde ausgefüllt. Ich habe die Samen tiefer gepflanzt, als man es gewöhnlich tut, weil bei höherer Einpflanzung eher Erdverschiebungen auftreten, die Schwierigkeiten verursachen würden. Bei der von mir angewandten Methode erwiesen die Pflanzen sich so gut in der Erde befestigt, daß man selbst bei Versuchen mit Klinostatrotationen keine speziellen Vorkehrungen zu treffen hat. Die tiefere Einpflanzung erschien mir mehr wünschenswert als die Fixierung der Pflanzen mittels Gips oder Nesseltuch.

Wo in dieser Arbeit die Koleoptilenlänge angegeben wird, ist die ganze Länge gemeint, vom Samen ab gemessen.

Jeden Tag wurden acht gut gekeimte Samen eingepflanzt. Diese blieben dann noch 24 Stunden im Dunkelzimmer des Gewächs-

hauses. In diesem Raum war die Temperatur nicht konstant; sie schwankte bei normalem Wetter zwischen  $19^{\circ}$  bis  $24^{\circ}$ . An heißen Tagen wurde kräftig ventiliert, um die Temperatur nicht über  $24^{\circ}$  steigen zu lassen. Am zweiten Tage wurden die Pflanzen in einem lichtdicht abgeschlossenen Kistchen in das Versuchszimmer gebracht. Sie wurden dann noch einmal begossen und blieben weiter im Dunkeln bei konstanter Temperatur. Am dritten Tage wurde eine Pflanze für den Versuch ausgewählt; die oberirdische Länge wurde mittels eines transparenten Maßes bei rotem Lichte bestimmt, und die Pflanze auf dem Auxanometer aufgestellt. Dies war der einzige Augenblick daß die Pflanze direkt mit rotem Lichte bestrahlt wurde. Wenn die Anfangslänge bekannt ist, kann man ja bei jeder Stufe des Versuchs die Länge nachher bestimmen, weil jede 15 cm des Protokolls 1 mm Wachstum entspricht.

Die weiteren Manipulationen im Versuchszimmer wurden im Dunkeln ausgeführt, wobei drei äußerst schwache, rote Glühlämpchen (Wellenlänge des Lichtes 625—800 mm) zur Orientierung dienten. Diese Lämpchen können eingeschaltet werden, wenn man in das Zimmer hineintritt; eines ist angebracht an der Stelle wo elektrische Ströme für die Apparate ein- und ausgeschaltet werden müssen; eines bei der Belichtungsvorrichtung und das dritte bei der Tür des Zimmers. Die roten Punkte im Zimmer zeigten mir, wo ich die Handgriffe zu tun hatte.

---

## Kapitel II. FRAGESTELLUNG.

---

### § 6. Allgemeines.

Obgleich die jetzt beschriebene Methode für Wachstumsmessungen überhaupt brauchbar ist, werden in dieser Arbeit nur einige derjenigen Fälle beschrieben, wo Änderungen des Wachstums von Änderungen der äußeren Verhältnisse hervorgerufen werden.

Seitdem Blaauw (4—6) die Theorie aufstellte, daß der Phototropismus nur eine rein sekundäre Erscheinung sei, welche notwendig resultieren muß aus der ungleichen Lichtwachstumsreaktion der beiden Seiten des belichteten Organs, haben viele Forscher versucht, diese Theorie mit den Tatsachen zu vergleichen.

Es ist in der Tat eine wichtige Sache für unsere Kenntnis der Lebenserscheinungen, daß festgestellt wird: inwieweit eröffnet Blaauw's Theorie die Möglichkeit, das Geheimnisvolle, daß bis jetzt die sogenannten „Reizerscheinungen“ verhüllte, zu enthüllen? Aber auch wenn die Möglichkeit besteht, die Reizerscheinungen in die Wachstumserscheinungen einzureihen, werden diese nicht ohne weiteres erklärt sein, denn das Wachstum an sich ist ein Prozeß, dessen Kenntnis noch recht mangelhaft genannt werden muß. Jede weitere Untersuchung nach dem Einfluß einer „Reizung“ auf das Wachstum hat also ein zweiteiliges Ziel:

1. Die Untersuchung einer etwaigen Beziehung zwischen Tropismus und Wachstumsänderungen, welche durch denselben „Reiz“ verursacht werden (Blaauw's Theorie).
2. Die Vermehrung unserer Kenntnis des Wachstumsvorganges selbst.

Indem Blaauw (4—6) sich das Erste als Ziel gestellt hatte, hat Vogt (42) ungefähr zur gleichen Zeit mehr speziell derartige Untersuchungen gemacht, um das Wachstum von *Avena* zu studieren.

Vogt kam zu dem Schluß, daß für eine Lichtwachstumsreaktion eine viel größere Lichtmenge (3000 MKS) nötig ist, als für eine phototropische Krümmung. Sierp (34) kam später zu entgegengesetzten Resultaten. Dieser Unterschied wird wohl darin liegen, daß Vogt immer von oben her belichtete, wodurch die Pflanze nur einen winzigen Teil des zugeführten Lichtes empfängt.

Van de Sande Bakhuyzen (2) hat die Frage von einer ganz anderen Seite angefaßt. In Anknüpfung an Blaauw's Theorie hat er die Ergebnisse von Arisz (1) über phototropische Krümmungen und Stimmungsänderungen auf rein mathematischem Wege umgerechnet und daraus die Lichtwachstumskurven konstruiert. Er konnte sich dabei nur stützen auf die Ergebnisse, welche Vogt und Sierp bei ihren Wachstumsmessungen erhalten hatten. Es wird also einleuchtend sein, daß die Umrechnungen von van de Sande Bakhuyzen nicht immer stimmen werden mit den Befunden weiterer Untersuchungen. Nichtsdestoweniger werden seine Betrachtungen als Arbeitshypothese wertvolles Material zur Verfügung stellen.

Bisher ist von allen Forschern angenommen worden, daß das Wachstum von *Avena* im Finstern und bei konstanten Versuchsbedingungen ein recht konstantes sei. Daß man nicht immer davon überzeugt gewesen ist, hat sich in Vogt's Ausspruch erwiesen, wo er es nicht ratsam achtet, in kürzeren Zeitintervallen als drei Minuten das Wachstum zu messen, wegen der Gefahr „stoßweiser Änderungen des Wachstums“ (l. c. S. 206).

Es schien mir wünschenswert, zuerst das Wachstum im Dunkeln während längerer Zeit genau zu messen, bevor andere Versuche angestellt würden. Auch Fr. Zollikofer (45) hat während einiger Stunden das Wachstum im Dunkeln bei rotem Lichte bestimmt. Ich meine dennoch meine Versuche beschreiben zu müssen, weil sie sich auf viel längere Zeiten ausgedehnt haben und zugleich weitere Ergebnisse über die große Wachstumsperiode liefern.

### § 7. Dauerbelichtung und nachherige Finsternis.

Seitdem Blaauw (3) und Fröschel (18) gefunden haben, daß eine sehr geringe Lichtmenge genügt, um eine phototropische Krümmung auszulösen und daß für eine eben merkliche Krümmung eine bestimmte Lichtmenge nötig ist, hat die weitere Untersuchung über Phototropismus sich beschäftigt mit dem Auffinden von weiteren Beziehungen zwischen der zugeführten Energie, der sogenannten „Reizmenge“, und der Reaktionsgröße, nach dem „Reizmengengesetz“ und der Produktregel.

Das Arbeiten mit geringen Licht- und Schwerkraftmengen hat sich für diesen Zweck als notwendig erwiesen; daß man fast ausschließlich damit arbeitete, war eine logische Folge des Stadiums, in welche die Forschung nach diesen Erscheinungen gelangt war.

Derselbe Weg wurde verfolgt bei der Untersuchung nach der Lichtwachstumsreaktion, weil diese hauptsächlich nach dem Auffinden einer Beziehung zwischen Phototropismus und Wachstumsreaktion orientiert war.

Jedoch haben Vogt und Sierp (33 u. 36) auch das Wachstum von *Avena*-Koleoptilen beobachtet bei Dauerbelichtung mit verschiedenen Lichtintensitäten; zugleich haben sie die Endlänge gemessen, welche die Koleoptile in den verschiedenen Lichtintensitäten erreichten. Die Wahrnehmungen selbst sind nicht sehr exakt, ihre Ergebnisse aber sind so zweifellos, daß man daraus wohl seine Schlüsse ziehen darf. Es hat sich dann erwiesen, daß die Koleoptile eine desto kürzere Wachstumsperiode haben und eine desto geringere Endlänge erreichen, je höher die Lichtintensität war, womit sie bei Dauerbelichtung bestrahlt wurden.

Blaauw (6) hat diese Ergebnisse auch schon erwähnt und diskutiert (l. c. S. 194 u. f.) Er ist der Meinung, daß diese ganze Erscheinung dem Gebiete der Lichtwachstumsreaktionen zugehört; er meint aber auch, daß bei Dauerbelichtung die Sachen komplizierter sich gestalten als bei Belichtungen mit einer begrenzten Lichtmenge.

Damit kann ich mich nicht ganz einverstanden erklären. Die Versuche Vogt's und Sierp's haben uns gezeigt, daß durch eine Dauer-

belichtung von verschiedenen Tagen doch noch eine um so größere Wachstumsverkürzung hervorgerufen wird, je höher die Lichtintensität war. Die Pflanzen haben sich den verschiedenen Lichtintensitäten angepaßt; und die Pflanzen, welche mit geringeren Intensitäten bestrahlt wurden, haben nach dieser Anpassung ihr Wachstum, obgleich noch immer Licht zugeführt wurde, nicht weiter verringern können. Und doch hatten sie ihre Lichtempfindlichkeit nicht eingebüßt. Dieses hat ja Vogt gezeigt, als er bei Pflanzen, welche während 15 Stunden einer Dauerbelichtung mit 5 MK ausgesetzt gewesen waren, durch eine Intensitätserhöhung  $L_s$  auf 100 MK noch eine deutliche Wachstumsreaktion hervorrufen konnte (l. c. S. 217). Aus diesen Versuchen läßt sich folgern, daß nicht nur die Lichtmenge bestimmt ist für die Lichtwachstumsreaktion, sondern daß auch die Lichtintensität von großer Bedeutung sein kann. Denselben Gedanken über Anpassung ist auch Blaauw (6) zugetan, wenn er sagt:

„Daß diese Anpassung zur Lichtwachstumsreaktion gehört, wird jeder zustimmen, der die Reaktion vom Anfang an Stunden lang verfolgt hat.... Die Pflanze zeigt also auf die Belichtung „eine Wachstumsreaktion und paßt sich darauf bei Dauerbelichtung einem ziemlich konstanten Wert an, welcher je nach dem Versuchsstück und der angewandten Intensität eine Förderung oder „eine Verringerung sein kann.“

Aus den genannten Untersuchungen läßt sich schließen, daß für die Anpassungerscheinungen die Lichtintensität bestimmt ist. Da diese Erscheinungen zweifellos auf Lichtwachstumsreaktionen zurückzuführen sind, so wird die Lichtintensität bei Dauerbelichtungen auch dafür bestimmt sein; diese tritt immer als „limiting-factor“ in die Erscheinung. Alle diese Erwägungen und speziell Vogt's Versuche führen zu der Schlußfolgerung, daß die Lichtwachstumsreaktion in vollkommener Form nur von einer sehr großen Lichtmenge ausgelöst wird. Bis jetzt hat man mit geringeren Lichtmengen nur Bruchteile der ganzen Lichtwachstumsreaktion vorgeführt.

Daß gerade Blaauw einer anderen Meinung zugetan ist, ist ja

selbstverständlich, denn er war der erste, welcher mit damals (1909) erstaunlich kleinen Lichtmengen phototropische Reaktionen hervorgerufen hat.

Wenn die ganze Lichtwachstumsreaktion tatsächlich nur von einer großen Lichtmenge ausgelöst wird, hat man bis jetzt hauptsächlich nur die Lichtwachstumsreaktion differenziert, d. h. man hat mit verschiedenen großen, aber immerhin verhältnismäßig kleinen Lichtmengen die verschiedenen Anfangsstufen des Prozesses vorgeführt. Für eine exakte Analyse der Lichtwachstumserscheinungen ist diese Differenzierung allerdings von hohem Werte, um so mehr, wo ihre Befunde denjenigen des Phototropismus angeknüpft werden können und das war ja eben das erwünschte Ziel. Es würde aber nicht ohne Bedeutung sein, den ganzen Lichtwachstumsprozeß einmal zu integrieren, d. h. die ganze Lichtwachstumsreaktion für verschiedene hohe Lichtintensitäten vorzuführen.

Festhaltend an dem Grundgedanken, daß die Lichtwachstumsreaktion durch eine relativ geringe Lichtmenge zustande gebracht wird, hat man es mit dem Begriff „Anpassung“ nicht immer ganz genau genommen. In den letzten Jahren hat man öfters zu früh gemeint, daß die Pflanze einer bestimmten Lichtintensität angepaßt war und dann beobachtet, was geschah, wenn man die Pflanze nach der Belichtung wieder ins Dunkel zurückbrachte. Die dann auftretenden Wachstumsschwankungen hat man einer „Dunkelwachstumsreaktion“ zugeschrieben. Da es aus theoretischen Gründen von dem größten Interesse ist, ob etwa eine Reaktion auftreten kann als Folge des Aufhörens einer Energiezufuhr (= Reizung) habe ich dieser Frage ein Kapitel (IV) gewidmet.

Wenn man in der Tat mit Sicherheit eine derartige Reaktion nachweisen könnte, müßte man darauf verzichten, für diese Erscheinungen Analogien zu suchen in Prozessen, welche die Chemie uns kennen gelehrt hat.

Dabei würde man nach kurzdauernder Reizung, bzw. Belichtung, überhaupt nicht sagen können, inwieweit die auftretende Reaktion der Reizung selber oder dem Aufhören der Reizung zuzuschreiben wäre. Man könnte z. B. wenn man nach allseitiger Vor-

belichtung einseitig nachbelichtet, die daraus resultierende phototropische Krümmung ebensogut der einseitigen Finsternis als der einseitigen Nachbelichtung zuschreiben.

Kurz, diese schon verwickelten Prozesse würden so kompliziert werden, daß man jeden Versuch sie zu entwirren, aufgeben müßte. Wenn es sich aber als sicher herausstellt, daß nach dem Aufhören der Reizung keine Reaktion mehr auftritt, dann wird man in der Reaktion einen sicheren Indikator haben, daß man die Pflanze „gereizt“ hat. Beiden Belichtungsversuchen kann man ein solches Judizium entbehren; es wird aber wohl einleuchtend sein, welche gute Dienste solch' ein Indikator bei Schwerkraftversuchen leisten kann.

Ein zweiter Erfolg dessen, daß man immer mit kleinen Lichtmengen gearbeitet hat, ist, daß man einen sehr engen Verband gelegt hat zwischen Lichtempfindlichkeit und Wachstumsgeschwindigkeit.

Wenn man aber Rothert's Abhandlung (30) genau studiert, dann wird man m. E. finden, daß ein derartiger Zusammenhang zweifelhaft ist. Denn Rothert hat für *Avena* (l. c. S. 26, § 10 und S. 34—49, § 13—19) festgestellt, daß die Zone des maximalen Wachstums nicht zusammenfällt mit derjenigen der größten Lichtempfindlichkeit. Auch hat er für *Panicum* (l. c. S. 173, § 73) gefunden, daß „die heliotropische Reizbarkeit auch dann erhalten bleiben kann, wenn ein Pflanzenteil, infolge Einstellung seines Wachstums, seine heliotropische Krümmungsfähigkeit verloren hat.“

Auch diese Frage, nach der Beziehung zwischen Wachstumsintensität und Lichtempfindlichkeit, wird im Kapitel IV in Betracht gezogen werden.

#### § 8. Kleine Lichtmengen.

Nichtsdestoweniger haben die Versuche mit begrenzten Lichtmengen, wie schon betont wurde, eine große Bedeutung für weitere Untersuchungen. Denn dadurch wird uns ein Einblick gestattet in die Lichtempfindlichkeit der Objekte; und zweitens werden die ausgelösten Wachstumsreaktionen dem Phototropismus am nächsten

stehen. Jedoch kann an der bis jetzt benutzten Methode noch ein Fehler haften. Es ist ja immer mit „weißem“ Lichte gearbeitet worden, und weißes Licht ist selbst eine komplexe Größe.

Das wird wohl bei lange dauernden Belichtungen, wobei man die Anpassungerscheinungen studiert und enorme Lichtmengen zuführt, wenig ausmachen und wenigstens den Effekt der Anpassung nicht beträchtlich beeinflussen. Wenn man aber die Wachstumsreaktion auf kleine Lichtmengen studieren will und die Reaktion in einer einfachen Form hervorzurufen wünscht, soll man auch den Reiz in seiner einfachsten Form zuführen und monochromatisches Licht benutzen. Bei der Methode der Wachstumsmessung bei rotem Lichte war das freilich nicht möglich, da das rote Licht doch den Effekt der Reizung trüben würde. Die von mir benutzte Methode hat diese Schwierigkeit beseitigt; und so habe ich eine Versuchsreihe angeordnet, wobei einfarbiges Licht dosiert worden ist (Kapitel V). Ich hatte damit zwei Absichten: erstens wollte ich einmal sehen, ob die Reaktionsart auf einfarbiges Licht vielleicht eine andere sei als die auf weißes Licht; und zweitens konnte ich in dieser Richtung die Richtigkeit der Blaauw'schen Theorie prüfen, weil die Lichtempfindlichkeitsverteilung im Spektrum für den Phototropismus schon durch Blaauw's Arbeit (3) bekannt geworden ist.

Die Anwendung von monochromatischem Licht bietet noch einen großen Vorteil. Denn bis jetzt hat man immer die Lichtmengen ausgedrückt in MKS d. h. in rein optischen Größen, welche nur für das menschliche Auge, also subjektiv bestehen. Einfarbiges Licht gestattet uns die Lichtmengen in physikalischen Energiegrößen auszudrücken. Die Annahme liegt auf der Hand, daß man mit einfarbigem Licht die Lichtwachstumsreaktion in ihrer einfachsten Form vorführen wird. Dies wird uns besonders zu Diensten kommen, wenn wir zuletzt untersuchen werden, ob und inwieweit Licht- und Schwerkraftreizung einander beeinflussen können.

### § 9. Die Schwerkraft.

Der Einfluß des Lichtes auf den pflanzlichen Organismus darf ein kompliziertes Problem genannt werden; dasselbe gilt aber in

noch höherem Grade für den Einfluß der Schwerkraft. Als die Gültigkeit des Bunsen-Roscoe'schen Gesetzes für den Phototropismus erwiesen wurde (Blaauw (3) und Fröschel (18) waren so viele Prozesse aus der Photochemie des Anorganischen bekannt, daß man die gefundenen Tatsachen den Beispielen aus der leblosen Natur einordnen konnte. Die völlige Unbekanntheit aber mit dem Wesen der physiologischen Wirkung der Schwerkraft wird wohl daran zuzuschreiben sein, daß es keine „Schwerkraft-Chemie“ gibt, d. h. daß die Schwerkraft, soweit bekannt, bei chemischen Prozessen nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Frau Rutten-Pekelharing's (31) Untersuchungen danken wir die Kenntnis, daß auch für den Geotropismus das „Reizmengengesetz“ gültig ist. Was hier aber die „Reizmenge“, oder selbst nur die „Menge“, ist, ist dadurch nicht geklärt worden. Während die Schwerkraft selbst ja an der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten orthotropen Organs die gleiche ist, wird dennoch durch eine einseitige Einwirkung der Schwerkraft eine Krümmung ausgelöst, durch ungleiches Wachstum der Ober- und der Unterseite. Während beim Phototropismus die Vorder- und die Hinterseite verschieden große Lichtmengen bekommen, und man daraus verschiedenes Wachstum und schließlich eine Krümmung ableiten kann, läßt eine derartige Erklärung uns beim Geotropismus völlig im Stiche. Die einzige verständliche Auffassung ist, daß man die Energie nicht *außer*, sondern *in* der Pflanze suchen muß und annehmen muß, daß die Schwerkraft eine Massen- bzw. eine Druckwirkung ausübt. Die pflanzliche Zelle, und wahrscheinlich spezieller das Protoplasma, ist dieser Massenwirkung der Schwerkraft ausgesetzt. Ist diese Wirkung einseitig, so wird die bekannte geotropische Krümmung ausgelöst, ob aber die Einwirkung in vertikaler Stellung und die allseitige Einwirkung auf der horizontalen Klinostatenachse das Wachstum beeinflussen, darüber sind wir noch nicht eingehend unterrichtet worden.

Schon lange Zeit, bevor man die Reizerscheinungen mit denjenigen des Wachstums in Beziehung brachte, hat man über die Frage gestritten, ob die Schwerkraft in verschiedenen Stellungen als Reiz

wirke. So findet man die Meinung Pfeffer's (28): „es ist jedenfalls Unrecht, anzunehmen, daß nach der Überführung in die Ruhelage (Vertikalstand) der geotropische Reiz aufhört“, derjenigen von Noll (27) gegenübergesetzt, der die Vertikalstellung als die „reizlose“ Lage entscheidet.

Diese Frage ist zugunsten Pfeffer's Auffassung entschieden durch die interessante Arbeit von Frau Romell-Riß (29). Für die weitere Diskussion über die Meinungen Pfeffer's und Noll's verweise ich auf Frau Romell's Arbeit (l. c. S. 174 u. f.). Ihre Arbeit hat uns die Längskomponente der Schwere kennen gelehrt, wovon man schon früher (Bremekamp (19) S. 18,) die Existenz vermutet hatte. Frau Romell fand, daß eine allseitige Reizung vertikal zur Längsrichtung die Reaktion nach vorangehender oder folgender einseitiger Reizung nicht beeinflußte. Eine Zentrifugal- oder Schwerkraftreizung in der Längsrichtung aber hemmte die Reaktion auf einseitige Querreizung. In der jüngsten Zeit erschien die neue Arbeit von Fr. Zollikofer (45), die zum erstenmal das Wachstum nach allseitiger oder in der Längsrichtung einwirkender Schwerkraftreizung zu messen versucht hat. Sie hat dabei Blaauw's mikroskopische Methode benutzt und konnte also nicht *während* der Reizung ihre Messungen verfolgen. Die ältere Literatur ist von ihr diskutiert worden, so daß ich dafür auf ihre Arbeit hinweise. Es genügt hier nur noch zu betonen, daß man früher keine Änderungen des Wachstums auf der horizontalen Klinostatenachse gefunden hatte, mit der einzigen Ausnahme der Knoten einiger Gelenksprosse (Gra-mineenstengel: Elfving (17) und einige anderen Knotensprosse: Luxburg (25). Auch die Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung würde das Wachstum nicht ändern. Nur in inverser Stellung würde das Wachstum herabgesetzt sein.

Fr. Zollikofer findet, daß nach einer Klinostatenrotation oder Zentrifugalreizung wohl Wachstumschwankungen auftreten. Bei der Besprechung meiner Resultate (Kapitel VI) komme ich auf ihre Arbeit noch zurück. Hier will ich nur betonen, daß sie nicht *während* sondern nur *nach* der Reizung ihre Messungen verrichten konnte. Dazu kommt noch, daß sie die Versuchspflanzen vor der

Reizung auf dem Klinostaten oder der Zentrifuge aufstellen mußte und sie nachher wieder in den Thermostaten zurückbrachte, was für ein regelmäßiges Wachstum recht störend sein kann.

Es gibt da ferner noch eine Frage, welche nur durch genaue Wachstumsmessungen auf dem Klinostaten entschieden werden kann: Wie bekannt, hat Czapek (16) die Theorie aufgestellt, daß die Schwerkraft auf der horizontalen Klinostatenachse gar nicht perzipiert würde, wenn nur die Umdrehungsgeschwindigkeit nicht zu klein wäre. Man hat immer diese Theorie für unwahrscheinlich gehalten, ohne daß schlagende Beweise gegeben sind, daß Czapek sich geirrt hat. Nur die genannten Versuche über Knotenstengel scheinen Czapek's Theorie zu widersprechen. Auch auf die Frage zur Klinostatentheorie wird noch näher eingegangen werden.

#### § 10. Licht und Schwerkraft.

Schon während eines ganzen Jahrhunderts haben die Forscher sich beschäftigt mit der Frage, ob und inwieweit Licht und Schwerkraft zusammenarbeiten bei der Bestimmung der Lage eines Pflanzenteils. Später wurden die Untersuchungen in dieser Richtung übertragen auf das Gebiet der tropistischen Erscheinungen und hat man untersucht, ob es möglich sei, eine geotropische Reaktion durch eine entgegengesetzte phototropische zu unterdrücken, wobei immer die Frage gestellt wurde, ob es etwa Analogien, oder selbst Homologien gebe zwischen Geotropismus und Phototropismus. Die recht komplizierten und scharf einander gegenübergesetzten Meinungen sind von v. Guttenberg (20) weitgehend diskutiert worden. Für die bis 1907 erschienene Literatur verweise ich auf seine Abhandlung. v. Guttenberg selbst hat versucht, die geotropische Krümmung bei Dauerreizung aufzuheben durch eine Dauerbelichtung, welche an sich eine entgegengesetzte Krümmungstendenz hervorrief. Für die untersuchten Pflanzen war die Lichtintensität welche diesen Effekt hervorrief, eine recht niedrige; für *Avena* z.B. 0,0475 HK. v. Guttenberg hat aber nur mit verschiedenen *Reizintensitäten* gearbeitet, ohne die *Reizdauer* in Betracht zu

ziehen, so daß die Daten seiner Arbeit nicht ohne weiteres brauchbar sind.

Frau Rutten-Pekelharing (31) hat versucht, unterschwellige geotropische Reizung mit unterschwelliger phototropischer zu summieren. Ihre negativen Resultate sind später von Bremekamp (11 u. 14) erklärt worden.

Clark (15) (l. c. S. 763) hat gefunden, daß allseitige Belichtung, welche auf eine geotropische Induktion folgte, die geotropische Reaktion, welche anfangs negativ war, später in eine positive ändern konnte. Dies trifft aber nicht zu für geotropische Induktionen mit weniger als 600 mgr. Sek. Er meint, diese Abänderung der Reaktion nicht in der Perzeption, sondern in der Reaktion selber finden zu müssen.

Krones (23) hat gefunden, daß die geotropische Präsentationszeit unter dem Einfluß allseitiger Vorbelichtung merklich verlängert wird. Diese Erscheinung soll, nach Krones, aber nicht auf Wachstumsänderungen zurückgeführt werden, denn diese hat er nicht nachweisen können. Wie er aber das Wachstum gemessen hat, wird nicht mitgeteilt.

Sperlich (39) hat eine Anzahl Daten geliefert, welche aber komplizierte Verhältnisse zwischen beiden Reizen betreffen und wobei verwickelte Prozesse in die Erscheinung treten.

Bremekamp (11 u. 14) hat zum ersten Male der schon längst bekannten Tatsache Rechnung getragen, daß die phototropische Reaktionszeit eine viel längere ist als die geotropische. Mit einer geeigneten Aufeinanderfolge der beiden Reizungen hat er die Summationserscheinungen erhalten, nach welchen Frau Rutten-Pekelharing vergebens gesucht hatte. Für die weitere Erklärung der tropistischen Erscheinungen durch Wachstumsvorgänge werden die von Bremekamp aufgedeckten Tatsachen ein wichtiges Material liefern können.

In dieser Arbeit müssen wir uns beschränken auf diese zwei prinzipiellen Fragen:

1. Wie verläuft eine Lichtwachstumsreaktion vor, während und nach einer Klinostatenrotation?

2. Ist es möglich etwa eine Schwerewachstumsreaktion durch eine Lichtwachstumsreaktion aufzuheben, oder wenigstens zu beeinflussen?

Wenn wir auf diese orientierenden Fragen eine Antwort bekommen, ist dadurch die Möglichkeit für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete eröffnet, und ein Weg zu weiteren Forschungen gezeigt.

---

### Kapitel III.

## DAS WACHSTUM IM DUNKELN. — DIE GROSSE PERIODE.

### § 11. Allgemeine Versuchsbedingungen.

Schon Rothert (30) hat Ergebnisse mitgeteilt über das Wachstum von *Avena*-Koleoptilen und über den Einfluß äußerer Umstände auf das Wachstum. In jüngerer Zeit haben Vogt (42), Sierp 33—37), und Frl. Zollikofer (45) weitere Beiträge für unsere Kenntnis des Wachstums dieser Versuchspflanze geliefert. Aus allen diesen Untersuchungen geht hervor, daß nahezu jede Änderung der äußeren Verhältnisse das Wachstum mehr oder weniger beeinträchtigt, so daß man danach streben soll, die Temperatur, den Feuchtigkeitsgehalt usw., so konstant wie möglich zu halten. Die von mir benutzte Methode hat ungefragt einige Tatsachen geliefert, welche ich hier kurz erwähnen will.

a) Der Boden. Wie schon bemerkt wurde (siehe Seite 23) werden die gekeimten Samen in gesiebte Erde gebracht. Es kam einige Male vor, daß augenscheinlich normale Pflanzen, welche bei übrigens normaler Entwicklung kürzer waren, als man erwarten konnte, ein so herabgesetztes und unregelmäßiges Wachstum aufwiesen, daß sie für Versuche nicht verwendbar waren. Wenn man nachher diese Pflanzen einseitig belichtete, so erwies sich die Reaktionsfähigkeit auch stark herabgesetzt. Das Wurzelsystem war in diesen Fällen immer kümmerlich entwickelt. Hauptsächlich im Anfang meiner Versuche kamen solche Pflanzen vor. Ich meine die Ursache suchen zu müssen in dem Zufestandrücken der Erde, was ich anfangs tat, um etwaige Verschiebungen durch Erschütterungen zu vermeiden. Diese Furcht erwies sich alsbald unbegründet; seitdem die Erde nicht mehr so fest angedrückt wurde, haben derartige Erscheinungen sich äußerst selten gezeigt.

b) Feuchtigkeitszustand. Der Feuchtigkeitsgehalt der Erde

scheint nur in geringem Maße das Wachstum zu beeinflussen. Nur bekam ich den Eindruck, daß die Hypokotile infolge geringen Wasser gehaltes des Bodens auszuwachsen anfangen und Nutationen in den Vordergrund rücken. Ebenso wie Sierp (33) (l. c. S. 12) für *Lepidium* eine starke Wachstumssteigerung nach dem Begießen gefunden hat, habe ich ein derartiges Verhalten bei *Avena* beobachtet. Auch ich war der Meinung Sierp's zugetan, daß die scheinbare Wachstumssteigerung nur physikalischen Prozessen im Boden zugeschrieben werden müßte und habe diese Meinung als richtig beweisen können. Ein gut mit Wasser durchtränktes hölzernes Koleoptil-Modell wurde in mäßig feuchter Erde eingepflanzt und auf das Auxanometer aufgestellt.

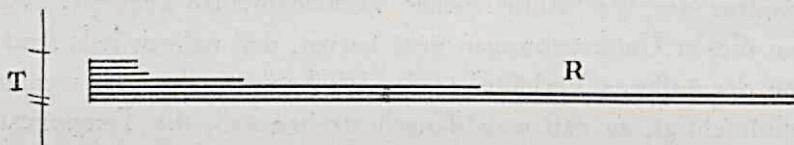


Fig. 7. Scheinbares Wachstum nach einer Begießung. Zeitsignal = 6 Min.

Nach einiger Zeit fing dieses Modell zu „wachsen“ an, zuerst schnell, dann langsamer. Die ganze Längenzunahme betrug  $80 \mu$  und dauerte ungefähr 12 Minuten.

Ich habe darum immer 24 Stunden, bevor der Versuch angefangen wurde, das letztemal begossen. Die Luftfeuchtigkeit war so, daß die Verdunstung nur gering war und während des Versuchs war das Töpfchen allerdings nahezu ganz abgedeckt, wodurch die Verdunstung auf ein Minimum beschränkt war.

Die Untersuchungen Vogt's (42) und Walter's (43) haben klar gemacht, daß die Luftfeuchtigkeit für das Wachstum von sehr großer Bedeutung ist. Im Versuchszimmer war der relative Feuchtigkeitszustand bis auf 5 % konstant, d. h. er schwankte zwischen 65—70 %, dem höchsten Gehalt, der erreichbar war. Oberhalb der elektrischen Öfen, welche eine außerordentliche „trockene“ Wärme abstrahlen, sind große platte Zinkgefäße mit Wasser angebracht worden und weiter strömt mittels einer Rieselvorrichtung, immer Wasser an einem 2 m langen herabhängenden Tuch entlang. Nichtsdesto-

weniger war der Luftfeuchtigkeitsgehalt auf nicht höher als 70% zu bringen; er sank aber auch nicht unter den genannten Wert herab.

c) Die Temperatur. Diese konnte im Versuchszimmer Tage hindurch konstant gehalten werden. Ein kontrollierender Thermograph zog eine vollkommen gerade Linie. Die auf S. 14 erwähnten Verbesserungen gewähren eine Temperaturkonstanz bis auf  $1/10^{\circ}$ . Der Einfluß stärkerer Temperaturschwankungen auf das Wachstum der *Avena*-Koleoptilen ist schon von Vogt (42) und Sierp (33) studiert worden. Noch abgesehen von plötzlichen starken Änderungen der Temperatur, hat es sich herausgestellt, daß auch eine bloße Inkonstanz der Temperatur schon sehr merklich das Wachstum beeinflußt. Das habe ich deutlich beobachtet in den wenigen Fällen, wo ich das Material nicht zuerst 24 Stunden in das Versuchszimmer gebracht hatte, sondern sofort nach der Überführung aus dem Gewächshause für den Versuch benutzte. Obgleich im Gewächshausdunkelzimmer mit seinen doppelten Wänden, die Temperatur sich nicht schnell ändert, macht der Einfluß der nicht konstanten Temperatur sich stundenlang merkbar in einem schwankenden Wachstumsverlauf.

Tabelle 4.

Einfluß nicht-konstanter Temperatur auf das Wachstum.

Wachstum in  $\mu$  pro Minute. Zeitsignal 10 Min.

Vers.-Nr.	Temp.-Schwankung	1 Std.									
		12	12	10	8	9	12	13	12	8	...
92	23°—21°3										...
155	18°—20°	18	14	12	9	9	9	10	9	10	...
Fortsetzung:											
		2 Std.					3 Std.				
		92	7	7	7		6	6	5	5	5
		155	9	10	10		8	8	7	9	9
Fortsetzung:											
		5 Std.									
		92	13	14	14	15	20	21			
		155	14	14	15	15	16	17			

d) Das rote Licht. Die Aufstellung der Pflanze wurde angestellt bei „schwachem“ rotem Lichte (nach Fr. Zollikofer (45) S. 248, 0,4 HK.) Der kombinierte Einfluß der Aufstellung und des roten Lichtes äußerte sich in einer kleinen Wachstumshemmung, welche, bisweilen nach einigen Schwankungen, nach 1 bis  $1\frac{1}{2}$  Stunden vorüber war. Das Wachstum wurde dann ganz regelmäßig und eine Stunde später konnte der eigentliche Versuch anfangen. Nach der Aufstellung wurde das Zimmer nicht öfter als notwendig war betreten. Nur wenn ich für längere Zeit das Institut verließ, wurde zuvor die Stellung der Pflanze bei so wenig rotem Lichte, wie es mir möglich war, kontrolliert. Der Einfluß dieser Kontrollbelichtung war bisweilen nicht, bisweilen aber wohl merklich. Ich gebe nur ein Beispiel des letzteren Falles wieder.

Tabelle 5.

Einfluß roten Lichtes auf das Wachstum. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Minuten). Bei ↑ rotes Licht.

Vers.-Nr.	1 Std.												
	67	30	30	30	30	30	27	31	30	29	29	28	27
68	22	21	21	21	21	22	18	24	29	29	29	29	30

Im fünften Kapitel wird noch auf den Einfluß des roten Lichtes zurückgekommen werden.

e) Nutationen. Schon Rothert (30) (l. c. S. 27) erzählt uns, daß er nicht selten beobachtete, daß die Spitze eines *Avena*-Koleoptils in einer Stunde über 1 cm weit nutierte. Tatsächlich sind derartige Pflanzen nicht seltsam. Die stark nutierenden Individuen geraten bald unter der Kontaktvorrichtung hinweg und der Versuch stellt sich selbst ein. Nur mit sehr gutem Material kann man Versuche von 12 Stunden oder länger unternehmen; ja nicht selten ist die Versuchsdauer, sozusagen, unbeschränkt. Das ausgezeichnetste Material aber weist auch bisweilen eine kleine Nutation auf. Sobald eine Nutation auftritt, steht die Koleoptilenspitze nicht

länger wagerecht unter der Kontaktvorrichtung; so hat diese eine längere Strecke zurückzulegen, bevor wieder der Strom geschlossen wird. Es treten dann plötzlich längere Linien am Versuchsprotokoll auf; diese setzen uns instand, mit Gewißheit die Nutationen von anderen Wachstumsänderungen zu unterscheiden.

### § 12. Die große Wachstumsperiode.

Sogar wenn alle äußeren Verhältnisse vollkommen konstant sind, ist der Wachstumsverlauf der *Avena*-Koleoptile nicht geradlinig. Ein Faktor, offenbar autonomer Natur, verleiht dem Wachstum den charakteristischen Verlauf, der schon längst als die „große Periode“ bekannt ist. Rothert (30) hat schon bei *Avena* diese große Periode beobachtet; mit Rücksicht auf den Zweck seiner Versuche hat er aber mehr die Verteilung des Wachstums im Koleoptil studiert. (l. c. S. 28). Er hat gefunden, daß die Zone des maximalen Wachstums, welche von der absoluten Länge unabhängig ist, 9 bis 12 mm unter der Koleoptilenspitze liegt.

Vogt (42) (l. c. S. 197 u. f.) hat die große Periode studiert durch 12-stündliche Längenbestimmungen einer großen Zahl Koleoptile. Aus seiner Tabelle (S. 198) läßt sich erstens ableiten, daß die große Periode vorüber ist, wenn die Pflanzen eine Länge von 30—43,3 mm (im Mittel 37 mm) erreicht haben. Zweitens läßt sich, allerdings nur sehr oberflächlich, berechnen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit von Pflanzen von einer Länge, die sie für Versuche geeignet macht, vor der großen Periode stündlich im Mittel mit  $1,65 \mu$  pro Minute zunimmt.

Sierp (33 u. 36) hat die Lage der großen Periode durch halbstündliche mikroskopische Messungen der Längenzunahme bestimmt. Weil auch er aber nur das Wachstum pro Halbtag angibt, liefern seine genaueren Messungen keine weiteren Ergebnisse. Aus seiner Tabelle läßt sich eine stündliche Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit von ungefähr  $1 \mu$  pro Minute ableiten, für Pflanzen, welche die große Periode noch nicht erreicht haben.

Genauer ist das Wachstum „im Dunkeln“ von Fr. Zollikofer (45) bestimmt worden, welche jede 3 Minuten die Längenzunahme

mittels des Horizontalmikroskops bei schwachem rotem Lichte bestimmt hat. Sie hat als durchschnittliche Wachstumszunahme 5% pro Stunde gefunden; ihre Messungen jedoch hat sie nur während einiger Stunden verfolgen können.

Auf welchem Augenblick die große Periode in absoluter Finsternis erreicht wird ist noch nie bestimmt worden, ebensowenig wie sie erreicht wird und wie die Pflanze später wieder langsamer zu wachsen anfängt. Es schien mir von Interesse dies zu untersuchen. Zu diesem Zwecke wurde das Wachstum von Koleoptilen verschiedener Länge im Dunkeln bestimmt, auch einigemale während 12 Stunden und länger. Zehn Versuche von sehr langer Dauer wurden gemacht, wie aus folgender Tabelle hervorgeht:

Anzahl Pflanzen	Anfangslänge	Endlänge
5	18 mm	43 mm
3	20 —	40 —
2	25 —	47 —

Weiter wurden zahlreiche Daten benutzt aus Protokollen von Pflanzen verschiedener Länge, bevor diese Letzteren belichtet usw. wurden. Es ist nicht möglich, alle Daten wiederzugeben; ich beschränke mich auf eine Übersichtstabelle, welche die äußersten, stündigen Wachstumswerte pro Minute gibt. Aus den sämtlichen Werten wurde der Mittelwert berechnet. Letzterer wurde auf  $1\mu$  so abgerundet, daß er am besten in die Kurve hineingetragen werden konnte.

Tabelle 6.

Wachstum im Dunkeln. a. Zeit in Stunden. b. Äußerste Werte und c. Mittelwert des Wachstums. Diese Zahlen sind die durchschnittlichen Wachstumswerte in  $\mu$  pro Minute, berechnet aus den stündlichen Mittelwerten. Bei d. die durchschnittliche Länge des Koleoptils in mm.

a.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
b.	13	15	18	20	24	24	24	27	30	33
b.	7	6	10	10	11	14	22	20	22	23
c.	10	12	14	16	18	20	22	24	27	30
d.	20.3	21	21.8	22.7	23.8	25	26.3	27.6	29.1	30.9

Tabelle 6 (Fortsetzung).

a.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
b.	32	32	33	31	31	27	27	24	22	20
	29	28	26	24	24	21	20	19	18	18
c.	31	31	30	29	28	26	24	22	20	18
d.	32.7	34.6	36.5	38.2	39.8	41.3	42.7	44	45.2	46.3

Aus dieser Tabelle 6 sind zwei Kurven konstruiert worden. Bei der einen ist die Zeit auf die Abszisse eingetragen, während das Wachstum pro Minute von den Ordinaten angegeben wird (Fig 8, A). Bei der zweiten Kurve (Fig. 8, B) ist bei denselben Ordinaten die Länge der Koleoptilen als Abszisse ausgesetzt.

Es hat sich erwiesen, daß bei den untersuchten Pflanzen das maximale Wachstum erreicht wird bei einer Länge von 31 bis 37 mm, durchschnittlich also bei einer Länge von 34 mm.

Die stündliche Wachstumszunahme ist anfangs  $2 \mu$  pro Minute und wird kurz vor dem Maximum bis  $3 \mu$  gesteigert, um dann wieder auf  $1 \mu$  zu sinken. Das Maximum scheint einige Stunden anzuhalten, dann sinkt das Wachstum zuerst langsam, dann etwas schneller wieder herab. Da gewöhnlich Pflanzen, die länger als 40 mm waren, nicht mehr benutzt wurden, hatte es für diese Arbeit keinen Wert über noch längere Koleoptile die Versuche auszudehnen.

Die ziemlich große individuelle Verschiedenheit der Versuchspflanzen nimmt diesen Messungen den Anspruch auf vollkommene Richtigkeit. Doch werden die Resultate im allgemeinen den Wachstumsverlauf ungefähr wiedergeben. Es wird uns allerdings weiterhin möglich sein, mit ziemlich großer Gewißheit mit Hilfe dieser Daten zu berechnen, wie das Wachstum, das von äußeren Umständen stark geändert wurde, gewesen sein würde, wenn diese äußeren Bedingungen konstant gewesen wären.

Da Frl. Zollikofer nur mit kürzeren Koleoptilen und bei rotem Lichte arbeitete, scheint mir ihre Berechnung für nicht allzulange Versuche mit meinen Befunden ziemlich gut zu stimmen.

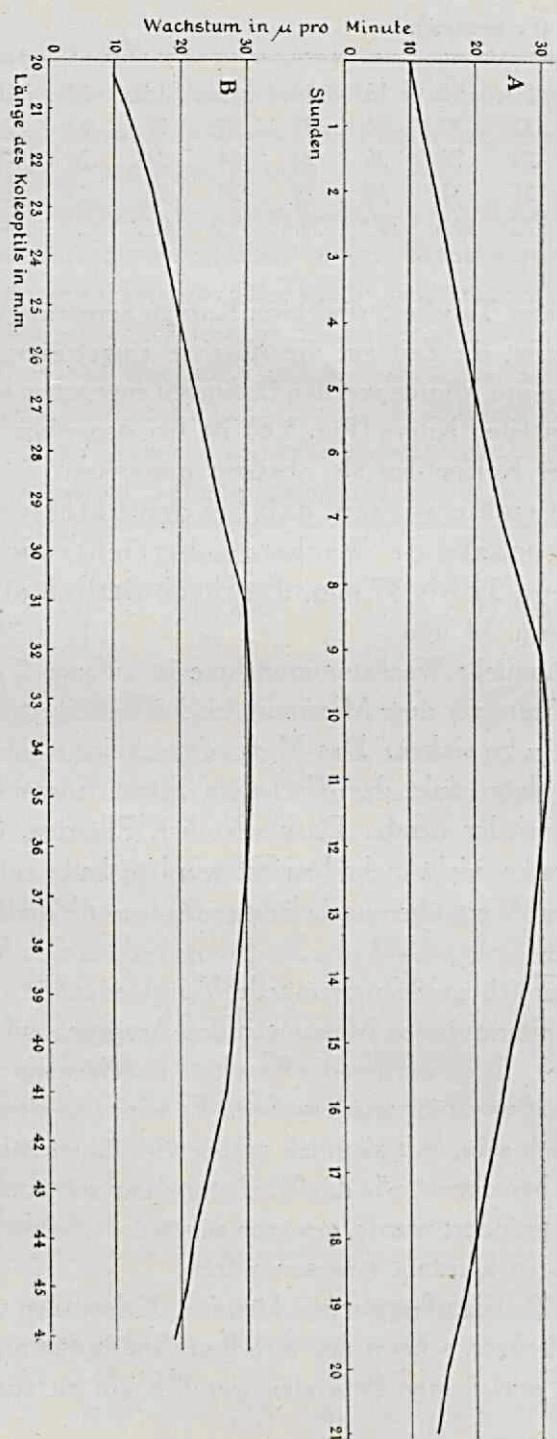


Fig. 8: Die größte Periode. A) die Zeit in Stunden als Abszisse; B) die Coleophilenlänge als Abszisse.

Das Wachstum in  $\mu$  pro Minute.

### § 13. Der Einfluß des ersten grünen Blattes.

Nebst der Lage der großen Periode, gibt es noch eine Frage, welche für die Kenntnis von *Avena* als Versuchsobjekt im allgemeinen und für die Wachstumsreaktionen im Besonderen von großem Interesse ist: nämlich der Einfluß des ersten grünen Blattes, welches vom Koleoptile eingehüllt wird. Rothert (30) S. 27, verdanken wir die Kenntnis, daß im Anfang das Koleoptil schneller wächst als das erste Blatt. Kurz bevor das Wachstum des Koleoptils sich aber einzustellen anfängt, fängt das erste Blatt an sehr schnell zu wachsen, um schließlich das Koleoptil zu durchbrechen. Dieser Augenblick und was ihm kurz vorausgeht, ist von Vogt (42) S. 268, genau beschrieben worden, soweit es sich allerdings makroskopisch verfolgen läßt.

Es ist nun einigemale geschehen, daß das Koleoptil während der Registrierung durchbrochen wurde. Tatsächlich geht dieser Vorgang sozusagen wie eine Explosion vor sich.

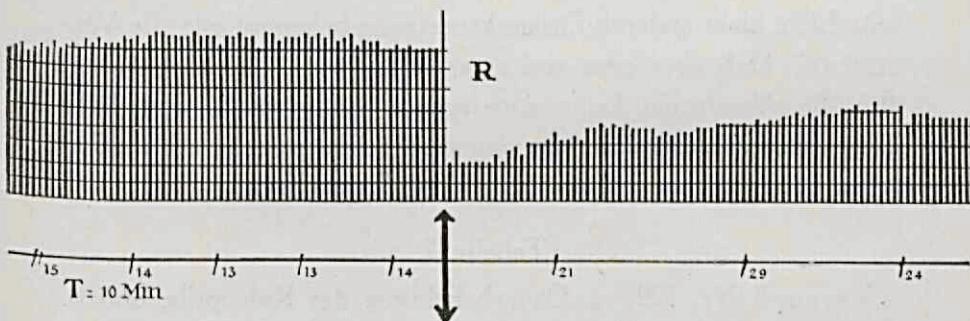


Fig. 9. Durchbrechung des Koleoptils. Zeitsignal: 10 Minuten.

Das Wachstum wird plötzlich in hohem Grade beschleunigt; man bekommt den Eindruck, daß im Koleoptile eine Spannung herrschte, welche in einem beschleunigten Wachstum des grünen Blattes einen Ausweg sucht (cf. Vogt, l. c.). Das Wachstum des ersten Blattes bleibt dann immer viel schneller als das Wachstum des Koleoptils am Ende war. Wegen dieser Spannung kommt es mir erwünscht vor, nicht zu alte Koleoptile für Versuche zu verwenden.

Die Tatsache, daß der Apparat imstande ist, das Wachstum des äußerst zarten ersten Blattes zu registrieren, dürfte den Leser mit der Anwendung mechanischen Kontaktes versöhnen; offenbar wird hierdurch nicht schroff in die Lebenstätigkeit der Pflanze eingegriffen.

Mit der Registrierung des Wachstums des ersten Blattes konnte noch eine zweite Frage entschieden werden. Denn obgleich Rothert (l. c. S. 27) schon gezeigt hat, daß das erste grüne Blatt keinen Phototropismus aufweist, und Vogt (l. c. S. 266) erwiesen hat, daß dieses Organ, wenn man das Koleoptil entfernt, auf geringe Lichtmengen weder Phototropismus, noch eine Wachstumsreaktion aufweist, gibt es dennoch Forscher, welche aus diesen Gründen *Avena* für kein geeignetes Versuchsobjekt halten. Sie gehen ja von der Annahme aus, daß das grüne Blatt lichtempfindlich ist und die Reaktion des Koleoptils beeinflussen kann.

Tatsächlich darf dieses Blatt bei einseitigen Belichtungen mit nicht einfarbigem Lichte die Ursache davon sein, daß die Hinterseite Licht einer anderen Zusammensetzung bekommt wie die Vorderseite. Daß aber eine von einer allseitigen Belichtung (wenn also die Absorption keine vorwiegende Rolle spielt) ausgelöste Lichtwachstumsreaktion nicht vom grünen Blatte beeinflußt werden kann, wird durch den folgenden Versuch erwiesen.

Tabelle 7.

Versuch Nr. 129. a. Dauerbelichtung des Koleoptils, und b. (18 Stunden später) des ersten grünen Blattes mit 90 MK während 1½ Stunde. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Minuten). Temp. 21°, 3.

Licht!													1 Std.	
a	11	13	12	12	13	13	↑	15	17	16	12	9	11	
b.	23	23	25	25	23	24		22	23	22	22	24	25	

Fortsetzung:			Dunkel			2 Std.		
a.	12	12	19	16	16	13		
b.	24	23	22	21	22	22		

Tabelle 7 bezieht sich auf einen Versuch, welcher 28 Stunden dauerte. Das Koleoptil wurde verschiedenen Belichtungen ausgesetzt u. a. der hier angegebenen Dauerbelichtung mit 90 MK während 1½ Stunde. 14 Stunden nach dem Anfang dieser Belichtung wurde das Koleoptil durchbrochen und wieder 4 Stunden später wurde das erste Blatt derselben Dauerbelichtung ausgesetzt.

Aus diesem Versuch hat sich klar herausgestellt, daß sogar Dauerbelichtung mit 90 MK das Wachstum des ersten Blattes nicht beeinflußt.

## Kapitel IV.

# DAUERBELICHTUNG UND VERDUNKELUNG.

---

### § 14. Theoretisches.

Im zweiten Kapitel wurde die Frage der Dauerbelichtung und der Anpassung an bestimmte Lichtintensitäten diskutiert. Bisher hat man nur grobe Messungen des Wachstums angestellt für sehr lang anhaltende Dauerbelichtungen, während man die mikroskopischen Wachstumsmessungen bei *Avena* bei Dauerbelichtung noch niemals über eine so große Zeitstrecke ausgedehnt hat, daß man während der Belichtung ein wirklich konstantes Wachstum auftreten sah. Und doch hat man jüngst Schlußfolgerungen gemacht über die Wachstumswellen, welche man nach der Belichtung im Finstern beobachtete.

In seiner in 1918 erschienenen Arbeit teilt Sierp (34) zum ersten male mit, daß während einer, auf Dauerbelichtung während kürzerer oder längerer Zeiten folgenden, Finsternis eine so erhebliche Wachstumsbeschleunigung zutage tritt, daß er sich vorstellt, es gebe eine „Dunkelwachstumsreaktion“, welche der Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt sei. Auch würde eine Intensitätsverringerung während der Belichtung eine Reaktion hervorrufen, welche derjenigen auf Intensitätserhöhung entgegengesetzt sein würde. Sierp zieht hieraus den Schluß, daß das Zurücklaufen einer phototropischen Krümmung, früher dem Autotropismus zugeschrieben, von der Dunkelwachstumsreaktion verursacht wird.

Diese Auffassung ist mit allen ihren Konsequenzen übernommen

worden von Van de Sande Bakhuyzen (2) (Kap. IV, S. 85); denn auch die Tatsache, daß man nach sehr kurz dauernden Belichtungen auf dem Klinostate die Krümmung zurückgehen sieht (cf. Arisz (1) § 11) wird von Van de Sande Bakhuyzen mit der Dunkelwachstumsreaktion in Beziehung gebracht. Letzterer stellt sich vor, daß die Lichtwachstumsreaktion sich aus zwei Prozessen zusammenstellt; die Wachstumsverzögerung, als Folge der Nachwirkung des Lichtes und zweitens die Wachstumsbeschleunigung, als Folge der auf der Belichtung folgenden Finsternis. Damit eine vollständige Geradestreckung der Pflanze daraus resultiere, ist die Annahme notwendig, daß die Wachstumsbeschleunigung um so erheblicher sein wird, je größer die vorangegangene Wachstumsverzögerung gewesen ist (l. c. S. 87). Bevor ich weiter auf meine Versuche eingehe, werden wir die äußerst wichtige theoretische Seite dieses Problems einmal ins Auge fassen.

Die Theorie der Dunkelwachstumsreaktion muß ja für den, vielen unklaren, Begriff „Autotropismus“ an die Stelle treten und läßt sich etwa folgenderweise definieren: „Die Rückkehr aus einem, von geänderten äußeren Bedingungen bedingten Zustand in den früheren Gleichgewichtszustand, durch eine Reaktion, welche derjenigen, die zum Verlassen des Gleichgewichtszustandes führte, entgegengesetzt ist.“

Diese Auffassung steht aber im Widerspruch mit der ursprünglichen Meinung Blaauw's (4—6), welcher die Verschiebung des Gleichgewichtes von der Belichtung bedingt achtet, als Folge eines photochemischen Prozesses. Kurze Belichtungen werden das Dunkelgleichgewicht für kürzere Zeit stören; die auftretenden Wachstumswellen werden schwanken um das alte Gleichgewicht und schließlich in ihm auslaufen, weil die Ursache der Gleichgewichtsstörung inzwischen selbst nicht mehr existiert.

Bei Belichtungen während genügender Zeit aber werden Schwanungen um eine neue Gleichgewichtslage auftreten; wenn diese zuletzt erreicht ist, ist das Wachstum der Pflanze an die bestrahrende Lichtintensität angepaßt. Für die benutzte Intensität ist der photochemische Prozeß dann abgelaufen; auch werden geringere Inten-

sitaten nicht aufs neue eine Reaktion hervorrufen können, was für höhere Intensitäten wohl möglich ist.

Betrachtet man nun die Finsternis als untere Grenze der Lichtintensitätsverringerung, dann muß auch diese keine Reaktion hervorrufen.

Van de Sande Bakhuyzen hat dieser Frage wichtige und interessante Erwägungen gewidmet (§ 17, S. 85 und § 19, S. 108). Er hat sich aber die Verhältnisse zu einfach vorgestellt. Die Lichtwachstumsreaktion ist tatsächlich viel mehr verwickelt, als sich aus seinen Berechnungen folgern läßt und seine Erklärung des Autotropismus wird sich im folgenden als unrichtig erweisen. Es ist besser, im alten Begriff des Autotropismus zu beharren, welcher sagt, daß der Organismus Lage und Gestalt anstrebt, welche er ohne die Einwirkung äußerer Verhältnisänderungen erhalten hätte; besser, als eine unrichtige Vorstellung anzunehmen, welche zwar die Begriffe vereinfacht, aber zugleich mit den Tatsachen in Widerspruch kommt.

Inzwischen hat Sierp (37) seine Forschungen fortgesetzt und auch von Tollenaar und Blaauw (41) erschien eine Arbeit, worin die Existenz einer Dunkelwachstumsreaktion scheinbar erwiesen ist.

Das Problem ist für die Schwerkraftversuche von so großer Bedeutung, daß auch ich Versuche in dieser Richtung angestellt habe. Diese werde ich im nächsten Paragraphen besprechen, um nachher die Mitteilungen aus der Literatur weiter zu diskutieren.

### § 15. Wachstumsmessungen bei und nach Dauerbelichtung.

Die untenstehenden Tabellen beziehen sich auf Wachstumsmessungen von *Avena* während und nach 2-, 3-, 4- und 5-stündigen Belichtungen mit 90 MK. Die Temperatur war 21°; nur für die Versuche 143, 144, 145 und 148 war sie 20°. Die Zahlen beziehen sich auf das Wachstum pro 10 Minuten und sind aufgegeben worden in  $\mu$  pro Minute.

Tabelle 8.

2-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp. 21° 3. Bei  $\uparrow$  Licht, bei  $\downarrow$  Dunkel.

Vers.-Nr.	Länge des Koleoptils	1 Std.						2 Std.				
		23	24	26	25	25	25	25	26	17	13	18
107	30 mm	23	24	26	25	25	25	25	26	17	13	13
129	23 "	14	13	11	12	12	14	15	17	16	12	9
130	29 "	19	20	20	20	19	21	21	21	18	13	20
132	24 "	17	16	16	16	16	18	20	20	22	14	9
Durchschnitt	26 mm	18.2	18.2	18.2	18.2	18	19.5	20.2	21	18.2	13	12.6
												15

Vers.-Nr.	Fortsetzung						3 Std.					4 Std.	
	18	17	15	16	19	21	20	22	21	20	20	20	20
107	18	17	15	16	19	21	20	22	21	20	20	20	20
129	12	12	11	13	12	19	16	13	15	21	20	18	
130	21	18	16	18	19	20	22	23	26	24	20	17	
132	16	18	17	16	17	17	17	18	19	16	15	15	
Durchschnitt	16.6	16.2	14.6	12.8	17	19.2	18.8	19	20.2	20.2	18.5	17.5	

Vers.-Nr.	Fortsetzung						5 Std.					
	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	
107	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	
129	16	13	14	18	16	16	16	16	16	16	16	
130	16	18	18	18	18	17	18	17	18	17	17	
132	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	
Durchschnitt	17	16.8	17	18	17.5	17.2	17.5	17.2				

Tabelle 9.

3-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp.  $21^{\circ}3$ . Bei  $\uparrow$  Licht, bei  $\downarrow$  Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils	1 Std.												2 Std.				
		15	15	14	15	17	17	18	19	17	17	16	19	27	22	14	13	17
80	16 mm																	
103	31 „	24	24	24	23	23	24											
104	29 „	16	16	15	15	16	15	15	17	10	8	7	17					
110	26 „	25	25	26	26	24	24	24	25	24	17	17	18					
113	26 „	15	14	12	12	12	11	11	11	8	8	8	9					
134	28 „	26	25	25	26	25	25	24	26	18	13	11	13					
Durch- schnitt	26 mm	19.8	19.8	19.4	19.6	19.6	19.6	19.8	20	15	12.5	12.5	12.6					

Tabelle 10.

4-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in  $\mu$  pro Minute. (Zeitsignal 10 Min.). Temp. 21° 3. Bei  $\uparrow$  Licht, bei  $\downarrow$  Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Kole- optils	1 Std.										2 Std.			
		20	20	20	20	20	20	↑	21	22	19	13	10	8	
71	22 mm	20	20	20	20	20	20		21	22	19	13	10	8	
81	31 „	18	19	21	22	23	24		23	21	15	11	10	9	
88	26 „	24	23	23	24	22	22		23	20	14	9	8	11	
92	29 „	16	16	18	17	16	17		17	17	15	8	7	4	
137	20 „	16	16	16	15	16	15		16	17	15	10	7	9	
138	29 „	14	14	15	16	15	17		16	16	12	6	8	14	
Durch- schnitt	26 mm	18	18	19	19	19	19		19.5	19	15	9.5	8.4	9	

Vers. Nr.	Fortsetzung							3 Std.				4 Std.			
	10	13	14	11	9	7		11	13	9	8	13	14		
71	10	13	14	11	9	7		11	13	9	8	13	14		
81	16	15	14	11	9	11		13	15	15	14	15	15		
88	15	16	10	11	15	15		15	15	11	13	10	9		
92	4	5	11	15	14	11		11	12	15	14	10	9		
137	7	11	10	15	15	12		13	18	21	19	18	19		
138	14	13	11	15	21	20		17	17	23	24	16	17		
Durch- schnitt	9	12	11.6	13	14	12.5		13.4	15	15.8	15.4	13.8	13.8		

Vers. Nr.	Fortsetzung							5 Std.				6 Std.			
	14	10	11	12	15	12		10	11	15	13	11	11		
71	14	10	11	12	15	12		10	11	15	13	11	11		
81	18	17	15	15	16	19		18	17	20	24	20	17		
88	9	9	9	7	8	7		9	14	14	9	8	9		
92	9	15	16	14	16	17		19	20	21	18	15	13		
137	18	17	22	19	19	19		19	21	22	21	20	22		
138	29	29	24	21	29	30		30	29	24	27	27	25		
Durch- schnitt	16	16	16	14.8	16.8	17.4		17.4	19	19.4	19	17	16.2		

Tabelle 10 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung							7 Std.					8 Std.		
	11	11	12	11	11	10		10	9	10	10	10	9		
71	11	11	12	11	11	10		10	9	10	10	10	9		
81	17	15	18	17	15	16		18	15	12	13	14	17		
88	8	7	7	8	8	6		7	6	7	6	6	7		
92	15	16	16	16	15	16		15	16	16	16	16	16		
137	18	19	19	22	19	17		16	17	17	16	16	16		
138	27	27	27	27	27	27		27	27	27	27	27	27		
Durch- schnitt	16	16	16.5	17	16	15.4		15.4	15	15	14.8	15	15		

Tabelle 11.

5-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp. für Nr. 95 und 109  $21^{\circ}3$ , für die anderen Versuche  $20^{\circ}$ . Bei  $\blacktriangle$  Licht, bei  $\blacktriangledown$  Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Kole- optils	Fortsetzung							1 Std.					2 Std.		
		13	14	14	13	13	11		10	8	6	5	4	.4		
95	23 mm	13	14	14	13	13	11		10	8	6	5	4	.4		
109	20 „	14	13	13	16	16	14		14	13	12	8	6	6		
143	20 „	12	11	12	10	11	12		12	10	7	5	5	9		
144	22 „	13	14	12	12	13	14		13	11	8	8	11	11		
145	26 „	14	14	16	19	20	19		18	17	12	9	12	15		
148	22 „	16	18	17	15	16	16		19	20	14	10	14	19		
Durch- schnitt	22 mm	13.6	14	14	14.4	14.8	14.4		14.4	13.2	9.8	7.5	8	9		
Vers.- Nr.	Fortsetzung							3 Std.					4 Std.			
	8	8	10	8	5	6		7	4	6	6	7	8			
95	8	8	10	8	5	6		7	4	6	6	7	8			
109	7	11	14	14	13	13		12	11	14	15	13	12			
143	12	10	7	6	6	10		11	10	12	11	10	11			
144	10	9	7	8	9	8		9	10	15	11	13	15			
145	14	15	14	14	17	17		18	19	18	17	23	20			
148	17	14	12	12	13	14		14	14	14	16	17	19			
Durch- schnitt	11.2	11.2	10.8	10.4	10.5	11.4		11.4	11.2	13.2	12.5	13.8	14			

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung						5 Std.			6 Std.		
	95	109	143	144	145	148	12	13	14	15	16	17
95	7	8	8	9	8	9	12	17	13	12	9	8
109	13	12	12	11	12	12	13	13	14	12	14	15
143	13	17	15	15	18	18	17	14	10	17	20	20
144	13	12	10	9	8	9	9	10	10	10	8	5
145	21	18	17	17	19	23	23	21	23	23	21	21
148	21	17	19	17	17	17	18	22	19	16	16	14
Durchschnitt	14.8	14	13.5	13	14	14.8	15.4	16.2	14.8	15	14.6	13.8

Vers.-Nr.	Fortsetzung						7 Std.			8 Std.		
	95	109	143	144	145	148	9	10	11	12	13	14
95	5	5	5	7	9	10	9	7	5	6	6	6
109	14	14	15	14	11	14	14	14	13	14	16	14
143	20	16	15	16	19	20	18	17	17	18	17	16
144	5	5	9	16	11	12	10	10	11	11	13	12
145	21	18	20	19	20	21	20	20	21	20	20	20
148	15	16	21	20	21	19	18	17	16	17	18	17
Durchschnitt	13.4	12.4	14.2	15	15	16	15	14.2	13.8	14.6	15	14.1

Vers.-Nr.	Fortsetzung						9 Std.			10 Std.		
	95	109	143	144	145	148	6	7	8	9	10	11
95	6	6	6	6	6	6	6	7	6	6	6	6
109	14	14	15	15	15	15	14	13	15	14	14	14
143	14	17	20	19	18	15	13	14	16	15	13	15
144	12	12	10	9	8	9	9	9	9	9	9	9
145	20	19	18	20	20	20	21	19	18	20	20	20
148	17	18	19	19	17	17	18	16	17	17	17	17
Durchschnitt	13.8	14.4	14.8	14.8	14	13.8	13.6	13	13.5	13.8	13.2	13.5

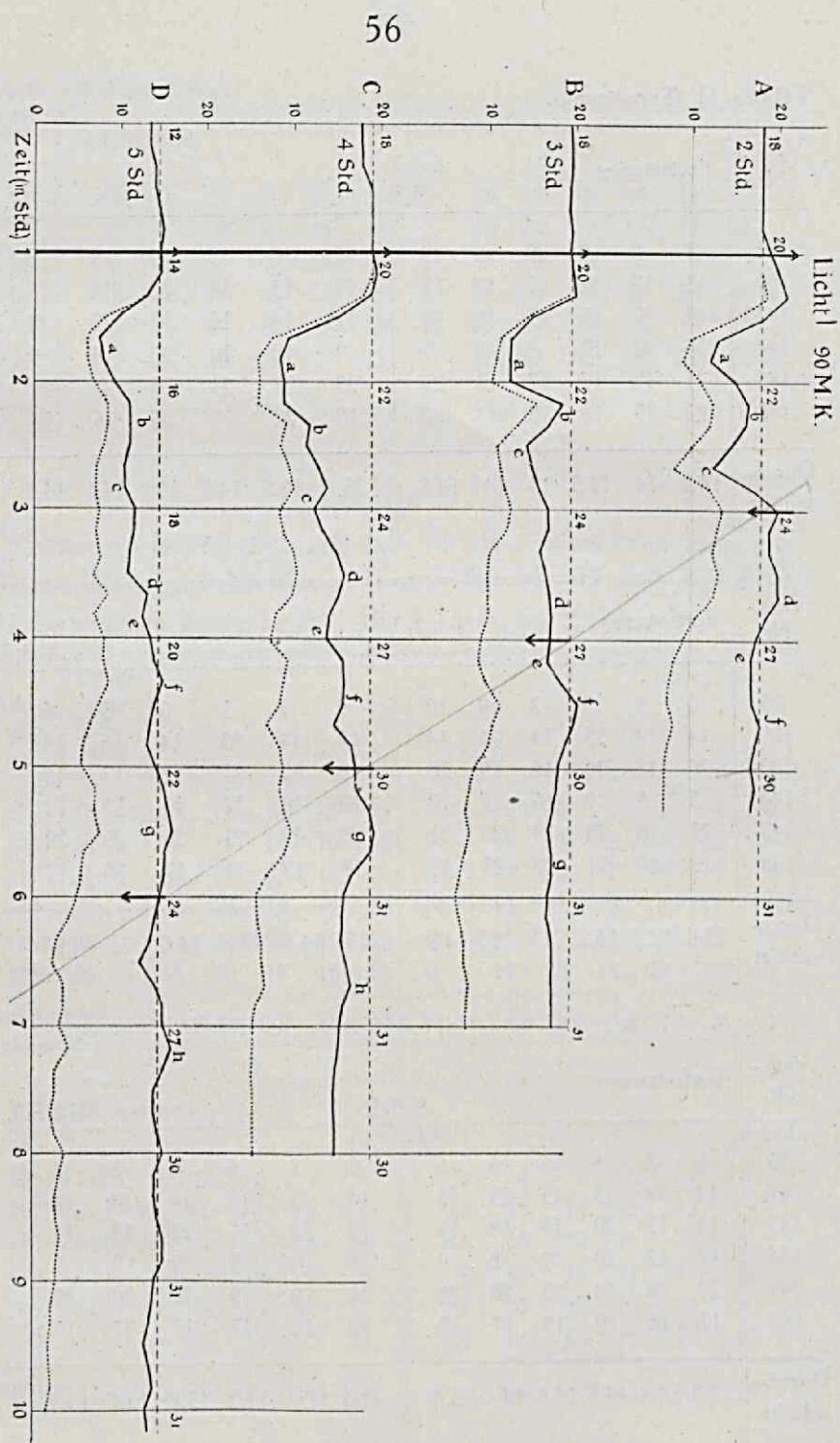


Fig. 10. Das Wachstum bei und nach Dauerbelichtung. A 2-, B 3-, C 4-, D 5-stündige Belichtung mit 90 MK.

Die Resultate lassen sich noch besser in den graphischen Darstellungen wiedergeben. (Fig. 10, nebenstehend).

Die ausgezogenen Linien beziehen sich auf die Mittelwerte der Versuchsreihen. Weil aber die Versuchsdauer erheblich ist, ist es notwendig, die große Wachstumsperiode zu berücksichtigen. Die darauf umgerechneten Kurven sind punktiert worden.

Zur Elektrizitätsersparnis mußte während der letzten Versuchsreihe die Temperatur um  $1,3^{\circ}$  erniedrigt werden. Um sicher zu sein, daß die Wachstumsgeschwindigkeit und damit die Lage der großen Periode sich nicht geändert hatte, wurden einige Kontrollmessungen im Dunkeln vorgenommen, welche aber keinen merklichen Einfluß zutage brachten.

Um die punktierten Kurven zu konstruieren, ist ausgegangen worden von der Mittellänge der Koleoptile im Anfang der Versuche. Dann wurde berechnet, nach wieviel Zeit diese Pflanzen ihr maximales Wachstum erreicht haben würden. Von diesem Punkte aus wurden die im dritten Kapitel ermittelten Werte für das Dunkelwachstum nach links und nach rechts eingetragen. Von diesen Werten wurden die Werte aus den Tabellen 8—11 abgezogen und nach den Differenzen wurden die Kurven konstruiert. Die gerade, gestrichelte Linie stellt also das Dunkelwachstum dar, wobei die große Periode eliminiert worden ist. Die absoluten Werte auf dieser Linie ändern sich demnach fortwährend; sie sind für jede Stunde mit Ziffern eingetragen. Es ist zwar sehr fraglich, ob derartige Umrechnungen erlaubt sind. Wir können sie anstellen, um das Wachstum während einer Belichtung und während der darauffolgenden Finsternis mit dem Dunkelwachstum vergleichen zu können. Weil aber das Wachstum im Lichte und dadurch auch die Lage der großen Periode geändert ist, können die Berechnungen keinen absoluten Wert beanspruchen. Es stellte sich auch heraus, daß die während einiger Stunden belichteten Koleoptile eine viel kürzere Endlänge erreichten, als die Dunkelpflanzen. Diese Tatsache ist schon von Rothert (30) S. 10, erwähnt und genauer von Vogt (42) und Sierp (33, 36) beschrieben worden. Die letzteren geben sehr interessante Versuche und Erwägungen über den Einfluß anhaltender Dauerbelichtung auf die Lage der großen Periode; für unser Ziel sind ihre Ergebnisse aber nicht verwendbar, weil die Belichtungsdauer in meinen Versuchen zu gering und die Belichtungsweise eine andere ist.

Aus meinen Versuchen hat sich erstens herausgestellt, daß selbst nach einer 5-stündigen Belichtung das Wachstum noch nicht völlig konstant geworden ist, d. h. daß die Anpassung noch nicht in jeder Hinsicht

vollzogen ist. Längere auf diese Weise hergestellte Belichtungen sind aber bei meiner Versuchsanstellung nahezu ausgeschlossen, da die geringste Abweichung der Koleoptilen-Spitze zu ungleicher Belichtung und demgemäß schließlich zu Krümmungen führt.

Wenn man nach einer 5-stündigen Belichtung (Fig. 10, D) die Pflanze wieder ins Dunkel zurückbringt, tritt weiter keine Reaktion auf, welche der von der Belichtung hervorgerufenen entgegengesetzt ist. Wenn man die verschiedenen Lichtwachstumskurven betrachtet, fällt es auf, wie ungefähr zu gleichen Zeiten in allen Kurven Hebungen und Senkungen auftreten.

Ich habe die verschiedenen Wellen mit Buchstaben (a-h) ange-deutet. Das große Wellental **a**, welchem bisweilen eine geringe Hebung vorabgeht, fällt immer 40 bis 50 Minuten nach dem Anfang der Belichtung. Wenn man nun nach 4-stündiger Belichtung Finsternis eintreten läßt, tritt scheinbar ein Gipfel hervor. In Kurve **D** tritt aber zu gleicher Zeit während der Belichtung auch diese Hebung auf. Die Kurve **B** weist nach 3-stündiger Belichtung eine kleine Beschleunigung auf, welche mit dem Gipfel **f** der Kurven **C** und **D** zusammenfällt. Nach 2-stündiger Belichtung (Kurve **A**) kommt eine Schwankung zutage, welche merkwürdigerweise zusammenfällt mit Welle **d**, welche insbesondere in Kurve **C** schön auftritt.

Im Dunkeln setzen sich die vom Licht erzeugten Wachstums-schwankungen fort; die Wellen werden immer flacher, bis das Wachstum einen konstanten Wert erreicht hat.

Nach einiger Zeit wird bisweilen das Wachstum wieder ein wenig gesteigert; diese Steigerung ist aber meistens relativ, denn bei der 4- und 5-stündigen Belichtung wurde die große Periode schon während der Belichtung erreicht, so daß das Wachstum tatsächlich sich etwas verringerte.

Diese Versuchsresultate stimmen nicht mit den Erwägungen, welche Van de Sande Bakhuyzen (2) Seite 116, über die Anpassungerscheinungen gibt. Erstens hat er die für die Anpassung nötige Zeit viel zu kurz gewählt (d. h. 20 Minuten). Zweitens meint

er aus seinen Erwägungen schließen zu können, „daß auch nach Belichtungen, welche länger als 20 Minuten anhalten, der Effekt (der Belichtung) keinen konstanten Wert erreicht“ und schließlich: „das Licht bleibt immer als Reiz wirksam, weil die Wachstums- hemmung immer zunimmt, auch wenn die Pflanze angepaßt worden ist.“

Grafe (19) S. 331, hat, anknüpfend an die Theorien von Van de Sande Bakhuyzen, diese Prozesse bei den „gekoppelten Lichtreaktionen“ eingereiht. Die Erwägungen, welche ihn veranlaßt haben, sie zu gleicher Zeit „pseudoreversible Lichtreaktionen“ zu nennen, sind, obgleich interessant, rein hypothetisch und mit den mitgeteilten Tatsachen im Widerspruch. Vielmehr entsteht während der Belichtung eine Art Gleichgewicht, wobei zu jeder angewandten Lichtintensität ein bestimmter Anpassungsgrad gehört.

Obgleich die Wachstumsgeschwindigkeit von der Dauerbelichtung erheblich herabgesetzt wurde, ist, wie gesagt, das Wachstum nach der Belichtung nicht fixiert. Die Wachstumsgeschwindigkeit steigt aber niemals zum ursprünglichen Dunkelwert. Die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit aber kehrt nach der Belichtung, wie unten gezeigt werden soll, wieder zurück. Von Van de Sande Bakhuyzen wurde die Lichtempfindlichkeit in eine zu enge Beziehung mit der Wachstumsgeschwindigkeit gebracht; darauf komme ich noch zurück. Ich bin jetzt bei der Besprechung der letzten Arbeit Sierp's (37) angelangt, worin dieser einen Abschnitt (S. 145) dem Einfluß der auf Belichtung folgenden, oder damit abwechselnden Finsternis widmet. Auffallend ist, daß das Wachstum der Pflanzen Sierp's im Allgemeinen viel langsamer ist als bei Vogt (42), Fr. Zollikofer (45) und mir. Auch sind die von ihm gefundenen Wachstumswerte vor der Belichtung nicht sehr konstant. Diese Tatsachen können vielleicht erklärt werden durch den Umstand, daß Sierp mit einer anderen Haferrasse gearbeitet hat, und auch durch die Temperaturverhältnisse, welche nicht angegeben werden.

Am besten ist Sierp's Tabelle auf S. 148 mit den Ergebnissen meiner Versuche vergleichbar, weil dort von zwei antagonistischen Seiten und nicht von oben her belichtet wird. Die Pflanzen wurden

während verschieden langer Zeit mit 100 MK belichtet und der Einfluß der darauffolgenden Finsternis wurde beobachtet. Auch hier sind die Zahlen viel unregelmäßiger als die meinigen. Das erste Minimum tritt nach 40—70 Minuten ein. Die darauffolgende Förderung ist viel erheblicher als diejenige meiner Versuche, die meistens unter dem Dunkelwert bleibt. Letzteres liegt vielleicht daran, daß Sierp's Pflanzen mit  $2 \times 100$  MK und die meinigen mit  $3 \times 90$  MK bestrahlt wurden. Weiter wird von Sierp die Lage der großen Periode nicht berücksichtigt, welche speziell für langandauernde Versuche nicht ohne Einfluß ist.

Es ist in Sierp's Tabelle sofort einleuchtend, daß die Verdunkelung stattfindet, wenn das Wachstum noch keineswegs konstant geworden ist. So tritt beim Versuch 1 die Verdunkelung ein, wenn eben das erste Minimum noch keineswegs erreicht ist. Sierp selber sagt, daß es nicht leicht zu entscheiden ist, welche Wachstumsänderungen auf das Licht und welche auf das Dunkel zurückzuführen sind. Diese Schwierigkeit kann man nur umgehen, wenn man ein während der Belichtung völlig konstant gewordenes Wachstum abwartet.

Meines Erachtens sind die von Sierp festgestellten und in Tabelle 21 (S. 146) und 22 (S. 148) veröffentlichten Wachstumschwankungen nur auf die Nachwirkung des Lichtes zurückzuführen. Wenn man die Zahlen der beiden letzten Versuche von Tabelle 22 von Sierp miteinander vergleicht, so bekommt man:

Tabelle 12.

Aus Tabelle 22 von Sierp. Dauerbelichtung mit 100 MK. a. während 2 Stunden, b. während 2 Stunden 50 Min. Wachstum in  $\mu$  pro 10 Minuten; bei  $\uparrow$  Licht, bei  $\downarrow$  Dunkel.

	1 Std.														
a.	100	$\uparrow$	94	90	79	60	69	100	96	78	66	44	<b>38</b>	52	$\downarrow$
b.	100		103	96	86	84	78	92	76	103	92	92	82	64	
Fortsetzung												3 Std.			
a.			66	107	109	166	143	126	95	73	160	149			
b.			115	132	158	110	144	110	117	148	162	131			

Die von Sierp selbst angegebenen Maxima (**Fett**) und Minima (*Kursiv*) treten ganz unabhängig von dem Augenblick der Verdunkelung gleichzeitig in die Erscheinung.

Dieses Beispiel spricht am meisten für meine Auffassung: man kann aber aus jeder Tabelle Sierp's die ziemlich stark schwankenden Werte auf diese Weise interpretieren.

Wenn unsere Anschauungen über die Anpassungerscheinungen im zweiten Kapitel richtig sind und die Lichtintensität ein „limiting factor“ für den Lichtwachstumsprozeß darstellen kann, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Anpassung an eine hohe Lichtintensität in kürzerer Zeit stattfindet, als diejenige an eine niedrige Intensität. Wir haben gefunden, daß die Anpassung an 90 MK in 5 Stunden kaum erreicht war, für die Anpassung an 25 MK würde nach dem obenstehenden noch längere Zeit nötig sein. Mit diesem Vorbehalt muß man die Tabelle 23 (S. 150) Sierp's betrachten, um so mehr, weil die Wachstumswerte während der Belichtung nicht angegeben sind. Sierp meint in diesen Versuchen auch nach der ersten im Dunkeln auftretenden Wachstumsförderung noch weitere Schwankungen zu sehen, während doch die Zahlen untereinander nicht mehr verschieden sind, als z. B. diejenigen, welche er in der Tabelle auf S. 126 vor der Belichtung gefunden hat.

Aus demselben Grunde beweist meines Erachtens Tabelle 52 (S. 153) nicht, daß die kurze Verdunkelung für die auftretenden Wachstumswellen verantwortlich ist. Wenn hier erwiesen wäre, daß das Wachstum während der Vorbelichtung konstant geworden war, so würde die Auffassung Sierp's richtig sein können. Daß seine Resultate nach einer längeren Dunkelperiode jetzt auch auf andere Weise erklärt werden können, werde ich unten zeigen.

Sierp's Erklärung für die Tatsache, „daß Keimlinge, die vom Anfang an sich im Lichte entwickelt hatten, keine Dunkelwachstumsreaktion nach der ersten Verdunkelung zeigten,“ (S. 150), liegt schließlich viel weniger auf der Hand, als diejenige, daß man hier mit einer völligen Anpassung zu tun hat, so daß im Dunkeln keine nachträglichen Wachstumsschwankungen auftreten.

Blaauw und Tollenaar (41) haben jüngst die Existenz einer Dunkelwachstumsreaktion für *Phycomyces* verteidigt. Weil es sich hier um ein anderes Objekt handelt, scheint es mir besser, ihre Versuche nicht zu diskutieren, um so mehr, weil überhaupt keine Zahlen angegeben und die Resultate nur in schematischen Kurven wiedergegeben sind. Wenn wir aber diese Kurven mit denjenigen aus früheren Arbeiten Blaauw's (4 u. 6) vergleichen, dann halten in den letzteren die infolge der Belichtung auftretenden Schwankungen viel längere Zeit an, als in den Kurven der jüngsten Arbeit. Dieser Umstand macht mir die Richtigkeit der Erklärung der nach einer Dauerbelichtung auftretenden Wachstumshemmung zweifelhaft.

#### § 16. Krümmungsversuche.

Nicht nur Blaauw und Tollenaar, sondern auch Sierp sind der Meinung, daß — nach Blaauw's ursprünglicher Theorie — eine phototropische Krümmung von einer ungleichen Lichtwachstumsreaktion der Vorder- und Hinterseite des belichteten Organs verursacht wird. Um diese Frage weiter zu entscheiden und auch um meine Auffassung über die Anpassungerscheinungen auf ihre Richtigkeit zu prüfen, habe ich einige von jedem leicht zu wiederholenden Versuche angestellt.

Was soll nämlich geschehen, wenn man vorher mit einseitiger Dauerbelichtung belichtete Pflanzen auf dem Klinostaten einer allseitigen Dauerbelichtung aussetzt? Während der einseitigen Vorbelichtung bekommt die Vorderseite viel mehr Licht als die Hinterseite und soll darum eine stärkere Lichtwachstumsreaktion aufweisen. Während der allseitigen Nachbelichtung aber wird nach genügend langer Zeit die frühere Hinterseite ebensogut wie die Vorderseite der bestrahlenden Lichtintensität angepaßt werden; die sämtliche Wachstumshemmung der Hinterseite wird dann derjenigen der Vorderseite gleich geworden sein. Wenn die Blaauw'sche Theorie zutrifft, muß in diesem Augenblicke die Krümmung verschwunden sein. Tatsächlich hat der Versuch dieses mit überraschender Gewißheit gezeigt.

Zwei Versuchsreihen wurden nacheinander angestellt. Bei beiden

wurde während 2 Stunden einseitig mit 90 MK belichtet. Nach dieser Zeit war schon eine deutliche Krümmung merklich (siehe Fig. 11 A u. C).

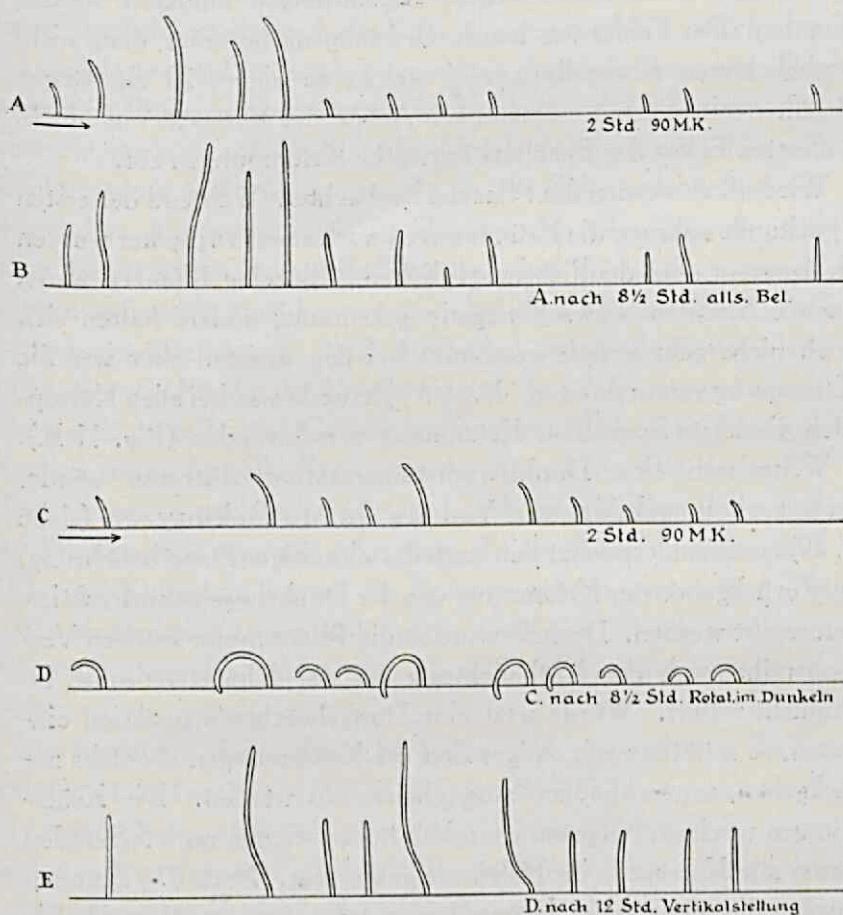


Fig. 11. A und C sind die während 2 Stunden mit 90 MK einseitig belichteten Pflanzen. B sind die Pflanzen von A, nach einer  $8\frac{1}{2}$ -stündigen allseitigen Belichtung mit  $90:\pi$  MK. D die Pflanzen von C nach  $8\frac{1}{2}$ -stündiger Klinostatenrotation im Dunkeln, E dieselben, nach 12-stündigem Aufenthalt in der Vertikallage. Die Krümmungen sind von der Schwerkraft ausgeglichen worden.

Die Pflanzen der einen Versuchsreihe wurden nach der einseitigen Belichtung auf die horizontale Klinostatenachse angebracht; das Ende der Achse wurde mit 90 MK bestrahlt. Durch die

Rotation wurden die Pflanzen allseitig belichtet. Die Pflanzen dieser Versuchsreihe waren in kurze Behälter ( $10 \times 3 \times 3$  cm) eingepflanzt, damit nicht infolge der ungleichen Abstände von der Lichtquelle in den äußersten Lagen, Krümmungen induziert werden konnten. Der Fehler war hierdurch genügend beseitigt, denn nicht vorbelichteten Kontrollpflanzen, welche in einem 20 cm langen Behälter mitrotierten, wiesen nach Ablauf des Versuchs nur in den äußersten Ecken des Behälters schwache Krümmungen auf.

Wiederholt wurden die Pflanzen beobachtet. Während der ersten  $1\frac{1}{2}$  Stunde nahmen die Krümmungen noch etwas zu; später wurden sie langsam aber deutlich ausgeglichen. Einzelne Pflanzen waren nach 6 Stunden schwach negativ gekrümmmt; andere hatten sich noch nicht ganz gerade gestreckt; bei den meisten aber war die Krümmung verschwunden. Nach  $8\frac{1}{2}$  Stunde war bei allen Koleoptilen die letzte Spur einer Krümmung verschwunden (Fig. 11 B.).

Wenn nun eine Dunkelwachstumsreaktion auftreten würde, muß auch umgekehrt, wie Van de Sande Bakhuyzen (siehe S. 49) auseinandergesetzt hat, nach der einseitigen Dauerbelichtung, ein Zurückgehen der Krümmung von der Dunkelwachstumsreaktion verursacht werden. Deshalb wurden die Pflanzen der zweiten Versuchsreihe nach der Vorbelichtung auf der Klinostatenachse im Dunkeln rotiert. Würde jetzt eine Dunkelwachstumsreaktion eintreten, so müßten nach einiger Zeit die Krümmungen ebenfalls zurückgehen, um schließlich ausgeglichen zu werden. Die Krümmungen wuchsen hingegen energisch heran. Schon nach 5 Stunden waren alle Koleoptile im Halbkreis gekrümmmt. Nach  $8\frac{1}{2}$  Stunden wurden die sehr starken Krümmungen aufgenommen (Fig. 11, D.). Dann wurden die Pflanzen im Dunkeln vertikal gestellt; 12 Stunden später waren alle, offenbar noch nicht fixierten, Krümmungen durch die Einwirkung der Schwere (Fig. 11, E) verschwunden, mit Ausnahme einiger Krümmungen der Basis einiger Pflanzen. Eine eventuelle Dunkelwachstumsreaktion hätte die Krümmung also ausgleichen können. Daß die angewandte Lichtintensität und die Versuchsdauer hierbei keine Rolle gespielt hat, zeigen folgende Versuche.

Sechs übliche Zinkgefäße ( $20 \times 3 \times 3$  cm) mit je 14—16 *Avena*-Keimlingen wurden einer 2-stündigen einseitigen Dauerbelichtung ausgesetzt. Nach Ablauf der Expositionszeit waren bei allen Keimlingen deutliche phototropische Krümmungen merklich, welche bei den niedrigsten und höchsten Intensitäten am stärksten waren. Die sämtlichen Pflanzen wurden dann im Dunkeln auf der horizontalen Klinostatenachsen aufgestellt. Mit Absicht habe ich auch hier die Belichtungszeit viel kürzer gewählt als die Zeit, welche für eine vollständige Anpassung nötig ist, damit nicht etwa Krümmungen schon fixiert waren, bevor die Keimlinge auf dem Klinostaten zu rotieren anfingen. Auch hier wuchsen bei allen Pflanzen die Krümmungen energisch heran. Nach 8 Stunden ragten alle Koleoptilen spitze über die Ränder der Gefäße hinaus, ohne daß in irgend einem Teil der Koleoptile eine Geradestreckung merklich war. Nach 21 Stunden waren fast alle Koleoptile durchbrochen. Die Basis aller Pflanzen war in noch höherem Grade gekrümmmt. Der obere Teil der Pflanzen war weniger gekrümmmt als die Basis; von ungefähr 50% der Koleoptile waren die Spitzen nahezu gestreckt. Die basale Krümmung erwies sich später als fixiert. Auch an diesen Versuchen hat sich nichts von einer Dunkelwachstumsreaktion gezeigt.

Die Resultate dieser Versuche lassen sich nur auf eine Weise erklären. Die fortgesetzte, allseitige Belichtung macht zuletzt den Zuwachs der ursprünglichen Hinterseite mit dem der Vorderseite gleich. Wenn der gesamte Zuwachs der beiden antagonistischen Hälften der gleiche geworden ist, ist die Krümmung ausgeglichen, die beiden Hälften sind dann an der benutzten Lichtintensität angepaßt. Für diese Anpassung (an  $90 \pi$  MK) waren offenbar, die Vorbelichtung nicht in Betracht gezogen,  $8\frac{1}{2}$  Stunden nötig.

Die Versuche, wobei die Pflanzen nach der einseitigen Vorbelichtung auf dem Klinostaten im Dunkeln rotierten, sagen uns etwas aus über die Stärke des Autotropismus. Es hat sich als sicher herausgestellt, daß die

Rückkrümmung nicht auf eine Dunkelwachstumsreaktion zurückgeführt werden kann; und weiter, daß der Trieb, eine Krümmung auszugleichen, d. h. der Autotropismus, nur in beschränktem Grade sich äußern kann.

Offenbar kann eine autotropische Rückkrümmung auf dem Klinostaten nur dann erreicht werden, wenn die Krümmung nur von einer beschränkten Lichtmenge ausgelöst wird. Es würde sehr erwünscht sein, einmal nachzuprüfen, inwieweit die von bestimmten Lichtmengen hervorgerufenen Krümmungen noch ausgeglichen werden können, d. h. die Grenze des Autotropismus zu bestimmen.

Jedenfalls hat sich die Erklärung des Autotropismus durch Bremerkamp (14), S. 412, als nicht ausreichend erwiesen.

### § 17. Wachstumsgeschwindigkeit und Lichtempfindlichkeit.

Die Theorie der Dunkelwachstumsreaktion sollte nicht nur den Autotropismus, sondern auch die Neuentstehung der Lichtempfindlichkeit erklären. Nun habe ich gelegentlich untersuchen können, in welchem Grade und nach welcher Zeit die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit nach Dauerbelichtungen mit 90 MK zurückkehrte. Dabei wurde zuerst folgende Methode benutzt. Eine bestimmte Lichtmenge wurde dosiert; und dann wurde gewartet, bis der Einfluß derselben abgeklungen war. Daraufhin wurde während einiger Stunden mit 90 MK bestrahlt, um dann die Pflanze während einer bestimmten Zeit (der fraglichen) im Dunkeln wachsen zu lassen. Schließlich wurde wieder dieselbe Lichtmenge dosiert, womit die Pflanze anfangs bestrahlt wurde. Wenn der Effekt dieser letzten Belichtung demjenigen der ersten Belichtung gleich war, würde die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit sich wieder hergestellt haben.

Ich gebe nur einige Versuche wieder und zwar nur die ersten Schwankungen.

Tabelle 13.

Bei **a** wird eine gewisse Lichtmenge zugeführt; dann folgt eine Dauerbelichtung mit 90 MK und nach einiger Zeit Finsternis, die zweite Belichtung **b** mit derselben Lichtmenge als **a**. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Bei  $\uparrow$  Licht. Temp. 21°,3.

Vers. Nr. 130. **a** 90 MKS; **b** 90 MKS, 2 Stunden nach einer 2 stündigen Dauerbelichtung mit 90 MK.

1 Std.												
a.	23	23	$\uparrow$	20	22	17	13	14	11	13	17	23
b.	17	14		14	14	13	15	15	12	10	11	11

Vers. Nr. 132. **a** 100 MKS.; **b** 100 MKS, 1 Stunde nach einer 2 stündigen Dauerbelichtung mit 90 MK.

1 Std.												
a.	18	17	$\uparrow$	16	13	14	15	10	9	13	11	11
b.	16	15		14	16	16	16	17	15	15	15	15

Diese Versuche stimmen gut mit denjenigen Sierp's (37, S. 15). Die obigen Versuche zeigen ja, daß nach einer 2-stündigen Finsternis, welche einer 2-stündigen Belichtung folgt, kaum von einer Reaktion die Rede sein kann; nach 1-stündiger Finsternis ist gar keine Reaktion bemerklich.

Die Tatsache, daß Sierp nach einer kurzen Dunkelperiode wohl eine Reaktion feststellte, wurde oben erklärt und den fortgesetzten Wachstumsschwankungen, welche infolge der Belichtung auftraten, zugeschrieben. Daß nach einer längeren Dunkelperiode (2 Stunden) keine Reaktion auftritt, muß meines Erachtens in der Tatsache seine Erklärung finden, daß die Lichtempfindlichkeit sich noch nicht wieder hergestellt hat.

Um diese Wiederherstellung der Empfindlichkeit aufzufinden, hatte ich einen anderen Weg zu beschreiten, da der beschriebene zu lange Zeit forderte (d. h. 13—18 Stunden).

Deshalb wurde in Zukunft gleich mit einer Dauerbelichtung angefangen und untersucht, nach welcher Dunkelzeit eine neue Dauer-

belichtung, von derselben Intensität wie die erste, denselben Effekt hervorrief. Ich gebe nur einige positive Resultate wieder.

Tabelle 14.

Bei **a** der Effekt der ersten Dauerbelichtung mit 90 MK, bei **b** der Effekt der zweiten Dauerbelichtung mit 90 MK nach einer 5-stündigen Dunkelperiode. Wachstum in  $\mu$  pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers. Nr. 137	a = 4-stündige Dauerbelichtung. Temp. 21°, 3 1 Std.								
a.	16	15	$\uparrow$	16	17	15	10	7	9
b.	13	12		15	17	10	8	10	17
Vers. Nr. 143	a = 5-stündige Dauerbelichtung. Temp. 20° 1 Std.								
a.	11	12	$\uparrow$	12	10	7	5	5	9
b.	14	13		13	13	8	5	5	10

Man muß in dieser Tabelle mit der Tatsache Rechnung halten, daß die erste Belichtung weiter vor der großen Periode anfing, als die letzte Belichtung nach derselben stattfand.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß nach einer nahezu vollständigen Anpassung an 90 MK (Belichtungszeit 4—5 Stunden) die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit sich nach einer 5-stündigen Dunkelperiode wieder hergestellt hat.

Können nun die Wiederherstellung der Lichtempfindlichkeit und die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit direkt miteinander in Beziehung gebracht werden?

Auf S. 58 habe ich betont, daß das Wachstum nach einer Dauerbelichtung noch sehr lange Zeit, wahrscheinlich wohl fortwährend, unter dem Einfluß der Belichtung steht. Nach gewisser Zeit wird das Wachstum bisweilen um ein wenig beschleunigt, aber niemals wird der ursprüngliche Dunkelwert erreicht. Diese Tatsache tritt in den Kurven (siehe Fig. 10), wo mit der großen Periode Rechnung getragen wird, deutlich hervor.

Die Wachstumsgeschwindigkeit verhält sich also ganz anders als die Lichtempfindlichkeit. Während die erstere nicht oder nur wenig zunimmt, ist die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit nach einigen Stunden wieder zurückgekehrt.

Diese Tatsache stimmt nicht mit den Theorien Bremekamps (12) und Van de Sande Bakhuyzen's (2). Der letztere stellt sich in seiner Theorie der Dunkelwachstumsreaktion (cf. l. c. S. 87 und 113 u. f.) auf den Standpunkt, daß die Lichtwachstumsreaktion ein reversibler Prozeß ist. Seine Wachstumsverzögerungskurve ist seiner Empfindlichkeitskurve identisch. Auch Bremekamp hält „Empfindlichkeits-“ und „Wachstumskurve“ für miteinander identisch, weil seine Theorie die Wachstumsgeschwindigkeit von der vorhandenen Zahl der lichtempfindlichen Teilchen abhängig vorstellt, welche von der Belichtung zuerst verdrängt oder vernichtet werden, um sich später wieder aufs Neue zu bilden.

Ich meine gezeigt zu haben, daß die Wiederherstellung der Lichtempfindlichkeit nicht in direkter Beziehung steht zur Wachstumsgeschwindigkeit.

Man braucht sich über diese Tatsache auch nicht zu wundern. Bei dem Phototropismus äußern sich die inneren Vorgänge, welche wahrscheinlich photochemischer Natur sind, in Krümmungen oder Wachstumsreaktionen. Bei der Phototaxis aber, welche dem Phototropismus doch nicht wesensverschieden sein wird, ist die Äußerung der inneren Vorgänge ganz anderer Natur. Ebensowenig wie die Ortsänderung bei der Phototaxis, ist die Wachstumsgeschwindigkeit an sich beim Phototropismus eine direkte Funktion des Lichtes.

Doch werden die Wachstumsreaktionen (bezw. Krümmungen) an sich ihren Wert behalten, denn nur an diesen läßt sich der Einfluß geänderter äußerer Verhältnisse studieren und nur durch diese bekommen wir einen Eindruck der „Empfindlichkeit“ des Organismus.

Wenn man mit dieser Auffassung einverstanden ist, wird es einleuchtend sein, daß der wellenartige Verlauf der Wachstumsreaktion nicht mit der Empfindlichkeit selber zusammenhängt. In der

jüngsten Zeit (cf. Sierp, [33—37], Zollikofer, [45], und Walther [43]) hat man gefunden, daß derartige Wachstumsschwankungen von verschiedenen Umständen verursacht werden können. In Kapitel V komme ich noch auf den wellenartigen Verlauf der Lichtwachstumsreaktion zurück. Ich werde mich hier darauf beschränken, zu betonen, daß man aus der ersten Welle einen richtigen Eindruck der „Empfindlichkeit“ des Organismus einem Reize gegenüber bekommt. Für die „Wachstumsreaktion“ aber trifft dieses nicht zu; man muß bei ihr die ganze Reaktion verfolgen.

## Kapitel V. MONOCHROMATISCHES LICHT.

### § 18. Apparat.

Um einfarbiges Licht zu bekommen, habe ich folgende Methode benutzt. Eine 6 Volt-„Nitra“-Lampe von 25 HK (wie man sie für Automobilatternen benutzt) ist mit einem Rheostaten in den Stromkreis einer Akkumulatorenbatterie geschaltet. Die Lampe ist auf einem Messinggestell angebracht worden, welches mittels einer Mikrometerschraube in einem Schlitten (S) hin- und hergeschoben werden kann. Die Lampe (L) ist mittels eines ringsum lichtdicht-verschlossenen Tubus (T) (siehe Fig. 12) mit einem rechtsehenden Prisma verbunden (P). (S. Fig. 12 umstehend.)

Bevor das Licht auf das Prisma fällt, wird es von einer Linse  $l'$  parallel gemacht und nach dem Austritt aus dem Prisma wieder von einer zweiten Linse  $l''$  konvergiert, so daß in die Brennfläche ein scharfes Spektrum projiziert wird. An dieser Stelle ist ein Schirm angebracht, worin sich eine, mittels einer Mikrometer-schraube änderbare Spalte (Sp) befindet. Zwischen dem Prisma und dem Schirme sind noch angebracht:

1. ein Flüssigkeitsbehälter von Glas (F'), in welchem sich eine Flüssigkeit befindet, um infra-rote, bzw. rote Strahlen zu absorbieren.
2. ein Momentverschluß (M) eines photographischen Apparates.
3. ein Gestell in welches gläserne Farbenfilter (F'') angebracht werden können.

Wenn der Momentverschluß geöffnet ist, tritt aus der engen Spalte ein divergierendes Bündel einfarbigen Lichtes aus, welches auf 1 m Abstand einen Durchmesser von  $10 \times 16$  cm hat.

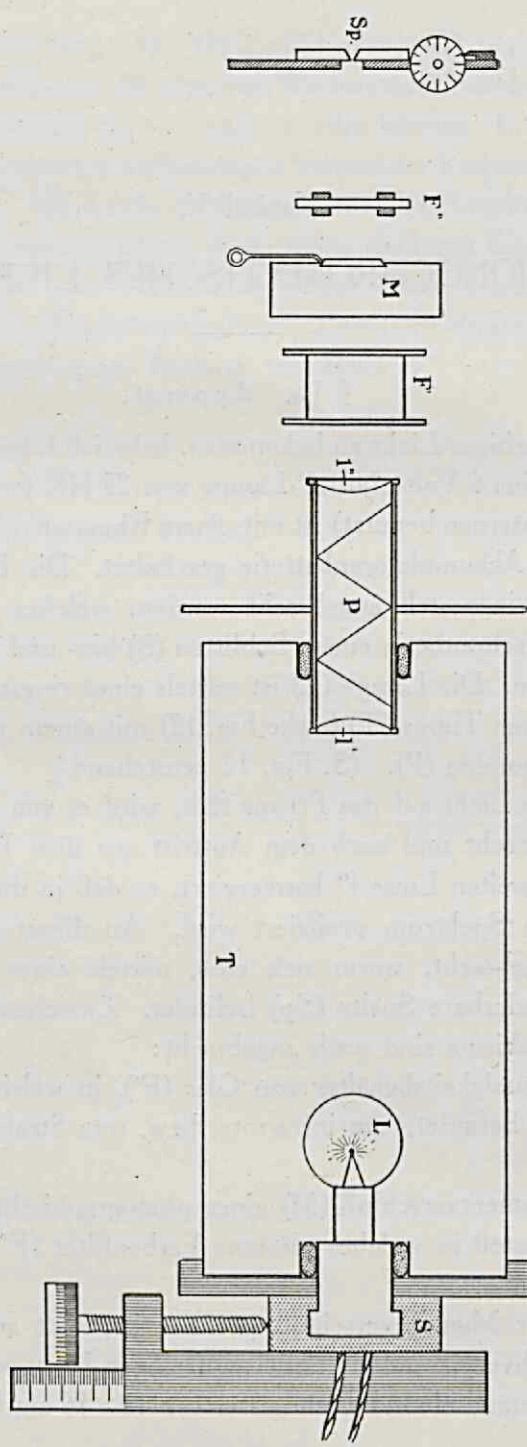


Fig. 12. Der Monochromator.

Um die Farbe dieses Bündels zu ändern, hat man nur mittels der Mikrometerschraube der Lampe eine andere Stelle in Beziehung zum Prisma zu geben. Die Lampenmikrometerschraube gestattet eine so große Verschiebung, daß man die verschiedenen Wellenlängen des sichtbaren Spektrums alle auf die Spalte werfen kann.

Auch dieser Apparat ist von Herrn P. A. de Bouter angefertigt worden, nach Angabe der Herren Prof. Dr. L. S. Ornstein, Direktor des physikalischen Instituts der Utrechter Universität und Dr. J. W. Moll. Ich möchte diesen Herren an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank sagen für die liebenswürdige Weise, in der sie mir geholfen haben; und Herrn Prof. Ornstein noch besonders, weil er die Apparate seines, in dieser Hinsicht so reichlich ausgestatteten, Instituts mir zur Verfügung stellte. Ohne diese Hilfe wäre dieser Teil meiner Arbeit nicht möglich gewesen. Dasselbe trifft auf meinen Kollegen, Herrn Denier van der Gon, zu, welcher mit den empfindlichsten Apparaten alle physikalischen Bestimmungen für mich ausgeführt hat mit einem Interesse, wofür ich ihm recht dankbar bin.

Es wurde zuerst das aus der Spalte hervortretende Strahlenbündel spektroskopisch untersucht. Dabei wurden nicht nur die Stellungen der Lampenmikrometerschraube für die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums bestimmt, sondern auch untersucht, ein wie großer Teil des Spektrums bei verschiedener Öffnung des Spaltes hinaustrat. Es wird einleuchtend sein, daß infolge geringerer Dispersion der längeren Wellenlängen, im Rot von einer bestimmten Spaltweite ein viel größerer Spektralbezirk hindurchgelassen wird, als im Violett. Das ganze Spektrum wurde in zehn Teile zerlegt, und die Spalt- und Lampenmikrometerschraube wurde für jedes Gebiet geacht (siehe Tabelle 15). Dann wurde die Strahlungsenergie jedes Gebietes mikrophotometrisch bestimmt.

Dazu wurde eine Anordnung gemacht, wobei sämtliche Strahlen des Bündels auf eine Thermosäule nach Moll konzentriert wurden. Der von dieser Strahlung erzeugte Strom floß durch ein Galvanometer nach Moll, welches seine Ausschläge auf photographischem Wege registrierte. Diese Messungen wurden zuerst hergestellt ohne

besondere gläserne Farbenfilter. Es blieb dann aber noch ungefähr 1% falsches Licht im Bündel. Um die letzten Spuren hiervon zu beseitigen, wurden für jede Wellenlänge geeignete gläserne Farbenfilter zwischengeschaltet, welche auch später bei meinen Versuchen immer verwendet wurden. Die Galvanometerausschläge wurden auf den photographischen Aufnahmen später mikroskopisch gemessen. Alle so gewonnenen Daten über den Apparat findet man in nächster Tabelle.

Tabelle 15.

Spektralgebiet in $\mu\mu$	Stellung der Lampen-mikrometerschraube	Spaltweite	Flüssigkeitsfilter	Farbenfilter	Durchlässigkeit des Farbenfilters in %	Galvanometer-ausschläge	
						ohne	mit
						Farbenfilter	
400—420	29	4.0	2% CuCl <sub>2</sub>	blau	60%	3.—	1.8
420—440	24	2.5	„	„	61%	5.4	3.3
440—460	20.5	1.2	„	„	38%	6.—	2.3
460—480	18	0.4	„	blaugrün	32%	3.4	1.1
480—500	15.5	0.4	„	„	42%	5.7	2.4
500—530	13	0.4	„	„	45%	9.5	4.3
530—570	10.5	0.3	„	„	30%	12.5	3.8
570—620	8	0.3	„	orange	27%	18.5	5.—
620—700	5.5	0.2	Wasser	„	35%	27.5	10.—
700—800	3	0.2	„	rot	59%	53.—	31.—

Die Galvanometerausschläge sind der Strahlungsintensität proportional. Nun habe ich für meine Versuche eine spezielle Einheit der Energiemenge angenommen. Die Intensitätseinheit sei die, welche in der Thermosäule einen Strom erregt, welcher dem Galvanometer einen Ausschlag 1 gibt. Die Energiemenge dieser Intensität, welche während einer Sekunde auf 1 m Abstand einen Schirm bestrahlt, habe ich als Energieeinheit  $\varphi$  angedeutet.

Diese Einheit gilt jedoch nur für diesen Apparat. So war es eine wichtige Aufgabe, die Energiemengen auf wirkliche physikalische Energiegrößen zurückzuführen. Diese rein physikalische Aufgabe

ist von Herrn M. J. Druyvesteyn, phil. nat. Cand., gelöst worden. Er hat eine Versuchsanordnung gemacht, wobei die Energie einer Hefner-Kerze mit derjenigen des von mir benutzten Monochromators verglichen werden konnte. Es stellte sich heraus, daß

$$1 \varphi = \pm 0,02 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$$

Ich verzichte auf die Beschreibung dieser Versuche, die selbstverständlich auch mikrophotometrisch mit derselben Thermosäule und demselben Galvanometer, welche oben erwähnt wurden, stattfanden. Die Messungen dürfen eine Genauigkeit bis auf 10% beanspruchen. Nur will ich hier auch Herrn Druyvesteyn für seine Bemühungen mit dieser, für mich so wichtigen Frage recht herzlich danken.

Ich beschränke mich auf die folgenden Berechnungen:

Die Hefner-Kerze bestrahlt auf 1 m Abstand einen Quadratzentimeter mit 900 Erg und gibt auf 1 m dem Galvanometer einen Ausschlag 9.

Das Wellengebiet 700–800  $\mu\mu$  des Monochromators ohne Glasfilter gibt auf 13,8 cm dem Galvanometer einen Ausschlag 0,6; d. h. auf 1 m 0,011. Setzt man die Ergenzahl des Monochromators für dieses Wellengebiet = x, dann ist:

$$900 : x = 9 : 0,011 \text{ oder} \\ x = 1,1$$

Das Wellengebiet 700–800  $\mu\mu$ , welches (siehe Tabelle 15) ohne Glasfilter, bei der Aichung einen Ausschlag 53 gab, sendet also auf 1 m Abstand  $1,1 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  aus. Deshalb ist:

$$53 \varphi = 1,1 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek. oder:}$$

$$1 \varphi = 0,02 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$$

$$\text{und weil: } 1 \text{ Erg} = \frac{1}{419} : 10^{-5} \text{ Kalorie und auch:}$$

$$10^{-7} \text{ Watt, ist:}$$

$$1 \varphi = 0,00000002 = 2 \cdot 10^{-9} \text{ Watt/cm}^2 \text{ Sek.}$$

$$\text{und } 1 \varphi = 0,000000048 = 4,8 \cdot 10^{-9} \text{ Kalorie/cm}^2 \text{ Sek.}$$

Nach dieser physikalischen Abschweifung kehren wir zu unsrern Koleoptilen zurück. Wo diese Belichtungen allseitig stattfanden, wurde die Pflanze während der Belichtung auf der vertikalen Klinostatenachse schnell rotiert, weil das Wellengebiet nicht homogen

war und die Pflanze von links z. B. mit  $480 \mu\mu$  und von rechts mit  $460 \mu\mu$  bestrahlt wurde. Der Abstand des Auxanometers vom Monochromator war 1,30 m. Während der Belichtung wurde selbstverständlich die Spannung der Akkumulatoren mittels des Rheostaten konstant gehalten. Das Licht fiel in horizontaler Richtung auf einen Spiegel, welcher um  $45^\circ$  geneigt, sich über dem Auxanometer befand und das Licht also auf die drei Spiegelchen des Auxanometers reflektierte. Mit diesen Reflexionen wird immer ein (konstanter) Fehler gemacht, welcher immerhin einige Prozente nicht übersteigt.

### § 19. Krümmungsversuche.

Bei Versuchen mit einfarbigem Lichte versagt jede Vergleichung mit weißem Lichte, wenn man letzteres im MK angibt. Wie bekannt, strahlt eine Hefner-Kerze auf 1 m  $900 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  aus. Von dieser Lichtmenge ist aber nur ungefähr 1% auf das sichtbare Spektrum zurückzuführen, die anderen 99% gehören der infraroten Wärmestrahlung an. Wenn man also 1 MKS. mit einer Hefner-Kerze zuführt, so stimmt dieses mit  $9 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  sichtbarem Lichte, und  $900 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  totaler Strahlungsenergie. Man kann also erwarten, daß die einfarbigen Lichtmengen, den weißen Lichtmengen gegenüber winzig klein ausfallen werden. Blaauw (3) gibt uns darüber sehr wichtige Daten, aber er hat auch nur Verhältnisse angegeben und keine physikalischen Energiemengen. Bevor ich mit Wachstumsmessungen anfing, habe ich also zuerst geprüft, wie es mit den Krümmungerscheinungen bestellt war. Nachdem ungefähr die Schwelle irr. Violett ( $400-420 \mu\mu$ ) bestimmt worden war, habe ich mit Berücksichtigung der Angaben Blaauw's (l. c. S. 58 u. f. § 17) eine Anzahl Koleoptilen in jedem Spektralgebiete belichtet. Nach der Belichtung kamen die Pflanzen auf die horizontale Klinostatenachse und 3 Stunden später wurden die Krümmungen aufgenommen. Ich bekam die folgenden Ergebnisse:

Tabelle 16.

Wellen- länge in $\mu\mu$	Pflan- zen- zahl	Abstand von der Lichtquelle in cm	Wirklich zu- geführte Lichtmenge in $\varphi$	Lichtmenge auf 100 cm berechnet:		Zahl der gekrüm- mten Pflanzen	Mittlere Krüm- mungsgröße in mm
				in $\varphi$	in Ergs/cm <sup>2</sup> Sek.		
I 400—420	12	100	60	60	1.2	11	2.5
II 420—440	10	100	81	81	1.62	9	4.2
III 440—460	12	100	72	72	1.44	12	4.3
IV 460—480	11	100	34	34	0.78	11	4
V 480—500	12	100	68.4	68.4	1.363	10	0.8
VI 500—530	11	50	1900	475	9.5	2	0.2
VII 530—570	12	50	5000	1250	25	3	0.1
VIII 570—620	10	50	11.300	2775	45.5	0	0.
IX 620—700	11	50	27.500	6875	137.5	2	0.1
X 700—800	10	50	63.600	15.900	318	1	0.1

Es ist aber klar, daß die Krümmung bei IV (460—480  $\mu\mu$ ) den Krümmungen bei II (420—440  $\mu\mu$ ) und III (440—460  $\mu\mu$ ) gegenüber nicht mit der zugeführten Lichtmenge in gutem Verhältnis steht. Ich habe deshalb den Versuch mit einer doppelten Lichtmenge wiederholt und fand:

Tabelle 17.

Wellen- länge in $\mu\mu$	Pflan- zen- zahl	Abstand v. d. Licht- quelle i. cm.	Wirklich zu- geführte Lichtmenge in $\varphi$	Lichtmenge auf 100 cm berechnet.		Zahl der gekrüm- mten Pflanzen	Mittlere Krüm- mungsgröße in mm
				in $\varphi$	in Ergs/cm <sup>2</sup> Sek.		
IV 460—480	12	100	68	68	1.56	12	4.2

Mit Absicht habe ich diesen Versuch erwähnt, weil er uns zur Vorsicht mahnt, Folgerungen aus den Krümmungsvorgängen zu machen, wenn wir nicht von vornherein den Krümmungsverlauf kennen und nur das Endergebnis beachten; das ist sehr gefährlich. Offenbar hatte in Tabelle 16 nach 3 Stunden die Krümmung bei IV die von II und III eingeholt. Hierauf muß man selbstverständlich achten, wenn man mit ziemlich erheblichen Krümmungen arbeitet, wie Lundegårdh (24) dieses tut. Er hat sogar gemeint, Wachs-

tumsmessungen ausführen zu können, welche auf Genauigkeit Anspruch machen können, bei Krümmungen, welche von der Schwere energisch entgegengewirkt wurden.

Aus den von mir gefundenen Krümmungen läßt sich noch nichts über die Reizschwelle aussagen. Diese hat aber Blaauw (3) l. c. schon eingehend studiert, so daß ich zufrieden sein konnte, wenn meine Versuche mit den seinigen stimmten. Um das zu prüfen, habe ich auf meine Versuche zwei Gesetze angewendet.

1. daß die „Reizschwelle“ von der Lichtmenge (unabhängig von der Belichtungsdauer und der Lichtintensität) bestimmt wird, (Blaauw 3).

2. daß die Krümmung, innerhalb gewisser Grenzen, der zugeführten Lichtmenge proportional ist (Arisz 1).

Man kann dann das absolute Lichtempfindlichkeitsverhältnis in dieser Formel wiedergeben:

$$E\lambda = c \cdot \frac{k \cdot r^2}{M\lambda}$$

worin,  $E\lambda$  = Lichtempfindlichkeitskoeffizient, für eine bestimmte Wellenlänge  $\lambda$ .

$k$  = Krümmungsstärke in mm.

$r$  = Abstand von der Lichtquelle in cm.

$M\lambda$  = Lichtmenge für die bezügliche Wellenlänge  $\lambda$  in  $\varphi$  auf 100 cm Abstand.

$c$  = willkürliche Konstante.

Wenn man die Ergebnisse der Tabellen 16 und 17 in diese Formel hineinträgt, bekommt man:

Tabelle 18.

$$E\lambda_{400-420} = c \cdot \frac{2.5 \times 10000}{60} = c \cdot 416,6$$

$$E\lambda_{420-440} = c \cdot \frac{4.2 \times 10000}{81} = c \cdot 519.9$$

$$E\lambda_{440-460} = c \cdot \frac{4.3 \times 10000}{72} = c \cdot 597.2$$

$$E\lambda_{460-480} = c \frac{4.2 \times 10000}{68} = c \cdot 617.6$$

$$E\lambda_{480-500} = c \frac{0.8 \times 10000}{68,4} = c \cdot 117$$

$$E\lambda_{500-530} = c \frac{0.2 \times 2500}{475} = c \cdot 1.05$$

$$E\lambda_{530-570} = c \frac{0.1 \times 2500}{1250} = c \cdot 0.2$$

$$E\lambda_{570-620} = c \frac{0 \times 2500}{2775} = c \cdot 0$$

$$E\lambda_{620-700} = c \frac{0.1 \times 2500}{6875} = c \cdot 0.036$$

$$E\lambda_{700-800} = c \frac{0.1 \times 2500}{15900} = c \cdot 0.002$$

Setzt man nun die Konstante  $c = 1,4$ , so bekommt man:

Tabelle 19.

Das absolute Empfindlichkeitsverhältnis:

Berechnet:		Nach Blaauw:	
400-420 $\mu\mu$	583.	392 $\mu\mu$	427.
		426 ..	685.
420-440 ..	728.	436 ..	721.
440-460 ..	835	448 ..	825.
		466 ..	884.
460-480 ..	864.	478 ..	717.
		487 ..	546.
480-500 ..	164.	491 ..	175.
		499 ..	20.
500-530 ..	1.47	510 ..	1.96
530-570 ..	0.28	534 ..	0.34
570-620 ..	0		

In die zweite Spalte der Tabelle 19 sind die Zahlen der absoluten Verhältnisse der Lichtempfindlichkeit nach Blaauw hineingetragen worden. Es ist wirklich erfreulich, wie schön unsere Befunde miteinander stimmen. Zu gleicher Zeit kann man hierin einen schönen Beweis für die Richtigkeit der von Blaauw und Arisz gefundenen Gesetze ersehen.

## § 20. Wachstumsmessungen.

Jetzt wurden allseitig geringe Mengen monochromatischen Lichtes zugeführt. Um, soviel wie es ausführbar war, die individuelle Variabilität zu eliminieren, wurden verschiedene Belichtungen an derselben Pflanze vorgenommen, nachdem sich herausgestellt hatte, daß bei diesen kleinen Lichtmengen schon nach 2 bis  $2\frac{1}{2}$  Stunden die ursprüngliche Empfindlichkeit sich wiederhergestellt hatte. Die kurzen Wellenlängen beeinflußten das Wachstum bei einer Lichtmenge von  $100 \varphi = 2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  schon beträchtlich. Für die Wellenlängen über  $500 \mu\mu$  mußte die Lichtmenge immer vergrößert werden, um noch eine Reaktion hervorzurufen; bis schließlich die Lichtmengen für  $620-700$  und  $700-800 \mu\mu$  so groß wurden, daß mit Hinsicht auf die schwachen Akkumulatoren, nur wenige Versuche angestellt werden konnten. Allerdings sind diese Mengen rotes Licht doch noch klein, wenn man sie mit derjenigen einer ebenso langen Belichtung mit einer von Rubinglas umhüllten Lampe vergleicht.

Die Resultate dieser Versuche sind in den folgenden Tabellen aufgenommen.

Tabelle 20.

Belichtung mit  $400-420 \mu\mu$ . (80 Sek.) ( $100 \varphi = 2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$ )  
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp.  $20^\circ$ . Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht									
		160	150	150	140	120	↑	140	130	140	130
191 a	36 mm										
193 a	24.5 "	120	120	120	120	140	↑	140	150	150	140
201 a	18.5 "	90	90	90	90	90	↑	90	90	110	100
201 b	22 "	100	90	90	100	100	↑	100	100	90	90
202 b	26 "	120	120	120	120	120	↑	110	100	90	100
Durch- schnitt	25.5 "	118	114	114	114	114	↑	116	114	116	112
Durchschnitt p. Minute		19.8	19	19	19	19	↑	19.4	19	19.2	18.6

Tabelle 20. (Fortsetzung.)

Vers. Nr.	Fortsetzung								1 Std.
	120	120	130	130	130	140	130	120	
191a	120	120	130	130	130	140	130	120	
193a	120	110	120	120	130	130	140	140	
201a	110	110	110	110	110	100	90	90	
201b	90	90	90	90	90	100	100	100	
202b	100	100	110	110	120	120	120	120	
Durch- schnitt	108	106	112	112	116	118	116	114	
Durchschn. pro Min.	18	17.6	18.6	18.6	19.4	19.8	19.6	19	

Vers. Nr.	Fortsetzung								2 Std.
	140	150	150	140	130	130	140	140	
191a	140	150	150	140	150	160	150	150	
193a	140	140	150	160	150	160	150	150	
201a	110	120	130	120	120	120	110	110	
201b	90	100	100	100	100	100	100	100	
202b	110	110	110	110	110	110	110	110	
Durch- schnitt	118	124	128	126	122	124	122	122	
Durchschnitt pro Minute	19.8	20.8	21.4	21	20.4	20.8	20.4	20.4	

Tabelle 21.

Belichtung mit 420—440  $\mu\mu$ . (44 Sek.)  $100 \varphi = 2 \text{ Ergs}/\text{cM}^2$  Sek.  
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht									
		140	130	140	130	130	120	110	110	110	110
191b	39.5 mm										
192	30 "	160	160	150	150	160	160	150	140	140	
193b	28.5 "	170	170	170	180	170	160	160	130	130	
194a	22.5 "	150	150	160	170	170	170	150	120	110	
185a	27 "	150	130	130	140	130	130	130	130	140	
Durch- schnitt	29.5 mm	154	148	150	150	152	148	140	126	126	
Durchschnitt pro Minute		25.8	24.8	25	25	25.4	24.8	23.4	21	21	

Vers. Nr.	Fortsetzung	1 Std.								
		80	100	110	110	110	120	130	110	
191b										
192	140	130	150	150	150	140	130	130		
193b	130	140	140	160	160	150	160	160		
194a	110	110	110	110	100	100	100	110		
185a	140	110	100	130	130	130	130	140		
Durch- schnitt		120	118	122	132	130	128	130	130	
Durchschnitt pro Minute		20	19.8	20.4	22	21.8	21.4	21.8	21.8	

Tabelle 21 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung								2 Std.
	110	110	110	100	110	110	110	110	
191b	110	110	110	100	110	110	110	110	
192	130	130	150	150	140	140	140	140	
193b	160	160	160	160	160	160	160	150	
194a	110	120	120	130	130	130	130	130	
185a	130	140	140	140	140	140	140	140	
Durch- schnitt	128	132	136	136	136	136	136	134	
Durchschn. p. Minute	21.4	22	22.6	22.6	22.6	22.6	22.6	22.4	

Tabelle 22.

Belichtung mit 440—460  $\mu\mu$  (63 Sek.)  $100 \varphi = 2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers.- Nr.	Länge	Licht							
		170	180	170	160	150	150	140	130
187b	28 mm	170	180	170	160	150	150	140	130
194b	27 „	120	130	130	120	120	130	130	130
195a	31 „	140	140	150	150	150	160	170	180
201c	26 „	120	110	110	110	110	120	110	110
202a	23 „	120	120	120	120	120	120	110	120
Durch- schnitt	27 mm	134	136	136	132	130	136	132	134
Durchschnitt pro Minute		22.4	22.6	22.6	22	21.8	22.6	22	22.4

Tabelle 22 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung								1 Std.			
	120	110	100	100	100	90	100	100	100	100	120	120
187 a	120	110	100	100	100	90	100	100	70	70	80	80
194 b	130	120	110	100	90	80	70	70	70	70	80	80
195 a	160	150	150	130	130	140	140	140	150	150	160	170
201 c	110	100	100	100	100	100	100	90	90	90	90	90
202 a	140	140	140	140	140	130	130	120	120	110	110	100
Durchschnitt	132	124	120	114	112	108	108	104	106	112	112	
Durchschnitt pro Minute	22	20.8	20	19	18.6	18	18	17.4	17.6	18.6	18.6	

Vers.-Nr.	Fortsetzung							2 Std.				
	120	120	120	120	130	130	130	118	122	124	122	124
187 a	120	120	120	120	130	130	130					
194 b	80	90	100	100	100	100	100					
195 a	180	180	180	180	180	180	180					
201 c	90	90	90	80	80	80	90					
202 a	120	130	130	130	130	130	130					
Durchschnitt	118	122	124	122	124	124	126					
Durchschnitt pro Minute	19.8	20.4	20.6	20.4	20.6	20.6	21					

Tabelle 23.

Belichtung mit 460—480  $\mu\mu$  (131 Sek.)  $100 \varphi = 2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
 Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. · Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge	Licht									
		100	110	110	110	110	110	110	110	100	
190	31.5 mm	100	110	110	110	110	110	110	110	100	
189	24.5 "	170	170	180	180	160	160	150	150	150	
187c	31 "	120	120	120	110	120	110	100	100	100	
199	27 "	150	150	150	160	150	150	140	140	140	
200a	27 "	150	150	150	140	140	140	130	130	120	
200b	31 "	120	120	130	130	130	120	120	110	110	
Durchschnitt	28 mm	135	136	140	138	135	132	125	120		
Durchschn. pro Minute		22.5	22.7	23.4	23	22.5	22	20.8	20		

Vers.-Nr.	Fortsetzung								1 Std.	
	90	90	100	100	110	110	110	110	120	110
190	90	90	100	100	110	110	110	110	120	110
189	130	140	140	130	130	120	120	120	120	110
187c	100	90	110	140	140	140	140	140	140	140
199	140	120	110	130	140	160	160	160	160	160
200a	110	110	120	120	120	120	130	130	130	140
200b	100	100	100	100	110	110	100	100	100	100
Durchschnitt	112	108	114	120	125	127	127	127	127	126
Durchschn. pro Minute	18.6	18	19	20	20.8	21.2	21.2	21.2	21.2	21

Tabelle 23 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung								2 Std.
	110	110	110	120	120	130	130	130	
190	110	110	110	120	120	130	130	130	
189	110	120	120	120	120	120	120	120	
187c	140	130	130	130	120	120	120	110	
199	170	170	160	160	160	160	160	160	
200a	140	150	150	150	140	140	150	150	
200b	100	110	110	110	110	110	110	110	
Durchschnitt	127	132	130	132	128	130	132	132	
Durchschn., pro Minute	21.2	22	21.6	22	21.4	21.6	22	22	

Tabelle 24.

Belichtung mit 480—500  $\mu\mu$  (60 Sek.)  $100 \varphi = 2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers.-Nr.	Länge	Licht									
		140	140	140	150	140	150	140	140	130	140
188a	26 mm	140	140	140	150	140	150	140	140	130	140
187d	35 "	100	100	100	100	100	100	100	110	110	90
195b	36 "	180	180	180	170	180	170	170	160	160	160
203b	30 "	130	130	130	130	120	120	110	110	110	110
204c	31 "	130	120	120	130	130	130	130	140	140	140
Durchschnitt	31 mm	136	134	134	136	134	134	130	132	130	128
Durchschn., pro Minute		22.6	22.4	22.4	22.6	22.4	22.4	21.6	22	21.6	21.4

Tabelle 24 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung					1 Std.				
	130	140	160	150	150	150	160	170	170	170
188a	130	140	160	150	150	150	160	170	170	170
187d	90	80	80	90	90	90	80	80	90	90
195b	160	170	170	180	190	190	180	180	190	190
203b	100	100	100	100	90	100	110	100	100	100
204c	140	140	140	140	140	140	140	140	150	140
Durchschnitt	124	126	130	132	132	134	134	134	134	138
Durchschn. pro Minute	20.6	21	21.6	22	22	22.4	22.4	22.4	22.4	23

Vers.-Nr.	Fortsetzung					2 Std.				
	180	170	170	180	190	140	138	138	142	144
188a	180	170	170	180	190	140	138	138	142	144
187d	100	100	100	110	110	140	138	138	142	144
195b	180	180	190	190	190	140	138	138	142	144
203b	100	100	100	100	100	140	138	138	142	144
204c	140	140	130	130	130	140	138	138	142	144
Durchschnitt	140	138	138	142	144	140	138	138	142	144
Durchschn. pro Minute	23.4	23	23	23.6	24	23.4	23	23	23.6	24

Tabelle 25.

Belichtung mit 500—530  $\mu\mu$  (67 Sek.) 200  $\varphi = 4 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge	Licht									
		188b	180	190	190	180	180	↑	170	170	170
196b	29 "	160	160	160	160	160	160	↑	160	160	180
197	23,5 "	150	150	140	150	150	150	↑	150	140	130
198a	33 "	150	150	160	160	160	160	↑	160	170	170
203c	33,5 "	100	90	90	90	90	90	↑	80	80	80
Durchschnitt	30 mm	148	148	148	148	148	148	↑	144	144	146
Durchschn. pro Minute		24.6	24.6	24.6	24.6	24.6	24.6	↑	24	24	24.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung								1 Std.			
	188b	140	150	170	160	170	170	170	160	160	160	160
196b	180	160	160	160	160	170	170	160	160	170	160	160
197	130	130	130	130	120	110	110	110	120	120	120	120
198a	160	160	160	160	160	160	170	170	170	170	170	150
203c	70	70	70	60	60	80	80	80	70	70	70	70
Durchschnitt	134	132	134	136	132	138	140	138	138	138	138	132
Durchschn. pro Minute	22.4	22	22.4	22.6	22	23	23.4	23	23	23	23	22

Tabelle 25 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung						2 Std.
	170	170	170	170	170	170	
188b	170	170	170	170	170	170	
196b	160	170	160	170	170	170	
197	120	120	130	130	130	130	
198a	170	170	170	170	170	170	
203c	70	70	70	70	70	70	
Durchschnitt	138	140	140	142	142	142	
Durchschn. pro Minute	23	23.4	23.4	23.6	23.6	23.6	

Tabelle 26

Belichtung mit 530—570  $\mu\mu$  (114 Sek.)  $300 \varphi = 6 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers.-Nr.	Länge	Licht									
		80	90	90	90	100	100	100	90	90	90
203a	25 mm	80	90	90	90	100	100	100	90	90	90
204a	23.5 "	130	130	130	130	130	130	120	120	120	120
204d	34.5 "	130	130	130	130	130	110	100	90	100	
206a	27 "	100	100	100	110	100	110	120	110	100	
206c	32 "	100	100	100	100	100	100	90	90	90	
Durchschnitt	28 mm	108	110	110	112	112	110	106	100	100	
Durchschnitt pro Minute		18	18.4	18.4	18.6	18.6	18.4	17.6	16.6	16.6	

Tabelle 26 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung						1 Std.			
	90	100	110	120	120	120	120	120	120	120
203a	90	100	110	120	120	120	120	120	120	120
204a	120	120	120	130	120	120	120	100	110	110
204d	110	120	120	120	120	130	130	130	120	120
206a	100	120	120	120	120	120	120	130	130	130
206c	100	100	100	90	90	100	100	100	100	100
Durchschnitt	104	112	114	116	114	118	118	116	116	116
Durchschnitt pro Minute	17.4	18.6	19	19.4	19	19.6	19.6	19.4	19.4	19.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung						2 Std.			
	120	120	130	130	130	130	114	114	116	112
203a	120	120	130	130	130	130	114	114	116	112
204a	110	110	120	110	120	130	114	114	116	112
204d	120	120	110	100	100	100	114	114	116	112
206a	120	110	110	110	110	110	114	114	116	112
206c	100	110	110	110	110	110	114	114	116	112
Durchschnitt	114	114	116	112	114	116	114	114	116	112
Durchschnitt pro Minute	19	19	19.4	18.6	19	19.4	114	114	116	112

Tabelle 27.

Belichtung mit 570—620  $\mu\mu$  (116 Sek.) 400  $\varphi = 8$  Ergs/cm<sup>2</sup> Sek.  
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht									
		190	180	180	180	180	180	180	170	170	170
195c	40.5 mm	190	180	180	180	180	180	180	170	170	170
196a	27.25 "	140	140	150	140	140	140	130	130	140	140
204e	37 "	110	100	100	90	100	100	100	100	100	100
205a	25 "	110	110	110	110	110	110	120	120	120	120
206b	30 "	100	110	110	110	110	110	110	100	100	100
Durch- schnitt	32 mm	130	128	130	126	128	128	128	124	126	126
Durchschnitt pro Minute		21.6	21.4	21.6	21.2	21.4	21.4	21.4	20.6	21	21

Vers. Nr.	Fortsetzung								1 Std.			
	170	160	140	160	170	170	170	170	170	170	170	170
195c	170	160	140	160	170	170	170	170	170	170	170	170
196a	140	140	130	130	140	140	140	140	140	150	160	160
204e	100	90	90	100	100	110	110	110	110	100	110	110
205a	110	110	120	120	120	110	110	110	110	120	100	100
206b	100	100	100	90	100	100	100	100	100	100	100	100
Durch- schnitt	124	120	116	120	126	126	126	126	126	128	128	128
Durch- schnitt pro Minute	20.6	20	19.2	20	21	21	21	21	21	21.4	21.4	21.4

Tabelle 27 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung						2 Std.
	170	170	170	160	160	160	
195 c	170	170	170	160	160	160	
196 a	160	160	160	160	160	160	
204 e	110	110	110	100	100	110	
205 a	100	110	120	110	110	120	
206 b	100	100	100	100	100	100	
Durch- schnitt	128	130	132	126	126	130	
Durch- schnitt pro Minute	21.4	21.8	22	21	21	21.6	

Tabelle 28.

Belichtung mit  $620-700 \mu\mu$  (145 Sek.)  $1000 \varphi = 20 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$   
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp.  $20^\circ$ . Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht						↑	130	130	120	100
		130	130	130	140	140	130					
207 a	25 mm	130	130	130	140	140	130		130	130	120	100
208 a	29 ..	120	120	130	130	130	120		120	120	130	150
209 d	33 ..	110	110	100	110	110	110		110	110	110	110
Durch- schnitt	29 mm	120	120	120	126	126	120		120	120	120	120
Durchschnitt pro Minute		20	20	20	21	21	20		20	20	20	20

Tabelle 28 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung						1 Std.				
	100	120	120	120	120	130	130	120	120	120	120
207 a	100	120	120	120	120	130	130	120	120	120	120
208 a	170	160	150	140	150	160	160	180	170	150	150
209 d	90	90	90	90	90	80	80	80	80	100	90
Durch- schnitt	120	124	120	119	120	124	124	128	124	124	120
Durch- schnitt pro Minute	20	20.6	20	19.8	20	20.6	20.6	21.4	20.6	20.6	20

Vers. Nr.	Fortsetzung						2 Std.				
	130	130	140	140	140						
207 a	130	130	140	140	140						
208 a	150	150	150	150	150						
209 d	90	80	80	80	80						
Durch- schnitt	124	120	124	124	124						
Durch- schnitt pro Minute	20.6	20	20.6	20.6	20.6						

Tabelle 29.

Belichtung mit 700—800  $\mu\mu$  (135 Sek.) 3000  $\varphi = 60$  Ergs/ $\text{cm}^2$  Sek.  
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers.- Nr.	Länge	Licht						
		130	130	140	140	140	130	130
207 b	27.5 mm	130	130	140	140	140	130	130
207 c	30.5 "	130	130	120	130	130	130	120
215 e	35 "	130	140	140	140	140	140	140
Durch- schnitt	31.5 mm	130	133	133	137	137	133	130
Durchschnitt pro Minute		21.6	22.2	22.2	22.8	22.8	22.2	22.2

Tabelle 29 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung								1 Std.	
	120	110	110	120	130	140	140	140		
207b	120	110	110	120	130	140	140	140	140	140
207c	120	120	100	110	110	120	120	110	120	130
215e	130	110	110	110	120	130	130	120	120	130
Durchschnitt	126	113	108	113	120	130	130	123	126	136
Durchschnitt pro Minute	21	18.8	18	18.8	20	21.6	21.6	20.5	21	22.6

Vers.-Nr.	Fortsetzung								2 Std.	
	150	150	140	130	120	120	120	120		
207b	150	150	140	130	120	120	120	120		
207c	120	120	120	130	130	130	130	130		
215e	120	120	120	120	120	110	120			
Durchschnitt	130	130	128	128	124	120	124			
Durchschnitt pro Minute	21.6	21.6	21.4	21.4	20.6	20	20.6			

Übersichtlicher sind die Resultate in den Kurven (Fig. 13) wiedergegeben. In diesen Kurven sind die Rekonstruktionen auf die große Wachstumsperiode (gestrichelt) wieder punktiert angegeben worden (siehe S. 57).

Mit Ausnahme der Belichtungen mit  $440-460 \mu\mu$ ,  $530-570 \mu\mu$  und  $620-700 \mu\mu$  gibt es in allen Kurven ein Minimum nach 36 Minuten. Bei der benutzten Lichtmenge scheint für  $440-460 \mu\mu$  die Reaktionszeit etwas länger zu sein, wodurch auch das Minimum erst nach 1 Stunde auftritt. Für  $530-570 \mu\mu$  wird dahingegen bei der

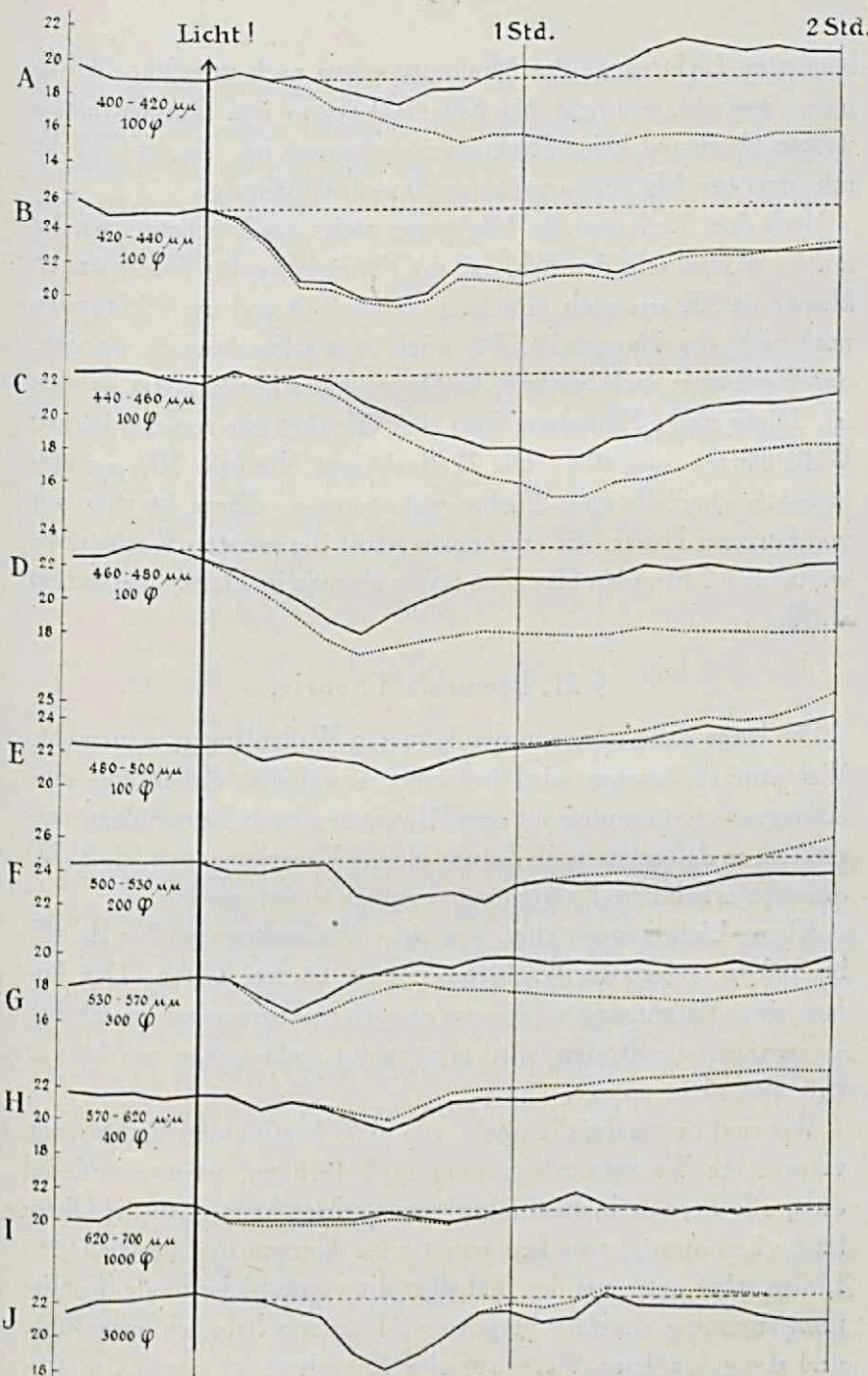


Fig. 13. Einfluß einfarbigen Lichtes auf das Wachstum. Wachstumswerte in  $\mu$  pro Minute.

benutzten Lichtmenge das Minimum schon nach ungefähr 18 Minuten erreicht, während bei  $620-700 \mu\mu$  in den Durchschnittswerten überhaupt keine Reaktion zu erkennen ist. In der Tabelle schwankt das Minimum zwischen 30 und 48 Minuten.

Nach dem Verlassen des Minimums steigt das Wachstum wieder an. Es ist aber sehr deutlich, daß die Verzögerung für Wellenlängen kleiner als  $500 \mu\mu$  noch sehr lange Zeit anhält und nach 2 Stunden noch nicht abgeklungen ist. Für mich ist es selbst fraglich, ob nicht das Wachstum auch hier auf die Dauer etwas herabgesetzt worden ist. Diese starke Hemmung wird aber offenbar nur von den kurzen Wellenlängen ausgeübt. Die Wellenlängen oberhalb  $500 \mu\mu$  verursachen ebenfalls eine Wachstumshemmung. Diese ist aber nur von kürzerer Dauer. Es erscheinen selbst die meisten Wachstums-werte nach 2 Stunden bisweilen höher als man im Dunkeln erwarten würde.

### § 21. Blaauw's Theorie.

Die lange dauernde, von den kürzeren Wellenlängen verursachte Wachstumshemmung wird bei einer einseitigen Belichtung eine auftretende Krümmung auf dem Klinostaten noch Stundenlang verstärken, so daß schon nach Zufuhr kleiner Energiemengen (cf. S. 77) dennoch erhebliche Krümmungen zutage treten werden.

Kleine Lichtmengen aber, von einer Wellenlänge größer als 480 bis  $500 \mu\mu$  ändern das Wachstum nur für kürzere Zeiten. Der Anfang einer Krümmung wird — sei es auch makroskopisch unsichtbar — wenigstens auftreten, wird aber später nicht größer werden; er tritt also nicht zutage.

Wir sind imstande, die totale, von einer bestimmten Lichtmenge verursachte Wachstumshemmung zu berechnen, wenn wir dabei die große Periode in Rechnung tragen. Man kann dazu die Oberfläche bestimmen, zwischen punktierten Kurven und gestrichelten Linien, aber auch aus den Tabellen die vermutliche totale Wachstumshemmung ungefähr berechnen. Letzteres habe ich ausgeführt und die gefundenen Werte auf eine Energiemenge von  $100 \varphi$  umgerechnet. In nächster Tabelle sind neben den so berechneten

Wachstumshemmungen die Zahlen des absoluten Lichtempfindlichkeitsverhältnisses (Tabelle 18) angegeben. Wenn Blaauw's Theorie richtig ist, so müssen die Werte der Wachstumshemmungen derjenigen der Empfindlichkeit, welche aus Krümmungen berechnet sind, proportional sein.

Tabelle 30.

Wellengebiet.	Absolutes Lichtempfindlichkeitsverhältnis.	Von 100 $\varphi$ wird während 2 Std. die folgende Wachstumsverzögerung (in $\mu$ ) hervorgerufen:
400—420 $\mu\mu$	416.6	275
420—440 "	519.9	462
440—460 "	597.2	528
460—480 "	617.6	506
480—500 "	117	108
500—530 "	1.05	$\frac{1}{2} \times 120 = 60$
530—570 "	0.2	$\frac{1}{5} \times 126 = 42$
570—620 "	0	$\frac{1}{10} \times 48 = 12$
620—700 "	0.036	$\frac{1}{10} \times \pm 0 = 0$
700—800 "	0.002	$\frac{1}{30} \times 90 = 3$

Die Berechnungen können natürlich keine große Genauigkeit beanspruchen, denn wir wissen nicht genau, wie groß das Wachstum im Dunkeln gewesen wäre. Die Ordnung der Zahlen aber muß richtig sein. Ich meine in diesen Ergebnissen eine kräftige Stütze für die Blaauw'sche Theorie gefunden zu haben. Diese Theorie erklärt völlig die von Blaauw gefundenen phototropischen Krümmungerscheinungen im Spektrum.

### § 22. Theoretisches über die Lichtwachstumsreaktion.

Eine bisher immer gefundene und für die Lichtwachstumsreaktion charakteristische Erscheinung war der wellenartige Verlauf der Reaktion. Wenn man aber die Wachstumsreaktionen auf einfaches Licht beachtet, speziell die Einzelbeobachtungen in den Tabellen, dann wird es klar sein, daß von einem wellenartigen Ver-

lauf hier nicht die Rede ist. Man könnte die Ursache auf die kleinen Lichtmengen zurückführen; das trifft aber nicht zu, denn auch viel größere Lichtmengen verursachen nur eine Welle, welche höchstens aus einem Wellental und Wellenhügel besteht.

Tabelle 31.

Einfluß größerer Mengen monochromatischen Lichtes auf das Wachstum. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers.-Nr.	Wellengebiet	Energie-menge	Länge der Pflanzen	Licht							
				224b	188c	224a	207d	224b	188c	224a	207d
224b	440—460 $\mu\mu$	500 $\varphi$	30.5 mm	160	150	160	150	140			
188c	460—480 „	4500 „	36.5 „	170	170	150	160	150			
224a	570—620 „	1000 „	27 „	120	120	130	130	130			
207d	620—700 „	2000 „	33.5 „	120	120	110	110	110			

Vers.-Nr.	Fortsetzung										1 Std.
	224b	188c	224a	207d	224b	188c	224a	207d	224b	188c	
224b	140	150	140	140	140	130	130	130	130	120	
188c	150	140	130	120	110	110	100	110	130	150	
224a	140	140	140	130	130	120	120	120	120	110	
207d	110	110	100	80	70	70	90	100	100	100	

Vers.-Nr.	Fortsetzung										2 Std.
	224b	188c	224a	207d	224b	188c	224a	207d	224b	188c	
224b	120	120	120	120	120	120	110	120	110	120	
188c	160	150	150	160	160	160	160	160	160	160	
224a	120	120	130	120	130	140	130	130	130	140	
207d	110	100	100	100	110	110	110	100	100	100	

Vers.-Nr.	Fortsetzung										3 Std.
	224b	188c	224a	207d	224b	188c	224a	207d	224b	188c	
224b	120	120	130	140	130	130	140	140	140	140	
188c	160	140	130	140	130	130	120	120	120	130	
224a	140	130	150	150	150	160	150	160	160	150	
207d	100	100	110	110	100	100	100	100	100	100	

Diese Tatsache hat mich zu der Theorie veranlaßt, daß die Ursache des wellenartigen Verlaufs nicht, oder wenigstens nicht ausschließlich, in der Pflanze, sondern in der zusammengesetzten Natur des weißen Lichtes gesucht werden muß. Wie oben auseinandergesetzt wurde, besteht 99% des künstlichen weißen Lichtes aus infra-roter Strahlung. Nur 1% hat eine Wellenlänge von  $800 \mu\mu$  und weniger. Die Versuche des 4. Kapitels wurden mit einer Philips „Arga“-Lampe vorgenommen. Die Energieverteilungskurve (26) dieser Lampe im sichtbaren Spektrum, ist folgende:

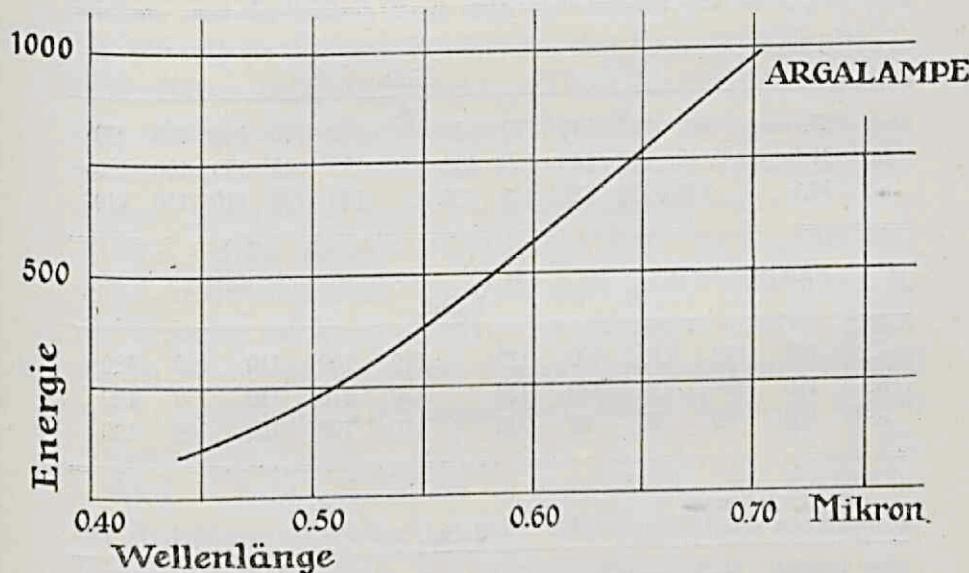


Fig. 14. Energieverteilung einer „Arga“-Lampe.

Im Rot ( $700 \mu\mu$ ) ist die Energie etwa  $10\times$  so groß wie im Indigo ( $450 \mu\mu$ ). Das war auch ungefähr das Verhältnis in meinen Versuchen, d. h.  $1000 \varphi$  ( $20 \text{ Ergs}/\text{cM}^2 \text{ Sek.}$ )  $620-700 \mu\mu$  gegen  $100 \varphi$  ( $2 \text{ Ergs}/\text{cM}^2 \text{ Sek.}$ )  $440-460 \mu\mu$ . Von beiden Lichtmengen wird ungefähr zu gleicher Zeit eine Wachstumshemmung hervorgerufen. Die Hemmung auf  $620-700 \mu\mu$  ist aber bald vorüber und wird selbst vielleicht in eine Förderung übergehen, indem die von  $440$  bis  $460 \mu\mu$  verursachte Hemmung noch anhält, wenn eben die genannte Förderung schon wieder vorüber ist.

Ich habe versucht, auf diese Weise einen künstlichen wellenartigen Wachstumsverlauf mittels Kombination zweier Spektralgebiete herzustellen.

Tabelle 32.

Vers. Nr. 228. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°.

Bei  $\uparrow$  Licht.

- a. Belichtung mit 440—460  $\mu\mu$  (315 Sek.) = 500  $\varphi$  +  
(570—620)  $\mu\mu$  (290 Sek.) = 1000  $\varphi$ .  
b. „ „ „ 570—620  $\mu\mu$  (290 Sek.) = 1000  $\varphi$ .  
c. „ „ „ 440—460  $\mu\mu$  (315 Sek.) = 500  $\varphi$ .

	Länge	Licht										
		1 Std.					2 Std.					
a.	27. mm	140	140	140	130	140	$\uparrow$	140	140	140	130	130
b.	31. „	140	140	140	130	130		130	130	130	130	130
c.	34.5 „	120	120	120	120	120		120	120	110	110	110
		Fortsetzung										
		1 Std.					2 Std.					
a.	140	130	110	100	130		120	100	110	120	130	
b.	130	130	120	120	120		120	110	130	130	120	
c.	100	90	90	80	90		110	100	100	100	100	
		Fortsetzung										
		1 Std.					2 Std.					
a.	130	130	130	130	130		130	130	130	140	140	
b.	120	120	120	120	120		120	120	120	120	120	
c.	100	90	90	90	90		80	80	80	80	80	

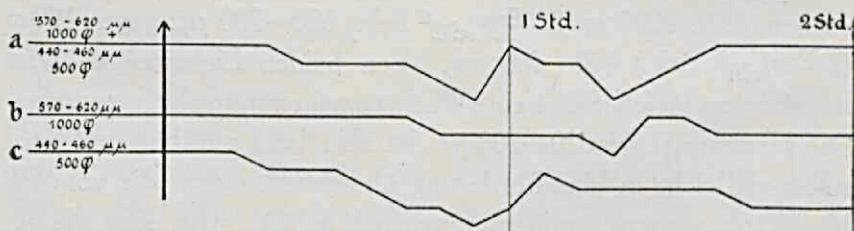


Fig. 15. Kombination zweier verschiedenen Wellenlängen.

→ Die Sache liegt aber nicht so einfach. Denn die Pflanze ist nicht für einzelne Gebiete des Spektrums empfindlich, sondern für das ganze Spektrum. Ceteris paribus müßten also die für alle Wellenlängen verschiedenen Reaktionen allmählich ineinander überfließen und nur eine Welle aufweisen. Es ist aber eine bekannte Tatsache, daß die Reaktionszeiten für verschiedene Lichtmengen auch verschieden sind. Weil nun im weißem Lichte die Mengen der verschiedenen Spektralgebiete immer stark verschieden sind, werden die Reaktionszeiten auch nicht gleich sein. Zweitens ist die Empfindlichkeit der Pflanze eine andere für die verschiedene Wellenlängen; und schließlich kann man die kurzen Wellenlängen (400 bis 480  $\mu\mu$ ) als die stark hemmenden den längeren Wellenlängen (480—800  $\mu\mu$  und weiter ins Infra-rot??) als den wenig hemmenden bzw. relativ beschleunigenden gegenüberstellen. Diese Erwägungen entnehmen meiner Theorie viel Hypothetisches, obgleich sie von weiteren Untersuchungen noch begründet werden muß.

Dabei werden insbesondere diejenigen Fälle von Interesse sein, wobei die Belichtungszeit eine große Rolle spielt. So spricht z. B. die Tatsache, daß keine negativen Krümmungen auftreten, wenn die Expositionszeit eine gewisse Grenze überschreitet (cf. Arisz (2) und Bremekamp (13) wenigstens für die Möglichkeit eines solchen Antagonismus.

Frl. Zollikofer (45), S. 294 hat den wellenförmigen Verlauf in der Reizleitung zu erklären gesucht. Die immer nach niedrigeren Regionen fortschreitende Wachstumsreaktion würde immer neue Wellen zutage bringen. Es ist nicht unmöglich, daß auch dieser Vorgang an den wellenförmigen Verlauf mit beteiligt ist; die Kontinuität aber bietet hier noch größere Schwierigkeiten für die Erklärung.

## Kapitel VI. DIE SCHWERKRAFT.

### § 23. Der Klinostat.

Für alle Untersuchungen dieser Arbeit wurde ein neuer Universal-Klinostat nach Van Harreveld (21) benutzt. Die finanziellen Umstände des Instituts machten es vorläufig unmöglich, die speziellen Vorrichtungen, welche Van Harreveld nennt, anzu bringen. Deshalb wurde der Klinostat vorläufig auf ein hölzernes Gestell gebracht, und die Vorrichtung für intermittierende Drehung wurde fortgelassen. Der Klinostat konnte also als gewöhnlicher Klinostat benutzt werden.

Die obere Teakholzplatte wurde in einem Stück gelassen, damit die verschiedenen Ablenkungen aus der Vertikalen leicht herzustellen wären.

Der Klinostat bot noch eine Schwierigkeit: Die Achsendicke, welche Van Harreveld angibt, ist nämlich viel zu dünn; die Achse biegt bei schwerer Belastung durch. Mein Auxanometer wiegt 3,5 KG. und mußte mit einem Gegengewicht genau ausbalanciert werden, denn der Klinostat dreht schon bei einer kleinen Ungleichheit der Belastung unregelmäßig. Deshalb wurde die Achse durch eine dickere ersetzt (20 mm).

Eine zweite Schwierigkeit ist die folgende: Es kam vor, daß während der Klinostatenrotation das Wachstum scheinbar eine geringe Periodizität aufwies, welche Periode völlig mit der Rotationszeit übereinstimmte. Wegen der Regelmäßigkeit der Erscheinung wurde anfangs gedacht an ein Durchbiegen gewisser Teile des Auxanometers, welche deshalb verstärkt wurden, bis diese Periodizität einmal plötzlich auftrat bei einer Pflanze, welche schon längere Zeit ein ganz regelmäßiges Wachstum während der Rotation aufgewiesen hatte. Offenbar muß diese Periodizität auf die Tatsache zurückgeführt werden, daß die Pflanze mit ihrer Spitze nicht ganz genau unter der Schraube der Kontaktvorrichtung steht, und außerdem ein wenig (um einige  $0,1 \mu$ ) in seiner Symmetrieebene durchbiegt. Der Einfluß dieser Periodizität äußert sich nicht auf die vom Zeitsignal gegebenen Werte, wenn man die Zeit dieses Signals der

Rotationszeit gleich macht, denn in der einen Hälfte des Rotationskreises hat die Pflanze selbstverständlich ebensoviel mehr zu wachsen, als in der anderen Hälfte weniger. Glücklicherweise trat diese Erscheinung, welche dem Protokoll seine Zierlichkeit entnimmt, nur ausnahmsweise auf, doch muß ich einigen solchen übrigens wohl gelungenen Versuchen einige Daten entnehmen.

Bevor Wachstumsmessungen bei Horizontalrotationen angestellt wurden, mußte festgestellt werden, ob nicht die bloße Rotation ausreichend war, um eine Wachstumsreaktion hervorzurufen. Dazu wurde auf der vertikalen Achse wiederholt das Wachstum gemessen, bei abwechselnd drehender und still stehender Achse. Es kam dann keine Spur einer Reaktion zutage.

#### § 24. Wachstumsmessungen auf dem Klinostaten.

a. Dauerrotation. Es war selbstverständlich, daß sich zuerst die Frage stellte, wie das Wachstum von einer Dauerrotation auf der horizontalen Klinostatenachse beeinflußt wird. Das Resultat dieser Versuche war ganz negativ. Ich gebe hier aus den vielen nur einige willkürlich herausgegriffenen Versuche wieder.

Tabelle 33.

Das Wachstum während Klinostatenrotation in  $\mu$  pro 6 Minuten.  
Temp. 20°. Bei ↑ wurde die Klinostatenachse horizontal gelegt.

Vers. Nr. 2	Länge der Pflanzen	Rotations- geschwin- digkeit	Vertikal					Horizontal			
			110	110	110	110	110	110	110	100	100
168b	24. mm	6 Min.	110	110	110	110	110	110	110	100	100
174a	27. "	6 "	70	70	80	90	90	90	90	80	70
174c	31. "	6 "	100	90	90	90	90	90	90	100	100
177a	26. "	6 "	110	100	110	100	110	120	120	120	120
210a	24. "	12 "	120	120	140	140	150	150	150	150	150
Durch- schnitt	26.5 mm		102	98	106	106	110	112	112	110	108
Durch- schnitt pro Minute			17	16.4	17.6	17.6	18.4	18.6	18.6	18.4	18

Tabelle 33 (Fortsetzung).

Vers. Nr. 2	Fortsetzung.						1 Std.
	Horizontal						
168b	100	100	120	110	110	110	
174a	80	70	80	70	80	80	
174c	110	100	90	90	90	100	
177a	120	120	120	120	120	120	
210a	150	150	140	140	130	130	
Durch- schnitt	112	108	110	106	106	108	

Durch- schnitt pro Minute	Horizontal						2 Std.
	18.6	18	18.4	17.6	17.6	18	

Vers. Nr. 2	Fortsetzung						2 Std.
	Horizontal						
168b	110	130	130	130	110	110	110
174a	80	70	90	80	80	80	80
174c	120	110	120	140	130	130	110
177a	120	120	120	120	120	120	120
210a	140	150	150	140	140	160	170
Durch- schnitt	114	116	122	122	116	118	118
Durch- schnitt pro Minute	19	19.4	20.4	20.4	19.4	19.6	19.6

Wenn man die bezügliche Kurve (Fig. 16,A) betrachtet, sieht man daß von einer spezifischen Reaktion nicht die Rede sein kann. Die Schwankungen erheben sich nicht über die Fehlergrenze hinaus. Das Wachstum scheint nur allmählich ein wenig von der Rotation herabgesetzt zu werden, es bleibt ein wenig unter dem gestrichelten Dunkelwert.

b. Kurzdauernde Rotationen. Gegen die an Dauerrotationen gewonnenen negativen Resultate sprachen die von Fr. Zollikofer (45) gefundenen ausgeprägten Wachstumsschwankungen nach kurzdauernden Rotationen. Ich habe ihre Versuche **auf** der Klinostatenachse nachgeprüft.

Die kürzeste Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten ist 6 Minuten. Das war also die kleinste mögliche Rotationsdauer.

Tabelle 34.

Klinostatenrotation während 6 Minuten (= 1 Umdrehung). Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  horizontal,  $\downarrow$  vertikal.

Vers. Nr.	Länge	Vertikal					Hor.	Vert.	
168h	38. mm	100	100	90	80	90	$\uparrow$ 80	90	80
170a	29. "	100	100	120	110	120	$\uparrow$ 120	110	110
171	23.5 "	110	110	110	100	100	$\uparrow$ 100	90	110
175b	28.5 "	70	80	80	100	100	$\uparrow$ 100	110	100
176a	18. "	90	90	90	100	100	$\uparrow$ 110	110	110
Durch- schnitt	27.5 mm	94	96	98	100	102	$\uparrow$ 102	102	102
Durchschnitt pro Minute		15.8	16	16.4	16.6	17	$\uparrow$ 17	17	17

Vers. Nr.	Fortsetzung.						Vertikal				1 Std.			
168h	80	70	70	70	90	100	80	90	90	90	80	90	90	80
170a	120	120	130	120	110	110	100	110	110	110	110	110	110	110
171	110	120	100	100	120	130	120	130	130	130	130	130	130	130
175b	110	100	80	80	90	90	80	80	80	80	90	100	100	100
176a	110	90	100	90	100	110	110	110	110	110	110	110	110	110
Durch- schnitt	106	100	96	92	102	108	98	104	104	106	106			
Durch- schnitt pro Minute	17.6	16.6	16	15.4	17	18	15.8	17.4	17.4	17.6	17.6			

Tabelle 34 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung			Vertikal		
	2 Std.					
168h	70	80	80	80	80	80
170a	120	110	120	120	120	120
171	130	140	130	140	140	140
175b	100	90	100	90	100	100
176a	100	100	100	110	110	110
Durch- schnitt	104	104	106	108	110	110
Durch- schnitt pro Minute	17.4	17.4	17.6	18	18.4	18.4

Auch hier (siehe Fig. 16, B) war kaum eine Reaktion merklich. Höchstens wird nach  $\frac{1}{2}$  Stunde das Wachstum etwas verzögert.

In derselben Art wurden Versuche mit längeren Rotationen vorgenommen.

Tabelle 35.

Klinostatenrotation während 12 Minuten (= 2 Umdrehungen). Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  horizontal.

vertikal.

Tabelle 35 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung		Vertikal				1 Std.			
168d	110	110	140	160	140	150	140	130	140	130
170b	120	120	120	110	110	110	120	110	110	120
173a	130	120	110	100	90	90	100	110	120	110
175a	80	90	70	80	60	80	90	110	130	140
Durch- schnitt	110	110	110	112	100	107	112	115	125	125
Durch- schnitt pro Minute	18.4	18.4	18.4	18.6	16.6	17.8	18.6	19.2	21	21

Vers. Nr.	Fortsetzung		Vertikal				2 Std.			
168d	140	130	140	130	130	130	130			
170b	110	110	120	120	120	130	120			
173a	120	110	100	100	90	100	90			
175a	120	120	100	80	70	60	70			
Durch- schnitt	122	118	112	106	102	105	102			
Durch- schnitt pro Minute	20.4	19.6	18.6	17.6	17	17.5	17			

Tabelle 36.

Klinostatenrotation während 18 Minuten (3 Umdrehungen). Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  horizontal,  $\downarrow$  vertikal.

Vers.Nr.	Länge	Vertikal					↑	Horizontal		
		140	150	160	160	170		160	150	150
170c	36 mm	140	150	160	160	170	↑	160	150	150
168a	22 "	50	60	50	60	50	↑	60	60	50
166	30 "	120	120	120	120	120	↑	120	120	110
175	32 "	100	100	100	90	100	↑	100	100	100
Durchschnitt	30 mm	103	107	107	107	110	↑	110	107	110
Durchsch.prMin.		17.2	17.8	17.8	17.8	18.4	↑	18.4	17.8	18.4
							↓			

Vers. Nr.	Fortsetzung					Vertikal.				1 Std.
	150	150	150	140	140	140	170	170	170	
170c	150	150	150	140	140	140	170	170	170	
168a	70	60	60	40	60	70	80	110	120	
166	110	110	110	110	100	110	110	130	130	
175	100	90	100	90	80	70	70	70	90	
Durchschnitt	105	103	105	95	95	97	107	120	128	
Durchsch.pr.Min	17.5	17.2	17.5	15.5	15.5	16.2	17.8	20	21.4	

Vers. Nr.	Fortsetzung								2 Std.
	160	170	160	150	150	150	150	140	
170c	160	170	160	150	150	150	150	140	
168a	100	90	100	100	100	100	90	90	
166	130	130	140	140	150	130	120	120	
175	90	90	90	90	90	90	90	90	
Durchschnitt	120	120	122	120	122	117	112	110	
Durchsch.pr.Min	20	20	20.4	20	20.4	19.5	18.6	18.4	

Tabelle 37.

Klinostatenrotation während 30 Minuten (5 Umdrehungen). Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  horizontal,  $\downarrow$  vertikal.

Vers.-Nr.	Länge	Vertikal					Horizontal				
		150	150	140	130	130	140	140	130	140	140
178b	32 mm										
223	31 "	110	120	120	120	120	130	120	120	120	130
Durchschnitt	31.5 mm	130	135	130	125	125	135	130	125	130	135
Durchschnitt pro Minute		21.6	22.5	21.6	20.8	20.8	22.5	21.6	20.8	21.6	22.5

Vers.-Nr.	Fortsetzung	Vertikal					1 Std.				
		130	130	140	120	90	80	110	130	160	160
178b	130	130	120	110	90	90	120	150	160	160	140
Durchschnitt	130	130	130	115	90	85	115	140	160	160	170
Durchschnitt pro Minute		21.6	21.6	21.6	19.2	15	16.2	19.5	23.4	26.6	28.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung	2 Std.								
		160	150	140	130	140	140	130	130	140
178b	160	150	140	130	140	100	110	110	110	110
223	130	130	120	120	120	120	110	110	110	110
Durchschnitt	145	140	130	125	130	120	120	120	120	125
Durchschnitt pro Minute	24.2	23.4	21.6	20.8	21.6	20	20	20	20	20.8

Die Ergebnisse der Tabellen sind in Kurven C, D und E (Fig. 16) eingetragen worden. Schon nach einer Rotation von 12 Minuten ist eine kleine Senkung merklich, welche von einer Hebung gefolgt wird. Deutlicher tritt eine gleiche Reaktion nach einer Rotation von 18 Minuten auf, und besonders schön ist diese nach halbstündiger Rotation. Was springt aber deutlich in die Augen?

Die Wachstumsverzögerung und die darauffolgende Förderung sind zeitlich unabhängig von dem Augenblick des Horizontalallegens der Klinostatenachse. Die Verzögerung hat aber ungefähr  $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Wiederverikalstellung der Achse ihr Maximum erreicht, und das Maximum der Förderung fällt ungefähr 1 Stunde nach der Wiederverikalstellung.

Nach noch länger dauernder Rotation verschwindet die erste Wachstumshemmung allmählich und nach 1-stündiger Rotation tritt nur eine Beschleunigung auf, welche ebenfalls nach ungefähr 1 Stunde ihr Maximum erreicht hat (Fig. 16, F).

Tabelle 38.

Klinostatenrotation während 1 Stunde (10 Umdrehungen). Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ horizontal, ↓ vertikal.

Vers.-Nr.	Länge	Vertikal					Horizontal				
		150	140	140	140	130	140	140	150	140	140
178a	28 mm						140	140	150	140	140
229b	27 ,,	110	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Durchschnitt	27,5 mm	130	120	120	120	115	120	120	125	120	120
Durchschnitt pro Minute		21.6	20	20	20	19.2	20	20	20.8	20	20

Tabelle 38 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	1Std.				Vertikal			
	Fortsetzung		Horizontal					
178a	140	130	130	130	140	150	140	150
229b	90	100	90	90	90	90	100	100
Durchschnitt	115	115	110	110	115	120	115	125
Durchschnitt pro Minute	19.2	19.2	18.4	18.4	19.2	20	19.2	20.8
					20.8	20.8	21.6	

Vers.-Nr.	Fortsetzung				Vertikal			
	2 Std.							
178a	170	180	170	170	160	150	150	150
229b	110	120	120	130	120	110	100	100
Durchschnitt	140	150	145	150	140	130	125	125
Durchschnitt pro Minute	23.4	25	24.2	25	23.4	21.6	20.8	20.8
					20	18.2		

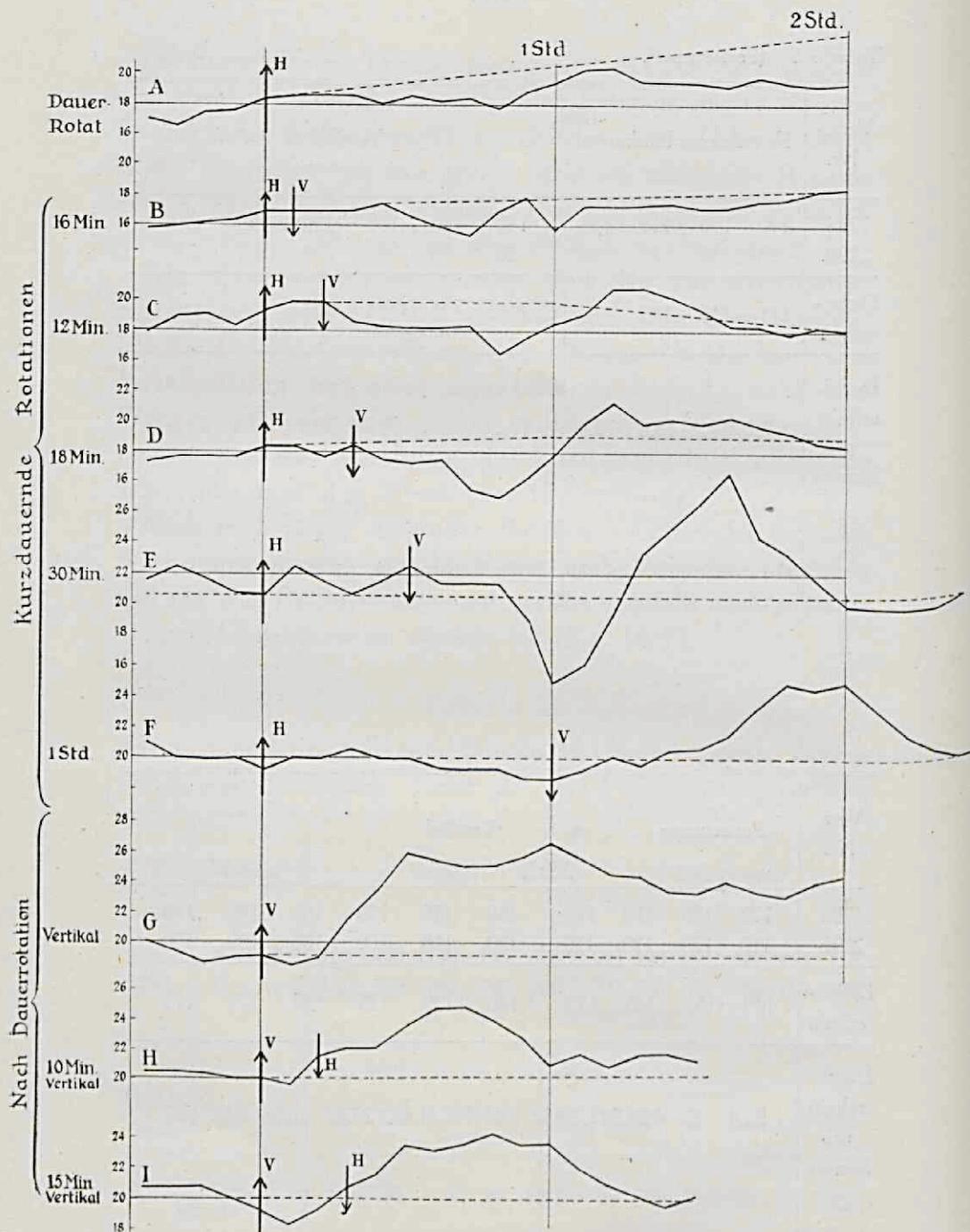


Fig. 16. Das Wachstum während und nach horizontalen Klinostatrotationen.  
Wachstum in  $\mu$  pro Minute. H = Achse horizontal, V = vertikal.

c. Vertikalstellung nach Dauerrotation. Nach den besprochenen Versuchen liegt die Vermutung auf der Hand, daß auch nach einer Rotation von längerer Dauer eine Beschleunigung des Wachstums auftreten wird. Tatsächlich ist das der Fall.

Tabelle 39.

Das Wachstum nach einer längeren Klinostatenrotation in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  wurde die Klinostatenachse wieder vertikal gestellt. Rotationsgeschwindigkeit = 6 Minuten.

Vers.-Nr.	Länge der Pflanzen	Rotations-dauer	Horizontal					
			120	110	120	120	120	↑
167b	24 mm	2 Std. 12 Min.	120	110	120	120	120	
168c	28 "	3 Std. 36 Min.	130	130	130	120	120	
169b	30 "	3 Std.	140	140	130	130	130	
174d	34 "	4 Std.	80	80	70	80	80	
177b	29 "	2 Std. 36 Min.	130	120	110	120	120	
Durchschnitt	31 mm		120	116	112	114	114	
Durchschnitt pro Minute			20	19.4	18.5	19	19	

Vers.-Nr.	Fortsetzung								Vertikal	1 Std.
	120	130	140	160	170	170	170	160		
167b	120	130	140	160	170	170	170	160	150	160
168c	120	120	130	150	190	170	160	150	150	150
169b	130	140	180	180	210	210	210	200	170	170
174d	70	80	80	90	90	80	80	100	130	130
177b	11	100	120	120	120	130	130	140	170	190
Durchschnitt	110	114	130	140	156	152	150	150	154	160
Durchschnitt pro Minute	18.4	19	21.6	23.4	26	25.4	25	25	25.6	26.6

Tabelle 39 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung						Vertikal				2 Std.
	160	150	150	150	170	170	170	160	160	160	
167b	160	150	150	150	170	170	170	160	160	160	
168c	160	140	150	140	130	130	140	130	130	140	
169b	150	160	160	140	140	160	150	150	170	170	
174d	140	130	130	120	120	110	110	130	130	130	
177b	160	160	150	150	140	150	130	120	130	130	
Durchschnitt	154	148	148	140	140	144	140	138	144	146	
Durchschnitt pro Minute	25.6	24.6	24.6	23.4	23.4	24	23.4	23	24	24.4	

Das von der Dauerrotation allmählich ziemlich stark herabgesetzte Wachstum steigt nach 12 Minuten rasch heran und erreicht nach etwa 1 Stunde ihr Maximum (siehe Fig. 16, G). Auch nach dieser Beschleunigung bleiben die Wachstumsraten höher als während der Rotation; es hat den Anschein, als ob die Wachstumsgeschwindigkeit wieder schnell auf den normalen Dunkelwachstumswert zurückkehrt.

d. Die horizontale Rotation von einer kurzen Vertikallage unterbrochen. Aus dem Vorangehenden hat sich mit Sicherheit herausgestellt, daß die vertikale Lage eine spezifische Schwerewachstumsreaktion hervorruft. Um dieses Ergebnis noch weiter zu begründen, habe ich einige Versuche angestellt, wobei die horizontale Dauerrotation während kurzer Zeit von einem Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wurde. Es trat alsdann eine schöne Reaktion zutage, welche ebenfalls eine Beschleunigung aufweist, welcher eine geringe Verzögerung vorangeht (siehe Fig. 16, H u. J).

Tabelle 40.

Die Klinostatenrotation von einer 10 Minuten dauernden Vertikalstellung unterbrochen. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Rotationsgeschwindigkeit 12 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\downarrow$  vertikal,  $\uparrow$  horizontal.

Vers.-Nr.	Dauer der vorangehenden Rotation	Länge der Pflanzen	Horizontal					
			170	170	170	170	170	170
210b	1 Std. 24 Min.	27.5 mm	170	170	170	170	170	170
213b	2 Std.	29. "	130	130	120	120	120	120
215b	1 Std. 36 Min.	27. "	140	140	140	140	150	
216b	1 Std. 24 Min.	24. "	100	100	100	90	90	
219b	2 Std.	26. "	80	80	80	80	70	
Durchschnitt		26.5 mm	124	124	122	120	120	
Durchschnitt pro Minute			20.6	20.6	20.4	20	20	

Vers.-Nr.	Vertikal	Fortsetzung	Horizontal					
			160	150	160	170	170	170
210b	150 150	160 150	160	150	160	170	170	170
213b	130 150	150 150	160	160	160	160	130	120
215b	150 160	160 160	160	160	160	170	180	160
216b	90 110	130 130	140	150	140	120	110	
219b	70 70	60 70	80	90	100	100	120	
Durchschnitt	118 128	132 132	140	146	146	140	136	
Durchschnitt pro Minute	19.6 21.4	22 22	23.4	24.4	24.4	23.4	22.6	

Tabelle 40 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung			Horizontal		
	1 Std.					
210b	180	180	180	190	200	180
213b	130	130	120	120	120	120
215b	150	140	130	130	130	130
216b	100	100	90	100	90	100
219b	100	100	100	100	100	100
Durchschnitt	122	130	122	128	128	126
Durchschnitt pro Minute	20.4	21.6	20.4	21.4	21.4	21

Tabelle 41.

Die Klinostatenrotation von einer 15 Minuten dauernden Vertikallistung unterbrochen. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Rotationsgeschwindigkeit 12 Minuten. Temp. 20°.

Bei  $\uparrow$  vertikal,  $\downarrow$  horizontal.

Vers.-Nr.	Dauer der vorangegangenen Rotation	Länge der Pflanzen	Horizontal				
			120	120	130	120	120
215d	1 Std. 36 Min.	29.5 mm					
217b	1 Std. 36 Min.	29. „	130	130	120	120	110
Durchschnitt		29.25 mm	125	125	125	120	115
Durchschnitt pro Minute			20.8	20.8	20.8	20	19.2

Tabelle 41 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Vertikal			Fortsetzung					
				Horizontal			1 Std.		
215d	110	110	112	130	130	140	150	160	150
217b	110	100	130	130	150	130	130	130	130
Durch- schnitt	110	105	125	130	140	135	140	145	140
Durch- schnitt pro Minute	18.4	19.2	20.8	21.6	23.4	22.5	23.4	24.2	23.4
↓									
Vers. Nr.	Fortsetzung			Horizontal					
				2 Std.					
215d	140		130	130	120	120	120	120	120
217b	112		120	110	110	100	110	110	110
Durch- schnitt	142		125	120	115	110	110	115	115
Durch- schnitt pro Minute	23.6		20.8	20	19.2	18.4	19.2	19.2	19.2

Schon nach 12 Minuten fängt die Förderung des Wachstums an, sie erreicht einen nicht so hohen Wert, als bei fortwährendem Aufenthalt in der Vertikallage, und auch das Maximum wird desto früher erreicht, je kürzer der Aufenthalt in der Vertikalstellung gewesen ist.

### § 25. Diskussion der Ergebnisse.

Wenn wir auf frühere Untersuchungen zurückgreifen, kann man die hier gewonnenen Resultate recht überraschend nennen.

Als sicher hat sich herausgestellt, daß in der Längsrichtung einwirkende Schwerkraft das Wachstum fördert und daß das Wachstum bei einer horizontalen Klinostatenrotation keine Reaktion aufweist.

Die zweite Folgerung ist unstimmig mit den Resultaten von Frl. Zollikofer (45), welche selbst nach sehr kurzen Klinostatenrotationen schon Wachstumsschwankungen feststellen konnte. Es scheint mir aber wahrscheinlich, daß die besonders ausgeprägten Wachstumsschwankungen Unregelmäßigkeiten des Wachstums sind, welche in den notwendigen Manipulationen ihren Grund finden. Nur in einigen Versuchen (z. B. auf S. 255, Kurve C) hat das Reaktionsbild viel Ähnlichkeit mit dem Meinigen. Daß Frl. Zollikofer die Schwankungen der Rotation selbst und nicht der darauf folgenden Vertikalstellung zuschrieb, war selbstverständlich, weil sie das Wachstum nicht während der Rotation messen konnte.

Nach meinen Versuchen ist es auch verständlich, daß ihre Versuchemitlängseinwirkenden Kräften eine Beschleunigung aufweisen, während man aus den Ergebnissen von Frau Romell-Riss (29) eine Hemmung erwartet hätte.

Die normal vertikal stehende Pflanze ist der Einwirkung der Wachstumsfördernden Längskraft angepaßt. Eine kurze Eliminierung dieser Kraft durch horizontale Klinostatenrotation genügt um aufs Neue bei nachheriger Vertikalstellung eine Reaktion hervorzurufen.

Wenn man aber nur während einer halben Stunde oder kürzer die Längskraft aufhebt, ist die Nachwirkung der ersten vertikalen Lage noch nicht völlig ausgeglichen. Dies läßt sich folgern aus der noch nicht aufs Maximale gesteigerten Förderung, welcher eine erhebliche Hemmung vorangeht. Nach einer längeren horizontalen Rotation ist offenbar der Einfluß der normalen vertikalen Lage abgeklungen, und es tritt die reine Wachstumsförderung nach dem Wiedervertikalstellen hervor. Auch die Versuche, zu denen die horizontale Rotation von einem kurzdauernden Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wurde, zeigen eine deutliche Reaktion auf die Längskraft.

Es ist nun sehr interessant, daß Frl. Zollikofer auch eine Wachstumsförderung feststellte für invers angreifende Längskräfte. Daß sich in viel späteren Stunden eine Wachstumshemmung aus den Wachstumswerten berechnen ließ, sagt, meines Erachtens, nichts

über die Reaktionen aus, denn die Lage der großen Periode war nicht genügend bekannt. Man kann sich vorstellen, daß in der inversen Lage, die Einwirkung der normalen Längskraft, ebenso wie auf der horizontalen Klinostatenachse eliminiert ist. Wenn der Aufenthalt in der Inverslage nur von genügend langer Dauer ist, wird auf die Wiederverikalstellung in die normale Lage eine Reaktion folgen. Weil aber auch der Aufenthalt in der Inverslage an sich schon eine Reaktion hervorruft, können die Sachen recht kompliziert werden. Die deutlichen wiederholten Beschleunigungswellen, welche Fr. Zollikofer nach längerem Aufenthalt in der Inverslage feststellte (vergl. l. c. Tabellen 32 u. 33, S. 283) können auf dieser Weise eine Erklärung finden.

Jedenfalls können wir schließen, daß von einer in normaler oder inverser Längsrichtung einwirkenden Schwerkraft eine Wachstumsfördernde Reaktion hervorgerufen wird.

Vielleicht muß diese Reaktion auf eine Druckwirkung zurückgeführt werden, wobei es für die Reaktion gleichgültig ist, ob der Druck in normaler oder inverser Lage arbeitet.

#### § 26. Besteht eine Beziehung zwischen der Schwerewachstumsreaktion und dem Geotropismus?

Kehren wir zu der Arbeit von Frau Romell-Riss (29) zurück. Sie hat festgestellt, daß eine allseitige, quer angreifende Reizung die geotropische Reaktion auf einseitige Reizung nicht beeinflußt. Da die geotropische Krümmung eine Wachstumserscheinung ist, steht dies mit meinen Resultaten in bestem Einklang. Denn das Wachstum wird von einer horizontalen Klinostatenrotation nicht beeinflußt.

Eine in die Längsrichtung angreifende Schwerereizung aber hemmt die Reaktion auf eine vorangehende oder nachträgliche einseitige Querreizung. Frau Romell-Riss hat dabei nur das Verhalten der geotropischen Reizbarkeit studiert und nicht das Wachstum. Und jetzt wird von mir eine beschleunigende Wirkung der Längskraft auf das Wachstum nachgewiesen! Scheinbar stehen

diese Resultate miteinander im Widerspruch und hat die Schwere- wachstumsreaktion also nichts mit dem Geotropismus gemeinsam.

Man muß aber beachten, daß Frau Romell-Riss nur mit Keim- **wurzeln** von *Lupinus* gearbeitet hat. Die einzelnen Versuche mit Hypokotylen wurden nicht veröffentlicht. Man hat immer die von ihr für **Wurzeln** gefundene hemmende Wirkung der Längskomponente ohne weiteres auf **Stengel** und **Koleoptile** übertragen!

Ich meine in der von Frau Romell-Riss festgestellten hemmenden Wirkung der Längskomponente für Wurzeln und in der von mir gefundenen Wachstumsförderung für Koleoptile die Erklärung des positiven und negativen Geotropismus suchen zu müssen. Leider hatte ich keine Apparate zur Verfügung, um die Versuche von Frau Romell-Riss mit *Avena*-Koleoptilen zu wiederholen; mein Apparat ist jetzt nicht ohne weiteres für Wachstumsmessungen an Wurzeln verwendbar.

Vergleichen wir aber einmal, nur um eine Arbeitshypothese zu haben, das pflanzliche Organ, bzw. die Zelle, mit einem verschlossenen Reagenzrohr, worin sich eine Wasserschicht befindet. Sowohl in aufrechter wie in inverser vertikalen Lage übt das Wasser auf die Längswände einen Druck aus, welcher, wenn er nur genügend lange anhält, das Wachstum der Koleoptile fördert und dasjenige der Wurzeln herabsetzt. Legt man jetzt das Rohr horizontal, so wird der Druck einseitig auf die untere Längswand ausgeübt. Aus dem hiervon bei Koleoptilen geförderten Wachstum wird die negativ geotropische Krümmung resultieren, bei Wurzeln wird das Wachstum einseitig gehemmt, und es erfolgt die positive Krümmung.

Obgleich die von Small (38) angestellten Versuche um seine Theorie des Geotropismus zu erklären nicht sehr beweisend sind, und seine Theorie außerdem aus sehr vielen rein hypothetischen Darlegungen aufgebaut ist, steht sie doch mit den von mir gefundenen Wachstumserscheinungen nicht im Widerspruch. Als Arbeitshypothese kann seine Theorie wenigstens gute Dienste leisten. Ob sie aber richtig ist, läßt sich nur an Versuchen, welche für die Pflanzen nicht schädigend sind, zeigen.

Für weitere theoretische Erwägungen verweise ich auf die schönen Auseinandersetzungen von Fr. Zollikofer (45).

Wenn man in dieser Richtung die Erklärung des Geotropismus suchen will, so ist es deutlich, daß die Entscheidung zwischen Längs- und Querkomponente der Schwerkraft nur rein willkürlich ist. Beide sind auf die gleiche Erscheinung zurückzuführen. Je kleiner die Längskomponente, um so weniger wird das Wachstum allseitig gefördert und um so mehr tritt eine einseitige Wachstumsreaktion auf. Die ganze Theorie muß von weiteren Versuchen begründet werden, wobei das Sinusgesetz und die Drehung am intermittierenden Klinostaten wichtige Dienste leisten können. Nur will ich noch hervorheben, daß, falls meine Theorie richtig ist, man in denjenigen Versuchen, wobei eine horizontale Dauerrotation von einem kurzen Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wird, Wachstumsreaktionen zurückfinden muß, die am besten vergleichbar sind mit Krümmungsreaktionen bei Pflanzen, die während einer horizontalen Rotation ebenfalls einige Zeit einseitig horizontal gereizt werden. Fr. Zollikofer hat das Wachstum nach einseitiger Reizung gemessen, ohne daß dabei Klinostatenrotation verwendet wurde (l.c. S. 255). Nichtsdestoweniger haben ihre Wachstumsreaktionen eine gewisse Ähnlichkeit mit den meinigen (cf. Fig. 16, H u. I).

### § 27. Bemerkungen zur Klinostatentheorie.

Schon in Kapitel II und IV habe ich diskutiert, daß aus theoretischen Gründen nur infolge einer „Reizung“ eine Wachstumsreaktion hervortreten kann. Umgekehrt kann das Ausbleiben einer Reaktion uns darauf schließen lassen, daß die Pflanze nicht „gereizt“ wurde. Ich habe oben gezeigt, daß, wie schon Pfeffer (28) vermutete, die vertikale Stellung für das Wachstum der Pflanze keineswegs eine „reizlose“ Lage ist.

Von der Klinostatenrotation aber kann keine Wachstumsreaktion hervorgerufen werden; das Wachstum wird also auf dem Klinostaten nicht „gereizt“.

Ich habe mich mit Absicht vorsichtig ausgesprochen. Denn nur

wenn meine Theorie des Geotropismus richtig ist, darf der obige Satz auf das geotropische Verhalten übertragen werden.

Es ist mir aber sehr wahrscheinlich, daß die Czapek'sche (16) Klinostatentheorie richtig ist und daß die Schwerkraft auf der horizontalen Klinostatenachse nicht perzipiert wird, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Umdrehungsgeschwindigkeit nicht zu klein ist, d. h. daß die auf allen Seiten abwechselnd einwirkende Druckwirkung zu kurz währt, um summiert und schließlich perzipiert zu werden. Bei sehr langsamer Umdrehung und intermittierenden Rotationen aber muß eine ausgeprägte Wachstumsreaktion (für Koleoptile eine Beschleunigung) auftreten. Diese Frage werden weitere Untersuchungen entscheiden müssen.

Kurz will ich noch die von Bremekamp (11) festgestellten, aber später (14) S. 424, wieder gelegneten, geotropischen Stimmungsänderungen erwähnen. Es sollte nämlich eine geotropische Reaktion, nach einer horizontalen Rotation induziert, kräftiger sein als eine solche ohne vorangehende Rotation. Daß dieses tatsächlich nur teilweise richtig ist, zeigen folgende Versuche.

Tabelle 42.

A.	12 vertikal stehende Pflanzen	11 auf der horizontalen Klinostatenachse rotierende Pflanzen (während 3 Std.)
↓		
↓		
↓		
	Geotropische Reizung während 10 Minuten. Sämtliche Pflanzen auf die horizontale Klinostatenachse. Nach 1 Stunde wurden die Krümmungen aufgenommen; durchschnittlich:	
	1,3 mm	1,2 mm

Tabelle 42 (Fortsetzung).

B. 11 vertikal stehende Pflanzen.

10 auf der horizontalen Klinostaten-  
achse rotierende Pflanzen  
(während 3 Std.)

Geotropische Reizung während 10 Minuten.  
Sämtliche Pflanzen wurden vertikal gestellt.  
Nach 50 Minuten wurden die Krümmungen  
aufgenommen: durchschn.:

1,2 mm.

1,8 mm.

Wenn sämtliche Pflanzen die Reaktionszeit auf der horizontalen Klinostatenachse zubringen, fallen die Krümmungen alle ebenso kräftig aus. Wenn man aber nach der Reizung alle Pflanzen vertikal stellt, ist die Krümmung derjenigen, welche zuvor horizontal rotiert wurden, erheblich kräftiger. Diese Tatsache kann nur eine Erklärung finden in der Wachstumsbeschleunigung, welche auftritt, wenn die Pflanzen nach der horizontalen Rotation wieder vertikal gestellt werden.

Weil die kräftigere Reaktion hier offenbar einem schnelleren Wachstum zugeschrieben werden muß, haben wir hier ein deutliches Beispiel, daß die „Stimmungsänderungen“ nicht nur in den „Perzeptionsvorgängen“, sondern auch in den Reaktionen ihre Erklärung finden können (Blaauw's Theorie).

## Kapitel VII.

### LICHT UND SCHWERKRAFT.

---

#### § 28. Allgemeines.

Am Schluß dieser Arbeit möchte ich noch einige Bemerkungen niederschreiben über den kombinierten Einfluß des Lichtes und der Schwerkraft auf das Wachstum.

Es ist ein großes Verdienst Bremekamp's (11 u. 14), viele Daten liefert zu haben über die Kombination und Kompensation von Licht und Schwerkraftreizung. Die an Krümmungen gewonnenen Daten liefern uns das Endbild der beiden einseitig induzierten, einander entgegenwirkenden oder verstärkenden Wachstumsreaktionen.

Und doch sind beide Wachstumsreaktionen wesentlich verschieden. Die Lichtwachstumsreaktion weist nach ungefähr 35 Minuten ihr erstes Minimum auf. Das Wachstum der Vorderseite ist dann bei einseitiger Belichtung demjenigen der ebenfalls belichteten Hinterseite gegenüber so wenig stark herabgesetzt, daß man noch keine Krümmung feststellen kann. Die makroskopisch sichtbare Krümmung wird offenbar allmählich von der, nach dem Minimum noch lange anhaltenden, Wachstumshemmung verursacht und nimmt auf dem Klinostaten noch stundenlang zu.

Die Schwerewachstumsreaktion aber — und ich meine hier speziell diejenige, welche einer kurzen Vertikalstellung zwischen zwei horizontalen Rotationen erfolgt —, gibt eine rasche Wachstumsförderung, welche ebenfalls nach ungefähr 35—45 Minuten ihr Maximum erreicht. In der ersten Stunde aber ist die ganze Reaktion vorüber; es hat ebenfalls die Krümmung nach einseitiger Reizung ihr Maximum erreicht.

Daß bei der geotropischen Reaktion die Krümmung eher sichtbar wird, läßt sich vielleicht darin erklären, daß man annimmt (cf. S. 123) daß nur die Unterseite in ihrem Wachstum eine Reaktion (Beschleunigung) erfährt, während beim Phototropismus nur aus der kräftigeren Lichtwachstumsreaktion einer der beiden Seiten die Krümmung resultieren kann. Um also die Krümmungen richtig bewerten zu können, die gewonnen wurden durch miteinander kombinierte oder einander kompensierende Reizungen, müssen einige Fragen über die Wachstumsreaktionen beantwortet werden.

### § 29. Die Lichtwachstumsreaktion auf dem Klinostaten.

Zur Entscheidung der Frage, inwieweit die Licht- und die Schwerewachstumsreaktion einander beeinflussen können, eignet sich am besten die Feststellung der Lichtwachstumsreaktion:

- bei der normal vertikal stehenden Pflanze, welche der Einwirkung der Längskomponente angepaßt ist;
- bei der horizontal rotierenden Pflanze, wobei die Längskomponente ausgeschaltet worden ist und deren Wachstum nicht von der allseitig quer angreifenden Schwerkraft beeinflußt wird;
- bei der Pflanze, welche nach einer horizontalen Rotation wieder vertikal gestellt wird und wobei die charakteristische Wachstumsförderung auftritt.

Tabelle 43.

Die Wachstumsreaktion auf  $50 \varphi = 1 \text{ Erg/cm}^2 \text{ Sek. Licht von } 420-440 \mu\mu$ .

- bei der normal, vertikal stehenden Pflanze.
- bei der auf der horizontalen Klinostatenachse rotierenden Pflanze.
- bei der aus der horizontalen Lage wieder aufrechtgestellten

Pflanze (im Momente der Vertikalstellung allseitig belichtet).  
Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  Licht.

Vers. Nr. 186		Länge													
a.	31 mm	100	100	100	100	100	100	100	100	110	100	100	100	90	
b.	34 "	130	130	130	130	130	130	130	130	130	130	130	130	110	
c.	37 "	110	110	110	110	120				110	110	100	100	80	
		Fortsetzung													
		1 Std.													
a.	80	80	70	70	80	100	100	100	100	110	130	140	140		
b.	110	100	100	100	100	110	110	110	110	110	110	120	110		
c.	70	70	80	120	150	140	130	120	120	120	120	120	120		
		Fortsetzung													
		2 Std.													
a.	140	140	140	140	130	130	130	130	130						
b.	120	120	120	110	110	110	110	110	120						
c.	120	120	120	110	110	110	110	110	110						

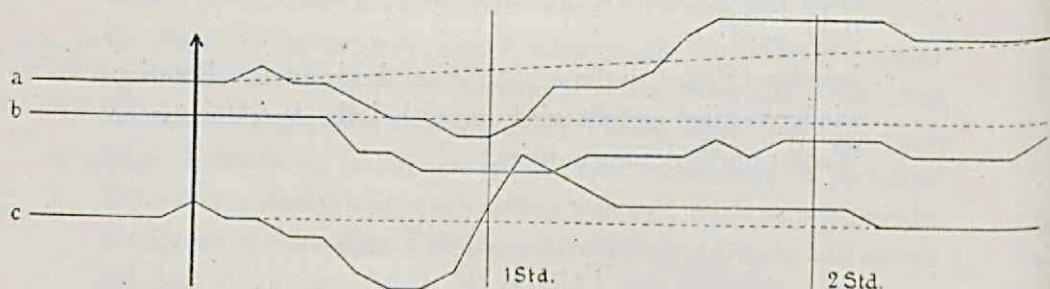


Fig. 17. Das Wachstum pro Minute einer mit  $1 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek. } 420-440 \mu\mu$  belichteten Pflanze a. bei der vertikal stehenden Pflanze, b. bei der horizontal rotierenden Pflanze, c. bei der am Augenblicke der Wiederverikalstellung belichteten Pflanze.

Um jede Komplikation auszuschalten, wurde eine winzig kleine Lichtmenge benutzt. Es ist klar, daß die Reaktion auch während der horizontalen Klinostatenrotation normal stattfindet. Nach der Licht-

reaktion, steigt das Wachstum nicht mehr heran, weil es infolge der Rotation inzwischen ein wenig herabgesetzt worden ist (siehe S. 104).

Nach der Wiederverikalstellung treten beide Reaktionen deutlich getrennt auf; erst die hemmende Lichtreaktion und unmittelbar darauf die fördernde Schwerereaktion.

Beide Wachstumsreaktionen sind also völlig unabhängig voneinander.

### § 30. Können die beiden Wachstumsreaktionen einander kompensieren?

Wenn in diesem Paragraph von der Schwerewachstumsreaktion gesprochen wird, meine ich die meist charakteristische, d. h. diejenige, welche nach kurzem Aufenthalt in der Vertikallage zwischen zwei horizontalen Rotationen auftritt.

Wie schon betont wurde, hat sich die hierauf folgende Wachstumsförderung in einer Stunde vollzogen. Wenn wir diese Reaktion mit einer Lichtmenge kompensieren wollen, d. h. wenn wir das Wachstum geradlinig verlaufen lassen wollen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten. Denn es wird nicht möglich sein, die späteren Reaktionswellen des weißen Lichtes zu unterdrücken. Mit einfarbigem Lichte von kurzer Wellenlänge (z. B. 460—480  $\mu\mu$ ) wird das Verzögerungsmaximum vielleicht die Schwerereaktion aufheben, aber das Anhalten der Verzögerung wird nach ungefähr 1 Stunde dennoch zutage treten, wie aus Tabelle 44 hervorgeht.

Tabelle 44.

Vers. Nr. 229. f. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei  $\uparrow$  wurde die horizontal rotierende Pflanze während 10 Minuten vertikal gestellt und mit 200  $\varphi$  ( $= 4 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$ ) 460—480  $\mu\mu$  bestrahlt:

Länge	Horizontal					Vert.	Horizontal								1 Std.
	90	90	90	90	90		90	90	90	80	80	80	80	80	
31 mm						↑			↓						

Tabelle 44 (Fortsetzung).

Fortsetzung						Horizontal						2 Std.				
80	80	90	80	80	80	90	90	90	90	90	90	90	90	100	90	100

Nur mit Licht einer größeren Wellenlänge (z. B. 700—800  $\mu\mu$ ) wird, wenn eine große Lichtmenge benutzt wird, eine vollständige Kompensation erreicht werden können (Tabelle 45 und Fig. 18).

Tabelle 45.

Vers. Nr. 231. Wachstum in  $\mu$  pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑:  
 a. belichtet mit 700—800  $\mu\mu$  (135 Sek.) = 3000  $\varphi$ .  
 b. 10 Minuten zwischen zwei Dauerrotationen vertikal gestellt.  
 c. die Kombination von a und b.

	Länge	Horizontal						Horizontal			
		150	150	150	150	150	150	150	150	140	
a.	31. mm	150	150	150	150	150	150	150	150	140	
b.	38. "	140	130	130	130	130	130	130	120	120	
c.	34.5 "	120	130	120	130	120	120	120	120	120	

	Fortsetzung	1 Std.									
		130	130	120	130	130	140	140	140	130	120
a.	130	130	120	130	130	140	140	140	140	130	120
b.	120	130	140	130	130	130	130	130	130	120	120
c.	120	120	120	120	120	120	130	130	130	130	130

	Fortsetzung	2 Std.					
		130	130	130	120	120	120
a.	130	130	130	120	120	120	
b.	110	100	110	110	100	110	
c.	120	130	140	130	130	130	

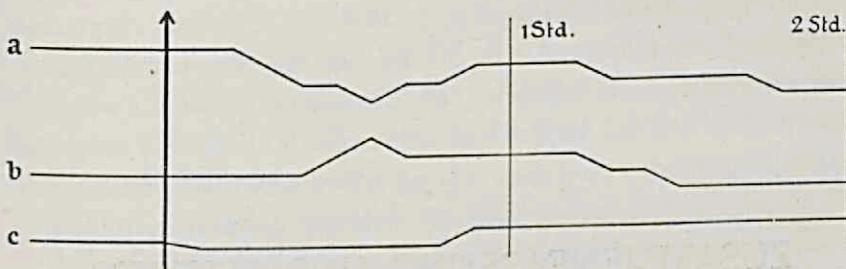


Fig. 18. Das Wachstum einer Pflanze, welche bei a. mit  $3000 \varphi$  ( $60 \text{ Ergs/cm}^2$  Sek.) von  $700-800 \mu\mu$  belichtet und b. 10 Minuten zwischen zwei Rotationen vertikal gestellt wurde. c. Die Kombination von a und b.

Aus dem obigen geht hervor, daß nur unter sehr speziellen Umständen die Kompensation der beiden Wachstumsreaktionen möglich ist. Alle bisher an Krümmungen gewonnenen Resultate beziehen sich auf gewisse Stadien zweier Reaktionen, wobei aber die einzelnen Vorgänge nicht zutage treten.

Daß aber doch die Krümmungsversuche ausgezeichnete Dienste leisten können, habe ich schon öfters betont. Es schien mir nur erwünscht, einige zusammenhängende Bilder der beiden Wachstumsreaktionen vorzuführen, welche vielleicht neue Wege für weitere Forschungen zeigen können.

## ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS.

Eine neue Methode für die Selbstregistrierung des Wachstums wird in Kapitel I beschrieben. Diese Methode bietet unter anderen die folgenden Vorteile:

1. sie ermöglicht die Wachstumsmessung in vollständiger Finsternis;
2. auch während Klinostatenrotation findet die Registrierung statt;
3. nur das Auxanometer befindet sich im Versuchszimmer; die Registrierung kann in einem willkürlichen Zimmer vor sich gehen.

Der Wachstumsverlauf von *Avena*-Koleoptilen wurde im Dunkeln bestimmt. Es hat sich herausgestellt, daß die große Periode des Wachstums erreicht wird, bei einer Koleoptilen-Länge von 31 bis 37 mm, durchschnittlich bei 34 mm (S. 43).

Das erste grüne Blatt erwies sich als nicht lichtempfindlich; sogar Dauerbelichtung mit 90 MK beeinflußte das Wachstum dieses Blattes nicht (S. 46).

Die Anpassung des Koleoptils an eine Dauerbelichtung mit 90 MK wurde untersucht. Nach einer 5-stündigen Belichtung ist die Anpassung noch nicht ganz erreicht (S. 57).

Wenn man nach einer Dauerbelichtung wieder verdunkelt, so setzen sich die Wellen der Lichtwachstumsreaktion noch während einiger Zeit fort, bis das Wachstum schließlich konstant wird. Das Wachstum wird von einer Dauerbelichtung stark herabgesetzt und steigt nach der Belichtung im Dunkeln nur sehr allmählich um ein wenig heran (S. 58). Eine Dunkelwachstumsreaktion tritt also

nicht auf. Auch an Nachbelichtungen phototropisch gekrümmter Koleoptilen wurde gezeigt, daß für die Anpassungerscheinungen Blaauw's Theorie zutrifft (S. 63). Infolge Dauerbelichtung gekrümmte Koleoptile strecken sich im Dunkeln auf der horizontalen Klinostatenachse nicht wieder gerade; auch hier war also keine Dunkelwachstumsreaktion merklich (S. 65).

Während das Wachstum nach einer Dauerbelichtung im Dunkeln stark herabgesetzt bleibt, kehrt die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit wieder zurück; diese hat sich nach einigen Stunden wiederhergestellt (S. 69).

An Krümmungsversuchen mit einfarbigem Lichte wurden Daten gewonnen, welche, nach Anwendung der Gesetze:

1. daß die eben merkliche Krümmung von einer bestimmten Lichtmenge verursacht wird (Blaauw (3) und
2. daß die Krümmung, in gewissen Grenzen, der zugeführten Lichtmenge proportional ist (Arisz) (!),

sehr schön mit Blaauw's (3) Untersuchungen stimmen (S. 79).

Das einfarbige Licht wird nicht in MKS, sondern in  $\text{Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  angegeben (S. 75).

Bei allseitigen Belichtungen treten in allen Wellengebieten des sichtbaren Spektrums Wachstumsreaktionen auf. Die Wellenlängen, kürzer als  $480 \mu\mu$  erzeugen schon bei  $2 \text{ Ergs/cm}^2 \text{ Sek.}$  lange anhaltende Wachstumsverzögerungen, während die längeren Wellenlängen erst bei viel größeren Lichtmengen eine Reaktion hervorrufen, welche sich ebenfalls in einer Wachstumshemmung äußert. Diese Hemmung ist aber nur von kurzer Dauer (S. 96).

Die starken phototropischen Krümmungen, welche von den kürzeren Wellenlängen erzeugt werden, müssen in der lange anhaltenden Wachstumsverzögerung ihre Erklärung finden (S. 96).

Wenn man die gesamte Wachstumsverzögerung, welche von einer bestimmten Lichtmenge hervorgerufen wird, bestimmt, bekommt man Zahlen, welche denjenigen des Lichtempfindlichkeitsverhältnisses proportional sind. Hierin liegt eine kräftige Stütze für Blaauw's Theorie (S. 97).

— Weiterhin haben die von einfarbigem Lichte erzeugten Reaktionen

keinen wellenartigen Verlauf. Die Möglichkeit wird eröffnet, den wellenartigen Verlauf der Lichtwachstumsreaktion — wenigstens zum Teile — auf die zusammengesetzte Natur des weißen Lichtes zurückzuführen (S. 99).

Das Wachstum erfährt infolge einer horizontalen Klinostaten-rotation keine Wachstumsreaktion (S. 104).

Wenn man nach horizontalen Rotationen von 12 Minuten und länger die Pflanze wieder vertikal stellt, tritt eine wachstumsbeschleunigende Reaktion auf, welche erst nach 1-stündiger Rotation in voller Ausbildung zutage tritt (S. 110).

Auch ein kurzer Aufenthalt in der Vertikallage zwischen zwei horizontalen Rotationen erzeugt eine typische Wachstumsreaktion (S. 114).

Die in der Längsrichtung einwirkende Schwerkraft fördert also das Wachstum der Koleoptilen (S. 117).

Aus den Untersuchungen von Frau Romell-Riß (29) und meinen Befunden läßt sich eine Theorie aufstellen, welche die Schwerewachstumsreaktion mit dem Geotropismus in Beziehung bringt (S. 120).

Wenn diese Theorie richtig ist, trifft die Czapek'sche (16) Klinostatentheorie zu (S. 121). Weitere Untersuchungen müssen die Frage beantworten.

Einige Untersuchungen haben erwiesen, daß die Schwerkraft- und die Licht-Wachstumsreaktionen völlig von einander unabhängig sind (S. 127).

Die Schwerewachstumsreaktion läßt sich schließlich nur völlig kompensieren von einer Lichtwachstumsreaktion, welche von einer großen Lichtmenge von längeren Wellenlängen hervorgerufen wird (S. 129).

Am Ende dieser Arbeit möchte ich meinem verehrten Lehrer, Professor Dr. F. A. F. C. Went, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, meinen tiefgefühlten Dank aussprechen für die lehrreiche Kritik, die klaren Ratschläge und das herzliche Interesse,

womit er mir immer bei meinen Untersuchungen zur Seite stand. Auch für die unbegrenzte Gefälligkeit, womit Professor Went mir, trotz den schwierigen Zeitverhältnissen, die Konstruktion neuer Apparate bewilligt hat, bin ich ihm recht dankbar.

Daß diese Apparate alle von einem tüchtigen Mechaniker im eigenen Institut hergestellt werden konnten, hat meine Arbeit sehr erleichtert. Herrn P. A. de Bouter will ich noch einmal meine Anerkennung für seine bewundernswerte Arbeit darbringen. Auch Herrn A. de Bouter, welcher die Zeichnungen dieser Arbeit hergestellt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

Utrecht. Botanisch Laboratorium.

---

## LITERATURVERZEICHNIS.

1. Arisz, W. H., Untersuchungen über Phototropismus. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **12**, 1915.
2. Bakhuizen, H. L. van de Sande, Analyse der fototropische Stemmingsverschijnselen. *Diss. Utrecht*, 1920.
3. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **5**, 1909.
4. — Licht und Wachstum I. *Zeitschr. f. Bot.* **6**, 1914.
5. — Licht und Wachstum II. *Zeitschr. f. Bot.* **7**, 1915.
6. — Licht und Wachstum III. *Mededeelingen v. d. Landbouw-Hoogesch. Wageningen*, **15**, 1918.
7. Bose, Sir J. C. and Das, G., Researches on Growth and Movements in Plants. *Proc. Roy. Soc. London, Series B*, **90**, 1919.
8. Bovie, W. T., A precision Auxanometer. *Bot. Gazette* **53**, 1912.
9. — A simplified precision Auxanometer. *Am. Journ. of Bot.* **2**, 1915.
10. Bremekamp, C. E. B., Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windefpflanzen. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **9**, 1912.
11. — On the mutual Influence of phototropic and geotropic Reactions in Plants. *Proc. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam*, **17**, 1915.
12. — Theorie des Phototropismus. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **15**, 1918.
13. — On anti-phototropic Curvatures, occurring in the Coleoptiles of *Avena*. *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam*, **24**, 1921.
14. — Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. *Rec. des Trav. bot. néerl.* **18**, 1921.
15. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. *Zeitschr. f. Bot.* **5**, 1913.
16. Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **32**, 1898.
17. Elfving, F., Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. *Öfvers. af Finska Vetensk. Soc. s. Förhandligar*, **12**, 1884.
18. Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl.* **1, 117** und **118**, 1908 und 1909.
19. Grafe, V., Chemie der Pflanzenzelle, 1922.

20. Guttenberg, H., Ritter von, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.* 45, 1907.
21. Harreveld, Ph. van, Ein Universal-Klinostat. *Rec. des Trav. bot. néerl.* 9, 1912.
22. Koningsberger, V. J., A Method of Recording Growth under various external Influences. *Proc. Kon. Akad. Amsterdam*, 24, 1921.
23. Krones, F., Einfluß des Lichtes auf den Geotonus. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* 123, 1914.
24. Lundegårdh, H., Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion und dem Phototropismus. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 39, 1921.
25. Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 41, 1905.
26. Mededeelingen uit het Laboratorium van de N. V. Philip's Gloeilampenfabriek te Eindhoven, 3, 1919.
27. Nöl!, F., Über heterogene Induktion. 1892.
28. Pfeffer, W., Die Reizbarkeit der Pflanzen. 1893.
29. Romell-Riß, Frau M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkenden Schwerkraft auf Wurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 53, 1914.
30. Rothert, W., Über den Heliotropismus. *Cohns Beitr. z. Biol. der Pfl.* 7, 1896.
31. Rutten-Pekelharing, Frau C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. *Rec. des Trav. bot. néerl.* 9, 1912.
32. Sachs, J. von, Zu Reinke's „Untersuchungen über Wachstum“. *Flora* 59, 1876.
33. Sierp, H., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 35, 1917.
34. — Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. *Zeitschr. f. Bot.* 10, 1918.
35. — Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von *Avena sativa*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 37, 1919.
36. — Untersuchungen über die große Wachstumsperiode. *Biol. Zentralblatt*, 40, 1920.
37. — Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei den Koleoptilen von *Avena sativa* usw. *Zeitschr. f. Bot.* 13, 1921.
38. Small, J. A., Theory of Geotropism. *New Phytologist*, 19, 1920.
39. Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulsen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 56, 1915.
40. Talma, Fr. E. G. C., The Relation between Temperature and Growth of Roots of *Lepidium sativum*. *Rec. des Trav. bot. néerl.* 15, 1918.
41. Tollenaar, D. and Blaauw, A. H., Light- and dark-adaptation of a Plantcell. *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam*, 24, 1921.

42. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 7, 1915.
43. Walter, H., Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces nitens*. Zeitschr. f. Bot. 11, 1921.
44. Zollikofer, Fr. C., Über dietropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. Zittingsversl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 29, 1920.
45. — Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. des Trav. bot. néerl. 13, 1921.

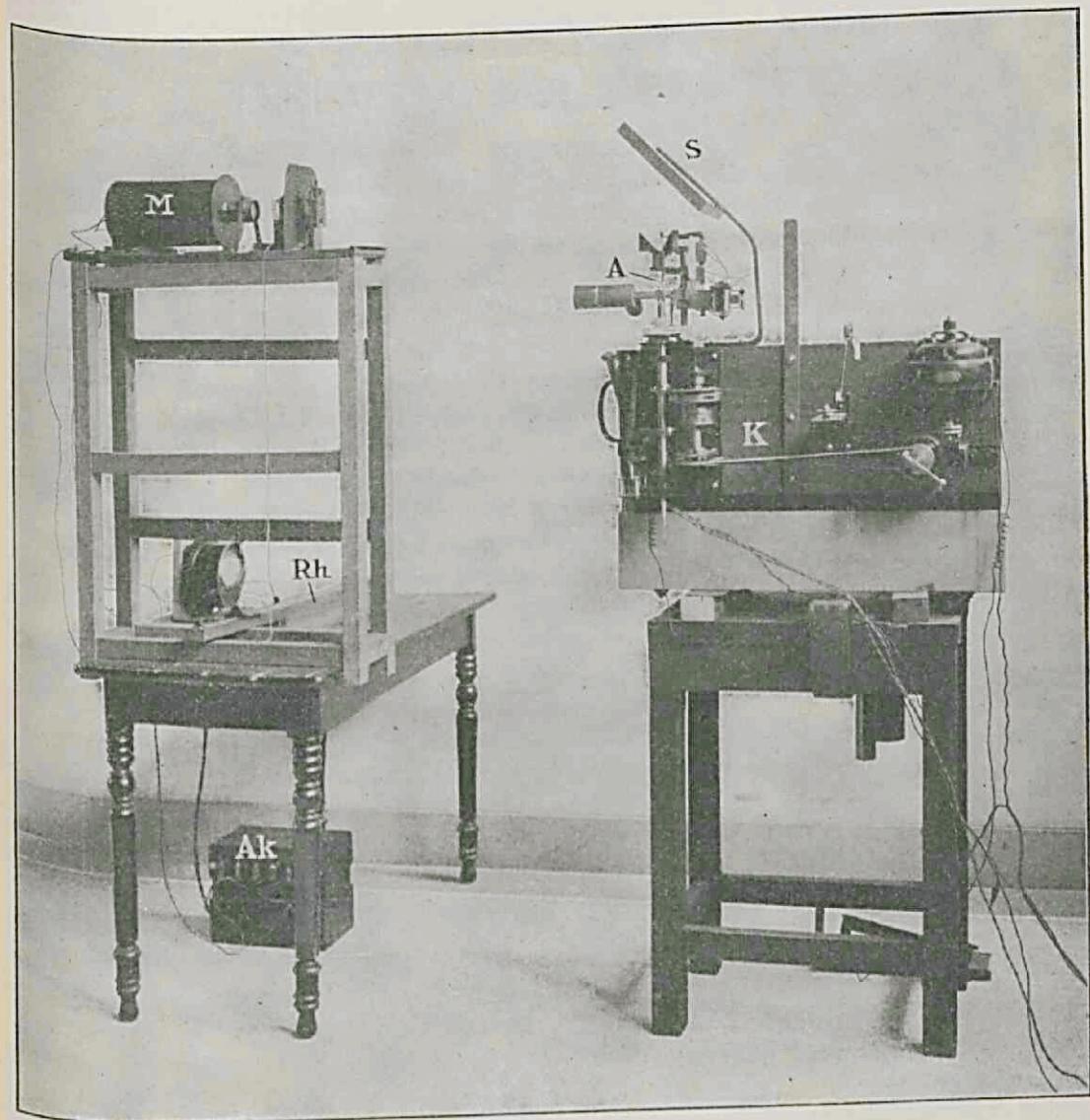


Abb. 1.



## ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Abb. 1. Die Versuchsanordnung im Dunkelzimmer. Die Apparate wurden für die photographische Aufnahme im Korridor des Instituts aufgestellt. **A**: das Auxanometer auf dem Klinostaten **K**. **S**: Spiegel. **M**: Monochromator. **Rh.**: Rheostat und **Ak**: Akkumulatoren des Monochromators.

Abb. 2. Uebersicht über die Registriervorrichtung. **RV.**: der Registrierapparat. **W.**: die dazugehörige Wippe. **SU.**: Sekundenuhr. **SR.**: das Relais der Sekundenuhr. **G.**: das Galvanometer des Auxanometers; **Ak.**: Akkumulator und **Rh.**: Rheostat für den Galvanometerstrom.

**R<sub>II</sub>** und **R<sub>III</sub>**: zweites und drittes Relais.

Abb. 3. Stark verkleinerte Reproduktion einiger Protokolle. Auf der Zeitlinie ist jede Stunde mit einem Strich | markiert.

1: Dunkelwachstum; bei jedem Pfeil ↑ wurde bei rotem Lichte kontrolliert.  
2: Die Wachstumsreaktion auf eine 4-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK und das Wachstum während nachträglicher Finsternis.

3: Einfluß einer halbstündigen horizontalen Rotation; bei **H** horizontal, bei **V** vertikal.

4: Zwei Lichtwachstumsreaktionen auf einfarbiges Licht.

**L 1**: 2 Ergs/cm<sup>2</sup> Sek. 460–480 μμ und **L 2**: 60 Ergs/cm<sup>2</sup> Sek. 700–800 μμ.

5: 10 Minuten vertikal zwischen zwei horizontalen Rotationen. Bei **H** horizontal und bei **V** vertikal.

6: Vertikalstellung **V** nach 2-stündlicher, horizontaler Rotation.

7: Vertikalstellung **V** nach 3½-stündlicher, horizontaler Rotation. Hierbei tritt die erwähnte Periodizität während der Rotation sehr deutlich auf.



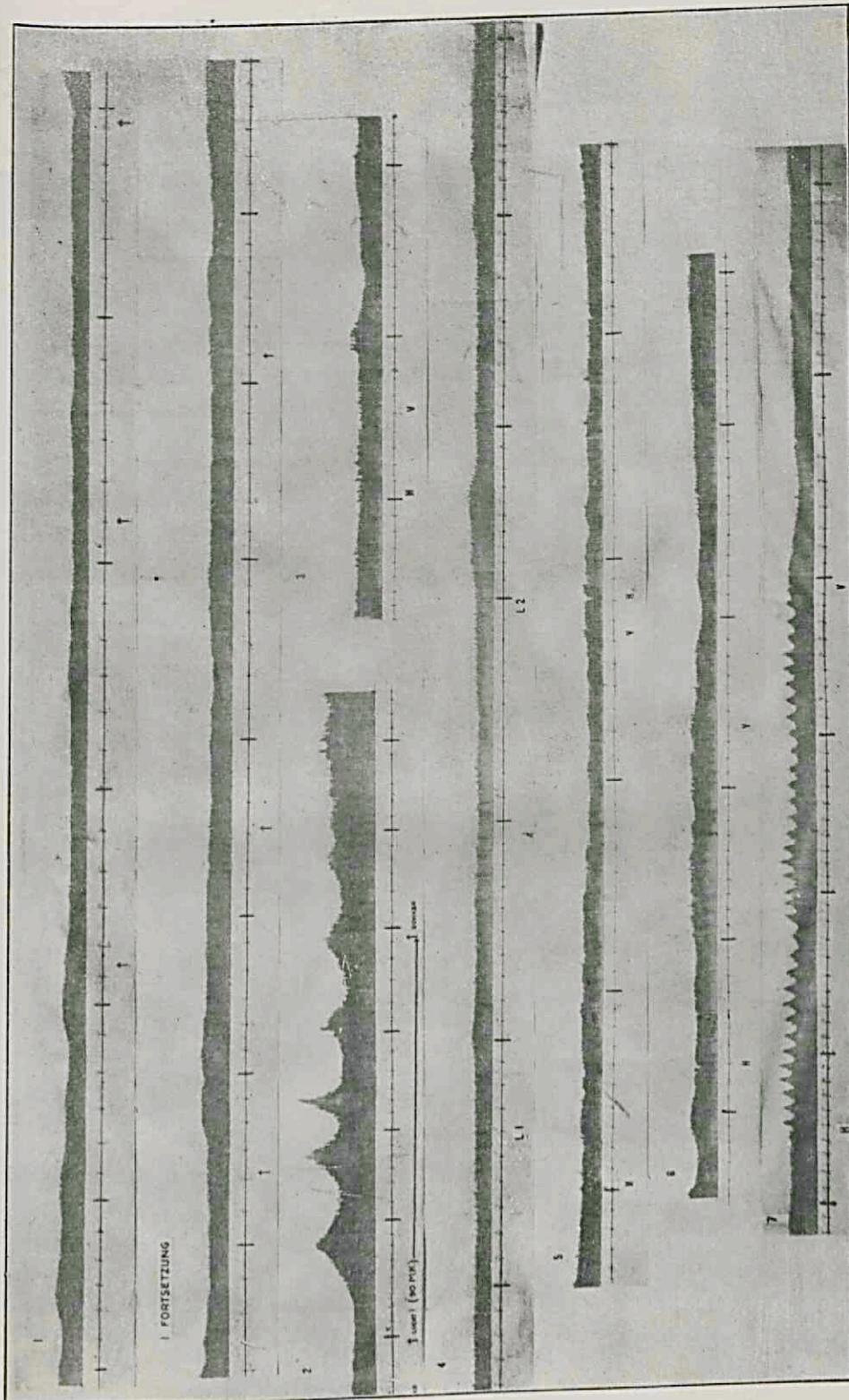


Abb. 3.





Abb. 2.



## STELLINGEN.

### I.

„Stemmingsveranderingen” bij tropistische verschijnselen berusten op groeireacties.

### II.

Thermotropie is een bijzondere vorm van phototropie.

### III.

Bij het zoeken naar een verklaring der permeabiliteit van het protoplasma dient men rekening te houden met een mogelijken invloed van in de vacuolen aanwezige stoffen.

### IV.

Zonder mutatie is geen evolutie mogelijk.

### V.

Bij de indeeling der *Geraniales* en *Sapindales* heeft men aan den stand van de zaadknop een overdreven waarde gehecht.

### VI.

Het dalen der boomgrens in de Alpen sedert het laatste glaciale tijdperk is niet het gevolg van veranderde climatologische omstandigheden.

### VII.

Aan de vorming van het productieve Carboon hebben *Spermato-phyta* waarschijnlijk voor een zeer belangrijk deel bijgedragen.

### VIII.

De ligging van de aardschors ten opzichte van de aardas is niet constant.

## IX.

De vatbaarheid der Hyacinth-variëteiten voor *Pseudomonas Hyacinthi* wordt bepaald door het tijdstip en de wijze, waarop de stomata der jonge bladeren zich ontwikkelen.

## X.

Hoewel men aan moet nemen dat *Phytophthora infestans* in den bodem overwintert, heeft de infectie van de aardappelplant in het voorjaar niet door de knollen plaats.

## XI.

De *nervus trigeminus* moet als eerste yertebralzenuw worden beschouwd.

## XII.

De wet van het decrement geldt ook voor de peristaltiek der bewegingen van „reflexarme” dieren en holle organen.

## XIII.

De hooge ontwikkeling van het menschelijk intellect is voor een belangrijk deel aan de gearticuleerde spraak toe te schrijven.

## XIV.

Zolang voorgescrewen is, dat van de subsidies der Inrichtingen voor Hooger Onderwijs belangrijke bedragen moeten worden uitgegeven, die niet aan onderwijs-doeleinden ten goede komen, kan van bezuiniging op deze subsidies geen sprake zijn.

---







