

BOTANISKA NOTISER

FÖR ÅR 1918

UTGIFNE

AF

C. F. O. NORDSTEDT

Häftet 2.

DISTRIBUTÖR

— C. W. K. GLEERUP, FÖRLAGSBOKHANDEL
LUND

LUND 1918, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

Über Beziehungen zwischen Reizgrösse und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus.

Von

HENRIK LUNDEGÅRDH.

Mit 13 Textfiguren.

I. Einleitung.

Alle Reizvorgänge sind gegliedert, indem man zwischen Wahrnehmung des Reizes (Perzeption) und Bewegung (Reaktion) unterscheiden muss. Die Reaktion hat zumeist auch äusserlich den Charakter einer Nachwirkung, indem die Präsentationszeit kürzer ist als die Reaktionszeit. Zwischen der Perzeption und der Reaktion findet in vielen Fällen eine Reizfortleitung statt. Aber auch wo Perzeption und Reaktion so ziemlich an demselben Ort stattfinden, z. B. in Stammspitzen, existiert eine Zwischenzeit und man stellt sich vor, dass der Reizzustand (Excitation, Erregung) während derselben die auf Reaktion hinielenden inneren Vorgänge in Gang setzt. Zwischen Reizaufnahme und Reaktion besteht, kurz gesagt, eine »Transmission« des Reizes. Diese Reiztransmission ist, wie leicht einzusehen, kein einheitlicher Prozess, obwohl die ihn zusammensetzenden Einzelvorgänge bis auf die Reizleitung völlig unbekannt sind. Aber auch Reizaufnahme und Reaktion sind voraussichtlich nicht einfach. Die experimentelle Forschung hat gezeigt, dass jeder äussere Reizanlass mehrere getrennte Perzeptionsvorgänge verursachen kann. Und jede Perzeption ruft eine besondere Reaktion hervor. So reagieren Seitenwurzeln und -Sprosse zugleich positiv und negativ geotropisch (LUNDEGÅRDH 1917). Für den Phototropismus ist Ähnliches durch die Untersuchungen von BLAAUW (1908)

und ARISZ (1915) bekannt (vgl. auch TRÖNDLE 1910 über die Permeabilität). Die äusserlich hervortretende Bewegung ist deshalb vielfach der Resultant zwischen zwei Reaktionszuständen. Ausser tropisch pflegt der äussere Reiz auch stimmungsändernd (tonisch) zu wirken, was natürlich noch mehr zur Komplikation des Reizprozesses beiträgt.

Da mehrere Reizprozesse durch denselben äusseren Faktor ausgelöst werden können, so gewinnt selbstverständlich die Frage nach den Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion ein erhöhtes Interesse. Die Gliederung der Reizprozesse wird ja eben indirekt durch Besonderheiten der äusseren Reaktion bei wechselnder Reizintensität und Reizdauer nachgewiesen. Betreffs des Geotropismus wird durch die Schwerkraft, soweit bisher bekannt, nur in *plagiotropen* Organen gleichzeitig positive und negative Reaktion (obwohl nach sehr verschiedener Induktionszeit) ausgelöst. Für Hauptspresse liegen keine ausgedehnteren Untersuchungen vor: Bei *Coleus* wird durch die Schwerkraft keine geopositive nur geonegative Reaktion ausgelöst (LUNDEGÅRDH 1918 S. 53), möglicherweise verhalten sich die Sprosse der Baumarten anders (a. a. O. S. 77). Ob geopositive Reaktion durch Zentrifugalkraft erzielbar wäre, ist hier unbekannt. Betreffs der Hauptwurzeln von *Lupinus* haben dagegen JOST und STOPPEL (1912) Zentrifugversuche gemacht und sie fanden bei sehr hoher Schleuderkraft und Dauerreizung einen teilweisen Umschlag der Reaktion von geopositiver in geonegative. Meine Ergebnisse mit Seitenwurzeln liessen nun vermuten, dass negative Reaktion in Wurzeln bei niedrigeren Intensitäten als JOST gefunden aufträte. Ferner sollte man die Reaktion als Nachwirkung unter konstanten Bedingungen beobachten und auch Vergleichsserien mit Schwerkraftreizung machen, um zu sehen, ob nur die Reizmenge, nicht auch die Intensität in Frage kommt.

Die letztere Frage hat ja grosse Bedeutung für die Auffassung des Reizmengegesetzes, dessen Gültigkeitsbereich noch nicht hinreichend untersucht ist. Endlich sollte man, um die Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion näher kennen zu lernen, die Reaktionsstärke und Reaktionsgeschwindigkeit bei wechselnder Reizung genauer als bisher geschehen bestimmen. Als Mass für die Reaktion wurde bisher fast ausschliesslich die »Reaktionszeit« benutzt, d. h. der Zeitpunkt, bei dem die Phase der konstanten Geschwindigkeit (die eumotorische Phase, siehe 1917 a S. 56, b S. 50) beginnt. Nur MAILLEFER, TRÖNDLE und ARISZ haben das Fortschreiten der Reaktion durch Messungen zu verfolgen versucht. Die Methodik der erwähnten Forscher ist aber unzureichend oder (betreffs TRÖNDLE) auch nicht technisch einwandfrei. Durch die von mir ausgearbeitete Registrierungs-technik wird es möglich, die Reaktion exakt zu messen, auch in kleinsten Zeitintervallen und bei einem grossen Material.

II. Methodik.

Über die Methodik ist das meiste, was interessieren kann, schon in meiner Abhandlung 1917 a mitgeteilt. Als Material diente, wie früher, die reine Rasse *Concordia*-Erbsen aus Svalöf. Dieselben wurden 24 Stunden in Wasser im Dunkeln eingeweicht, dann auf goldene Nadeln aufgespiesst und in zwei parallelen Reihen in die Petrischalen befestigt (1917 a S. 8). Austreiben der Wurzeln und das Klinostatieren nach der Reizung fand in dem elektrischen Termostat statt. Der Klinostat lief in Intervallen von 60° und 2 Minuten, also eine ganze Umdrehung in 12 Minuten. Folglich wurde alle 12 Minuten registriert (bei langdauernden Versuchen alle 24 oder 60 Minuten). Die Exposition lasse ich nunmehr durch eine ausserhalb des Termostaten plazierte Glühlampe geschehen (um etwaige Störungen

durch Termotropismus zu entfliehen). Die hintere Wand hat zu diesem Zweck ein Fenster aus doppeltem Spiegelglas. Die Lampe wird durch ein Relä mit der Kontaktuhr verbunden.

Die Schwerkraftreizung fand selbstverständlich im Termostat statt. Mit Zentrifugalkraft gelang dies leider nicht, sondern die Objekte müssten während der Reizung auf die im Zimmer stehende Zentrifuge gebracht werden. Für Reizintensitäten bis zu etwa 20 g habe ich folgende Anordnung gebraucht. An die Zentrifugachse wurde eine Latte aus Holz von etwa 180 Zm. Länge angeschraubt (das Loch in der Mitte). An jeder Ende der Latte war eine besondere Klemmvorrichtung angebracht, in die die Petrischalen passten. Die Achse hatte einen konischen Zapfen, an dem ein Tourenzähler befestigt war. Der Gang der Versuche war nun der, dass die Schale mit den Wurzeln aus dem Termostat herausgenommen und auf das Lattenende festgeklemmt wurde, dann gleich die Zentrifuge in Gang gesetzt; nach 300 Sek. (5 Min.) abgebrochen und die Schale in dem Termostat auf die Klinostatachse befestigt¹⁾ und diese in intermittierende Bewegung versetzt. Alle Operationen wurden natürlich möglichst rasch vorgenommen, damit der Wärmeverlust der Objekte gering bliebe. Zumeist wurde die Schale während des Zentrifugierens mit schwarzem Wollenstoff oder Watte umhüllt. Ferner wurde im Zimmer nur künstliche Beleuchtung benutzt (um etwaige Stimmungsänderungen zu vermeiden); die Temperatur wurde auf 18°—20° gehalten (im Termostat etwa 25°). Bei der kurzdauernden Reizung dürfte die Temperatursenkung in den Schalen sehr gering gewesen.

Bei mehr als 21 g konnte ich die beschriebene Anordnung nicht mehr benutzen, denn der Luftwiderstand gegen die Holzarme wurde zu gross. Die Keim-

¹⁾ Über den hierbei benutzten Schalenhalter, siehe 1917 a S. 11.

linge müssten aus den Schalen herausgenommen und einzeln mittels Nadeln an der Peripherie einer dicken Korkscheibe (Diam. 20 Zm.) befestigt werden, unter der gebräuchlichen Schutzglocke. Nach der Reizung wurden die Objekte wieder auf die langen Nadeln aufgereiht und in eine Petrischale gebracht. Diese Methode ist selbstverständlich nicht einwandfrei, besseres dürfte wohl aber kaum zu erreichen sein. — Der Reizwinkel war überall 90° und bei der Rotation am Klinostat standen die Wurzeln parallel mit der Achse.

Die Reaktion wurde an dem Film mittels Vergrößerungsapparat und Gradscheibe als Totalablenkung der Spitze gemessen. Die Berechtigung dieser Vereinfachung des Messens geht zur Genüge aus meinen Befunden über den Reaktionsverlauf hervor (1917 a S. 55). Verschiedene Spezialfragen, wie »Reaktionszeit«, Krümmungsform, Zusammenhang zwischen Wachstum und Reaktion usw. lassen sich natürlich unschwer mittels der scharfen Serienbilder beantworten, wie aus der folgenden Darstellung hervorgeht.

Bei genauer Methodik (möglichst konstanten Versuchsbedingungen und gleichmässiger Vorbereitungstechnik) und reinem Material wird die fluktuierende Variation eingeschränkt, aber natürlich nicht aufgehoben. Schon RUTGERS (1912) fand, dass die Empfindlichkeit bei Aufbewahrung der Samen sinkt, sogar in wenigen Monaten nicht unerheblich. Ich habe auch dergleichen lästige Erfahrungen gemacht. Noch grösser werden die Unterschiede, wenn man Ernten aus verschiedenen Jahren vergleicht. Ich habe Samen aus 1915 und 1916 benutzt und die Versuche erstrecken sich über etwa 9 Monate. Die beiden Zentrifugalkraftreihen werden die Differenzen der »Jahrgänge«, die beiden Schwerkraftreihen die Unterschiede desselben Materials zu verschiedener Jahreszeit zur Schau tragen.

Infolge dieser Veränderlichkeit des Materials erheben

sich fast unüberwindliche Schwierigkeiten, wenn man grössere Versuchsreihen parallel anstellen will. Aus diesen und anderen Gründen habe ich die hier vorgeführten Untersuchungen nicht in so grosser Ausdehnung verfolgt, als meine erste Absicht war. Immerhin mag erwähnt sein, dass im Ganzen wohl 1000—1500 Wurzeln registriert und etwa 7000 Winkelmessungen gemacht wurden.

III. Der allgemeine Verlauf der Bewegung.

Ehe ich an die Schilderung der Versuchsreihen gehe, müssen zuerst einige Bemerkungen über den Bewegungsgang vorausgeschickt werden. Die Bewegung zerfällt, wie ich früher dargelegt habe (1917 a u. b), in drei Stadien oder Phasen: Die Startphase, die Phase der konstanten Geschwindigkeit (eumotorische Phase) und das Einsetzen der Gegenreaktion. Die Grenze zwischen der Startphase und der eumotorischen Phase ist sicher nicht zufällig, sondern bedeutet einen Umschlag, indem die Reaktion sich von nun an frei entfaltet, ohne von andern vorhandenen Bewegungszuständen merkbar gehemmt zu werden. Die Reaktion beginnt aber sicher viel früher und man darf deshalb voraussetzen, dass die Länge der Startphase mit der Reaktionsgeschwindigkeit ab- oder zunimmt. Die Definition der »Reaktionszeit« als die Zeit, nach der die Reaktion eben sichtbar wird, deckt sich so ziemlich mit dem Grenzpunkt zwischen der Startphase und der eumotorischen Phase. Es gibt noch eine Reaktionszeit, die durch den Grenzpunkt zwischen der eumotorischen Phase und dem Einsetzen der Gegenreaktion, d. h. als die Geschwindigkeit wieder abzunehmen beginnt, bestimmt wird. Ich nenne diesen zweiten Grenzpunkt das Reaktionsoptimum und die Zeit bis zum Erreichen desselben »die Reaktionsoptimumzeit«.

Der weitere Verlauf der Reaktionskurve hängt

sehr von der Beschaffenheit der Gegenreaktion ab. Und es leuchtet ein, dass mit dieser auch die Lage des absoluten Reaktionsmaximums wechselt. Nun ist faktisch die Gegenreaktion sehr variabel. Das Reaktionsmaximum kann daher nicht als zuverlässiges Mass des Bewegungseffekts angesehen werden. Gleiches gilt selbstverständlich für die Reaktionsmaximumzeit, die innerhalb weiter Grenzen schwankt.

Was die Gegenreaktion anbetrifft, so kann sie von zweierlei Art sein, nämlich autotropisch oder negativ geotropisch. Die Scheidung oder Unterscheidung kann grosse Schwierigkeiten bereiten. Man befindet sich hier auf ganz unbearbeitetem Boden, denn die Rektipetalität ist, trotz des alten Namens, noch so ziemlich rätselhaft und über negativen Geotropismus der Keimwurzeln ist nicht mehr als was JOST und STOPPEL (1912) gefunden bekannt.

Bei den *Pisum*-Wurzeln tritt die Gegenreaktion teils als Verlangsamung und Ausgleichung der Primärkrümmung, teils als Neukrümmung an der Spitze auf, und diese Ueberkrümmung ist der Zeit nach die spätere. Solche Gegenkrümmung der Spitze tritt sowohl am Klinostat als wenn die Wurzeln nach der Reizung senkrecht nach unten gestellt werden, sowohl in Luft als in Erde oder Sägespänen auf.

IV. Beziehungen zwischen Reizdauer und Reaktion bei Schwerkraftinduktion.

Im Winter 1916—1917 wurden Versuche mit dem Samenmaterial aus 1915 gemacht, von denen ich unten einige zusammenstelle. Ich bringe hier, wie im folgenden, nur die Mittelwerte, berechnet für jeden Ablebungspunkt. Die ausführlichen Protokolle würden nämlich zu viel Platz einnehmen. Was betreffs der Einzelheiten von Interesse für uns ist, will ich später aus ihnen herausholen.

Tabelle I. März 1917.

Samen aus 1915. Versuche im elektrischen Termostat. Totalablenkung der Spitze im Mittel.

Versuch 248. 25° C. 26 Wurzeln Reizdauer 5 Minuten		Versuch 352. 25° C. 11 Wurzeln Reizdauer 10 Minuten		Versuch 354 A. 25,1° 13 Wurzeln Reizdauer 10 Minuten		Versuch 359. 24,7° 10 Wurzeln Reizdauer 20 Minuten	
0 Min.	12 Min.	0,8°	18 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.
+	24	0,2°	30	0,5°	48	21,5°	48
+	36	2,4° (2,2°)	42	2,3° (1,8°)	60	27,7° (6,2°)	60
+	48	4,7° (2,2°)	54	5,6° (3,5°)	84	40,0° (2 × 6,11°)	84
+	60	7,3° (2,8°)	66	8,6° (3,0°)	108	46,8° (6,8°)	108
+	96	16,3° (3 × 5°)	78	12,8° (4,2°)	132	47,8°	132
—	108	18,1° (1,8°)	90	15,2° (2,4°)	156	44,5°	156
—	120	20,5°	102	18,0° (2,8°)	180	40,4°	180
—	132	21,3°	114	22,0° (4,0°)	204	39,9°	204
—	144	21,6°	126	21,5°	228	30,7°	228
—	156	19,7°	138	20,6°	252	24,0°	252
—	168	20,5°	150	19°	276	28,9°	276
—	180	19,5°	162	17,1°	300	23,2°	300
—	192	18,6°	174	16,3°	324	22,7°	324
—	204	18,6°	186	13,7°	—	—	—
—	240	16,5°	210	12,4°	—	—	—
—	252	15,6°	222	10,6°	—	—	—
—	264	14,1°	—	—	—	—	—
—	276	14,9°	—	—	—	—	—
—	288	13,8°	—	—	—	—	—
—	300	12,5°	—	—	—	—	—
—	312	12,9°	—	—	—	—	—
—	324	11,9°	—	—	—	—	—
—	336	12,0°	—	—	—	—	—

Der Bewegungsverlauf war in diesen Versuchen so regelmässig, dass man berechtigt ist, die Maxima zu vergleichen. Und man sieht, dass diese sich etwa wie 1 : 2 : 4 verhalten, also proportional mit den Reizzeiten. Für jede Verlängerung der Reizzeit um 5 Min. erhöht sich das Reaktionsmaximum auf etwa 12°. Da dies eben die Maximalkrümmung nach 5 Min. Induktion ist, so besteht also eine einfache Proportionalität zwischen Reizdauer und Reaktionsmaximum, was durch folgende Gleichung ausgedrückt wird,

$$R_m = k \cdot r, \quad (1)$$

wo R_m = Reaktionsmaximum in Grad, r = Reizdauer und k eine Konstante ist.

Diese einfache Gleichung drückt auch die Beziehung zwischen Reizdauer und Reaktion aus, wenn wir statt des Maximums den Grenzpunkt zwischen der eumotorischen Phase und dem Einsetzen der Gegenreaktion nehmen. Dieser Punkt ist aus obiger Tabelle für jeden Versuch leicht zu bestimmen. Im Versuch 248 ist die Geschwindigkeit konstant bis 60 Min. (etwa 5° i. d. Min.), also bis 10,0°; im Versuch 352 setzt die Gegenreaktion bei 20,5°, im Versuch 354 bei 22,0° und im Versuch 359 bei 40,0° ein. Bei graphischer Darstellung treten die Grenzpunkte deutlich als Knicke an der bisher geraden Kurve hervor. Das Verhältnis der Reaktionsoptima ist 10 : 21,2 : 40, also wie oben. Wollen wir obige Formel benutzen, so wird k jetzt = 2. — Völlige Uebereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Werten kann man selbstverständlich nur bei einem grossen Material erwarten. Auch sollte man Registrierungen möglichst häufig machen, um die Grenzpunkte genau bestimmen zu können. Hierbei ist nicht ausser Acht zu lassen, dass die Genauigkeit nicht über die unvermeidlichen Ablesungsfehler reichen kann. Der subjektive Fehler, den ich bei der Messung von Haupt-

wurzeln zu begehen pflege, habe ich nicht bestimmt. Durch einen Zufall hatte ich aber bei meinen Studien über Nebenwurzeln zwei voneinander unabhängige Ablesungsserien an einem Versuch gemacht (1917 b S. 56). Die Zahl der Einzelmessungen war 2×92 und der mittlere Fehler $\pm 1,63^\circ$. Seitdem habe ich die Messungsmethodik verbessert, so dass der Fehler nunmehr geringer sein dürfte ¹⁾. Ein Blick auf Tabelle I zeigt aber, dass man sich schon bei Registrierungsintervallen von 12 Minuten der Fehlergrenze nähert. Zumeist wurde deshalb nur alle zwei Bilder gemessen.

Wir haben bisher nur die Reaktionsoptima oder -Maxima verglichen. Wie verhalten sich die Geschwindigkeiten? — Dass sie nicht gleich sind, sieht man ohne weiteres daraus, dass das Maximum $47,8^\circ$ im Versuch 359 etwa nach derselben Zeit erreicht wird, als die Maxima $21,6^\circ$ und $22,0^\circ$ in den Versuchen 352 und 354. Nun darf man selbstverständlich nur die Geschwindigkeit in korrespondierenden Teilen der Kurven vergleichen, und hierzu eignen sich nur die eumotrischen Phasen, wo die Reaktion einen fast konstanten Verlauf hat. Ich berechne die Geschwindigkeit als das Mittel aus demjenigen Stadium, in dem die Bewegung am schnellsten und gleichmässigsten geht, bezogen auf 60 Minuten, also die durchschnittliche Ablenkung der Wurzelspitze in einer Stunde. Im Versuch 248 war die Ablenkung von 30 bis 60 Minuten $5,1^\circ$, die Geschwindigkeit also $10,2^\circ$ i. d. St. Im Versuch 352 greife ich das Intervall 48—96 Minuten aus, im Versuch 354 42—114 Minuten, im Versuch 359 48—108 Minuten, wie aus Tabelle I erhellt. Die Geschwindigkeiten sind bezw. $14,5$, $16,4$ und $25,3$. Nehmen wir das Mittel der beiden Werte für 10 Min. Reizdauer, so ergibt sich die Relation $10,2 : 15,5 : 25,3$. Bei graphischer Dar-

¹⁾ Ein Übelstand ist die parabolische Form der Spitze. Gemessen wurde immer die Mittellinie der Spitzenparabel.

stellung sieht man, dass diese Werte auf einer geraden Linie belegen sind, die aber nicht durch Origo geht, sondern die y -Achse oberhalb desselben schneidet. Bezeichnen wir dieses Stück mit h , so lässt sich das Verhältnis zwischen Reizmenge (r_m) und Reaktionsgeschwindigkeit (v) durch die Formel

$$\frac{r_m}{r_{m_1}} = \frac{v - h}{v_1 - h} \quad (2)$$

ausdrücken. Die Konstante h lässt sich berechnen, nachdem die Formel so umgestellt wird:

$$h = \frac{r_{m_1}v - r_mv_1}{r_1 - r} \quad (2 \text{ a})$$

Sie wird für die Reizmengenverhältnisse $\frac{5}{10}$ und $\frac{1}{20}$ bzw. 4,9 und 5,7, im Mittel = 5,3. Jetzt können wir, von dem niedrigsten Wert ausgehend, die folgenden Geschwindigkeitswerte berechnen, nachdem die Formel nochmals umgestellt ist

$$\begin{aligned} v_1 &= \frac{r_{m_1}v + h(r - r_1)}{r} = \frac{r_{m_1} \cdot 10,2 + 5,3 \cdot 5 - 5,3 r_{m_1}}{5} \\ &= \frac{4,9 r_{m_1} + 26,5}{5} \end{aligned}$$

Die Reihe der gefundenen und berechneten Werte wird sodann:

Reizmenge	5	10	20	g -Min.
Reaktionsgeschw. gef.	10,2	15,5	25,3	
ber.	10,0	15,1	24,9	

Die berechneten und gefundenen Werte stimmen vorzüglich, was die Richtigkeit der Formel beweist.

Die Formel (2) für die Reaktionsgeschwindigkeit besagt, dass die zugeführten Reizmengen mit den Geschwindigkeiten minus einer Konstante proportional sind. Diese Konstante äussert sich wie einen

Tabelle II. Oktober 1917.
Samen aus 1915. Versuche im elektrischen Termostat.

a. Versuch 380, 26,2° 21 Wurzeln Reizdauer 10 Minuten		b. Versuch 384, 24,9° 9 Wurzeln Reizdauer 20 Minuten		c. Versuch 390, 25,3° 11 Wurzeln Reizdauer 20 Minuten		d. Versuch 385, 25,5° 12 Wurzeln Reizdauer 30 Minuten	
0 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.	0°
64	4,9°	68	8,0°	44	3,6°	64	10,7°
88	8,2° (3,3°)	92	14,0° (6,0°)	80	17,3°	88	17,7° (7,6°)
112	11,7° (3,3°)	116	15,0° (1,0°)	104	25,6° (2,3° × 20,3°)	112	22,6° (4,9°)
136	10,4°	140	20,6° (5,6°)	164	44,8° (19,3°)	136	31,7° (9,1°)
160	9,0°	164	21,0°	224	47,5° (2,7°)	160	40,4° (8,7°)
184	5,7°	176	24,4°	284	55,5° (8,8°)	184	44,2° (8,8°)
208	4,2°	200	23,7°	344	63,7° (8,1°)	208	44,8° (0,6°)
232	3,4°	224	24,0°	404	69,5° (5,8°)	232	45,8° (1,6°)
256	2,8°	248	24,8°	464	81,7° (12,1°)	256	51,0° (5,1°)
—	—	272	24,1°	524	91,2° (9,8°)	24	78,3°
—	—	296	23,4°	584	101,6° (10,4°)	—	—
—	—	—	—	644	100,0°	—	—
—	—	—	—	704	95,5°	—	—
e. Versuch 391, 25,3° 14 Wurzeln Reizdauer 30 Minuten		f. Versuch 386, 25,2° 14 Wurzeln Reizdauer 40 Minuten		g. Versuch 392, 25,6° 11 Wurzeln Reizdauer 40 Minuten		h. Versuch 393, 25,6° 14 Wurzeln Reizdauer 50 Minuten	
0 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.	0°
54	11,2°	64	7,5°	64	8,0°	74	3,4°
114	34,6° (23,1°)	112	27,1° (19,6°)	124	36,4° (28,8°)	184	41,8° (38,4°)
174	57,7° (23,1°)	200	72,3° (27,1°)	184	55,1° (18,7°)	194	55,6° (13,6°)
234	67,8° (9,6°)	236	76,8° (4,5°)	244	56,0° (0,6°)	254	58,8° (3,5°)
294	81,4° (14,1°)	272	87,5° (0,7°)	—	—	—	—
354	96,7° (15,3°)	308	98,4° (10,6°)	—	—	—	—
474	130,0° (2 × 16,6°)	344	107,2° (8,8°)	—	—	—	—
594	152,8° (2 × 11,6°)	368	118,0° (10,6°)	—	—	—	—
654	153,5° (0,7°)	—	—	—	—	—	—

i. Versuch 388. 25,4° 14 Wurzeln Reizdauer 50 Minuten		k. Versuch 389. 25,6° 10 Wurzeln Reizdauer 60 Minuten	
0 Min.	0°	0 Min.	0°
60 »	7,6°	60 »	10,0°
120 »	38,7° (31,1°)	120 »	46,2° (36,2°)
180 »	59,1° (20,4°)	180 »	76,4° (30,2°)
240 »	68,1° (9,0°)	240 »	96,7° (20,3°)
300 »	75,7° (7,6°)	300 »	116,4° (19,7°)
360 »	95,9° (20,3°)	360 »	131,6° (15,2°)
480 »	107,2° (11,3°)	420 »	146,0° (14,4°)
600 »	106,3°	480 »	150,4° (4,4°)
720 »	87,6°	—	—

Hemmungsfaktor, der macht, dass die Geschwindigkeit nicht so schnell wie das Reaktionsoptimum bei steigender Reizmenge zunimmt.

Wir haben nunmehr die Erfahrungen an einem ausgedehnteren Material zu prüfen und nachzusehen, ob die aufgefundenen Gesetzmässigkeiten auch für höhere Reizmengen gültig sind. Mit der Schwerkraft kann man allerdings nur eine beschränkte Reizmenge zuführen, namentlich wenn man nur innerhalb der Reaktionszeit reizen will. Diese ist bei den *Pisum*-Wurzeln etwa eine Stunde. Längere Reizungen habe ich nicht versucht, denn die Krümmung schreitet bekanntlich, einmal begonnen, ziemlich schnell fort und macht es unmöglich, die wirklich aufgenommene Reizmenge zu bestimmen. Die in beistehender Tabelle mitgenommenen Versuche wurden zwischen 6 und 25 Oktober 1917 gemacht und zwar mit Samen aus 1915¹⁾. Da diese jetzt fast ein Jahr älter als in Tabelle I waren, sind die Resultate mit den obigen nicht direkt vergleichbar, wie wir auch sehen werden.

Die Resultate dieser Versuchsreihe sind unter sich nicht so gut übereinstimmend wie betreffs Tabelle I, was wesentlich auf dem wechselvollen Auftreten der

¹⁾ Die Samen aus 1917 keimen noch sehr unregelmässig und waren deshalb unbrauchbar.

Gegenreaktion beruht. Während in Tabelle I die Bewegungskurve einen regelmässigen Verlauf hatte, mit deutlichem Maximum und prompt einsetzender Ausgleichung; finden wir in Tabelle II ein Maximum nur im Versuch a 380 (10 Min. Reizdauer). Schwächere Maxima wurden in den Versuchen c 390 und i 388 erst nach etwa 10 Stunden erreicht. Aus diesem Grund kann man hier nur die Reaktionsoptima vergleichen. Ueber die Bestimmung derselben ist hier folgendes zu bemerken.

Die eumotorische Phase hat, namentlich bei höheren Bewegungsintensitäten, keinen ganz regelmässigen Verlauf. Wie ich schon 1917 a S. 56 bemerkt habe kommen dann und wann Knicke oder schwächere Abweichungen vor, die Schwankungen in der Reaktionsgeschwindigkeit anzeigen. In Tabelle II a, b, c, d, e, f und g ist es leicht, die obere Grenze der eumotorischen Phase zu bestimmen (vgl. die Ziffern in Parenthese!), denn die Verlangsamung tritt hier recht plötzlich auf, obwohl die Bewegung noch lange fortsetzt und nach einer Pause sogar aufs Neue mit erhöhter Geschwindigkeit einsetzen kann (siehe z. B. c, f), wenn auch immerhin schwächer als vorher. Grössere Schwierigkeit bereiten die Versuche h und k, denn hier nimmt die Geschwindigkeit allmählich ab, ohne deutlichen Grenzpunkt. Im Versuch i steigt die Geschwindigkeit zwischen 300 und 360 Minuten wieder heftig, so dass die Lage des richtigen Grenzpunktes unsicher bleibt. Es kann wohl kaum anders sein, denn auch der Endpunkt der eumotorischen Phase ist kein Charakteristikum *quand même*, sondern nur das empirisch brauchbarste Mass, über dessen Tragweite später die Rede sein wird. Theoretisch richtiger wäre vielleicht übrigens, das Optimum jeder Wurzel für sich zu bestimmen, und das Mittel aller Einzelbestimmungen zu nehmen, statt die Abnahme der durchschnittlichen Geschwindigkeit festzustellen.

Die Parallelversuche, namentlich bei 30 und 40 Minuten Reizdauer geben bedeutend auseinandergehende Werte. Nehmen wir das Mittel, so bekommen wir folgende Reihe:

Reizdauer.....	10	20	30	40	50	60 Min.
Reaktionshöhe gef.	11,7°	32,7°	49,1°	64,0°	68,8°	76,4°
»	ber. 15,1°	30,2°	45,3°	60,4°	75,5°	90,6°

In der untersten Reihe ist die Reaktionshöhe nach der Formel $R = k \cdot r$ berechnet, mit $k = 1,51$ als das Mittel der vier ersten Werte. Gefundene und berechnete Werte stimmen, wie man sieht, recht gut bis auf 50 Min. Reizdauer. Dann werden die berechneten Werte zu hoch, was besagt, dass das Reaktionsoptimum jetzt langsamer als vorher zunimmt, wenn die Reizdauer erhöht wird. Jedoch sei nochmals darauf hingewiesen, dass diese beiden letzten Werte aus oben erwähnten Gründen nicht ganz zuverlässig sind. Und vielleicht hängt die Schwierigkeit, das Reaktionsoptimum hier zu bestimmen, eben mit dem Auftreten einer Gegenreaktion zusammen, die die Primärreaktion herabdrückt. Wir werden bei den Zentrifugalversuchen ähnliche Erfahrungen machen.

Gehen wir nunmehr daran, die Reaktionsgeschwindigkeit zu berechnen! Wir verfahren ähnlich wie bei Tabelle I und bekommen folgende Werte:

Reizdauer	10	20	30	40	50	60 Min.
Reaktionsgeschw.-keit gef.	9,2	17,9	23,0	29,6	34,8	36,2
»	ber. 12,2	18,0	23,8	29,6	35,4	41,2

Die Werte in der letzten Reihe sind nach der Formel (2) worin $h = 11,1$ berechnet. Sie stimmen gut mit den gefundenen, bis auf den Wert nach 60 Minuten, der zu niedrig ist. Offenbar nimmt die Geschwindig-

keit nur bis zu einer gewissen Grenze laut der Formel (2) zu, um später langsamer zuzunehmen, wenn die Reizdauer steigt. Ich will hier besonders hervorheben, dass die Geschwindigkeit ein sichereres Mass der Reaktion ist als die Reaktionshöhe. Denn die Werte aus den Parallelversuchen unterscheiden sich nur wenig voneinander, was um so auffallender ist, als ja die Reaktionsoptima sehr variierten. Die Werte sind wie folgt:

b: 15,0	d: 22,7	f: 30,8	h: 38,4
c: 17,9	e: 23,0	g: 29,6	i: 34,8

V. Beziehungen zwischen Reizintensität und Reaktion bei Zentrifugalkraftreizung.

Die eben geschilderten Versuche ergaben, dass die Reaktionshöhe erst nach recht ansehnlicher Reizung, 40—50 *g*-Minuten, nicht mehr proportional der Reizmenge zunimmt. Die Geschwindigkeit beginnt erst bei 50—60 *g*-Minuten von der Formel (2) abzuweichen. Der Reaktionserfolg steht also innerhalb weiter Grenzen in einfacher Beziehung zur Reizmenge. Wenn diese auf das doppelte erhöht wird, so wird auch die optimale Ablenkung der Wurzelspitze doppelt so stark. Nun muss es für die Beurteilung dieser Ergebnisse von grossem Interesse sein, die Reizmenge durch Änderung der Intensität bei gleichbleibender Dauer zu variieren. Ich habe zwei Versuchsserien, mit Samenmaterial aus verschiedenen Jahren, gemacht, und beginne mit den ältesten Samen.

Tabelle III. Febr. und März 1917.

Samen aus 1915. Reizung an der Zentrifuge, sonst im Termostat.
Reizdauer überall 5 Minuten (300 Sek.)

a. Versuch 332. 25° 1,092 g. 16 Wurzeln		b. Versuch 331. 24,8° 1,743 g. 24 Wurzeln		c. Versuch 330. 25° 5,945 g. 14 Wurzeln		d. Versuch 346. 25° 9,25 g. 11 Wurzeln	
0 Min.	0°	0 Min.	0°	0 Min.	0°	8 Min.	0°
21 »	2,3°	15 »	3,3°	18 »	0°	56 »	0°
33 »	5,2°	27 »	5,3°	30 »	0,34°	80 »	12,5°
45 »	7,6°	39 »	5,9°	42 »	3,5°	104 »	24,1°
57 »	10,2°	51 »	8,5°	54 »	10,8°	116 »	37,5°
69 »	12,3°	63 »	10,7°	66 »	19,8°	128 »	45,6°
81 »	14,0°	75 »	13,2°	78 »	27,0°	152 »	50,6°
93 »	13,6°	87 »	15,5°	90 »	38,5°	176 »	59,8°
105 »	13,1°	99 »	17,9°	102 »	51,3°	200 »	67,9°
153 »	2,6°	111 »	19,5°	114 »	59,1°	224 »	73,1°
—	—	123 »	18,6°	126 »	62,6°	248 »	76,9°
—	—	—	—	138 »	65,6°	284 »	68,1°
—	—	—	—	150 »	69,7°	—	—
—	—	—	—	162 »	64,5°	—	—
—	—	—	—	186 »	55,6°	—	—
—	—	—	—	210 »	64,4°	—	—
—	—	—	—	234 »	33,9°	—	—
—	—	—	—	258 »	12,7°	—	—
—	—	—	—	282 »	7,5°	—	—

e. Versuch 348. 25,3° 10,46 g 13 Wurzeln		f. Versuch 347. 25,15° 21,1 g 14 Wurzeln	
12 Min.	0°	14 Min.	0°
60 »	14,1°	62 »	18,6°
96 »	36,0° (21,8°)	86 »	38,0° (19,4°)
120 »	52,2° (16,3°)	122 »	51,3° (13,3°)
144 »	64,6° (12,4°)	134 »	55,2°
168 »	74,1° (9,3°)	146 »	60,1° } (8,8°)
192 »	82,2° (8,1°)	158 »	64,2°
216 »	85,1° (2,8°)	182 »	70,4° (6,3°)
240 »	85,7°	206 »	74,4° (4,0°)
264 »	86,3°	230 »	76,4° (2,0°)
288 »	89,5°	254 »	81,8° (5,4°)
312 »	80,0°	278 »	76,9°
348 »	100,7°	302 »	74,3°
—	—	326 »	76,5°

In diesen Versuchen tritt, wie in Tabelle I, zumeist ein deutliches Reaktionsmaximum auf. Jedoch ist der Krümmungsausgleich nur in den drei ersten Versuchen erheblich, in e ist das Maximum sogar vorübergehend, wahrscheinlich auch in f, obwohl die Registrierung nach 5—6 Stunden abgebrochen wurde. Wir lassen daher die absoluten Maxima beiseite und versuchen es, wie oben, die Reaktionsoptima zu bestimmen, was ohne besondere Schwierigkeiten gelingt, wie aus den Geschwindigkeitsangaben hervorgeht, ausgenommen für die grössten Reizmengen (e und f), wo man, wie in Tabelle II, ein allmähliches Sinken der Bewegungsgeschwindigkeit bemerkt.

Reizintensität..... 1,1g 1,7g 5,9g 9,2g 10,5g 21,1g
 Reaktionsoptimum 14,0° 19,5° 59,1° 67,9° 74,1° 70,4°

Die beiden letzten Werte sind, wie erwähnt, etwas unsicher. Vergleichen wir nunmehr die Optima mit den Intensitätswerten, so ergibt sich nur für die drei ersten Werte eine leidlich gute Proportionalität. Anfangs

scheint also die Formel $R_0 = k \cdot r_i$ (1) zu gelten ¹⁾. Schon bei 5,9 *g* fällt aber der Wert etwas zu niedrig aus und bei weiterer Steigerung der Intensität steigt die Reaktion verhältnismässig immer weniger, um bei 21,1 *g* sogar zu sinken. Schon bei einer Reizmenge von $5 \times 5,9 = 29,5$ *g*-Min. wird also eine Gegenreaktion bemerkbar, während dies bei Schwerkraftreizung erst bei 50 *g*-Min. der Fall war.

Dass die Depression des Reaktionsoptimums auf dem Einsetzen einer Gegenreaktion beruht, ist zunächst selbstverständlich eine Hypothese, obwohl eine sehr naheliegende Hypothese. Für den Umschlag in der phototropischen Reaktion hat sich schon BLAAUW (1908) einer solchen bedient, desgleichen TRÖNDLE (1910), um die Abnahme der Permeabilität bei hohen Lichtmengen zu erklären. Zunächst bleibt natürlich unentschieden, ob die Gegenreaktion selbständig ist, d. h. durch einen besonderen Perzeptionsakt ausgelöst wird, oder ob z. B. ein Perzeptionsmaximum existiere. Da die Optima bei starker Reizintensität aber geringer werden als bei einer mittleren Intensität und da JOST und STOPPEL (1912) bei langsamer Reizdauer sogar eine reine Gegenreaktion beobachteten, so haben wir es höchst wahrscheinlich mit dem Wechselspiel zweier selbständiger Reaktionsprozesse zu tun. Diese Annahme ist z. Zeit wenigstens die einfachste, obwohl ausserdem andere Prozesse mit im Spiel sein dürften, wofür ja die bei Reizung mit Schwerkraft oder Zentrifugalkraft gefundene Differenz spricht.

Was die Reaktionsgeschwindigkeit anbetrifft, so folgt sie einer ähnlichen Kurve, obwohl sie weniger regelmässig ist und anfangs, wie in Tabelle I u. II,

¹⁾ Der Wert von *k* wäre für die zwei ersten Intensitäten bzw. 12,7 und 12,1.

auch weniger steil aufsteigt. Man vergleiche folgende Reihe

Reizintensität 1,1 1,7 5,9 9,2 10,5 21,1g
 Reaktionsgeschwindigkeit 12,5 12,0 46,2 31,2 36,5 48,5

Schon am ersten Blick fällt die schlechte Uebereinstimmung dieser Werte auf. Sehen wir zunächst vom Wert 12,0 für 1,7 g als zu niedrig ab, so würden sich wohl die Werte 12,5 und 46,2 für 1,1 und 5,9 g in unsere Formel für die Reaktionsgeschwindigkeit ¹⁾ einpassen, mit einem Wert von $k = 0,68 g$. Offenbar wird über 5,9 g die Geschwindigkeit sehr deprimiert. Ob sie dann wirklich wieder ansteigt oder ob hier allzu grosse individuelle Fluktuationen vorhanden sind, mag dahingestellt sein. Die Sache brauchte jedenfalls einer Nachprüfung und ich habe auch noch eine Versuchsreihe und zwar mit zahlreicherem Material in den Einzelversuchen vorgenommen.

Tabelle IV.

Samen aus 1916. Reizung an der Zentrifuge, sonst im Termostat.
 Reizdauer überall 5 Minuten (300 sek.)

Versuch 333 u. 334. 25° 1.4 g 36 Wurzeln		Versuch 338 u. 339. 25.3° 3.7 g 27 Wurzeln	
0 Min.	0°	0 Min.	0°
40 »	1,9°	43 »	5,5°
64 »	6,8° (4,7°)	67 »	11,7° (6,2°)
76 »	8,5°	79 »	15,8°
88 »	9,9°	91 »	19,6°
100 »	10,8°	103 »	23,1°
112 »	10,9°	115 »	25,0°
124 »	12,0°	127 »	26,7°
136 »	13,7°	139 »	26,2°
160 »	9,4°	151 »	27,9°
—	—	163 »	25,2°
—	—	175 »	23,3°
—	—	187 »	22,1°
—	—	199 »	22,1°
—	—	211 »	19,1°
—	—	223 »	14,6°
—	—	235 »	10,7°

¹⁾ Statt r_t wäre r_i zu setzen; k wird dann in g ausgedrückt.

Versuch 440—342. 6,6 g 32 Wurzeln	Versuch 345. 25,6° 9,0 g 12 Wurzeln	Versuch 343. 25° 17,7 g 15 Wurzeln	Versuch 354 B 45,4 g 10 Wurzeln
0 Min. 0°	0 Min. 0°	8 Min. 0°	0 Min. 0°
68 » 17,0°	58 » 11,5°	80 » 35,6° ($\frac{1}{2}$ 13,6°)	60 » 19,2°
90 » 25,8° (8,8°)	94 » 29,9°	92 » 42,1° (10,8°)	360 » 122,6°
102 » 31,8° (6,0°)	106 » 37,2° (7,8°)	116 » 52,7° (3,6°)	—
126 » 43,2° (11,4°)	118 » 43,3° (6,4°)	128 » 56,3°	—
162 » 44,0°	130 » 48,3° (5,6°)	140 » 57,7°	—
188 » 39,9°	142 » 50,2°	152 » 59,5°	—
224 » 29,5°	154 » 49,9°	164 » 59,7°	—
—	166 » 49,5°	188 » 52,0°	—
—	190 » 47,7°	212 » 48,9°	—
—	214 » 43,7°	236 » 36,2°	—
—	288 » 36,2°	260 » 31,6°	—
—	262 » 27,5°	284 » 10,3°	—
—	286 » 18,6°	320 » 7,8°	—
Versuch 355. 25° 111,3 g 10 Wurzeln	Versuch 356. 25,2° 487,3 g 10 Wurzeln		
12 Min. 1)	18 Min. 1)		
60 » 28,4°	90 » 23,1° 2)		
84 » 38,6° (10,4°)	114 » 37,2° (14,4°)		
108 » 47,3° (8,7°)	138 » 46,9° (9,7°)		
132 » 53,5° (6,7°)	162 » 52,3° (5,6°)		
156 » 55,5° (2,6°)	186 » 55,3° (3,6°)		
180 » 54,5°	210 » 58,7° (3,6°)		
204 » 50,5°	234 » 59,6°		
240 » 43,8°	270 » 54,5°		
288 » 38,8°	306 » 62,3°		
324 » 35,7°	—		

1) Da die Keimlinge bei diesen hohen Schleuderkräften nicht in den Petrischalen gereizt, sondern erst nach der Reizung in dieselben plaziert wurden, so konnte selbstverständlich keine Null-registrierung stattfinden.

2) Die Wurzeln krümmten sich etwas mechanisch während der Reizung. Diese (basale) Krümmung ging allmählich zurück und wird an die gemessenen Werte addiert (sie betrug im Mittel 3,8°).

In diesen Versuchen, wie in Tabelle III, wird ein deutliches Maximum erreicht. Die Ausgleichung verläuft am schnellsten bei mittlerer Reizmenge (6,6—17 g), bei 111,3 g geht sie auffallend langsam und bei 487,3 g beginnt die Bewegung aufs Neue, so dass ein endgültiges Maximum während der Versuchsdauer nicht erreicht wird. Im folgenden sind die Reaktionsoptima zusammengestellt:

Reizintensität.....	1,4g	3,7g	6,6g	9,0g	17,7g	111,3g	487,3g
Reaktionsoptimum	8,5°	23,1°	43,2°	48,3°	52,7°	53,5°	46,9°
» ber.....	8,8°	23,2°	41,4°	—	—	—	—

Auch hier sind die beiden letzten Werte wegen der allmählichen Geschwindigkeitsabnahme etwas unsicher. Sonst sind die Versuchskurven so regelmässig, dass man auch die Maxima vergleichen könnte. Die Werte in der letzten Reihe sind nach Formel 1 berechnet ¹⁾. Sie stimmen sehr gut mit den gefundenen. Die Gegenreaktion setzt anscheinend etwa bei derselben Intensität ein, wie in Tabelle III. Möglicherweise liegt ein Maximum irgendwo zwischen 17,7 g und 111,3. Darauf deutet nämlich der leider fragmentarische Versuch 354 B hin, wo nach 7 Stunden die sehr ansehnliche Reaktion von 122,6° erreicht wurde, während im Versuch 356 in derselben Zeit die Ablenkung nur halb so gross war. Das Sinken des Reaktionsoptimums geht sehr langsam. 487,3 g ist ja eine ungeheure Kraftgrösse und doch ist die positive Reaktion noch ansehnlich, was allerdings mit der kurzen Reizdauer zusammenhängen dürfte (2436,5 g-Min.). Nach JOST und STOPPEL (1912 S. 227) tritt eine reine negative Reaktion bei *Lupinus*-Wurzeln erst bei 4650 g-Min. ein und dabei waren die Wurzeln jedoch dekapitiert! Ich habe nicht länger als 5 Min. reizen wollen, weil die metho-

¹⁾ Mit k als das Mittel von 6,07, 6,24 und 6,54, d. h. 6,28.

dischen Mängel, wie Austrocknen, Lastkrümmung usw. zu schlimm werden könnten. Prinzipiell mag es wohl auch weniger wichtig sein, den vollen Umschlag hervorzurufen. — Unten sind nunmehr die Geschwindigkeiten berechnet:

Reizintensität	1,4	3,7	6,6	9,0	17,7	111,3	487,3g
Reaktionsgeschwindigkeit	11,7	20,5	28,5	30,7	32,5	35,5	37,0

Schon bei 6,6 *g* beginnt die Depression der Kurve, die dann eine sehr langsam aufsteigende Linie darstellt. Wir können jetzt mit ziemlicher Gewissheit sagen, dass die schlechten Werte S. 20 für 9,2 *g* und 10,5 *g* nicht den wahren Sachverhalt wiedergeben. Was die Depression der Kurve anbelangt, so beruht sie darauf, dass der Hemmungsfaktor immer stärker wird. Er wird anfangs rasch vergrößert, dann immer langsamer und nähert sich R_v , ohne sie ganz zu erreichen. — Ich habe es versucht, die Beziehungen zwischen Reizintensität und Reaktionsgeschwindigkeit in der obigen Reihe in eine Formel auszudrücken, und gefunden, dass die experimentellen Werte am besten mit den *v*-Werten stimmen, die nach folgender Hyperbelformel berechnet sind

$$i \left(\frac{1}{v} - x \right) = i^1 \left(\frac{1}{v^1} - x \right) = K. \quad (3)$$

Stellen wir die Formel um, so bekommen wir

$$x = \frac{vi^1 - v^1i}{v \cdot v^1(i - i^1)}. \quad (3 a)$$

Setzen wir für *v* und *i* die entsprechenden gefundenen Werte ein, so bekommen wir für *x* den Wert 0,02558, 0,02627, 0,02566, im Mittel 0,02627. Nunmehr lässt sich *K* berechnen, z. B. aus den kleinsten empirischen Werten:

$$K = i \left(\frac{1}{v} - x \right) = 1,4 \left(\frac{1}{11,7} - 0,02627 \right) = 0,02288.$$

Also

$$0,08288 = \frac{i}{v} - 0,02627 i$$

und

$$v = \frac{i}{0,08288 + 0,02627 i} \quad (3 \text{ b})$$

Führen wir die Berechnung für alle Intensitätswerte durch, so bekommen wir

Reaktionsgeschw. gef.	11,7	20,5	28,5	30,7	32,5	35,5	37,0
ber.	11,7	20,6	25,8	28,2	32,3	37,0	37,7

Die berechneten und gefundenen Werte stimmen tatsächlich so verhältnismässig gut, dass man nicht an die Richtigkeit der Formel zweifeln kann.

Wir haben somit die seltsame Tatsache aufgefunden, dass die Geschwindigkeit zwei Gesetzmässigkeiten gehorcht. Bei schwacher Reizintensität (1 *g*) gilt die einfachere Formel (2); innerhalb ziemlich weiter Grenzen ist die Reizmenge proportional mit der Reaktionsgeschwindigkeit minus einer Konstante (*h*). Aber schon in Tabelle II (Reihe S. 15) stimmte bei 60 *g*-Min. *v* nicht mit der Formel (2). Wahrscheinlich würde wohl bei Dauerreizung mit Schwerkraft (also > 60 Min.) die Geschwindigkeit nunmehr der obigen Formel (3) folgen. Der Hemmungsfaktor (*h*) ist aber viel empfindlicher für Intensitätserhöhung als für die Vermehrung der Reizmenge. Denn in der obigen Reihe gilt ja die kompliziertere Formel (3) von einer Intensität von 1,4 *g* und einer Reizmenge von 7 *g*-Min. an. Man darf zwar nicht die Versuchsreihen II u. IV allzusehr quantitativ vergleichen, aber auch in Reihe III nimmt ja *h* bei niedrigeren Reizmengen als bei 1 *g*-Reizung ab.

Im Vergleich mit der vorigen Versuchsreihe (Tabelle III) ergibt sich durchgehends niedrigere Werte für Reaktionsoptimum und Reaktionsgeschwindigkeit,

was mit der modifikativen Beschaffenheit des Samenmaterials zusammenhängen dürfte. Der Sommer 1916 war sehr regnerisch und die Ernte nicht gut¹⁾, die Ernte aus 1915 dagegen vorzüglich. Wegen dieser Modifikation des reizphysiologischen Verhaltens müssen wir Vorsicht üben beim Vergleichen der Ergebnisse der vier Tabellen. Was vor allem interessiert, ist die Rolle, welche die Intensität an sich für den Reaktionserfolg spielen mag. Und zu diesem Zweck müssen wir die Schwerkraft- und die Zentrifugalkraftversuche miteinander vergleichen. Unten (S. 26) sind sämtliche Ergebnisse zusammengestellt. Dabei wird die Reizmenge, d. h. das Produkt aus Zeit und Intensität, berechnet (in g -Min.), ferner die jeweilige Intensität (g i. d. Min.) angegeben. Tab. V.

Bei niedriger Reizmenge leidlich übereinstimmend sind die Reihen I und III, II und IV. R_0 ist bis 30—40 g -Min. einfach proportional mit der Reizmenge. Erst bei 45—46 g -Min. beobachtet man die erste Abweichung von der Formel $R_0 = k \cdot r_m$, und zwar in beiden Zentrifugalkraftreihen, während in der Schwerkraftreihe der Grenzpunkt nur etwas höher liegt (50 g -Min.; dieser Unterschied kann nichts bedeuten). Das Einsetzen der negativen Reaktion (Gegenreaktion) findet also bei einer bestimmten Reizmenge statt, unabhängig von der Intensität.

Bei R_v liegen die Sachen anders. Während eine Abweichung von der Formel (2) bei Schwerkraftreizung erst bei 60 g -Min. bemerkbar wird, tritt eine solche bei Zentrifugalreizung schon bei so niedriger Reizmenge auf, dass eine andere Formel giltig wird (3). Die Geschwindigkeit hängt also nicht nur von der Reizmenge ab, sondern ist auch eine Funktion der Intensität, womit gereizt wurde.

¹⁾ Die Keimfähigkeit war z. B. etwas herabgesetzt (etwa 8 %).

Tabelle V.

Zusammenstellung der Versuche mit Schwerkraft und Zentrifugalkraft.

A. Reaktionsoptimum.

Reizmenge	5	10	20	30	40	50	60
Reizintensität	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g
Reaktionsoptimum I	10°	21,2°	40°	—	—	—	—
» II	—	11,7°	32,2°	49,1°	64,0°	*68,8°	76,4°

Reizmenge	5,5	7,0	8,5	18,5	29,5	33,0	45,0	52,5	88,5	105,5	556,5	2436,5
Reizintensität	1,1 g	1,4 g	1,7 g	3,7 g	5,9 g	9,0 g	9,2 g	10,5 g	17,7 g	21,1 g	111,3 g	487,3 g
R ₀ III	14,0°	—	19,5 g	—	59,1°	—	*67,9°	74,1°	—	70,4°	—	—
» IV	—	8,5°	—	23,1°	—	43,2°	*48,3°	—	52,7°	—	53,5°	46,9°

B. Reaktionsgeschwindigkeit.

Reizmenge	5	10	20	30	40	50	60
Reizintensität	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g	1 g
R ₀ I	10,2	15,5	25,3	—	—	—	—
» II	—	9,2	17,9	23,0	29,6	34,8	*36,2

Reizmenge	5,5	7,0	8,5	18,5	29,5	33,0	45,0	52,5	88,5	105,5	556,5	2436,5
Reizintensität	1,1 g	1,4 g	1,7 g	3,7 g	5,9 g	6,6 g	9,0 g	9,2 g	17,7 g	21,1 g	111,3 g	487,3 g
R ₀ III	12,5	—	12,0	—	46,2	—	*31,2	36,5	—	48,5	—	—
» IV	—	11,7	—	*20,5	—	28,5	30,7	—	32,5	—	35,5	37,0

Anm. Durch einen vorgesetzten * wird angedeutet, dass die gefundenen und die berechneten Werte auseinanderzugehen beginnen.

Über R_v ist ferner zu bemerken, dass für sie kein Maximum besteht, sie beginnt nicht etwa, auch bei sehr hohen Intensitäten, zu sinken, sondern nähert sich einem konstanten Wert. R_v betrifft auch nur die Primärreaktion (positiv geotropische Bewegung) in der eumotorischen Phase, wird also durch die Lage des R_o unbeeinflusst. Nur wenn die Primärreaktion bei sehr hohen Reizmengen so weit deprimiert wird, dass sie sich in keinem Moment rein zu entfalten vermag, muss selbstverständlich die experimentell ermittelte Bewegungsgeschwindigkeit abnehmen, bezieht sich aber sodann auf eine Mischreaktion.

R_o erreicht aber ein deutliches Maximum, über dessen Lage die Versuche jedoch keinen sicheren Aufschluss geben. Nach den obigen Angaben dürfte irgendwo zwischen 52,5—556,5 g -Min. das Maximum liegen, woraus wenigstens so viel hervorgeht, dass es wohl kaum oder mit knapper Not bei Dauerreizung mit Schwerkraft erreicht wird; denn die Reaktionszeit ist ja < 60 Minuten. Da R_o bei 50 Min., R_v bei 60 Min. Reizung abzunehmen beginnt, so findet man, dass in der Natur die Abwärtsbewegung der Keimwurzel mit ziemlich ungehemmter Energie stattfindet.

VI. Die Reaktionszeit.

Diese steht selbstverständlich in umgekehrtem Verhältnis zur Geschwindigkeit; denn je schneller die Reaktion geht, nach desto kürzerer Zeit muss sie auch sichtbar werden. Allein ob das Verhältnis ein einfaches ist, muss zuerst untersucht werden, denn in der Startphase spielen auch andere Faktoren mit hinein. Zu diesem Zweck wird in untenstehender Tabelle die auf drei Weisen bestimmte Reaktionszeit in der zweiten Versuchsreihe mit Zentrifugalkraft (Tab. IV oben) angegeben.

Tabelle VI.
Überall Mittelwerte.

Reizintensität	1,4 g	3,7 g	6,6 g	9,0 g	17,7 g	111,3 g	487,3 g
	Min.	Min.	Min.	Min.	Min.	Min.	Min.
Nach Schätzung ¹⁾	60,0	53,5	37,1	42,7	30,5	39,6	55,0
Aus der Anfangsgeschwindigkeit ²⁾	49,2	40,0	20,0	25,2	11,2	8,5	15,6
Aus der Geschw. i. d. eumot. Phase ²⁾ ...	25,6	14,6	10,5	9,8	9,2	8,4	8,1

Alle Bestimmungsarten geben das Resultat, dass die Reaktionszeit mit der Reizintensität (und Reizmenge) abnimmt. Die schönsten Werte enthält selbstverständlich die letzte Reihe. Für sie gilt die Tröndlesche Reaktionszeitformel $i(Rt - k) = i^1(Rt^1 - k)$ [TRÖNDLE 1915], wie schon aus dem S. 23 über die Geschwindigkeit ausgeführten hervorgeht ³⁾. Die Berechnung durchgeführt gibt folgende gute Übereinstimmung:

	1,4 g	3,7 g	6,6 g	9,0 g	17,7 g	111,3 g	487,3 g
Reaktionszeit, n. d. gef.							
Geschw. ber.	25,6	14,6	10,5	9,8	9,2	8,4	8,1
Reaktionszeit n. d. Formel							
$i(R_t - k) = K$ ber. ⁴⁾	25,6	14,7	11,7	10,7	9,4	8,2	8,1

Schon BACH (1907) fand eine ähnliche Abnahme der Reaktionszeit bei steigender Reizintensität bei verschiedenen Objekten. Auch PRINGSHEIMS (1907) Bestimmungen über den Zusammenhang zwischen photo-

¹⁾ Dies ist die übliche rohe Methode (*eben merkliche Krümmung³⁾).

²⁾ D. h. die Zeit, in welcher die Reaktion 5° fortgeschritten hat.

³⁾ Die Reaktionszeit ist ja umgekehrt proportionell mit der Geschwindigkeit, d. h. in obiger Tabelle $Rt = \frac{60.5}{v}$. In TRÖNDLES Formel ist i = Reizintensität, Rt = Reaktionszeit, k = eine Konstante.

⁴⁾ Als Mittel wird $k = 8$.

tropischer Reizintensität und Reaktionszeit verifizieren die Tröndlesche Formel (TRÖNDLE 1910, S. 221). Die Reaktionszeit wurde aber von diesen Forschern schätzungsweise bestimmt, nur bei einem grossen Material konnte daher TRÖNDLE (1915) gute Werte bekommen. Aus der obigen Tabelle geht hervor, dass die direkt bestimmte Reaktionszeit (durch Schätzung oder aus der Anfangsgeschwindigkeit berechnet) relativ andere Werte hat als die aus der Geschwindigkeit in der eumotorischen Phase berechnete, was darauf hindeutet, dass in der Startphase noch andere Faktoren mit hineinspielen. Hierbei lege ich wenig Gewicht auf die erste Reihe. Denn bei einem kleinen Material haben solche Bestimmungen wenig Wert, u. a. aus dem Umstand, dass die erste Krümmung nicht immer als Spitzenasymmetrie hervortritt, sondern mehr basal beginnen kann. Zuverlässige Werte über die Länge der Startphase gibt nur die Geschwindigkeit in der ersten Stunde. Aus ihr wurde die Zeit berechnet, in der die Reaktion 5° fortgeschritten hat. Diese »Startzeit« ist bei 1,4 g sehr hoch und nimmt bis 111,3 rapid ab. Dass die Werte nicht genau einer Hyperbelformel folgen, sieht man ohne weiteres. Da es aber von Interesse ist, zu sehen, ob sie sich wenigstens nicht einer solchen nähern, so habe ich unten die nach der Formel $i(Rt-k) = \text{Konst.}$ berechneten Werte aufgeführt, wobei $k = 8$ gesetzt wurde.

	1,4 g	3,7 g	6,6 g	9,0 g	17,7 g	111,3 g
R_z gef.	49,2	40,0	20,0	25,2	11,2	8,5
R_z ber.	49,2	23,5	16,7	14,4	11,2	8,5

Grössere Ungenauigkeit herrscht nur betreffs der Werte für 3,7 g und 9 g. Ich finde also die Vermutung berechtigt, dass bei einem grossen Material auch die Startzeit (und die rohe Reaktionszeit) der Tröndleschen Formel folgen, wie dies TRÖNDLE (1915) für *Avena-*

Koleoptile und Kressewurzeln bewiesen hat. TRÖNDLE und BACH (1907) haben zwar vornehmlich Dauerreizung in verschiedenen Intensitäten benutzt. Allem Anschein nach tut es aber wenig zur Sache, wenn man 5 Min. mit Intensitäten von $1,4 \text{ g} - 487,7 \text{ g}$ oder (wie TRÖNDLE) dauernd mit Intensitäten von $0,106 \text{ g} - 25,150 \text{ g}$ reizt. TRÖNDLE hat seine Formel so interpretiert, dass k die »Transmissionszeit«, $Rt - k$ die Präsentationszeit wäre und wir wollen nunmehr u. a. zusehen, ob diese Interpretierung richtig ist.

Ein Blick auf Tabelle VI zeigt, dass die Differenzen zwischen der zweiten und dritten Reihe immer kleiner werden, bis $111,3 \text{ g}$, wo die anfängliche Geschwindigkeit fast derjenigen in der eumotorischen Phase gleich ist. Die Startphase wird m. a. W. relativ kürzer, der Widerstand gegen den Reaktionsstart nimmt mit steigender Intensität ab. Von welcher Natur ist nun dieser variable Widerstand?

Ich möchte hier namentlich auf die bekannte Sensibilitätsverteilung in der Wurzel deuten. Bei hoher Reizintensität wird zweifelsohne die ganze bewegliche Spitze so heftig erregt, dass die Reaktion überall schnell einsetzt. Bei schwacher Reizung wird wohl vornehmlich das sensorische Zentrum (etwa 1 Min. hinter der Spitze, vgl. JOST 1912 a) erregt und die Bewegung beginnt lokal, um erst durch Reizleitung weiter um sich zu greifen. Der variable Startfaktor dürfte also die »Transmissionszeit« angeben, die mit steigender Intensität immer mehr in den Hintergrund tritt.

Was dagegen der Faktor k in der Reaktionszeitformel anbetrifft, so bedeutet er die theoretisch minimale Reaktionszeit, die bei $111,3 \text{ g}$ nicht weit entfernt ist. Er charakterisiert den zeitlichen Verlauf der Reaktion überhaupt, nicht nur die Startphase, sondern vor allem auch die eumotorische Phase. Er hat wahrscheinlich nichts mit der Übertragung der Erregung auf die Re-

aktion zu tun (Reiztransmission im engeren Sinn), weil die Erregung höchstwahrscheinlich während des Fortschreitens der Reaktion abklingt (siehe LUNDEGÄRDH 1917 b S. 51); er ist daher als einen Ausdruck für den Bewegungswiderstand aufzufassen. Es ist unter den gegebenen Versuchsbedingungen überhaupt eine Unmöglichkeit für die *Pisum*-Wurzeln aus der Ernte 1915, sich schneller als 5° in 8 Minuten zu bewegen! k gibt indirekt die obere Geschwindigkeitsgrenze an. — Bei meinem Objekt scheint k mit gleicher Grösse schon in der Startphase zu wirken. Andere Objekte mögen sich aber anders verhalten. Hierüber wissen wir nichts.

Dass TRÖNDLE $k =$ Transmissionszeit setzt, beruht offenbar darauf, dass er von der Reaktion nichts anderes als die rohe Reaktionszeit kennt. Die Präsentationszeit (t) ist auch der Intensität (i) umgekehrt proportional, d. h. folgt einem Hyperbelgesetz (BLAAUW 1908, FRÖSCHEL 1909, PEKELHARING 1910, MAILLEFER 1910), also der Formel $i \cdot t = i^1 \cdot t^1 = \text{Konst.}$ Werden nun die Reaktionszeit (Rt) und die Präsentationszeit (t) in methodisch gleicher Weise bestimmt (z. B. als arithm. Mittel aller Partialzeiten und mit »dem eben Merkwürdigen Krümmung« als Reaktionskriterium), so wird nach TRÖNDLE $t = Rt - k$. Bei roher Schätzung der Reaktionszeit bezeichnet wohl das »eben Merkwürdigen« der Krümmung (vgl. z. B. BLAAUW 1908, S. 241, ARISZ, 1915, S. 52) den Anfang der eumotorischen Phase, Rt wird also etwa = Dauer der Startphase (R_{st}). Nun wird R_{st} wahrscheinlich nicht durch die Reizdauer (Reizmenge an sich), sondern nur durch die Intensität (Reizmenge pro Zeiteinheit) verändert. BACH (1907, S. 77) und TRÖNDLE (1915, S. 59) fanden nämlich, dass die Reaktionszeit (also hier R_{st}) nicht merklich verschieden wird, wenn dauernd oder nur während der Präsentationszeit gereizt wurde. Unten werde ich ähn-

liche Ergebnisse mitteilen. [Der eben ausgesprochene Satz ist freilich bisher nur für schwache Kräfte geprüft (bei TRÖNDLE Zentrifugalkräfte von 1,006 g und 0,512 g , bei BACH Schwerkraft)]. Wenn nun also jeder Intensität eine bestimmte Reaktionszeit entspricht, wie lang auch gereizt wird, und die Präsentationszeit der Intensität umgekehrt proportional ist, so wird R_{st} direkt proportional mit der Präsentationszeit. Sie folgen also derselben Intensitätskurve und wenn R_{st} durch die Formel $i (R_{st} - k)$ ausgedrückt wird, so ist $R_{st} - k =$ Präsentationszeit, weil ja die minimale Präsentationszeit 0 ist, während die minimale Startzeit $= k$.

Ich habe diese Ableitung vornehmlich im Hinblick auf die Resultate TRÖNDLES (1915) vorgenommen. Meine eigenen Befunde stützen nicht die Behauptung, dass die Präsentationszeit $= R_{st} - k$; wie ein Blick auf Tab. VI lehrt, fällt sie viel zu hoch aus. Bei 1 g ist die Präsentationszeit < 5 Minuten (1917 a S. 18). Für 1,4 g ist aber $R_t - k = 49,2 - 8 = 41,2$ Min.

Bisher wurde der Effekt der Reizintensität besprochen. Nun zeigen die Versuche in Reihe I u. II, dass die Reizdauer (Reizmenge an sich) eine andere Wirkung auf die Reaktionszeiten hat, wie dies schon aus den Geschwindigkeitsbestimmungen hervorgehen muss. In Tabelle I und II variierte die Geschwindigkeit bis 50 g -Min. nach der Formel $\frac{r_m}{r_{m_1}} = \frac{v - h}{v_1 - h}$.

Setzen wir $v = \frac{300}{T}$, so gilt für die nach der eumotischen Phase berechnete Reaktionszeit die Formel

$$\frac{r_m}{r_{m_1}} = \frac{\frac{300}{T} - h}{\frac{300}{T_1} - h} \quad \text{also} \quad T = \frac{300r_m + T_1h(r_m^1 - r_m)}{T_1 \cdot 300r_m^1} \quad (4)$$

Tabelle VII.
Reaktionszeit in Serie II.

Reizdauer	Min.	Min.	Min.	Min.	Min.	Min.
	10	20	30	40	50	60
Aus der Anf.-geschw.	65,3	51,8	27,0	41,4	74,0	30,0
> > eumot. Phase.....	32,6	16,8	13,0	10,2	8,6	8,3
> > > > ber.	24,6	16,3	12,6	10,2	8,5	7,3

Die gefundenen und berechneten Werte stimmen gut, bis auf den ersten und letzten Wert. Vergeblich suchen wir aber eine relative Uebereinstimmung mit den aus der Anfangsgeschwindigkeit berechneten Werten. Die Startphase war in dieser Versuchsreihe offenbar viel variabler als in Reihe IV und man wagt nicht aus den Ziffern ein Abnehmen der R_t mit steigender Reizzeit anzunehmen. Gleich schlimm steht es mit der Reihe I (S. 8). Die aus der Anfangsgeschwindigkeit berechneten Werte für 5, 10, 20 Min. Reizdauer sind bezw. 30,1, 50,2 11,1 Minuten. Diese Befunde scheinen deshalb vorläufig am besten so gedeutet zu werden, dass die Dauer der Reizung innerhalb gewisser Grenzen keinen gesetzmässigen Einfluss hat auf die Reaktionszeit (R_{st}). Die anscheinend grosse Variabilität bestärkt uns aber in der Auffassung, dass R_{st} kein gutes Mass ist.

Die Tatsache, dass die Reizdauer keinen deutlichen Einfluss auf die Dauer der Startphase hat, gibt einen interessanten Einblick in den Zusammenhang zwischen Reizung und Effekt. Meine Versuche lehren, dass der Gesamteffekt (Reaktionsoptimum) bis 50 g-Min. proportional der Reizdauer geht. Die Startzeit ist für den Effekt belanglos. Auch die Geschwindigkeit in der eumotorischen Phase steht in keinem Zusammenhang mit dem Effekt, denn sie folgt ja einer anderen Formel. Der Effekt ist also der Reizdauer direkt proportional, unabhängig von der Zeit, in welcher er realisiert wird. Es findet also eine

sehr vollkommene Umsetzung jeder kleinsten Reizmenge in Reaktion statt. Dass die Reaktionsenergie durch die Startphase so unbeeinflusst wird, zeigt, dass der Widerstand »elastisch« ist. Beim Ueberwinden des Startwiderstandes wird nicht Erregung verbraucht, sie bleibt als Quantität unvermindert. Dies stimmt mit sonstigen Erfahrungen über das Abklingen der Erregung und über latente Reaktionszustände (1917 a S. 62, b S. 51). Es ist aber fast unvorstellbar, dass die R_{st} konstant bleibe, wenn die Reaktion gleich in voller Stärke einsetzte und nur durch einen Startwiderstand aufgehalten würde. Man muss daher annehmen entweder, dass die Reaktion nicht gleich mit voller Energie einsetzt oder dass eine wirkliche Latenzzeit vorliege. Es ist merkwürdig, dass TRÖNDLE (1915) in Betracht seiner Arbeit (1913) diese Fragen gar nicht diskutiert.

Nun ist es aber gar nicht so sicher, dass R_{st} unter allen Umständen durch die Reizdauer unbeeinflusst bleibt. Meine obigen Werte sind zu schwankend, um ein Urteil zuzulassen. Gegen BACHS (1907 S. 77) und TRÖNDLES (1915 S. 60) Bestimmungen lässt sich der Einwand machen, dass sie die Pflanzen nach der Reizung nicht auf Klinostat brachten, sondern in vertikale Ruhelage stellten, wo sie der Reaktionshemmung der Längskraft ausgesetzt sind (RISS 1913, BREMEKAMP 1915) [Dass die Reaktionsgeschwindigkeit mit der Reizdauer zunimmt, hat BACH (S. 80) zugegeben und ARISZ durch genaue Messungen der Horizontalablenkung der Koleoptilspitze gezeigt (1915 S. 198; ARISZ macht doch fälschlich hieraus einen Rückschluss auf die R_{st})]. Jedoch ist es wohl wahrscheinlich, dass hierdurch eben eine Verlängerung bei kurzer Reizung (und langem Stehen in Vertikallage) begünstigt wird. Erinnerung sei an die Befunde CZAPEKS (1898 S. 186), wonach die Reizdauer einen ähnlichen Einfluss auf R_{st} haben

soll wie die Intensität; CZAPEK hat am Klinostat beobachtet; jedoch sind die Versuche so unvollständig mitgeteilt, dass ein Urteil über sie nicht möglich ist. Weitere Studien über diese Angelegenheit sind erwünscht, damit man sich eine klare Vorstellung über die Beschaffenheit der Startphase bilden kann. Vorläufig ist sie ziemlich rätselhaft (beim Phototropismus variiert R_{st} nach ARISZ (1915 S. 197) deutlich mit der Reizdauer; für ihn gilt also nicht TRÖNDLES Formel).

Knüpfen wir wieder an die Zentrifugalversuche an, so ist noch hinzuzufügen, dass bei grösserer Energie als 111,3 g die Startphase wieder verlängert wird. In Tab. VI sieht man, dass die Reaktion bei 487,3 g (sowohl nach Schätzung wie nach Messung) auf sich warten lässt. Vielleicht beruht dies auf der Gegenreaktion (S. 19), die schon in der Startphase mit der Primärreaktion zu kämpfen beginnt. Die Formel $i(R_t - k) = \text{Konst.}$ dürfte also nur bis zu einer gewissen Grösse von i gelten.

Ein schlechtes Mass für die Reaktion ist auch die Reaktionsoptimumzeit (R_{ot}) und, wenn ein deutliches Maximum erreicht wird, die Reaktionsmaximumzeit (R_{maxt}), wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht.

R_{ot} aus Tabelle II.

Reizdauer...	10	20	30	40	50 Minuten
R_{ot}	112 Min.	152 Min.	167 Min.	192 Min.	250 Min.

R_{maxt} aus Tabelle IV.

Reizintensität	1,4 g	3,7 g	6,6 g	9,0 g	17,7 g	111,3 g	487,3 g
R_{maxt}	121 Min.	151 Min.	162 Min.	142 Min.	164 Min.	156 Min.	(234 Min.)

Dass R_{ot} und R_{maxt} so wenig verändert werden, beruht natürlich darauf, dass mit steigender Krümmungsstärke auch die Geschwindigkeit grösser wird.

VII. Gegenreaktionen.

I. Autotropismus.

Die Verlangsamung der Bewegung, ihr Aufhören bei einer gewissen Krümmungsstärke und die Ausgleichung beruht — so nimmt man meistens an — auf Gegenreaktionen von regulativem Charakter. Mit dieser einfachen Annahme bleibt aber unentschieden, was die Gegenreaktion ist und ob deren verschiedene vorkommen. Vor der Hand hat man zwischen Autotropismus und negativen Geotropismus zu unterscheiden. Der erstere steht nach der allgemeinen Auffassung mit der Primärreaktion in enger Beziehung, der letztere wird wohl von ihr unabhängig induziert. Das bloße Verhalten der einzelnen gereizten Wurzeln am Klinostat gibt keinen Aufschluss über die Natur der Gegenreaktion. In allen Reizintensitäten erreicht die Reaktion ein Optimum, verläuft dann langsamer und setzt kürzere oder längere Zeit fort, um ein absolutes Maximum der Ablenkung zu erreichen, wonach zumeist eine rückläufige Bewegung beginnt. Nur bei ganz schwacher Reizung wird der frühere Krümmungsbogen ausgeglichen (Fig. 9). Sonst wird sie bald an der Basis fixiert und eine ansehnliche Ausgleichung findet nur im vorderen Teil statt. Ausserdem erleidet (bei *Pisum*) die Spitze zumeist eine Überkrümmung. Damit der Leser sich eine Vorstellung vom Krümmungsverlauf bilden kann, habe ich aus einer Anzahl Versuche (aus Tab. I, II u. IV) je eine Wurzel mit Camera lucida genau nach dem Filmbild gezeichnet. Da alle bei derselben Vergrößerung auf Millimeterpapier gezeichnet wurden, so gewinnt man ein zuverlässiges Bild vom Detailverlauf der Krümmung, Ausgleichung und Gegenkrümmung. (Bei der Reproduktion wurden die Zeichnungen auf die Hälfte verkleinert). Zuerst seien einige

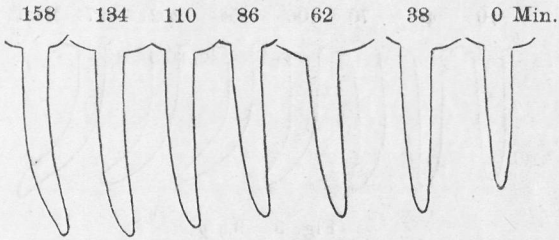


Fig. 1. 1,2 g.

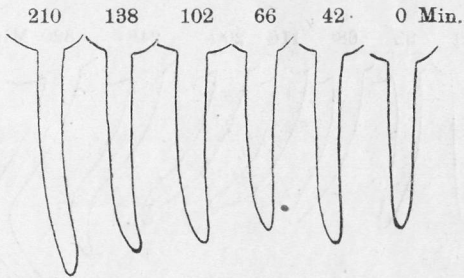


Fig. 2. 1,6 g.

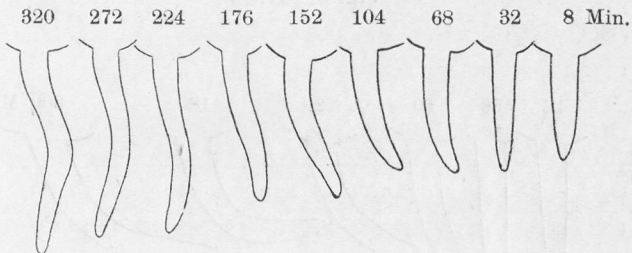


Fig. 3. 3,0 g.

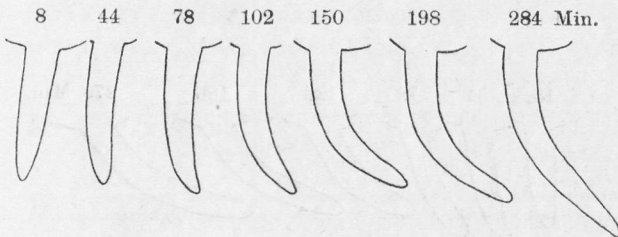


Fig. 4. 6,2 g.

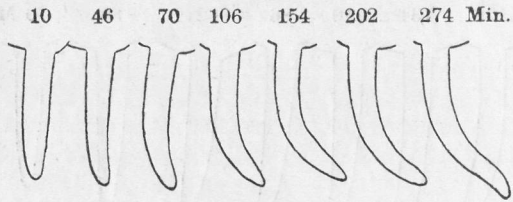


Fig. 5. 9,0 g.

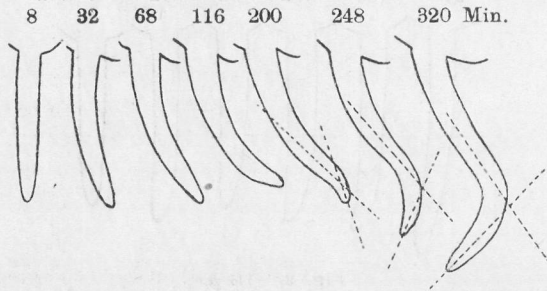


Fig. 6. 17,7 g.

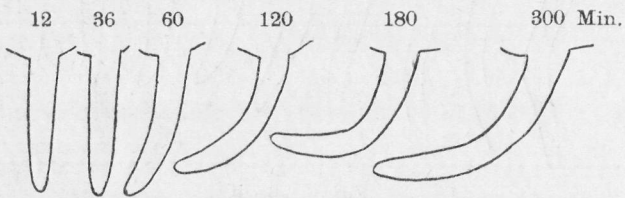


Fig. 7. 111,3 g.

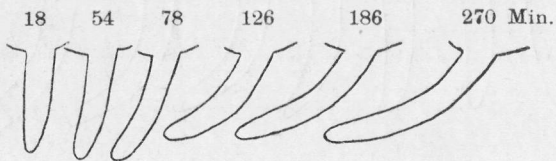


Fig. 8. 487,3 g.

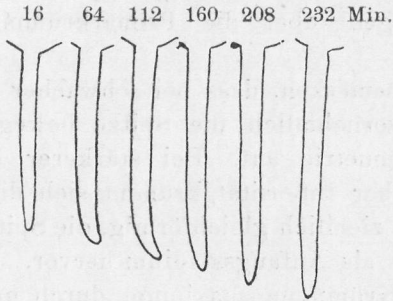


Fig. 9. 10 Min.

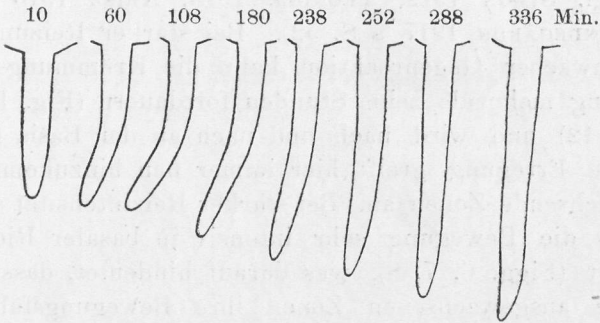


Fig. 10. 20 Min.



Fig. 11. 40 Min.

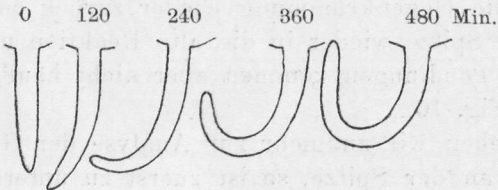


Fig. 12. 60 Min.

Bemerkungen über die Primärkrümmung vorausgeschickt.

Wir bemerken, dass bei schwacher Reizung (Figg. 1, 2, 9) vornehmlich die Spitze bewegt wird; zuerst tritt Asymmetrie auf. Bei stärkerer Reizung, namentlich hoher Intensität krümmt sich die ganze Bewegungszone ziemlich gleichförmig, die Spitzenasymmetrie tritt kaum als Anfangsstadium hervor. Jede Zone läuft hier ein Krümmungsmaximum durch und streckt sich dann, wenn das Wachstum es erlaubt, wieder gerade (vgl. SIMON 1912, TRÖNDLE 1913, ARISZ 1915 S. 68, LUNDEGÄRDH 1917 a S. 52). Bei starker Reizung und schwacher Gegenreaktion kann die Krümmungsbewegung mehr als zehn Stunden fort dauern (Fig. 11 und S. 12) und wird nach und nach an der Basis fixiert. Die Erregung greift hier immer neu hinzukommende wachsende Zonen an. Bei starker Reizintensität schreitet die Bewegung sehr intensiv in basaler Richtung fort (Figg. 6, 7, 8), was darauf hindeutet, dass sogar die ausgewachsenen Zonen ihre Bewegungsfähigkeit nicht eingebüsst haben.

Die Gegenkrümmung an der Spitze wird schon bei schwächster Reizung beobachtet (Figg. 2, 9). Wichtig ist der Umstand, dass diese Gegenreaktion immer an der äussersten Spitze zuerst hervortritt und sich schnell entwickelt, ohne sehr weit basal verbreitet zu werden. Die hierdurch verursachte ζ -förmige Gestalt der Wurzeln ist sehr charakteristisch, auch wenn sie in Sägespähnen oder Erde wachsen. Unter Umständen geht die Gegenkrümmung wieder zurück oder schlägt an der Spitze wieder in die alte Reaktion um (Fig. 3), solche Pendlungen kommen aber nicht häufig vor (vgl. auch Fig. 10).

Gehen wir nunmehr zur Analyse der Gegenkrümmung an der Spitze, so ist zuerst zu untersuchen, ob sie in Korrelation zur Primärkrümmung steht. Zu

diesem Zweck habe ich in allen Versuchen die Gegenkrümmung als Totalablenkung der Spitze vom noch positiv gekrümmten Teil der Wurzel gemessen (vgl. Fig. 6). Für jede Wurzel wurde so angegeben, wie stark die Gegenkrümmung am Ende des Versuchs war. Bisweilen war ihr Maximum (da sie sich auffallend schnell entwickelt) schon vor dem Versuchsende erreicht und es wurde dann nur das Maximum gemessen. Nunmehr wurde die Korrelation der Maxima der Gegenreaktion und der Primärreaktion untersucht. Zur Verdeutlichung gebe ich das Verfahren bei einem einzelnen Versuch (331, 1,7 g) an.

Primärreaktion _{max}	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
	50°	36° 30°	40° 45°	44° 21°	31° 60°	38° 63°	
Gegenreaktion _{max}		44° 69°	46° 56° 48° 51°				
Summa	50°	179°	286°	65°	154°	38°	
Mittel	50°	45°	48°	33°	51°	38°	

Das Ergebnis wird, das keine deutliche Korrelation zwischen Primärkrümmung und Gegenreaktion besteht. Zur Erlangung grösserer Gewissheit habe ich die Korrelation in der ganzen Versuchsreihe III untersucht. Hierbei wurden die Medianen der einzelnen Korrelationsreihen untereinander plaziert, in gewohnter Weise summiert und das Mittel genommen. Das Resultat war auch hier negativ. Ich bekam folgender Reihe

$$M = 39^\circ \quad 50^\circ \quad 47^\circ \quad 34^\circ \quad 48^\circ \quad 28^\circ \quad 17^\circ \quad 42^\circ \quad 19^\circ$$

Endlich habe ich in Versuchsreihe IV die Korrelation so bestimmt, dass die Winkel der Gegenreaktion wie in obiger Tabelle, obwohl für alle Versuche ohne Rücksicht auf die Variantenverteilung, in die Klassen der Primärreaktion gesetzt wurden.

I R_{max}	0°	10°	20°	30°	40°	50°	60°	70°	80°
II R_{max} i. Mittel.....	13°	5°	29°	25°	20°	31°	30°	30°	
Zahl d. Varianten.....	1	4	11	21	11	17	13	9	

R_{max} der Gegenreaktion ist also im Mittel beinahe konstant für alle Winkelklassen des R_{max} der Primärreaktion, ausgenommen für 0°—10° und 10°—20°. Um starke Gegenreaktion zu bekommen, muss folglich die Primärreaktion 20° überschreiten. Sonst herrscht keine Korrelation zwischen der Stärke der Primärreaktion und der Gegenreaktion. Bei I R_{max} 20°—30° ist die Gegenreaktion durchschnittlich etwa gleich stark wie die Primärreaktion. Bei starker Primärreaktion ist sie relativ viel schwächer. Dies spricht nicht sehr dafür, dass die Gegenreaktion negativ geotropisch wäre. Man kann dieselbe Tatsache nachweisen durch Bestimmung der durchschnittlichen Stärke der Gegenreaktion in den einzelnen Versuchen:

Reizintensität.....	5 g	10,5 g	21 g		3 g	6,6 g	7 g	9 g	17 g	45 g	111 g	487 g
II R_{max} im Mittel	17°	14°	7,8°		28°	30°	25°	26°	24°	8,2	9,5	3°

Das Mittel wurde in jedem Versuch aus allen Wurzeln berechnet, mitsamt denjenigen, die keine Gegenreaktion aufwiesen. Was die starke Abnahme der Gegenreaktion bei hoher Intensität betrifft, so kann sie z. T. auf der Verlängerung I R_{max} beruhen (vgl. S. 35): Die Beobachtungsdauer war ja beschränkt. Wir sehen aber deutlich, dass mit Steigerung der Reizintensität keine Erhöhung der Gegenreaktion, eher eine Schwächung derselben eintritt. Die Wahrscheinlichkeit ist also nicht gross, dass negativer Geotropismus vorliegt, denn man würde in diesem Fall bei höherer Reizintensität stärkere Reaktion bekommen. Andererseits wird durch das bisher Mitgeteilte noch nicht ausgemacht, dass die Gegenreaktion »autotropisch« ist. Denn man stellt sich wohl im Allgemeinen vor, dass eine

stärkere Primärreaktion von einer stärkeren Ausgleichsbewegung gefolgt wird.

Nun gibt es aber ausser der Gegenreaktion an der Spitze auch eine langsame Ausgleichsbewegung der basalen Zonen, die eben die allbekannte autotropische Reaktion darstellt. Jede Zone läuft ja eine Optimumkurve durch, die Spitzenzonen erreichen aber früher ihr Partialoptimum als die Basis. Als das totale Krümmungsmaximum erreicht ist, beginnt zumeist der Krümmungsbogen auch an der Basis etwas flacher zu werden. Die Intensität dieser Ausgleichung nimmt selbstverständlich in umgekehrtem Verhältnis zum Alter der Zonen ab. Da bei starker Reizintensität immer ältere Zonen in die Bewegung mitgerissen werden, so wird hier die Ausgleichung relativ schwächer als bei schwacher Reizintensität.

Ich habe nun für jede Wurzel den Zeitpunkt bestimmt, an dem die Gegenreaktion an der Spitze (als schwache Asymmetrie) sichtbar wird. Dieses Moment steht, wie unten mitgeteilt ist, in Beziehung zum I R_{max} . II $R_{anfang} - I R_{max}$ ist auch eine ziemlich konstante Zeit. Nunmehr wurde die in dieser Zeit stattfindende basale Ausgleichung bestimmt und die Korrelation zwischen ihr und der Spitzenkrümmung II untersucht. Das Ergebnis ist in folgender Tabelle für Versuchsreihe IV angegeben (siehe folgende Seite!).

Trotz der sehr grossen individuellen Variation zeigt sich jedoch, dass zwischen der basalen Ausgleichung und der Spitzenkrümmung II eine Beziehung besteht, indem schnelle Ausgleichung mit starker Spitzenkrümmung korreliert. Dies spricht für Autotropismus als Ursache.

Aus dem bisher Mitgeteilten ist zu folgern, dass die negative Spitzenkrümmung höchstwahrscheinlich nicht geotropisch im gewöhnlichen Sinn ist. Sie ist vielmehr den autotropischen Vorgängen anzureihen. Meine Ergebnisse vermitteln aber eine ganz neue Auf-

Autotrop. Angleich in d. Zeit II <i>Ranf.</i> —I <i>Rmax.</i>		0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	35°	40°
Gegenkrümmung an der Spitze (<i>max.</i>)	1,6 g	0°	7°	10°	—	—	—	—	—	—
	3,1 g	33° 18°	3° 48°	— 53°	— 36°	— 18°	—	— 48°	—	—
	4,3 g	—	24° 11° —	10° — 8°	— 20°	— 7°	—	—	—	—
	6,2 g	—	0° 34°	— 56°	— 8°	— 32°	— 49°	—	—	—
	6,4 g	—	47° 22°	— 21°	— 46°	24° 28°	42° —	— 123°	—	—
	7,2 g	—	—	31° 16°	31° 44°	— 31°	— 52°	—	—	—
	9,0 g	—	9° 46°	15° 11°	—	—	83° 30°	46° 32°	—	22°
	17,7 g	—	—	53° 18°	67° 67°	67° 85°	38°	—	—	—
	111,3 g	—	17° 10°	34° —	— 10°	— 9°	— 15°	—	—	—
	487,3 g	—	16°	—	—	9°	—	—	—	—
	Summe	154	308	388	472	286	302	48°	22°	—
	Mittel	19,2	19,3	32,3	33,8	35,7	60,4	—	—	—

fassung des Autotropismus. Er steht mit der Stärke der primären Reaktion in keiner näheren Beziehung, die Gegenkrümmung an der Spitze beginnt auch nachdem das Wachstum eine neue Spitzenzone geschaffen hat (siehe die Figuren!), man kann daher nicht sagen, dass hier eine Ausgleichung oder eine direkte Antireaktion vorliege, sondern ein ziemlich selbständiger Krümmungsvorgang, der in irgend einer Weise durch den Geotropismus bedingt wird. Die mangelnde Korrelation zwischen geotropischer Reaktion und Autotropismus macht es sogar wahrscheinlich, dass diese »Bedingung« nicht die Reaktion an sich, sondern entweder frühere Glieder der Reizkette oder ein durch die Reaktion, gleichgültig welche Grösse sie hat, geschaffener

Zustand ist. Wie man sich hierüber eine zutreffende Vorstellung bilden soll, bleibt vor der Hand unausgemacht. Es gibt ja verschiedene theoretische Möglichkeiten. Zu erwägen wäre namentlich die Annahme, dass die autotropische Erregung auch in der geraden Wurzel vorhanden sei, obwohl als latenter Reaktionszustand ¹⁾. Die geotropische Reaktion schafft aber die Bedingung ihrer Aktivierung (vergleichsweise wäre an die Wirkung der »Längskraft« zu denken, die zweifellos von einer geraden Wurzel perzipiert wird, obwohl sie nur nach vorheriger geotropischer Introdution zu aktiver Reaktion leitet (LUNDEGÅRDH 1917 a S. 42, 1917 b S. 41). Wenn die Erregung eine »Auto«-Eigenschaft wäre, so liesse sich verstehen, warum keine nähere Effektbeziehung zwischen Reaktion und Gegenreaktion besteht. Es könnte auch sein, dass die Erregung erst durch die geotrope Reizkette geschaffen wird, obwohl ihre Grösse oder die Reaktionsgrösse autonom bedingt wird — weitere Erklärungsmöglichkeiten zu verschweigen.

Schon ganz kurze geotropische Reizungen wirken auf den autotropen Zustand der Wurzel ein. Nehmen wir z. B. Versuch 248 (vgl. Tab. I S. 8), so erreicht hier vielfach die Gegenreaktion eine Stärke, die die Primärreaktion übertrifft (dies geht jedoch nicht aus den Mitteln in Tab. I hervor!). In Fig. 13 ist die Bewegung einiger Wurzelspitzen aus diesem Versuch graphisch dargestellt. Dass es sich hier nicht etwa um modifizierte Nutationen handeln kann, geht in klarster Weise daraus hervor, dass die beiden Optima durch einen ziemlich konstanten Zeitintervall getrennt sind; alle Wurzeln schwingen m. a. W. in fast demselben Rhythmus, obwohl nicht gleichzeitig. Die Lage der Optima für alle 26 Wurzeln des Versuchs geht aus folgender Tabelle hervor (die Nummer der Wurzeln sind angegeben).

¹⁾ Sie braucht ja z. B. nichts mit den »autonomen Nutationen« zu tun haben.

	0 1/2	1	1 1/2	2	2 1/2	3	3 1/2	4	4 1/2	5	5 1/2	6 St.
Primär- reaktion	25 —	16, 17, 20, 21, 22, 23, 26	1, 5, 6, 7, 15, 19, 24	2, 3, 4, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 18	9	—	—	—	—	—	—	—
Gegen- reaktion	—	—	—	—	—	16, 20, 25	19, 22, 23	5, 6, 15, 26	4, 17	3, 7	1, 13, 14, 18, 21	2, 8, 9, 10, 11, 12, 24

Ähnlich verhalten sich Wurzeln, die nach 5 Min. Reizung vertikal abwärts gestellt werden. In diesem Fall fällt die Primärreaktion selbstverständlich viel schwächer aus (in einem Versuch mit 16 Wurzeln betrug sie im Mittel $3,0^\circ$), weil sie durch die längswirkende Schwerkraft gehemmt wird, die Gegenreaktion fällt deshalb relativ stärker aus (da sie offenbar weniger durch die Längskraft affiziert wird; im erwähnten Versuch betrug sie nach $6\frac{1}{2}$ St. $4,6^\circ$); bemerkenswert ist auch, dass die Zeitamplitude länger wird.

Bei längerer Reizung hat, wie oben erwähnt, die autotropische Spitzenreaktion eine Reaktionszeit, d. h. die erste sichtbare Bewegung folgt in einem bestimmten Zeitabstand auf das I R_{max} . Wie aus folgender Tabelle ersichtlich schwankt diese Zeit durchschnittlich um etwas mehr als eine Stunde.

Reizintensität	1,1 g	9,2 g	10,5 g	21,1 g		3,1 g	6,2 g	6,4 g
II R_{anf} —I R_{max} i. Min.	49,5	69,6	62,4	70,5		69,3	72,0	103
Reizintensität	7,2 g	9,0 g	17,7 g	111,3 g		487,3 g		
II R_{anf} —I R_{max} i. Min.	72	67,2	51	96		84		

Die Geschwindigkeit der Gegenreaktion kann ziemlich hoch sein. Auch sie steht aber in keiner gesetzmässigen Beziehung zur Primärreaktion. Im folgenden wird die Maximalgeschwindigkeit der Gegenreaktion auf Stunde berechnet in Versuchsreihe IV angegeben ¹⁾.

¹⁾ Die Werte sind durch graphische Interpolation gewonnen.

Intensität ... 1,5 g 3,1 g 4,3 g 6,2 g 6,4 g 7,2 g 9,1 g 17,7 g 111,3 g
 Geschw.-keit 14 18 9,5 31 25 13 19 24 12

Die autotropische Gegenreaktion ist also sowohl betreffs Geschwindigkeit wie betreffs Stärke ausserordentlich variabel. In jedem Versuch bei etwas höherer Reizintensität gibt es einige oder mehrere Wurzeln, die innerhalb der Beobachtungszeit (vgl. die Tabellen!) gar keine Gegenreaktion aufweisen, ja, in der Versuchs-

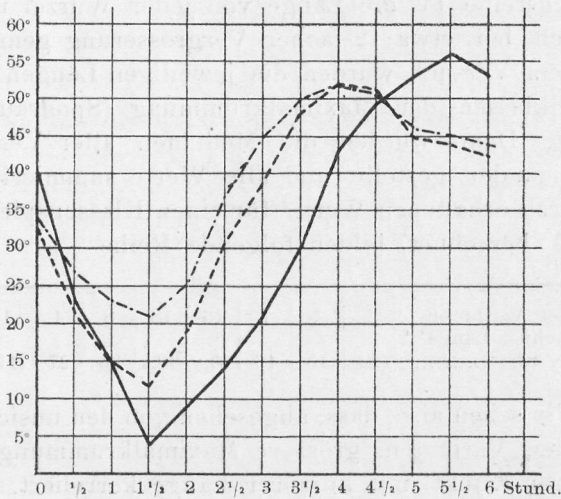


Fig. 13.

reihe II trat in Parallelversuchen bald starke, bald keine äusserlich sichtbare Gegenreaktion hervor. Auf Grund dieser bemerkenswerten Tatsache lässt sich, wie vorher erwähnt, das R_{max} nicht als zuverlässiges Mass des Effekts gebrauchen. Ganz bleibt selbstverständlich die Gegenreaktion niemals aus. Jedoch ist es schwierig zu sagen, ob das Nachlassen der Primärreaktion (Schluss der eumotorischen Phase) wirklich auf dem Autotropismus beruhe. Dass überhaupt ein mehr oder weniger deutlicher Schlusspunkt der eumotorischen Phase auftritt, dürfte

wohl in Eigentümlichkeiten der Reaktion selbst seinen Grund haben. Es stösst nämlich auf Schwierigkeiten anzunehmen, dass der Autotropismus einen aktiven Widerstand gegen die Primärreaktion leistet. Wahrscheinlich schleicht er sich ein, als diese selbsttätig nachlässt. Hieraus erklärt sich auch die eben erwähnte »Reaktionszeit« der Gegenreaktion. —

Die Stimmung der Wurzeln ändert sich u. a. mit deren Länge. Um dies zu untersuchen, habe ich in der Versuchsreihe IV die Länge von jeder Wurzel mikrometrisch bei etwa 12-facher Vergrösserung gemessen. In jedem Versuch wurden die jeweiligen Längen in die Winkelklassen der Maximalkrümmung (Spielraum 5°) gesetzt. Dann wurden die Medianen aller Versuche untereinander gestellt und alle Werte summiert. Die hierdurch erhaltenen Werte (für einen Klassenspielraum von 10° berechnet) bilden folgende Reihe

Zahl der Varianten ...	1	4	7	13	18	8	4	1	1
Durchschn. Länge i									
Mikr. Str.	(22)	45	46	45,5	38,5	36	27	(17)	(25)

Wir sehen also, dass, abgesehen von den unsicheren extremen Varianten, grössere Maximalkrümmung (also grösserer Effekt) mit kürzerer Länge korreliert, kurze Wurzeln reagieren m. a. W. stärker als längere. Und schon geringe Differenzen sind ausschlaggebend. Ich kann hinzufügen, dass nach meiner Erfahrung längere Wurzeln als die in meinen hier geschilderten Versuchen benutzten, noch schwächer reagieren. Praktisch bringt diese Tatsache den Übelstand mit, dass man, wenn möglich, mit gleich langen Wurzeln experimentieren soll, um Vergleiche anstellen zu können. Mit meiner Methodik ist dieses nur in beschränktem Grad möglich, da die Samen verschieden schnell keimen. Ich habe deshalb dafür gesorgt, dass die Objekte gleich lang im Termostat gewachsen waren, bevor mit ihnen expe-

rimentiert wurde. Bei einem grossen Material wäre zu empfehlen, dieses in Längenklassen zu verteilen und nur Klassen zu vergleichen.

II. Negativer Geotropismus.

Dieser äussert sich in ganz anderer Weise als der Autotropismus, indem er eine wirkliche Depression der primären Reaktion verursacht, die bei einer bestimmten Reizmenge von etwa 45 *g*-Min. auftritt (siehe S. 25). Ob der negative Effekt in ähnlicher Beziehung zur Reizung steht wie der positive, muss durch weitere Untersuchungen ausgemacht werden. Der Einfluss der negativen Reaktion äussert sich, wie erwähnt, als Depression des Reaktionsoptimums der positiven Reaktion; dieses folgt also nicht mehr der einfachen Formel (1); bei hohen Reizmengen sinkt das R_0 und schon die Startphase entschleiern den Kampf der Reaktionen (S. 35); als Gegenstück hierzu ist die Abflachung der Kurve beim Optimum zu betrachten. Ein beschleunigter Ausgleich der Reaktion habe ich dagegen nicht beobachtet, ein solcher wäre auch, in Betracht der grossen Variabilität des Autotropismus, sehr schwierig festzustellen. Dass sie aber bei höheren Reizmengen als ein Vorstadium der rein negativen Reaktion auftreten muss, ist unzweifelhaft (vgl. LUNDEGÅRDH 1918 S. 18). Die Tatsache, dass die ersten Spuren der negativen Reaktion bei einer bestimmten Reizmenge auftreten, stimmt aufs Beste mit dem für Phototropismus gefundenen (ARISZ 1915 S. 84). Auch hier tritt die negative Reaktion bei einer bestimmten Reizmenge auf (vgl. auch JOST und STOPPEL 1912 S. 221).

Inwieweit eine Stimmungsverschiebung das gegenseitige Verhältnis der positiven und negativen Reaktion beeinflusst, lässt sich noch nicht sagen. Ferner bleibt es noch ungewiss, ob eine Erregungshöhe (Erregungsmaximum) bestehe. Höchstwahrscheinlich wird wohl

nicht das äussere Verhalten der Wurzel nur aus dem Zusammenwirken positiver und negativer Reaktion nach Formel (1) erklärt ¹⁾, sondern schon in den früheren Phasen der Reizkette (Erregung) dürften Gegenreaktionen bei hohen Intensitäten einsetzen, oder es verhält sich die Erregung wie die Reaktion, die ja faktisch nicht über eine maximale Geschwindigkeit hinauskommt. Es ist wohl kaum anzunehmen, dass in einem gegebenen Zeitraum unbegrenzte Reizaufnahme stattfinden, d. h. dass die Perzeption mit unbegrenzter Geschwindigkeit fortschreiten könnte.

VIII. Schluss und Zusammenfassung.

Das Produktgesetz, wie es von BLAAUW, FRÖSCHEL und PEKELHARING festgestellt wurde, besagt, dass zur Auslösung einer Reaktion, die die makroskopische Schwelle (die Startphase) eben übersteigt, eine bestimmte Reizmenge erforderlich ist. Die Reizdauer ist hier innerhalb weiter Grenzen belanglos. Meine Ergebnisse bringen eine Ergänzung zu dieser Regel, indem sie zeigen, dass das Reaktionsoptimum höchstwahrscheinlich von der Reizmenge abhängt. Was darauf beruht, dass der Effekt der Reizmenge proportional ist. Die nähere Untersuchung des Reaktionsoptimums hat freilich gezeigt, dass diese »Effekt-Regel« nur innerhalb gewisser Grenzen gilt, indem bei höheren Reizmengen die negative Reaktion auftritt, und den äusseren Effekt deprimiert. Der absolute Gültigkeitsbereich der Effekt-Regel bleibt also vorläufig unbekannt. Die weitgehende Gültigkeit der BLAAUW-FRÖSCHELSCHEN Produktregel beruht offenbar darauf, dass hier mit dem minimalen Effekt als Indikator operiert wird; die negative Reaktion bleibt völlig aus. In wei-

¹⁾ Auf verwickelte Verhältnisse deutet nämlich der Verlauf der R_0 -Kurve hin.

terer Abfassung würde die Produktregel lauten: Der einfache Reaktionseffekt ist der Reizmenge proportional.

Mit Effekt wird hier Arbeitsleistung gemeint, als Totalablenkung der Organspitze gemessen: Eine doppelt so grosse Ablenkung bedeutet ungefähr die doppelte Arbeit (die durch eine ausgedehnte Krümmungszone verursachten Komplikationen will ich nicht hier diskutieren). Ob der zusammengesetzte Effekt (bei grösseren Reizmengen, wo auch die negative Reaktion hinzukommt) auch eine gegebene Funktion der Reizmenge ist, darüber geben meine Versuche noch keinen Aufschluss. Die Ergebnisse FITTINGS über intermittierende Reizung laut dem Sinusgesetz sprechen freilich in dieser Richtung; denn hier empfängt ja das Organ nach und nach sehr grosse antagonistische Reizmengen (vgl. auch BUDER 1917, S. 178). Auch die Erfahrungen von NATHANSOHN und PRINGSHEIM (1908) wären hier zu nennen. Künftige Untersuchungen haben vor allem die vorhin berührte Frage zu beantworten, ob die Intensität an sich stimmungsändernd wirke, d. h. den komplexen Effekt beeinflusst. In solchem Falle wäre ja der komplexe Effekt nur innerhalb bestimmter Grenzen eine einfache Funktion der Reizmenge.

Zum Gesamteffekt wäre eigentlich die Geschwindigkeit mitzurechnen. Eine einfache Überlegung lehrt aber, dass die zum Erreichen eines bestimmten Reaktionsoptimums erforderliche Arbeit dieselbe ist, wenn die Krümmung schnell oder langsam vor sich geht. Die Geschwindigkeit folgt auch, wie wir gesehen, ihrer eigenen Formel und sie wird nicht nur von der Reizmenge, sondern auch von der Intensität beeinflusst. Es besteht eine Art von Ventilvorrichtung, die die Geschwindigkeit in Schranken hält. Wir haben natürlich keinen Grund, anzunehmen, dass dieser »Ventil« Bewegungsenergie verschluckt, die Realisierung der Bewegung wird nur aufgehalten.

An dieser Stelle möchte ich eine Erweiterung des alten Vergleichs der Reizbewegungen mit Auslösungsvorgängen vorschlagen. Der Effekt steht ja tatsächlich in engster Beziehung zur Reizenergie. Ferner ist der Begriff Reizschwelle betreffs der Tropismen etwas unklar; nach allem zu urteilen ruft jede kleinste Reizmenge schon Reaktion hervor, wegen der Eigentümlichkeiten der Startphase besteht aber eine Reaktionsschwelle, die aber nichts mit der primären Reizkette zu tun hat (vgl. LUNDEGÅRDH 1917 b S. 48 und diese Abhandl. S. 6). In der Kette Reiz-Erregungs-Reaktion liegt tatsächlich Transformation vor. Die Reizenergie wird in Erregungsenergie und diese in Bewegungsenergie transformiert; hiermit ist natürlich nichts über die unbekanntete Zahl der wirklichen Reizkettenglieder ausgesagt; ferner bleibt unentschieden, ob die Transformation verlustlos geschieht — der Energieverlust müsste jedenfalls prozentuell konstant sein.

Die wesentlichsten Ergebnisse lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

I. Der Bewegungseffekt ist der Reizmenge direkt proportional, wenn bis 40—50 *g*-Min. gereizt wird. Bei grösseren Reizmengen wächst der Effekt immer langsamer, um schliesslich wieder zu sinken. Dieses beruht höchst wahrscheinlich darauf, dass bei 40—50 *g*-Min. eine negativ geotropische Reaktion auftritt, die bei starker Reizung immer mehr über die positive Reaktion dominiert.

II. Auch die Geschwindigkeit in der eumotorischen Phase wächst mit der Reizung; die Geschwindigkeits-erhöhung fällt jedoch verschieden aus, je nachdem man die Reizdauer oder die Reizintensität variiert. Bei Schwerkraftreizung wuchs die Geschwindigkeit bis zu einer Reizmenge von 50 *g*-Min. nach der Formel für eine gerade Linie, indem die Reizdauer mit der

Geschwindigkeit minus einer Konstante proportional war. Bei fünf Minuten Reizung mit Intensitäten von 1,4 g —487,3 g veränderte sich die Geschwindigkeit nach einer Hyperbelformel.

III. Auch die Reaktionszeit verhält sich verschieden bei Variation der Dauer oder der Intensität der Reizung. Im ersten Fall war keine bestimmte Veränderung festzustellen, im letzten Fall verändert sie sich nach der Tröndleschen Hyperbelformel. Eine nähere Analyse zeigte jedoch, dass diese Formel hier in anderer Weise als bei TRÖNDLE interpretiert werden muss. Die Formel gilt nämlich nicht nur für die Startphase sondern auch für die eumotorische Phase.

IV. Die autotropische Gegenreaktion äussert sich als Ausgleichung der Basalkrümmung und als Neukrümmung an der Spitze. Keine Korrelation besteht zwischen der geotropischen und den autotropischen Bewegungen; die erstere muss nur eine gewisse Minimumgrösse erreicht haben, damit starke Gegenkrümmungen auftreten. Die Reaktionszeit der sekundären Spitzenkrümmung beträgt etwa eine Stunde, unabhängig von der Reizintensität. Die Ergebnisse vermitteln eine neue Auffassung über das Wesen des Autotropismus, in dem man nicht annehmen kann, dass er durch die Primärkrümmung direkt ausgelöst wird.

V. Es besteht Korrelation zwischen Länge der Keimwurzeln und dem geotropischen Effekt, indem bei gleicher Reizung die kürzeren Wurzeln durchschnittlich stärker reagieren als die längeren. Schon sehr kleine Längendifferenzen sind hier ausschlaggebend.

Lund, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität im Dezember 1917.

Zitierte Literatur.

- ARISZ, W. H., 1915, Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. XII. Livr. 1.
 BACH, H., 1907, Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd 44. H. 1.

- BLAAUW, A. H., 1908, Recueil des travaux botan. néer. Vol. V.
 BREMEKAMP, C. E. B., 1915, Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam.
 Proc. of the section of sciences. Vol. XVII. Part 2.
 BUDER, J., 1917, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd 58.
 CZAPEK, FR., 1898, Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd 38.
 FRÖSCHEL, P., 1909, Sitz. ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Math.-
 nat. Cl. Bd 117.
 JOST, L., 1912 a, Zeitschr. für Botanik. Bd. 4. S. 161.
 —, und STOPPEL, R., 1912 b, ebenda, S. 206.
 LUNDEGÅRDH, H., 1917 a u. b, Lunds Universitets Årsskrift, Bd 13,
 Nr 6 und Bd. 15, Nr 1.
 —, 1918, ebenda, Bd. 14.
 MAILLEFER, A., 1910, Bull. Soc. vaud. sc. nat. Vol. 46.
 —, 1912, ebenda. Vol. 48.
 NATHANSOHN und PRINGSHEIM, 1908, Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd 45.
 PEKELHARING, C. J., 1910, Recueil d. trav. botan. néerl. Vol. 7.
 PRINGSHEIM, E., 1907, Cohns Beitr. zur Biol. d. Pflanzen. Bd 9.
 BISS, M.-M., 1913, Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd 53, H. 2.
 RUTGERS, A., 1912, Recueil d. trav. botan. néerl. Vol. 9.
 SIMON, S. W., 1912, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd 51.
 TRÖNDLE, A., 1910, Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd 48.
 —, 1913, ebenda. Bd. 52.
 —, 1915, Neue Denkschr. d. schweiz. naturforsch. Gesellsch. Bd.
 51, Abt. I.

Vetenskapsakademien d. 13 febr. Det anmäldes att en gifvare donerat till Bergianska stiftelsen 25000 kr. på det villkorot, att dessa medel skulle afsättas till en särskild fond, som, när den stigit till tillräckligt belopp, skulle användas till uppförande af en för ändamålet lämplig och med beaktande af de arkitektoniska krafven inrättad institutionsbyggnad inom stiftelsens trädgård. I byggnaden skulle kunna beredas tillfälle för vid trädgården anställda samt andra forskare att utföra vetenskapligt hortikulturella undersökningar, och anordnas lämplig undervisningslokal för den Bergianska trädgårdsskolan samt bereda möjlighet för utvidgning af den nu inom trädgården bedrifna undervisningen.

Den 27 febr. Letterstedtska författarepriset tilldelades föreståndaren för Statens Skogsförsöksanstalt prof. O. A. HENR. HESSELMAN för arbetena »Studier öfver salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växteknologiskt afseende» samt »Om våra skogsförnygringsåtgärder i marken och dess betydelse för barrskogens förnygring». —

Letterstedtska understödet för särskildt maktpåliggande naturvetenskapliga undersökningar lämnades till prof. C. LINDMAN såsom bidrag för fortsatta *Crataegus*undersökningar. — Prof. LINDMAN refererade en afhandling af prof. S. MURBECK »En säregen blomanomali hos *Capsella Bursa pastoris*», hvilken afhandling antogs för införande i Arkiv f. Botanik. — Det anmäldes att tre gifvare skänkt Bergianska stiftelsen 4500 kr. såsom bidrag till bestridande af kostnaderna för uppförande af ett växthus inom trädgårdens botaniska afdelning.

Den 13 mars. Följande reseunderstöd utdelades: till fil. kand. F. HÅRD af SEGERSTAD för växtgeografiska undersökningar inom sydsvenska höglandet 100 kr., fil. stud. TOR ÅKE TENGVALL för växtgeografiska undersökningar inom Lule Lappmarks högfjällsområde 100 kr., till fil. stud. ERIK SÖDERBERG för idkande af växtfysiologiska och växtgeografiska studier i Jämtlands fjälltrakter 100 kr., till fil. mag. M. G. STÅLFÄLT för insamlande af rhizommaterial af sandgräs från olika delar af skånska kusten 100 kr., till fil. kand. EINAR DU RIETZ för lichenologiska undersökningar i Kalmarsundstrakten 100 kr., till fil. mag. DAN ÅKERBLOM för lafbiologiska undersökningar i Hälsingland 100 kr. samt till fil. lic. KURT FALCK för studier öfver parasitsvämpffloran i Medelpad 100 kr.

Fysiografiska Sällskapet d. 13 febr. För intagande i Handlingarna refererade prof. NILSSON-EHLE en afhandling af doc. HERIBERT-NILSSON »Experimentelle Studien über Variabilitet, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*», och en afhandling af e. o. aman. GÖTE TURESSON »The cause of plagiotropy in maritime shore plants».

Lunds Botaniska Förening d. 28 febr. Doc. E. NAUMANN föredrog om »Tillämpad planktologi» och doc. O. GERTZ om »Kallushypertrofier hos minerade blad».

Döde. ERNST ADLERZ, som afled i Örebro den 8 mars 1918, var född i Linköping d. 6 nov. 1854, blef student i Uppsala 1874, fil. d:r 1882, var lektor i naturalhistoria och kemi vid läroverket i Örebro alltsedan 1884. Hans doktorsafhandling 1881 och lektorsspecimen 1884 gällde växtanatomen. I Bot. Not. 1901, 1903 och 1908 behandlade han Hieracier och *Potentilla Goldbachiana*. Speciellt studerade han löfmossorna och skref om dem i Krok och Almquists

Skolflora och om jämtländska mossor i Bot. Not. 1891. År 1907 utkom hans »Bladmossflora för Sveriges lågland».

GEORG LEONHARD THORSTENSON, som afled i Köpenhamn d. 28 febr. 1918, var född i Amål d. 20 juni 1851 och blef student 1870. Han publicerade i Öfvers. K. Vet. Akad. H. 1893 »Tvenne nya Calamagrostis- och Carex-hybrider jemte ett och annat om deras resp. stamarter».

Död utländsk botanist. Den 25 nov. prof. HERMANN von VÖCHTING i Tübingen.

Ny litteratur.

EKMAN, E., 1917, Zur Kenntnis der nordischen Hochgebirgs-Drabæ. 68 s., 3 t. — K. Sv. Vet. Akad. Hd., Bd. 57, N:o 3. (Åtskilliga nyheter!)

GERTZ, O., 1917, Cecidologiska och teratologiska uppgifter i Olof Celcii Flora Uplandica. — Fauna och Flora, s. 265—280.

KROK, TH. och S. ALMQUIST, 1917, Svensk Flora för skolor. II. Kryptogamer. Fjärde uppl. VIII, 359 s.

KURCK, C., 1917, Den forntida utbredningen af kärrsköldpaddan *Emys orbicularis* (L.) i Sverige, Danmark och angränsande länder. 129 s., 1 karta. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2, Bd. 13, N:r 9.

Register öfver Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Skrifter 1826—1917. 688 spalter.

ROSENINGE, L. K., 1917, The marine Algæ of Denmark. Part II, Rhodophyceæ II. — Danske Vidensk. S. Skrift. 7 R. Nat. og Math. Afd. VII, 22, s. 155—284, t. 3—4, 201 textf. (7 nya arter, 7 för Norden nya arter).

SYLVÉN, N., 1917, Om tallens knäckesjuka [*Melampsora pinitorqua* (Braun) Rostr.] Meddel. från Statens Skogsförsöksanstalt. H. 13—14, p. 1077—1140, 28 textf. Tysk resumé s. CXXVII—CXXXVI.

Docenten LUNDEGÅRD har bekostat ett halft ark af detta häfte.

Innehåll.

LUNDEGÅRD, H., Ueber Beziehungen zwischen Reizgrösse und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. S. 65.

Smärre notiser. S. 118—120.

Till tidskriftens medarbetare.

Manuskripten böra vara tydligt skrifna (helst maskinskrifna) samt noga genomsedda, äfven beträffande skiljetecknen, för undvikande af korrekturändringar mot manuskriptet.

Omkostnader för korrekturändringar mot manuskriptet bestridas af författaren.

Förf. erhåller 50 separater, om uppsatsen är längre än 1 sida.

Separater ur Botaniska Notiser till salu.

I Botaniska Notiser 1901 annonserades separater ur dem till salu. Af dessa finnas numera endast ett fåtal kvar. Af många uppsatser i de sedan dess utgifna årgångarna af tidskriften finnas separater till salu. Priset beräknas efter 2 öre pr. sida och 25 öre pr. plansch förutom porto och postförskottsafgift. Endast ett eller några få exemplar finnas af hvarje uppsats.

Af **Botaniska Sektionens af Naturvetenskapliga Student-sällskapet i Upsala Förhandlingar** 1883—1895 finnas mer eller mindre fullständiga exemplar till salu för 10 kr., 7,50 kr., 3 kr.

Af **Botaniska Sällskapets i Stockholm Förhandlingar** 1895—1906 finnas mer eller mindre fullständiga exemplar till salu för 5 kr., 4 kr., 3,50 kr.

Under jul- och sommarferierna expedieras inga separater.

Rekvisition sker hos

Utgifvaren af **Botaniska Notiser, Lund.**

Bokhandelspriser å

BOTANISKA NOTISER utg. af K. F. THEDENIUS, årg. 1854—1856 å 1 kr.

BOTANISKA NOTISER utg. af OTTO NORDSTEDT, årg. 1871—1874 å 1 kr. 50 öre. 1875—1878 å 1 kr. 75 öre, 1879—1886 å 2 kr. 25 öre, 1887—1905 å 4 kr., 1906—1910 å 5 kr. och följande å 6 kr.

Nyare bidrag till kännedomen om Gotlands Kärlväxtflora af K. JOHANSSON. Pris 1 kr.

Porträtter i ljustryck af J. G. AGARDH och af BENGT JÖNSSON å 50 öre.
