

Botany. — *Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesokotyl bei Avena sativa.*
II. (Vorläufige Mitteilung.) Von H. G. DU BUY und ERICH NUERNBERGK. (Communicated by Prof. F. A. F. C. WENT.)

(Communicated at the meeting of June 29, 1929.)

I.

In einer früheren Mitteilung (diese Proceedings, Bd. 32, N^o. 5, S. 614) hatten wir über Untersuchungen berichtet, die sich mit dem Einfluss verschiedenartiger Energiestrahlung auf das Wachstum des Haferkeimlings beschäftigten. Die damals aufgeworfene Frage (S. 620), ob wirklich die Lichtstrahlen kürzerer Wellenlängen eine andere Wirkung auf das Wachstum des Avenakeimlings als die Strahlen längerer Wellenlängen haben, ist nunmehr im Anschluss an die zuvor mitgeteilten Ergebnisse von uns etwas eingehender studiert worden, und zwar auch in bezug auf die Folgen, die eine Bestrahlung des jungen Keimes auf spätere Entwicklungsstadien hat.

Schon früher vermuteten wir, dass die Strahlen kürzerer Wellenlänge eine mehr *formative* und deshalb mehr *dauernde Wirkung* haben, die länger welligen aber eine mehr *zeitliche*. Anders ausgedrückt, kann man vielleicht sagen: Die blauen Lichtstrahlen veranlassen photochemische Prozesse, welche hauptsächlich die Konsistenz der Zellwände so ändern, dass diese weniger dehnbar werden, in viel geringerem Masse aber (Vgl. die Lichtwachstumsreaktion!) vielleicht auch die Wuchshormone sezernierenden Zellen für kürzere oder längere Zeit zu einer geringeren Tätigkeit veranlassen können. Dagegen haben die roten Strahlen mehr eine direkt das Protoplasma jeder einzelnen Zelle beeinflussende Wirkung, verhalten sich also ähnlich, wie unter sonstigen Aussenfaktoren die Temperatur.

Diese Theorie scheint vielleicht etwas voreilig aufgestellt zu sein, aber immerhin harmonieren mit ihr die im folgenden noch zu beschreibenden, öfters unerwarteten Tatsachen recht gut, sodass ihr sicherlich eine gewisse Bedeutung zukommt.

Die versuchspflanzen, entsprechend unseren früheren diesbezüglichen Experimenten behandelt, wurden ungefähr 4 Std. vor Eintritt ihrer „empfindlichen Periode“, d.h. ca 24 Std. nach Anfang des Quellens, den verschiedenartigen Lichtstrahlen exponiert. Die zuvor eingeteilten Serien wurden dann von 0—4, 0—8, 0—12, 4—8 und 8—12 Uhr (0 Uhr = ± 24 Std. nach Quellungsbeginn) beleuchtet. Als Lichtquelle fungierte wiederum für die Wellenlängen 436, 546 und 578 $\mu\mu$ die mit passenden

Filtern versehene Quarz-Hg-Lampe, während für den Wellenbezirk 644—800 $\mu\mu$ eine Philips-Argalampe in Verbindung mit dem Schottischen Rotfilter RG 1 (2 mm stark) gebraucht wurde. Die langwelligen Wärmestrahlen wurden mit Hilfe von CuSO_4 Filtern bezw. bei den Rotversuchen mit 5 cm dickem Wasserfilter ausfiltriert. Die Intensitäten wurden vor jedem Versuch an dem Standort der Pflanzen mittels einer, an eine absolut geeichte Thermosäule angeschlossenen Mollschen Mikrothermosäule in absoluten Einheiten gemessen.

Schon die ersten Versuche zeigten, dass bei zu niedrigen Intensitäten nur ein undeutliches Bild der Erscheinungen erzielt werden konnte, die bei höheren Intensitäten klar zu Tage kamen. Sehr deutliche Resultate bekamen wir schliesslich mit einer Intensität von $\pm 120 \text{ Erg/cm}^2/\text{sec.}$, die auch insofern geeignet war, weil bis auf die Wellenlänge 546 $\mu\mu$ alle anderen Spektralbezirke experimentell bequem auf dieselbe Intensität eingestellt werden konnten.

Unsere, im Rahmen dieser Mitteilung nur summarisch wiedergegebenen Versuchsergebnisse ergaben dann folgendes Bild :

Blau (436 $\mu\mu$) ca 120 $\text{Erg/cm}^2/\text{sec.}$

0—4 Uhr beleuchtet. Endlänge des Koleoptils und Mesokotyls etwa 10 % gegenüber nicht bestrahlten „Kontrollpflanzen“ (I. Mitt. s. S. 615) verringert.

0—8 Uhr und 4—8 Uhr beleuchtet. Endlänge von Koleoptil und Mesokotyl ± 20 % verringert.

0—12 Uhr und 8—12 Uhr beleuchtet. Endlänge desgl. um ± 35 % verringert.

Rot (644—800 $\mu\mu$) $\pm 120 \text{ Erg/cm}^2/\text{sec.}$

0—4 Uhr, 4—8 Uhr und 8—12 Uhr beleuchtet. Endlänge des Koleoptils um 5 %, des Mesokotyls um 10 % gegenüber nicht bestrahlten Kontrollpflanzen verringert.

0—8 Uhr beleuchtet. Endlänge des Koleoptils 20 %, des Mesokotyls annähernd 100 % verringert.

0—12 Uhr beleuchtet. Endlänge des Koleoptils 30 %, des Mesokotyls 50 % verringert. („Anpassungserscheinung“.)

Rot (644—800 $\mu\mu$) 1450 $\text{Erg/cm}^2/\text{sec.}$

0—24 Uhr beleuchtet	} Endlänge des Mesokotyls <i>stets</i> = 0
0—28 „ „	
6—33 „ „	
0—48 „ „	
	{ um 20—30 % in der letzten Serie um ca
	{ 50 % verringert. ¹⁾

¹⁾ Mit obigen, bei rotem Licht erhaltenen Ergebnissen stimmen, wie wir erst nachträglich sahen, die vor kurzem publizierten Befunde S. Langes (Jahrb. wiss. Bot. 71, 1. 1929) gut überein. (Zusatz bei der Korrr.)

Gelb (578 $\mu\mu$) und Gelb + Grün (578 — 546 $\mu\mu$)

Die Wirkung dieser Spektralbezirke hält sich ungefähr in der Mitte zwischen dem Einfluss des blauen und des roten Lichtes.

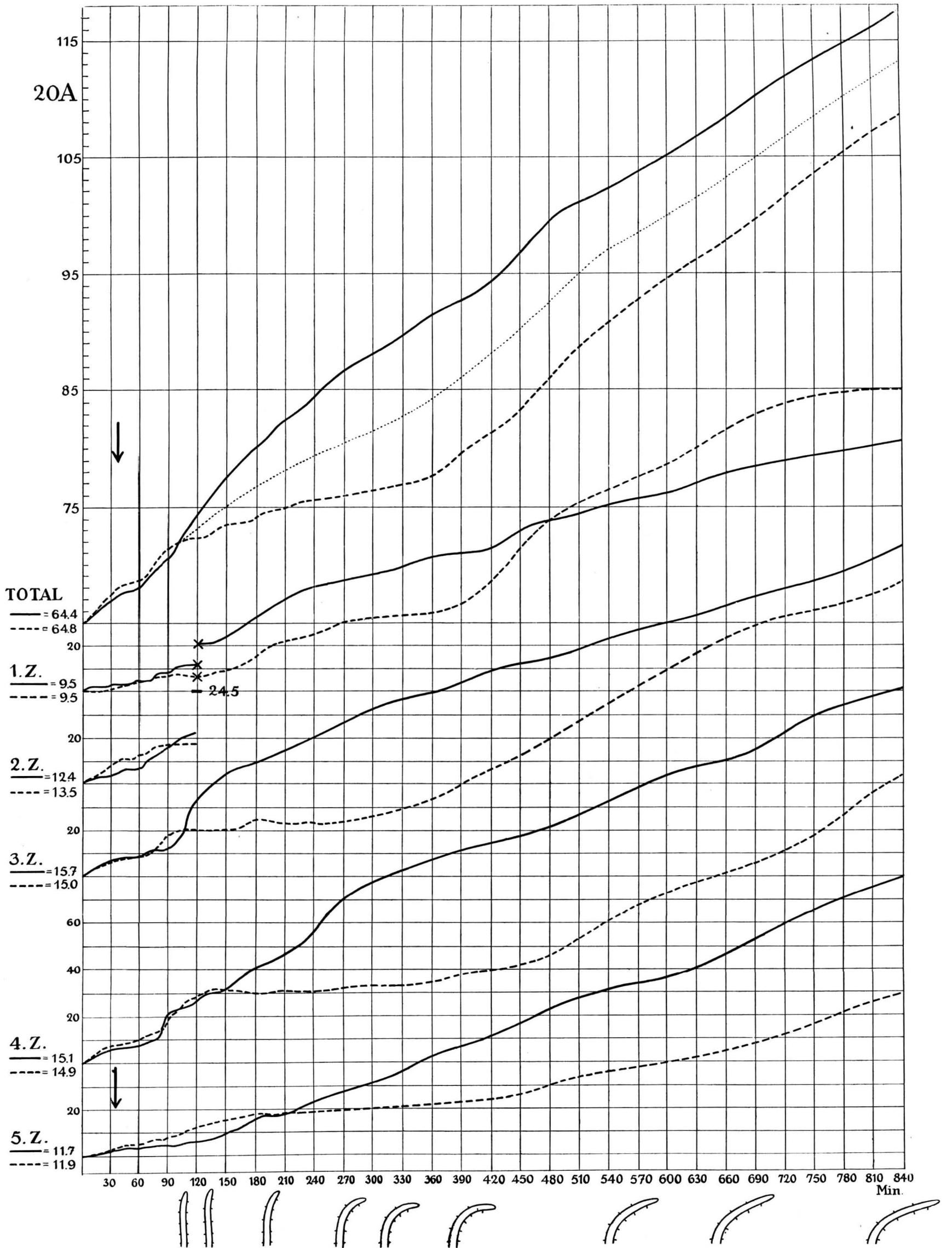
Reine langwellige Wärmestrahlung (vgl. die auf S. 617 in der I. Mitteilung beschriebenen Versuche.)

Die Wirkung ist ähnlich der, wie man sie unter dem Einfluss des roten Spektralbezirkes bekommt.

Die eben beschriebenen Versuchsergebnisse kann man nun gut vom Gesichtspunkte der vorher (S. 808) aufgestellten Theorie verstehen. Die von den kürzeren Wellenlängen veranlassten photochemischen Prozesse können nämlich, einmal richtig in Gang gebracht, nicht mehr rückgängig gemacht werden. Die Dehnbarkeit der Zellwände wird bei genügend langer Bestrahlung für dauernd verkleinert; je länger man beleuchtet, um so kleiner ist die Endlänge der Zellen. Man erhält daher das Resultat, dass mit wachsenden Beleuchtungszeiten die Endlänge von Koleoptile und Mesokotyl entsprechend verringert wird. Anders ist dagegen die Wirkung des roten Spektralbezirkes. Die direkte Beeinflussung des Plasmas durch diese Strahlengruppe wird bei Beleuchtung zur Folge haben, dass das Herabdiffundieren der Wuchshormone verlangsamt wird: die Hormone, die die Dehnbarkeit vergrössern (Vgl. HORREUS DE HAAS 1929), sind verbraucht oder inaktiviert, bevor sie das Mesokotyl erreicht haben: das Mesokotyl wächst also nicht aus!

Indessen kann dieser Zustand nicht bei längerer schwächerer Bestrahlung bestehen bleiben, da sich das Plasma dann langsam dem Strahlungseinfluss anpasst, sodass im Verband mit den neuen äusseren Umständen ein gleichfalls neues inneres Gleichgewicht geschaffen wird. Da ferner diese Prozesse reversibel sind, so werden schliesslich die Wuchshormone wie gewöhnlich, hinunter diffundieren, auch das Mesokotyl wieder erreichen und dieses auswachsen lassen. Nur bei Bestrahlung mit starken Intensitäten werden die Vorgänge *irreversibel* beeinflusst; das Mesokotyl wächst dann weder bei kürzerer, noch längerer Beleuchtung irgendwie aus.

In anderen Fällen kann man aber mittels beider Strahlengattungen gleiche äussere Erscheinungen hervorrufen, so z. B. das Durchbrechen des Primärblattes. Hierbei verringern die blauen Strahlen das Wachstum der Koleoptile, weil die Dehnbarkeit der Zellwände beeinträchtigt wird. Da das Primärblatt aber weiterwächst, so kommt es zum Durchbruch der Koleoptile. Sehr starke Beleuchtung mit roten Strahlen oder ein plötzlicher Temperatursprung von mindestens 5° C. verringern aber auch das Koleoptilwachstum durch vielleicht direkte Schädigung der Protoplasten. Die Hormone werden dabei einige Zeit in ihrer Bewegung gehemmt, sodass das Wachstum sistiert wird, und das Primärblatt nunmehr durchbricht. Bezeichnender Weise *wächst* aber später das unter diesen Verhältnissen *durchbrochene Koleoptil stets noch eine Weile weiter*, ja, es kann sogar



1. + Kr. Fig. 1. Versuch 20 A. Belichtung: $3.55 \text{ Erg}_\lambda = 436 \mu, \mu \times 2 \text{ Sec.} = 7.10 \text{ Erg.}$

120 min. nach Registrierbeginn sind 1. und 2. Zone zugleich verzeichnet; da eine Markierung inzwischen abgefallen war.

Das normale Wachstum wird nach der Belichtung erst an beiden Seiten der Pflanze verringert, dann aber fängt die von der Lichtseite abgekehrte Flanke viel schneller an zu wachsen; gleichzeitig wird das Wachstum der Lichtseite noch mehr beeinträchtigt, aber doch nur so, dass das totale Wachstum (zu sehen aus dem Mittel zwischen Konkav- und Konvexseite!) nicht eine deutliche Vermehrung oder Verringerung im Vergleich zu dem Dunkelwachstum zeigt. Weiteres über die Kurven siehe im Text.

noch Krümmungsreaktionen ausführen, während es alles das nicht mehr tut, wenn es unter normalen Umständen seine Endlänge erreicht hat und dann erst vom Primärblatt durchbrochen wird.

Ist die eben vorgetragene Auffassung richtig, so kann ferner dem blauen Lichte bei längerer Beleuchtung nur ein untergeordneter Einfluss auf die quantitative Erzeugung der Wuchshormone zugeschrieben werden. Es wäre nämlich sonst unverständlich, warum das Mesokotyl auch nach stärkerer u. längerer Bestrahlung immer etwas auswächst, da man bei einer infolge längerer Beleuchtung verursachten etwaigen Verringerung der Wuchshormonmenge sehr gut annehmen könnte, dass die zur Verfügung stehenden Wuchshormone bereits aufgebraucht sind, bevor sie überhaupt das Mesokotyl erreicht haben. (Wuchsstoff als „limiting factor“; siehe F. W. WENT, 1928). Da dieses jedoch nicht der Fall ist, so kann das blaue Licht primär hauptsächlich nur die Dehnbarkeit der Zellwände beeinflussen und höchstens nur *sekundär* in anderer Weise auf die Produktion der Wuchshormone quantitativ einwirken.

Mit der oben vorgebrachten Theorie stimmt es auch ganz gut überein, dass nur Strahlen kürzerer Wellenlängen intensive Krümmungen veranlassen können. Abgesehen davon, dass die blauen Spektralbezirke stärker im Zellgewebe gebrochen und absorbiert werden (Vgl. E. NUERNBERGK, 1927), sodass in der Pflanze viel grössere Intensitätsunterschiede bei einseitiger Beleuchtung hervorgerufen werden, die natürlich eine tropistische Krümmung nur begünstigen können, zeigt jeder phototropische Wachstumsvorgang ¹⁾ deutlich, dass die Aenderung des Wachstums auf den antagonistischen Flanken mit fast unverminderter Intensität bis zur untersten Basis herabgeleitet wird. (Vgl. z. B. Fig. 1, Vers. 20 A.) Dieses wäre aber kaum möglich, wenn etwa das Wesen der phototropischen Krümmung allein darin bestände, dass durch die Einwirkung des Lichtes auf das Plasma die Herabdiffusion des Wuchshormones gehemmt würde, wie das bei der Einwirkung langwelliger Spektralbezirke der Fall zu sein pflegt. In diesem Falle müsste man annehmen, dass sich die unteren Zonen des Koleoptils gar nicht mehr an der Krümmung beteiligen, weil ihr Wachstum infolge Mangels an Wuchshormon ganz sistiert. Alle unsere tropischen Versuche zeigen aber das Gegenteil, und somit können wir annehmen, dass sich eine phototropische Krümmung, abgesehen von der später noch zu besprechenden Aenderung der Abflussrichtung der Wuchshormone, aus dem formativen Einfluss des blauen Lichtes auf die Dehnbarkeit der Zellwände ergibt. Man wird höchstens noch den gelben Spektralbezirken bei hohen Intensitäten eine geringe formativ-tropistische Einwirkung zusprechen können, aber wenn man überhaupt bei roten oder gar infraroten Strahlen tropisti-

¹⁾ Er muss natürlich unbeeinflusst vom Geotropismus verlaufen, wie es bei Klinostatenrotation der Fall ist!

sche Wirkungen erzielen kann¹⁾, so liegt es dabei sehr nahe, dass die Krümmungen auf ganz andere Weise als bei dem normalen phototropischen Prozess durch starke einseitige Zellschädigungen (Transpiration, zu hohe Temperatur etc.) zu stande kommen, sodass sie mit den eigentlichen phototropischen Krümmungen gar nicht verglichen werden können.

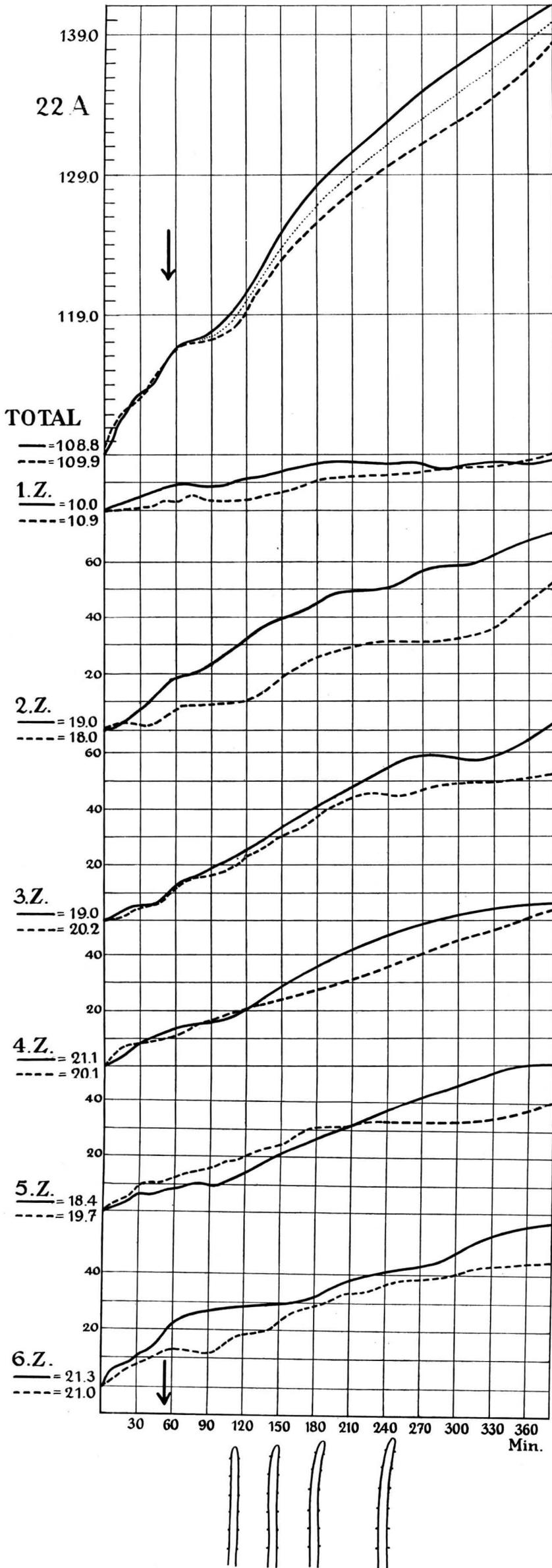
II.

Bereits in unserer vorigen Mitteilung hatten wir über 2 Versuche berichtet, die sich mit dem Studium der Wachstumserscheinungen bei den phototropischen Krümmungen der Avenakoleoptile beschäftigten. Die inzwischen fortgesetzten Untersuchungen sollen im folgenden noch kurz besprochen werden, da sie teilweise recht interessante Ergebnisse zeitigten. Gearbeitet wurde nur mit Wellenlänge $436 \mu\mu$ der Hg-Lampe, Spitzenbeleuchtung (2—3 mm), und bei den kinematographisch registrierten Krümmungen mit Klinostatendrehung. Bei diesen Aufnahmen wurden ausserdem stets Pflanzen benutzt, deren Koleoptile bis auf die unterste Basis völlig frei exponiert standen. Wir erreichten das dadurch, dass die Zinktöpfchen, in denen sich die Pflanzen befanden, durch einen leicht abnehmbaren Ring anfänglich stark (1—1.5 cm) erhöht waren. 1—2 Stunden vor Beginn des Versuches wurde der Ring abgestreift und die Erde soweit von der gut eingewurzelten Pflanze entfernt, dass diese zuletzt mit ihrem Korn geradezu auf einem kleinen Erdhügel stand. Auf diese Weise konnte auch die Basis der Pflanze bequem mitphotographiert werden, und es stellte sich dann auch bald heraus, dass die bereits in unserer vorigen Mitteilung (S. 624) erwähnte Basiskrümmung *keine Besonderheiten* bietet, sondern sich einfach in den normalen Verlauf der Wuchshormonkrümmungen eingliedern lässt. (Vgl. Fig. 1, Vers. 20 A—5. Zone; Fig. 2, Vers. 22 A—6. Zone; Fig. 3, Vers. 27 A—4. Zone).

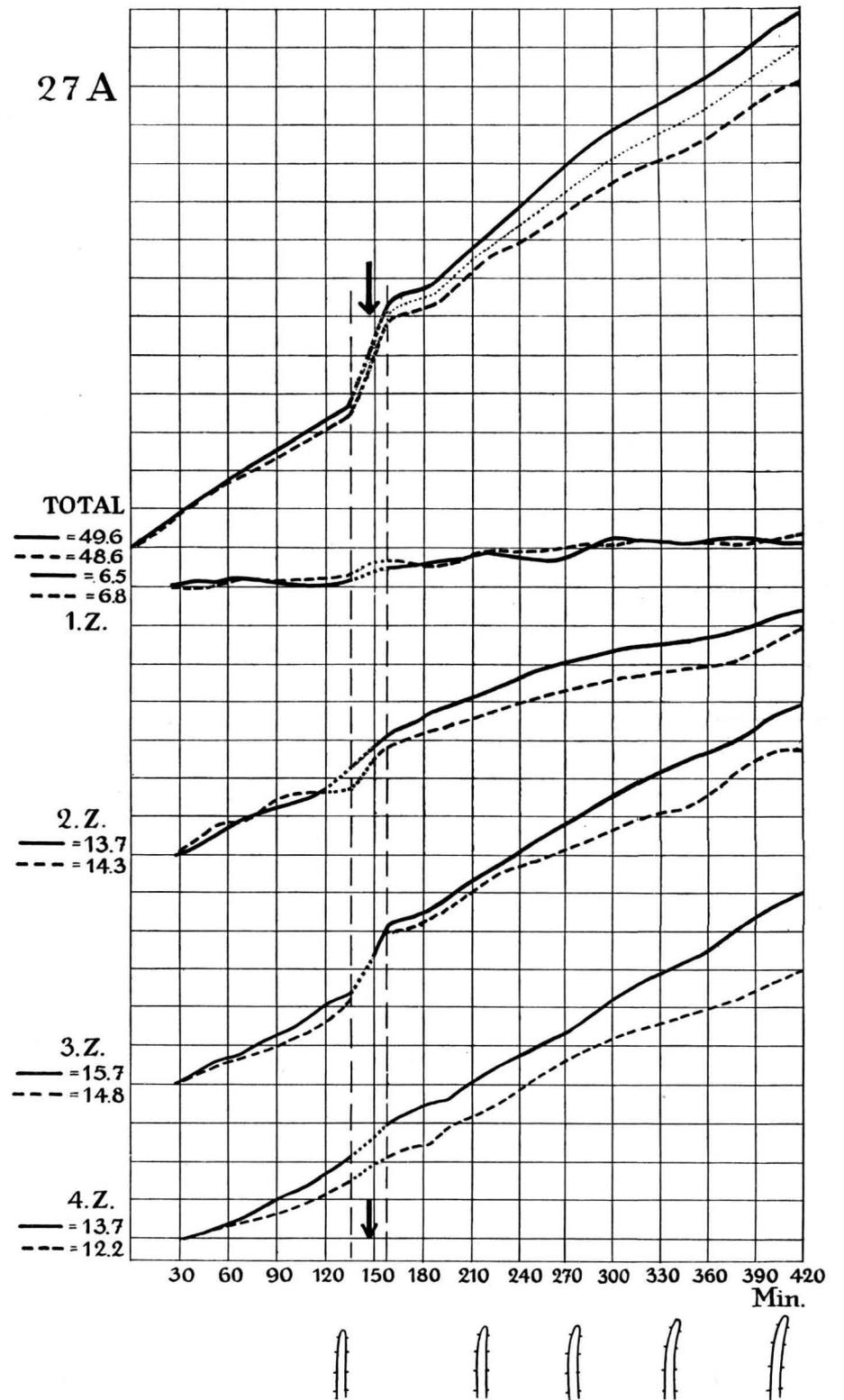
Da es uns nunmehr auch darauf ankam, Klarheit darüber zu bekommen, bei welchen Intensitäten die verschiedenen bekannten Stadien der phototropischen Krümmungen im monochromatischen Licht ($\lambda = 436 \mu\mu$) zu erwarten waren, wurden verschiedene Vorversuche angestellt, von denen einer hier wieder gegeben sei.

Andere Versuche, die wir wegen Raumangels hier nicht wiedergeben können, ergaben ähnliche Resultate, jedoch trat sehr oft an Stelle der negativen Krümmung einfach nur das „Indifferenzstadium“ CLARKS (1914) auf. Ein einwandfreier Anschluss der von uns für Wellenlänge $436 \mu\mu$

¹⁾ Einige Versuche von uns, wobei die Pflanzen so mit Rot-Infrarot einseitig belichtet wurden, dass keine direkt schädigende Wirkung der Bestrahlung zu erwarten war, ergaben keine Spur von phototropischen Krümmungen.



2. + Kr. Fig. 2. Versuch 22 A. Belichtung: $121 \text{ Erg}_i = 436 \mu\mu \times 25 \text{ Sec.} = 3025 \text{ Erg}$. Die Kurven zeigen dasselbe, wie die der Fig. 1, mit dem Unterschied jedoch, dass das Wachstum später (nach der Belichtung) dem Dunkelwachstum vor der Belichtung *nach bleibt*. Weiteres siehe im Text.



3. + Kr. Fig. 3. Versuch 27 A. Belichtung: $380.9 \text{ Erg}_i = 436 \mu\mu \times 1080 \text{ Sec.} = 411572 \text{ Erg}$. Die Kurven entsprechen wieder ungefähr den Kurven der 1 + Krümmung, auch die totalen Zuwachswerte vor und nach der Belichtung bleiben sich ungefähr gleich. Charakteristisch ist aber der plötzliche „Wachstumssprung“, der durch eine von der starken Belichtung hervorgerufene Zellwanddehnung bewirkt wird.

TABELLE 1.

17. VI. 29. Temp. = 21° C. Blau 4360 Å.E. Spitzenbeleuchtung
(2—3 mm.) mit 610 Erg/cm²/sec. Ohne Klinostatieren.

		Pflanzen vorerwärmt, ohne Mesokotyl	
1/50 sec. = 12.2	Erg	Schnell sehr deutliche	+ Kr.
1/25 .. = 24.2 ziemlich deutliche	+ ..
1/5 .. = 122	..	Später schwache	— ..
1 .. = 610	— ..
5 .. = 3050 schwache (wie bei 12'')	+ ..
12 .. = 7320	..	Schnell ..	+ ..
25 .. = 15250	..	Später	— ..
100 .. = 61000	..	Schnell	— ..
300 .. = 183000 gute	+ ..
600 .. = 366000	..	Später schwache	+ ..
900 .. = 549000 gute	+ ..

bei verschiedenen Intensitäten gefundenen Krümmungen an die mit gemischtem weissem Licht ermittelten Daten von BLAAUW (1909), ARISZ (1915) u.s.w. ist jetzt noch nicht möglich, weil wir noch keine Bestimmungen der Präsentationszeit durchgeführt haben. Wahrscheinlich entspricht 1 Erg_{λ=436,μμ} etwa 10 MKS einer gewöhnlichen (nicht gasgefüllten) Wolframglühlampe, doch ist einstweilen dieses Verhältnis noch sehr unsicher.

Trotz der Unvollkommenheit unserer bisherigen diesbez. Versuche können wir aber doch mit ziemlich grosser Sicherheit behaupten, dass man bei den phototropischen Krümmungen von *Avena* wenigstens 3 *verschiedene* + Krümmungen unterscheiden muss, die von 2 verschiedenen negativen Krümmungen oder Indifferenzstadien unterbrochen werden. Hierbei ist die Frage noch nicht völlig gelöst, unter welchen Umständen eine negative Krümmung an Stelle eines Indifferenzstadiums auftritt und umgekehrt. Mit der Wahl der Belichtung oder der Hafersorte hat das nach unseren bisherigen Erfahrungen *längst nicht* so viel zu tun¹⁾, als *vielmehr* mit dem *gerade vorhandenen Wachstumszustand*, in dem sich die Versuchspflanze befindet. Wir konnten z. B. eine negative Krümmung nur bei in gutfeuchter Erde befindlichen Pflanzen reproduzieren, wenn überdies der Durchbruch des Primärblattes noch nicht zu befürchten war. So ist es uns ferner gelungen, bei mit ultraviolettem Licht ($\lambda = 366 \mu\mu$)

¹⁾ Vgl. dazu ARISZ (1915), CLARK (1914) u. BURCKHARDT (1926).

vorbehandelten Pflanzen (analog der Wärmeverbehandlung!), welche unter guten Umständen sehr schnell wachsen, selbst ohne Rotation deutliche und starke negative Krümmungen hervorzurufen. Eine einwandfreie und exakte Beantwortung der Frage „Wie kommt eine negative Krümmung zu stande“, wird aber erst durch weitere Untersuchungen mit noch verfeinerter Messmethodik zu lösen sein.

Hier können wir jetzt nur etwas eingehender auf die Wachstumsverhältnisse der 3 positiven Krümmungen zu sprechen kommen, die in den Figuren 1, 2 u. 3 nach der in unserer vorigen Mitteilung (S. 621) angegebenen Methode ausgewertet worden sind. Jedesmal ist bereits 1—2 Std. vor der Belichtung (Pfeil!) das Wachstum unter Klinostatenrotation registriert worden, um auch einen genaueren Anhalt darüber zu haben, inwieweit das Dunkel-Wachstum durch die Belichtung geändert wird. Die Belichtung selbst war Spitzenbeleuchtung (2—3 mm), während ihrer Dauer blieb die Pflanze ruhig auf dem Topfhalter des intermittierenden Klinostaten stehen, um nach Möglichkeit jede Manipulationsreaktion auszuschalten.

Unter den Kurvendarstellungen sind einzelne, besonders beachtenswerte Stadien der Krümmungen, direkt von den betreffenden Filmbildchen abgezeichnet, dargestellt worden. Die Vergrößerung der Aufnahmen für die Ausmessung hatte jetzt den Massstab 51 : 1; mit ihm sind die in den Kurvenabbildungen durch die Ordinaten gegebenen Werte zu multiplizieren, wenn man die genaue Grösse bzw. den genauen Zuwachs der einzelnen Zone oder der ganzen Pflanze (total!) in einem beliebigen Stadium ermitteln will. Um die Zuwachswerte der einzelnen Zonen ferner deutlicher herauskommen zu lassen, sind die Nullpunkte (bezziffert!) der linken und rechten Flanke jeder Zone auf gleiche Höhe gebracht worden. Die belichtete Seite wird stets durch die punktierte Linie wiedergegeben, sodass die gezogenen Linien der Konvexseite entsprechen.

Bemerkt muss werden, dass in den vorliegenden 3 Kurvendarstellungen die ganz besonderen Feinheiten in dem Wachstumsablauf noch nicht dargestellt worden sind, da leider die bis jetzt angewandte Zonenmarkierung mittels Kohlepartikelchen infolge der unregelmässigen Form derselben eine bis auf 1 mm genaue Abmessung jeder Zone mittels Messrades bei stärkerer Vergrößerung noch nicht zulässt. Wir sind bestrebt, auch diesen Fehler unserer Methode noch zu beseitigen, glauben aber doch, dass schon die nur die Mittel- und ausgeglichenen Werte enthaltenden Kurven des Interessanten genug bieten.

Wenn wir nun die Interpretierung dieser Resultate an der Hand der in der Literatur vorhandenen Angaben versuchen, so müssen wir uns vor allen auf die bekannte Went-Cholodnysche Wuchshormontheorie und die von DILLEWIJN (1927) angegebenen Daten über die Lichtwachstumsreaktionen bei *Avena* stützen. DILLEWIJN hatte versucht, aus den bei einer bestimmten Lichtmenge resultierenden Lichtwachstumsreaktionen die bei einseitiger Belichtung folgenden Krümmungen vorauszusagen, und zwar

hielt er die primären, kurzen Reaktionen für Turgorreaktionen, die sekundären langen aber für Wuchshormonreaktionen. Wie nun unsere Kurven zeigen, tritt die primäre Lw.-Reaktion *stets* auf beiden Seiten der Pflanze auf, sie kann also *nicht* die Krümmung hervorrufen. Das tut *nur* die sekundäre Lw.-Reaktion, und zwar wohl nach der Vorstellung WENT's (1928a), indem die Wuchshormone ungleichseitig von der Spitze herabfliessen. Dieses ungleichmässige Herabdiffundieren der Wuchshormone kann man in den Kurvenabbildungen an den nacheinander in den einzelnen Zonen eintretenden Wachstumsänderungen sehr schön verfolgen. Theoretisch können die Wachstumsänderungen nach der Belichtung (im Vergleich zum Dunkelwachstum) durch 2 Faktoren bewirkt werden:

- a. Durch eine Aenderung in der Quantität der Wuchshormone durch das Licht.
 - b. Durch eine vom Licht bedingte andere Dehnbarkeit der Zellwände.
- a. + b. Durch beide Faktoren gleichzeitig.

Nach unserer Auffassung spielt der Faktor *b* bei den *hier* beschriebenen Versuchen im allgemeinen keine besondere Rolle, da ja nur 2—3 mm der ganzen Pflanze überhaupt belichtet worden sind; Faktor *a* ist aber nur insofern von Bedeutung, als die Wuchshormonmenge im Sinne WENT's (1928) nur ungleichmässig verteilt wird, total aber nahezu die gleiche bleibt. So gibt WENT auch einmal an, dass bei einer von ihm gebrauchten Lichtintensität, die eine 2. + Krümmung hervorruft, die gefundenen Wuchsstoffmengen gleich bleiben.

Anders liegen aber die Verhältnisse wohl nur bei *intensiver Dauerbelichtung* der *ganzen Pflanze*, die man am besten mit den Umständen vergleichen kann, wie sie bei einer mehrstündigen Beleuchtung des noch sehr kleinen Keimes zwecks Beeinflussung des Mesokotyls vorhanden sind. (Vgl. S. 809.) Das Krümmungswachstum bei Dauerbelichtung ist aber bislang von uns noch nicht hinreichend studiert worden, sodass wir darauf jetzt nicht weiter eingehen können.

Die 1. +, von uns dargestellte Krümmung (Fig. 1) ist wohl in jedem Falle eine reine Wuchshormonkrümmung, hervorgerufen durch ungleichmässigen Abfluss der Wuchshormone. Die ihr entsprechende Lichtwachstumsreaktion ist von DILLEWIJN anscheinend nicht behandelt worden. Die eigentliche Krümmung entsteht wohl in der 3. Zone, wo die Konvexeite viel schneller als die Konkavseite wächst. In der 4. und vor allem der 5. Zone bildet sich dagegen die Krümmung wahrscheinlich mehr dadurch aus, dass die Konkavseite plötzlich ihr Wachstum verringert, während das Wachstum der Konvexeite gleich bleibt.

Die 2. + Krümmung der Fig. 2 ist wohl auch in der Hauptsache durch ungleichmässige Verteilung der Wuchshormone bedingt. Ein wenig wird aber die einwandfreie Beurteilung des Ablaufes der Krümmung im einzelnen dadurch behindert, dass die Pflanze störende Nutationen macht, so z.B. in der 6. Zone von 60—150 min. (ist auf dem Film sogar mit blossen

Auge zu sehen!), und in der 2. und 3. Zone, wodurch der eigentliche Anfang der Krümmung undeutlich wird. In der 4. Zone fängt sie nach ca. 130 Min., in der 5. Zone nach ca. 170 Min. an. Allgemein betrachtet, kommt der Krümmungsverlauf der Totalwachstumskurve einigermaßen mit der Kurve der Lichtwachstumsreaktion überein, die DILLEWIJN (1927) auf S. 375 wiedergibt.

Ein wenig anders scheint sich schliesslich die 3. + Krümmung der Fig. 3 zu verhalten. Die starke und langdauernde Belichtung bewirkt, dass das in der Koleoptile nach unter dringende Streuungslicht, das auch auf den während der Belichtung gemachten Filmbildchen sehr deutlich zu sehen ist, dort in den mehr basalen Zonen schliesslich doch einen gewissen Einfluss ausübt. Vielleicht ist das die Ursache dafür, dass die Krümmung erst in der 3. und 4. Zone anfängt und sehr gering bleibt. Man muss annehmen, dass das Streuungslicht die Dehnbarkeit der Zellwände in der 1. und besonders 2. Zone so herabgesetzt hat, dass sich dort die ungleichmässige Verteilung der Wuchshormone in einem ungleichmässigen Wachstum nicht mehr auswirken konnte. In der 3. und 4. Zone war dagegen das Streuungslicht schon zu gering, um noch einen hemmenden Einfluss auf die Dehnbarkeit ausüben zu können¹⁾.

Was schliesslich die Lichtwachstumsreaktion betrifft, die bei dieser Krümmung auftritt, so kann man sie vielleicht ganz gut mit der von DILLEWIJN (1927) auf S. 347d reproduzierten vergleichen; man muss aber beachten, dass wir die kleineren Wachstumsunterschiede, die bereits während der Belichtung auftraten, nicht berücksichtigen konnten, weil die betreffenden Filmbildchen überbelichtet waren. Infolgedessen scheint es, als ob wir nur den 2. Teil der Kurven DILLEWIJN's erfasst haben.

Ueberblicken wir nun noch einmal das Gesagte über die 3 verschiedenen positiven Krümmungen, so sieht man, dass sich diese Krümmungen sowohl im Ausmass der Krümmung und in der Krümmungsverteilung über die verschiedenen Zonen, (selbst wenn man hier mit der differierenden Länge der Zonen rechnet), als auch in der Zeit und im Wachstumsverlauf kurz nach der Beleuchtung u.s.w. wohl unterscheiden lassen. Auch einige von uns gemessene Interferenzstadien zwischen 1. u. 2. positiver Krümmung und zwischen 2. und 3. positiver Krümmung zeigten ungefähr eine gewisse Mittelstellung zwischen den verschiedenen Krümmungen. Es wird aber noch sehr viel mehr Material nötig sein, ehe man die einzelnen Unterschiede, die bei den mannigfaltigen phototropischen Krümmungen, deren die Avenakoleoptile fähig ist, ganz präzise fassen und einer allgemeinen

¹⁾ Für die Richtigkeit dieser Erklärung sprechen verschiedene, neuerdings von uns unternommene Versuche mit starker Dauerbelichtung der ganzen Pflanze, welche nicht nur wieder den charakteristischen, durch eine plötzliche Zellwanddehnung verursachten „Wachstumssprung“ (In Fig. 3 durch gestrichelte Parallelen gekennzeichnet!), sondern obendrein noch eine darauf folgende, fast völlige Sistierung des Wachstums auf der beleuchteten Seite zeigen. Im übrigen bedarf aber dieser Wachstumssprung zu seiner Erklärung noch weiterer Untersuchungen.

Theorie unterordnen kann. Wir glauben aber, schon jetzt zur genüge gezeigt zu haben, dass sich die phototropischen Erscheinungen bei *Avena* völlig zwanglos den allgemeinen Wachstumserscheinungen dieser Pflanze unterordnen lassen, und dass somit, wie BÜNNING (1929) auch treffend bemerkt, BLAAUW (1918) mit seinen Vorstellungen über die Entstehung einer phototropischen Krümmung *prinzipiell völlig recht* hat, wenngleich seine Beweisführung im einzelnen vielleicht durch die neueren Ergebnisse der Forschung überholt und nicht mehr für richtig angesehen werden mag.

Botanisch Laboratorium.

Utrecht, Juni 1929.

LITERATURVERZEICHNIS.

- ARISZ, W. H. (1915): Untersuchungen über den Phototropismus. *Rec. trav. bot. néerl.* **12**, 44.
- BLAAUW, A. H. (1909): Die Perzeption des Lichtes. *Rec. trav. bot. néerl.* **5**.
 ————— (1918): Licht und Wachstum III. *Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool. Wageningen.* **15**, 173 ff.
- BÜNNING, E. (1929): Ueber die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. *Planta* **7**, H. 4, 650.
- BURCKHARDT, H. (1926): Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Lichtkrümmung der Avenakoleoptile. *Ztschr. f. Bot.* **18**.
- DU BUY, H. G. und NUERNBERGK, E. (1929): Ueber das Wachstum der Koleoptile und des Mesokot. von *Avena sat.* unter versch. Aussenbedingungen. *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, **32**, N^o. 5.
- CLARK, O. L. (1913): Ueber negativen Phototropismus bei *Avena sat.* *Ztschr. f. Bot.* **5**.
- DILLEWIJN, C. VAN (1927): Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. *Rec. trav. bot. néerl.* **24**.
- HORREUS DE HAAS, R. (1929): On the connection between the geotropic curving and elasticity of the cell-wall. *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam*, **32**, N^o. 3.
- NUERNBERGK, E. (1927): Untersuchungen über die Lichtverteilung in *Av. Kol.* u. a. phototropisch reizbaren Pflanzenorganen bei einseitiger Beleuchtung. *Bot. Abh.* **12**.
- WENT, F. W. (1928): Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. bot. néerl.* **25**.
 ————— (1928): „Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufs. *Rec. trav. bot. néerl.* **25A**, 483.
-