UNIVERSAL
LIBRARY
OU_220816
UNIVERSAL
LIBRARY

HANDBUCH DER PFLANZENPHYSIOLOGIE

ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY

XVII/1

OL
220816

R 581.103 39953
Ha 23
Ruhland, W.
Handbuch der pflanzenphysiologie. Vol. XVII. 1959.

Handbuch der ; physiology

Gesamtd -contents:

Teil I. Allgeme undations.

Band I. Genetisch)l of physiological
logischer e constitution of
tution de
„ II. Allgemein)logy of the plant
Pflanzenz

Teil II. Stoff- un)olism.

Band III. Pflanze u s of plants.
„ IV. Die miner ion of plants.
Pflanze.
„ V. Die CO_2-A carbon

„ VI. Aufbau, nobiliza-
sierung u ion of
Kohlenhy
„ VII. Stoffwech ts and
Fette un
„ VIII. Der Stick
„ IX. Der Stof ulfur- and
und pho g com-
dungen.
„ X. Der Stoff secondary
Pflanzens
„ XI. Die Hete terotrophic

„ XII. Die Pflan cl. fermen-
lich Gär tabolism in
wechsel.
„ XIII. Der Stof nts.
Pflanze.

Teil III. Wachs pment,
Bewe

Band XIV. Wachstu substances.
„ XV. Differenz d develop-
lung.
„ XVI. Außenfak ecting
und Ent ment.
„ XVII. Physiolo ments.
„ XVIII. Sexualit tion, alter-
Generationswechsel. nation of generations.

OSMANIA UNIVERSITY LIBRARY

Call No. R 581.103/Ha 23 Accession No. 39153

Author Ruhland, W.

Title Handbuch der Pflanzenphysiologie vol. XVII

This book should be returned on or before the date last marked below.

1959

Handbuch der Pflanzenphysiologie · Encyclopedia of plant physiology

Gesamtdisposition:

Teil I. Allgemeine Grundlagen.

Band I. Genetische Grundlagen physiologischer Vorgänge. Konstitution der Pflanzenzelle.
„ II. Allgemeine Physiologie der Pflanzenzelle.

Teil II. Stoff- und Energiewechsel.

Band III. Pflanze und Wasser.
„ IV. Die mineralische Ernährung der Pflanze.
„ V. Die CO_2-Ass
„ VI. Aufbau, S
sierung un
Kohlenhyc
„ VII. Stoffwech
Fette un
„ VIII. Der Stick
„ IX. Der Stof
und pho
dungen.
„ X. Der Stoff
Pflanzen
„ XI. Die Hete
„ XII. Die Pflar
lich Gär
wechsel.
„ XIII. Der Stof
Pflanze.

Teil III. Wachs
Bewe

Band XIV. Wachstu
„ XV. Differenz
lung.
„ XVI. Außenfal
und Ent
„ XVII. Physiolo
„ XVIII. Sexualit
Generationswechsel.

Synopsis of the contents:

Part I. General foundations.

Vol. I. Genetic control of physiological processes. The constitution of the plant cell.
„ II. General physiology of the plant cell.

Part II. Metabolism.

Vol. III. Water relations of plants.
„ IV. Mineral nutrition of plants.
carbon
nobiliza-
ion of
ts and
ulfur- and
g com-
secondary
terotrophic
el. fermen-
tabolism in
nts.

pment,

substances.
d develop-
ecting
ment.
ments.
ction, alter-
nation of generations.

ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY

EDITED BY

W. RUHLAND

COEDITORS

E. ASHBY · J. BONNER · M. GEIGER-HUBER · W. O. JAMES
A. LANG · D. MÜLLER · M. G. STÅLFELT

VOLUME XVII

PHYSIOLOGY OF MOVEMENTS

PART 1

MOVEMENTS DUE TO MECHANICAL AND ELECTRICAL STIMULI AND TO RADIATIONS

CONTRIBUTORS

L. BAILLAUD · G. H. BANBURY · L. BRAUNER · E. BÜNNING · R. K. CLAYTON
A. W. GALSTON · H. v. GUTTENBERG · W. HAUPT · O. V. S. HEATH · A. R. SCHRANK
M. G. STÅLFELT · K. UMRATH

SUBEDITOR

E. BÜNNING

WITH 513 FIGURES



SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1959

HANDBUCH DER PFLANZENPHYSIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND

IN GEMEINSCHAFT MIT

E. ASHBY · J. BONNER · M. GEIGER-HUBER · W. O. JAMES
A. LANG · D. MÜLLER · M. G. STÅLFELT

BAND XVII

PHYSIOLOGIE DER BEWEGUNGEN

TEIL 1

BEWEGUNGEN DURCH EINFLÜSSE MECHANISCHER UND ELEKTRISCHER NATUR SOWIE DURCH STRAHLUNGEN

BEARBEITET VON

L. BAILLAUD · G. H. BANBURY · L. BRAUNER · E. BÜNNING · R. K. CLAYTON
A. W. GALSTON · H. v. GUTTENBERG · W. HAUPT · O. V. S. HEATH · A. R. SCHRANK
M. G. STÅLFELT · K. UMRATH

REDIGIERT VON

E. BÜNNING

MIT 513 ABBILDUNGEN

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1959

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es auch nicht gestattet, dieses Buch oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen

© by Springer-Verlag oHG. Berlin · Göttingen · Heidelberg 1959

Printed in Germany

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

Inhaltsverzeichnis. — Contents.

I. Einführung und Übersicht.

Seite

Von Professor Dr. E. BÜNNING 1
1. Historisches 1
2. Bewegungsarten und Bewegungsmittel 2
3. Terminologisches, Einleitung 3
a) Einteilung und Bezeichnung der Bewegungsarten 3
b) Einige Begriffe der Reizphysiologie 6
4. Vorbemerkung zu den Beiträgen von Band XVII 7
Literatur 7

II. Allgemeines.

A. Allgemeine Gesetze und Phänomene der pflanzlichen Bewegungsphysiologie. Von Professor Dr. E. BÜNNING. Mit 3 Abbildungen 8
1. Tierische und pflanzliche Bewegungsphysiologie 8
2. Die Suche nach psychischen oder „psychoiden" Phänomenen 9
3. Der Reizbegriff 10
4. Reizaufnahme 12
5. Die Erregungsvorgänge 15
6. Reizleitung 17
7. Beziehungen zwischen Reizstärke und Reaktion 18
a) Allgemeines 18
b) Reizmengen-Gesetz 18
c) Webersches Gesetz 19
d) Weitere Gesetze 21
Schlußfolgerung 22
Literatur 22

B. Der Erregungsvorgang. Von Professor Dr. KARL UMRATH. Mit 56 Abbildungen . 24
1. Einleitung 24
2. Aktionspotential und lokales Potential 25
3. Widerstands- bzw. Permeabilitätsänderungen 31
4. Stillstände der Protoplasmaströmung und andere sichtbare Veränderungen . . 33
5. Veränderungen der Molekularbewegung von Teilchen 38
6. Reduktions-Oxydationspotential und Wasserstoffionenkonzentration 39
7. Wärmebildung und Sauerstoffverbrauch 39
8. Das Refraktärstadium 40
9. Die Erregungssubstanz, ihre Beziehung zum Wuchsstoff und ihre morphologischen Wirkungen 50
10. Die Erregungsleitung 61
Neptunia plena 65
Mimosa spegazzinii 68
Mimosa pudica 72
Mimosa invisa 86
Biophytum sensitivum 87
Die Insectivoren *Dionaea*, *Drosera* und *Pinguicula* 89
Verschiedene, weniger eingehend untersuchte Pflanzen 91
11. Vorstellungen über das Wesen des Erregungsvorganges 94
12. Die Rolle der Erregungsvorgänge im Leben der Pflanzen 99
Literatur 107

Seite

C. Mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen. Von Professor Dr. KARL UMRATH 111

1. Einleitung . . . 111
2. Turgorbewegungen durch Veränderung der Wasserpermeabilität . . . 112
3. Turgorbewegungen durch Veränderungen des Wasserbindungsvermögens . . . 114
4. Variationsbewegungen durch Kontraktion . . . 115
5. Nutationsbewegungen . . . 117
6. Kombinierte Variations- und Nutationsbewegungen . . . 118

Literatur . . . 118

III. Die Wirkung von Wundreizen.

Von Professor Dr. E. BÜNNING. Mit 23 Abbildungen . . . 119

A. Traumatotropismus und Traumatonastie . . . 119
1. Traumatotropismus . . . 119
2. Traumatonastie . . . 122
B. Traumatotaxis . . . 123
C. Traumatodinese . . . 126
D. Traumatochorismus . . . 127
E. Allgemeines über die Wirkungsweise der Wundreize auf die Zelle . . . 128

Literatur . . . 132

IV. Die Wirkung elektrischer Reize.

A. Allgemeines über die Wirkung elektrischer Reize auf Zellen. Von Professor Dr. KARL UMRATH. Mit 1 Abbildung . . . 135

Literatur . . . 147

B. Electronasty and electrotropism. By Professor Dr. A. R. SCHRANK. With 6 figures . 148

I. Introduction . . . 148
II. Electronasty . . . 148
III. Electrotropism . . . 149
1. Shoot responses . . . 149
a) Longitudinally applied current . . . 149
Elongation responses . . . 149
Curvature responses . . . 150
Intact seedlings p. 150. — Isolated coleoptiles p. 152.
Protoplasmic streaming . . . 153
b) Transversely applied electrical fields . . . 154
c) Transversely applied direct current . . . 154
Helianthus hypocotyls . . . 154
Intact *Avena* coleoptiles . . . 155
Decapitated *Avena* coleoptiles . . . 156
Lateral transport of IAA . . . 158
2. Root responses . . . 160
a) Elfving's curvatures . . . 160
b) Genuine electrotropic curvatures . . . 161

Literature . . . 162

C. Galvanotaxis. Von Professor Dr. KARL UMRATH . . . 164

Literatur . . . 167

V. Seismo- und Thigmoreaktionen.

A. Seismonastie.

a) Die physiologische Anatomie seismonastisch reaktionsfähiger Organe. Von Professor Dr. HERMANN v. GUTTENBERG. Mit 19 Abbildungen . . . 168

1. Die reizbaren Staubblätter und Narben . . . 168
2. Orchideenblüten . . . 174
3. *Dionaea muscipula* und *Aldrovanda vesiculosa* . . . 175
4. Die Bewegungseinrichtungen von *Mimosa* und *Biophytum* . . . 179

Schlußbemerkung . . . 181

Literatur . . . 182

Seite

b) Die seismonastischen Reaktionen. Von Professor Dr. E. Bünning. Mit 70 Abbildungen 184
1. Historisches 184
2. Allgemeine Kennzeichnung der seismonastischen Reaktionsfähigkeit 184
3. Die Phänomene der Seismoreaktionen 186
Mimosa S. 187. — *Biophytum sensitivum* S. 189. — *Neptunia oleracea* S. 189. — *Dionaea* und *Aldrovanda* S. 189. — „Reizbare" Staubgefäße S. 190. — Narben S. 192. — Blütenkronen S. 192. — Weitere Fälle, Nichtsensitive S. 192.
4. Die Turgor- und Wachstumsänderungen 193
a) Form- bzw. Volumenänderung 193
b) Flüssigkeitsausscheidung 195
c) Die Turgorabnahme 196
d) Turgorzunahme und Wachstumssteigerung 197
5. Strukturelle Veränderungen im Cytoplasma und in den Vacuolen bei der Kontraktion 198
a) Erörterung der Möglichkeiten 198
b) Permeabilitätsänderungen 199
c) Mikroskopisch sichtbare kolloidale Umwandlungen 204
6. Die Reizkette 208
a) Einleitung 208
b) Reizschwelle und Reizaufnahme 209
α) Mechanische Reize 209
β) Elektrische Reize 213
γ) Chemische Reize 214
δ) Thermische Reize 215
c) Latenzzeitvorgänge 216
d) Die Erregungsvorgänge 217
α) Allgemeines 217
β) Die Aktionsströme 218
γ) Zerfallsvorgänge, Erregungssubstanz 219
δ) Die Restitutionsvorgänge 221
ε) Die Koppelung zwischen Zerfalls- und Restitutionsprozeß 225
ζ) Die Ermüdungserscheinungen 225
e) Periodische Reaktionen 227
f) Bedingungen der Reaktionsfähigkeit 230
Literatur 234

c) Die Reizleitung bei der Seismonastie. Von Professor Dr. Karl Umrath. . . 239
Literatur 242

B. Thigmonastie und Thigmotropismus.

a) Anatomie physiologique des organes thigmotropiques et thigmonastiques. Par Dr. L. Baillaud. Avec 14 figures 243
I. Introduction 243
II. Les cellules tactiles des vrilles 244
a) Généralités 244
b) Les papilles sensibles 244
c) Les ponctuations tactiles 247
d) Autres différenciations des vrilles 250
III. Les tentacules thigmonastiques des *Drosera* 251
IV. Conclusion 252
Bibliographie 253

b) Die thigmonastischen und thigmotropischen Reaktionen. Von Professor Dr. E. Bünning. Mit 33 Abbildungen 254
1. Einleitung 254
2. Die wirksamen Reize und die Reizaufnahme 254

Seite

3. Ranken 257
a) Art der Reaktion 257
b) Auslösung der Reaktionen durch nichtadäquate Reize 260
c) Die Gegenreaktion 261
d) Der Bewegungsmechanismus 261
e) Das Umschlingen der Stütze 265
f) Die Reizleitungsphänomene 265
g) Die Reizkette 265
h) Sekundäre Veränderungen in den Ranken 267
4. *Drosera* 270
5. Thigmoreaktionen bei sonstigen Pflanzen, insbesondere Keimlingen 271
Literatur 276

VI. Phototaxis.

A. Chloroplastenbewegung. Von Dozent Dr. W. Haupt. Mit 17 Abbildungen 278
1. Phototaxis 278
a) Übersicht der Phänomene, Definitionen 278
b) Methodische Fragen 281
c) Die Verlagerung der Chloroplasten unter dem Einfluß von Licht und Dunkel 281
Der Verlauf der Bewegung 281
Die Lichtquantität 284
Die Reaktionsgeschwindigkeit 285
Die Lichtqualität 286
d) Die Wirkung von äußeren und inneren Faktoren auf die photischen Verlagerungen der Chloroplasten 289
Die Temperatur 289
Die Hydratur 291
Chemische Einflüsse allgemeiner Art 292
Die Viscosität des Plasmas 293
Beziehungen zur Photosynthese 294
Sonstige Faktoren, die die photischen Verlagerungen der Chloroplasten beeinflussen 297
e) Sonderfälle lichtinduzierter Bewegungen 299
Mougeotia (*Mesocarpus*-Typ) 299
Striatella-Typ 301
Die keimende *Equisetum*spore 301
Die Chloroplastenbewegung bei *Selaginella serpens* 302
Anhang: Die Phototaxis des Zellkerns 302
2. Orientierungsbewegungen der Chloroplasten, die nicht vom Licht gerichtet werden 302
a) Bewegungen, die durch innere Faktoren gerichtet werden, und Chemotaxis 302
Chemotaxis 303
Innere Reize 303
Schließzellen 305
Traumatotaxis 306
b) Thermotaxis 306
c) Geotaxis 306
d) Anhang: Die Bewegung der Leukoplasten 306
3. Die physiologischen und ökologischen Auswirkungen der Chloroplastenverlagerungen 307
4. Die Gestaltsänderungen der Chloroplasten 311
5. Theoretische Schlußbetrachtung 313
Literatur 315
Addendum 317

B. Die Phototaxis der Algen. Von Dozent Dr. W. Haupt. Mit 21 Abbildungen . . 318
1. Allgemeines 318
a) Begriffsbestimmungen 318
b) Übersicht über die Erscheinungen 320

Seite

2. Die Phototaxis begeißelter Algen 321
a) Der Photoreceptor 321
b) Die Phototaxis einzelliger Flagellaten 327
Die phobische Phototaxis 327
Die topische Phototaxis 328
Die Aktionsspektren 332
c) Die Phototaxis koloniebildender Flagellaten 337
d) Besonderheiten der topotaktischen Reaktion 339
e) Die Abhängigkeit der phototaktischen Reaktionen von verschiedenen Faktoren 341
Innere Faktoren 342
Stoffliche Einflüsse 343
Temperaturwirkungen 344
Die Abhängigkeit der Stimmung vom Licht 344
Beziehungen zwischen Schwellenwert und Umschlagpunkt 346
f) Die Beziehungen zwischen der Phototaxis und anderen Taxien 347
g) Photokinese 348
3. Phototaxis bei Cyanophyceen 350
a) Allgemeines 350
b) Die phobische Phototaxis 351
Die Reaktion 351
Die Kennzeichnung des Reizanlasses 351
Aktionsspektrum der phobischen Phototaxis 353
Beziehungen zwischen Reizstärke und Reaktionsmodus 354
Die Lokalisierung von Reizaufnahme und Reaktion; Reizleitung 355
Die Reaktionsfähigkeit unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren . 357
Anhang: Der Einfluß des Lichtes auf den Ausbreitungszustand von Aggregationskolonien 358
c) Die topische Phototaxis 358
Die einseitige Ausbreitung von Kulturen 358
Das Aktionsspektrum 359
Der Mechanismus der topotaktischen Reaktion 359
Die Reaktionsfähigkeit unter dem Einfluß innerer und äußerer Faktoren . 361
4. Phototaxis bei Diatomeen 361
a) Die Topotaxis 361
b) Die Phobotaxis 362
c) Photokinese 363
5. Phototaxis bei Conjugaten 363
a) Desmidiales 363
b) Zygnemales 365
6. Phototaxis bei Myxomyceten 365
7. Abschließende Betrachtungen über topische und phobische Phototaxis 365
Literatur 367

C. Phototaxis of purple bacteria. By Dr. Roderick K. Clayton. With 2 figures . 371
I. Introductory remarks 371
II. The comparative physiology of purple bacteria and of other phototrophs . 371
A. Metabolism 371
B. Pigments and their activity in photosynthesis 372
C. The locomotor apparatus: topotaxis and phobotaxis 372
III. Phenomena which simulate phototaxis or chemotaxis 373
A. Consequences of movements other than taxes 373
B. Secondary taxes 373
IV. Action spectra for phototaxis 374
A. Green algae, flagellates, and gametes of multicellular plants 374
B. Purple bacteria 374
C. Green bacteria 375
D. Filamentous blue-green algae 375
V. The influence of intensity and duration of illumination upon phototaxis, motility, and photosynthesis 375
A. The Weber law 375
B. Saturating light intensities 376
C. Phototaxis as an example of excitability: quantitative aspects 377

Seite

VI. Environmental interactions; chemotaxis and aerotaxis 379
A. Light and air 379
B. Chemotaxis; effects of chemicals upon phototaxis and aerotaxis 380
VII. The hypothesis of MANTEN and LINKS 381
A. Further development of MANTEN's hypothesis 381
B. The hypothesis of LINKS 381
VIII. Central vs. peripheral control of taxis; duality of mechanism 383
A. Evidence for peripheral and for central control of motility and taxis . 383
B. An hypothesis 384
C. Duality of mechanism in taxis 384
IX. A condensed description of phototaxis in *Rhodospirillum rubrum* 385
X. Concluding remarks 385
XI. Addendum 385

Literature 386

VII. Photodinese.

Von Dozent Dr. W. HAUPT. Mit 3 Abbildungen 388

1. Allgemeines 388
2. Tonische Einflüsse des Lichts auf die Plasmaströmung 389
3. Typische Reizwirkung des Lichtes auf die Plasmaströmung 391
4. Die Wirkung ultravioletter Strahlung 395
5. Lichtbedingte plasmatische Zustandsänderungen, die gewisse Beziehungen zur Photodinese vermuten lassen 395
Viscosität des Plasmas 395
Permeabilität 396
Reizplasmolyse 397

Literatur 397

VIII. Reizbewegungen der Spaltöffnungen.

A. Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen. Von Professor Dr. HERMANN v. GUTTENBERG. Mit 37 Abbildungen 399

1. Der *Amaryllis*typus 400
2. Modifikationen des *Amaryllis*typus 401
3. Der Gramineentypus 404
4. Der Gymnospermentypus 406
5. Der Pteridophytentypus 407
6. Die Feinstruktur der Schließzellenwand 411
Zusammenfassung 413

Literatur 414

B. Light and carbon dioxide in stomatal movements. By Professor O. V. S. HEATH, D. Sc. With 28 figures 415

I. The motive force 415
The turgor hypothesis 415
The wall mechanism hypothesis 416
The turgor hypothesis (continued) 418
Turgor difference p. 418. — The nature of the problem p. 418.
II. Effects of light intensity 418
1. Postulated direct effects of light 418
a) Photosynthetic production in the guard cells of osmotically active substances 418
b) The starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis 418
c) The permeability hypothesis 420
Isolation of the guard cells p. 421.
2. Postulated indirect effects of light mediated by intercellular space carbon dioxide content 421
a) SAYRE's extension of the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis 421
Mid-day closure p. 421. — p_H effects p. 421. — SAYRE's hypothesis p. 422. — Guard cell chloroplasts p. 422.

Seite

b) The amphoteric colloid hypothesis 422
c) SAYRE's extension of the starch ⇌ sugar hypothesis (continued) . . . 423
p_H effects p. 423. — Phosphorylase p. 423. — p_H and salt effects p. 424. — Rapidity of changes in stomatal starch p. 424. — p_H and salt effects p. 425. — Light responses of stomata on detached tissue p. 425. — Light effects on stomatal starch contents p. 427. — Light responses in starch-free stomata p. 432. — Light responses of stomata of *Allium cepa* (starch-free) p. 432.
The starch ⇌ sugar hypothesis — summary 434
d) The rôle of carbon dioxide 434
Methods 434
Early investigations 435
Comparisons of carbon dioxide-free and normal air 436
Light and temperature responses of onion and *Coffea* stomata interpreted in terms of carbon dioxide 437
Mid-day closure p. 438.
e) WILLIAMS' hypothesis — active water excretion from guard cells . . . 439
Effects of anaerobic conditions p. 440.
3. Postulated direct and indirect effects of light 440
Quantitative factorial experiments: the interactions of light intensity and carbon dioxide supply 441
Methods 441
Preliminary factorial experiments 442
Light effects independent of carbon dioxide 444
Interactions of light intensity and carbon dioxide 446
Evidence for direct effects of light upon the guard cells p. 447. — Indirect effects of light upon the guard cells p. 449.
Conclusions 450
1. The "first indirect effect" of light p. 450. — 2. The "second indirect effect" of light p. 450. — 3. The "first direct effect" of light p. 450. — 4. The "second direct effect" of light p. 450. — 5. Responses to carbon dioxide p. 450.
III. Stomatal responses to duration and intensity of light 451
1. Diurnal rhythms of stomatal movement 451
a) Opening and closing tendencies 451
b) Stomatal movement under constant environmental conditions 451
α) Investigations by porometer methods 451
β) Investigations by LLOYD's method 452
2. Effects of different day lengths 452
3. Effects of short period alternations of light and darkness — stomatal dynamics 452
4. The "product law" for intensity and duration of light — stomatal dynamics 454
IV. Stomatal responses to wavelength and intensity of light 455
Methods 455
Early investigations 455
Investigations with energy measurements 455
V. The mechanism of stomatal responses to light and carbon dioxide 457
Literature 461

C. Sonstige Reizreaktionen der Spaltöffnungen. Von Professor Dr. M. G. STÅLFELT.
Mit 1 Abbildung 465
Literatur 470

IX. Phototropismus und Photonastie.

A. Phototropismus und Photonastie der Laubblätter. Von Professor Dr. L. BRAUNER.
Mit 19 Abbildungen 472
Vorbemerkungen 472
I. Der Blattstiel als Bewegungsorgan 472

Seite

1. Wachstumsbewegungen 473
a) Das Problem des Perzeptionsorgans 473
b) Die Haberlandtsche Ocellentheorie 473
c) Die Schattenfluchtreaktion 474
d) Die Rolle des Wuchsstoffs 475
e) Der Epinastiefaktor; Torsionen des Stiels 477
2. Turgorbewegungen 477
a) Aufbau des Gelenks 477
b) Die Perzeption des Reizes 479
c) Physiologische Dorsiventralität der Gelenke 479
d) Gelenktorsionen 480
e) Analyse der Lichtturgorreaktionen des Blattgelenks 481
f) Einfluß der Wellenlänge des Reizlichtes 482
g) Die Blattspreite als Perzeptionsorgan des Gelenks 483
II. Phototropische Formveränderungen der Blattspreite 485
a) Die Sachssche Theorie 486
b) Der Versuch von Snow 487
III. Panphotometrische Blätter, Kompaßpflanzen 488
Literatur 490

B. Phototropism of stems, roots and coleoptiles. By Professor Dr. Arthur W. Galston. With 30 figures 492
I. Introduction 492
II. The phenomenology of phototropism 492
Summary of the basic phenomena 501
III. The mechanism of phototropic curvature 501
A. The nature of the photoreceptor 501
B. The necessity for amplification of the stimulus 511
C. Possible nature of the amplification mechanism 512
1. Mechanisms based on auxin destruction 512
2. Mechanisms based on auxin "redistribution" 512
a) Induction of a bioelectric potential, followed by electrophoretic migration of auxin 513
b) Light alteration of auxin synthesis 514
IV. Phenomena which may be related to, or a part of, the phototropic response 518
A. Light-induced changes in the viscosity of protoplasm 518
B. Light-induced changes in protoplasmic streaming 519
C. Light-induced chloroplast movements 519
D. Inhibition of lettuce seed germination 520
E. Miscellaneous effects 520
1. Photoinduction of electrical polarity 520
2. Photoinduction of altered permeability 520
3. Altered wall plasticity 520
V. Experimental alteration of phototropic behavior 520
A. Photosensitizers 521
B. Paraffin oil 521
C. Growth regulators 521
D. Alteration of the light gradient 522
E. "Short-circuiting" of induced potentials 523
VI. Summary and status of the problem 523
Literature 524

C. Phototropism of lower plants. By G. H. Banbury. With 11 figures 530
I. General introduction 530
1. Survey of the literature 530
2. Basic concepts 530

Seite

II. The occurrence of phototropism in lower green plants 532
1. Systematic statement 532
a) Algae 532
b) Bryophytes 533
Hepaticae 533
Musci 533
c) Pteridophytes 534
2. Some specially studied structures 536
a) The germinating spores of the Fucaceae 536
b) The germinating spores of mosses and ferns 539
c) Liverwort rhizoids 540
d) The phototropism of the sporogonia and carpophores of liverworts . . 541
3. Photo-perception and growth regulation in lower green plants 542

III. Phototropism in fungi 543
1. Survey of the literature 543
2. Occurrence of the phenomenon 543
a) Phycomycetes 543
b) Ascomycetes 543
c) Basidiomycetes 544
d) Fungi imperfecti 545
3. Some specially studied structures 546
a) The germination hyphae of fungal spores 546
b) The sporangiophore of *Phycomyces* 548
Introduction 548
The growth system 549
Optical properties; the lens effect 550
Reversal of phototropism under paraffin 551
The light- and dark-growth responses and phototropism 552
Photo-adaptation 555
Photo-absorption and the quantum requirement 556
The effect of ultra-violet light 557
The effect of polarised light 558
The effect of ionising radiations 559
Spiral growth and the phototropic curvature 559
The locus of perception; stimulus transmission 560
c) The sporangiophore of *Pilobolus* 561
Phototropic orientation 562
4. General observations on photo-perception and the phototropic response . 566
a) Photo-receptors, absorption spectra and action spectra 566
b) Carotene 568
c) Riboflavin 569
d) Growth regulation and the search for growth hormones in fungi . . . 571

Literature 574

X. Tagesperiodische Bewegungen.

Von Professor Dr. E. Bünning. Mit 119 Abbildungen 579

A. Allgemeiner Überblick 579
1. Gebietsabgrenzung 579
2. Historisches 580
3. Vorkommen tagesperiodischer Bewegungen 581
a) Allgemeines 581
b) Laubblätter 584
c) Blüten 584
d) Sproßorgane 585
e) Spaltöffnungen 587
f) Phototaxis 587
4. Methodisches 587
5. Allgemeines über den Bewegungsverlauf 589

Seite

B. Allgemeine Bedingungen der Bewegungen und Bewegungsmechanik 589
I. Allgemeine Bedingungen der Bewegungstätigkeit 589
a) Schwerkraft 589
b) Temperatur 592
c) Licht 593
d) Feuchtigkeit 596
e) Sauerstoff 597
f) Sonstige chemische Faktoren 597
II. Mechanik tagesperiodischer Bewegungen 600
1. Rolle von Turgor- und Wachstumsschwankungen 600
2. Weiterlaufen der Bewegungsbestrebung bei Verhinderung der Bewegung. . 600
3. Die Turgoränderungen 602
a) Art der Turgoränderungen 602
b) Stärke der Volumenschwankungen 605
c) Mögliche Ursachen der Volumenschwankungen 606
d) Änderung der osmotischen Werte 607
e) Änderung der Saugkräfte 608
f) Nichtosmotische Komponenten 610
g) Beteiligung von Permeabilitätsänderungen 611
h) Hinweis auf die Beziehung zu Wachstumsschwankungen 613
4. Wachstumsänderungen 613
a) Art der Wachstumsänderungen 613
b) Mögliche Mechanismen für die Änderung der Wachstumsintensität . . . 615
5. Die für Turgor- und Wachstumsschwankungen verantwortlichen physiologischen Veränderungen 615
a) Allgemeines 615
b) Tagesperiodische Schwankungen der Acidität 616
c) Tagesperiodische Schwankungen der Wuchsstoffzufuhr 620
d) Die mögliche Rolle von Erregungsvorgängen 623

C. Regulierende Faktoren der Bewegungen 624
1. Nachweis der endogenen Komponente 624
a) Einleitung 624
b) Begrenzte Regulierbarkeit 625
c) Die sog. Nachschwingungen 633
d) Auftreten tagesperiodischer Bewegungen ohne vorhergehenden tagesperiodischen Licht-Dunkelwechsel 636
e) Die Länge der Perioden 639
2. Die Regulierung durch den Licht-Dunkelwechsel 641
a) Grenzen der Regulierbarkeit 641
b) Gesetze der Regulierung durch den Licht-Dunkelwechsel 642
c) Regulierung durch einfachen Übergang von Licht zu Dunkelheit oder umgekehrt 646
d) Die wirksamen Spektralbereiche 646
3. Regulierung durch den Wechsel hoher und niedriger Temperatur 648
4. Sonstige regulierende Faktoren 651
a) Wechselnde Luftfeuchtigkeit 651
b) Unbekannte Faktoren 651

Literatur 653

Namenverzeichnis — Author Index 657

Sachverzeichnis (Deutsch-Englisch) 668

Subject Index (English-German) 692

Mitarbeiter von Band XVII/1. — Contributors to volume XVII/1.

L. Baillaud, Dr. ès Sciences, Chef de travaux, Institut Botanique de la Faculté des Sciences, Place Maréchal Leclerc, Besançon (France).

Geoffrey H. Banbury, B.Sc., F.L.S., Lecturer in Plant Physiology, Durham Colleges in the University of Durham, Department of Botany, University Science Laboratories, South Road, Durham (Great Britain).

Dr. Leo Brauner, o. Professor der Botanik, Botanisches Institut der Universität, München 19, Menzinger Straße 67.

Dr. Erwin Bünning, o. Professor der Botanik, Botanisches Institut der Universität, Tübingen, Wilhelmstraße 5.

Dr. Roderick K. Clayton, Biology Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn. (USA).

Arthur W. Galston, Professor of Plant Physiology, Josiah Willard Gibbs Research Laboratory, Department of Botany, Yale University, New Haven, Connecticut (USA).

Hermann v. Guttenberg, Dr. phil., Dr. med. h. c., em. o. Professor der Botanik an der Universität Rostock, Botanisches Institut der Universität, Rostock, Doberaner Straße 143.

Dozent Dr. rer. nat. Wolfgang Haupt, Botanisches Institut der Universität, Tübingen, Wilhelmstraße 5.

O. V. S. Heath, D. Sc. Professor, Department of Horticulture, The University, Reading (Great Britain).

A. R. Schrank, Associate Professor of Zoology, Department of Zoology, University of Texas, Austin 12, Texas (USA).

Dr. M. G. Stålfelt, Professor der Pflanzenphysiologie der Universität Stockholm, Kungstensgatan 45, Stockholm Va (Schweden).

Professor Dr. Karl Umrath, Graz III, Hochsteingasse 59 (Österreich).

Inhaltsverzeichnis. — Contents.

Teil 2.

Bewegungen durch Einflüsse der Temperatur, Schwerkraft, chemischer Faktoren und aus inneren Ursachen.

Part 2.

Movements due to the effects of temperature, gravity, chemical factors and internal factors.

I. Auslösung von Bewegungen durch die Temperatur.

A. Thermotropismus. Von Dr. Ludwig Aletsee
B. Thermonastie. Von Dr. W. Mary Crombie.
C. Thermotaxis. Von Dozent Dr. W. Haupt.

II. Auslösung von Bewegungen durch die Schwerkraft.

A. Geotropismus.
- **a) Einleitung. Die verschiedenen Typen geotropischer Reaktionen.** Von Professor Dr. Poul Larsen.
- **b) Methoden zur Untersuchung des Geotropismus.**
  - **1. Primäreffekte der Schwerkraft.** Von Professor Dr. L. Brauner.
  - **2. Ortho-Geotropismus.**
    - α) **Sproßorgane und Keimscheiden.** Von Dr. L. Anker.
    - β) **Wurzeln.** Von Professor Dr. Poul Larsen.
  - **3. Plagio- und Dia-Geotropismus.**
    - α) **Sprosse und Blätter, einschließlich Epinastie, Hyponastie, Entfaltungsbewegungen.** Von Dr. Harald Kaldewey.
    - β) **Wurzeln.** Von Professor Dr. Poul Larsen.
  - **4. Geotropische Phänomene niederer Pflanzen.** Von G. H. Banbury.

B. Geotorsionen. Von Professor Dr. R. Snow.
C. Geotaxis. Von Dozent Dr. W. Haupt.

III. Auslösung durch chemische Reize.

A. Chemotropismus. Von Professor Dr. H. Ziegler.
B. Hydrotropismus. Von Professor Dr. H. Ziegler.
C. Chemonastie. Von Dr. Ludwig Aletsee.
D. Chemotaxis. Von Professor Dr. H. Ziegler.
E. Chemodinese. Von Dozent Dr. W. Haupt.

IV. Autonome Bewegungen.

A. Blätter. Von Professor Dr. Karl Umrath.
B. Sprosse, Ranken und andere Organe. Von Dr. L. Baillaud.

V. Windbewegungen.

Von Dr. L. Baillaud.

VI. Quellungsbewegungen.

Von Dozent Dr. Herbert Straka.

VII. Kohäsionsbewegungen (einschließlich Fälle wie Utricularia).

Von Dozent Dr. Herbert Straka.

VIII. Bewegungsmechanismen einzelliger Pflanzen und Pflanzenteile.

A. Geißelbewegungen.
- **1. Geißelbau.** Von Dr. A. Z. Houwink.
- **2. Innere Mechanik der Geißeltätigkeit.** Von Dozent Dr. H. Hoffmann-Berling.
- **3. Äußere Mechanik der Geißeltätigkeit.** Von Professor Dr. R. Pohl.

B. Spezielle Bewegungsmechanismen von Einzellern (Bakterien, Algen). Von Dr. G. Drews and Dr. W. Nultsch.
C. Kernbewegungen. Von Dr. Manfred Girbardt.
D. Mechanismus der Plastidenbewegungen. Von Dr. J. Zurzycki.
E. Protoplasmaströmung. Von Professor Dr. N. Kamiya.

Einführung und Übersicht.

Von

E. Bünning.

1. Historisches.

Auf die historische Entwicklung der Erforschung pflanzlicher Bewegungen wird wiederholt bei den einzelnen Bewegungen selber einzugehen sein. Zur allgemeinen Einführung möge SACHS zitiert werden: „Einzelne Bewegungen von Pflanzentheilen zogen schon in alter Zeit die Aufmerksamkeit verschiedener Schriftsteller auf sich, die ihrer jedoch nur flüchtig erwähnen; so rührt die erste Nachricht über die heliotropischen Bewegungen mancher Blüthenstiele schon von VARRO her, nach welchem man damals solche Blumen als heliotropische bezeichnete und im folgenden Jahrhundert erwähnte PLINIUS, daß bei herannahendem Unwetter die Blätter des Klees sich schließen; ALBERTUS MAGNUS im 13., VALERIUS CORDUS und GARCIAS DEL HUERTO im 16. Jahrhundert hielten zuerst die täglichen periodischen Bewegungen der Fiederblättchen einiger Leguminosen der Erwähnung werth; CAESALPIN aber beachtete auch schon die Bewegungen der Ranken und Schlingpflanzen und wunderte sich darüber, daß die letzteren ihre Stützen gewissermaßen aufsuchen. Mehr als diese alltäglichen Erscheinungen mußte die auffallende Reizbarkeit der Blätter der aus Amerika eingeführten *Mimosa pudica* die Aufmerksamkeit auf sich ziehen, und so finden wir schon in ROBERT HOOKES Mikrographie 1667 eine Abhandlung über die Ursachen derselben. Aber auch die Reizbarkeit der Staubgefäße von *Centaurea* wurde schon 1653 von BORELLI erwähnt."

„Die ersten theoretischen Bestrebungen treten uns auch auf diesem Gebiet am Ende des 17. Jahrhunderts entgegen. Eine zusammenfassende Darstellung phytodynamischer Erscheinungen gab RAY in seiner Historia plantarum 1693 und zwar sogleich im Beginn seiner allgemeinen Betrachtungen über das Wesen der Pflanze, die er an den Satz des JUNGIUS: Planta est corpus vivens, non sentiens etc. anknüpft. Obgleich er noch, ähnlich wie CAESALPIN, an eine aristotelische Pflanzenseele zu glauben scheint, geht seine Behandlung doch wesentlich darauf aus, die Bewegungen, über welche er berichtet, mechanisch-physikalisch zu erklären; namentlich sucht er darzuthun, daß die Reizbarkeit der Mimose nicht auf Empfindung, sondern auf bekannten physikalischen Ursachen beruhe."

Die phototropischen (damals auch als heliotropisch bezeichneten) Bewegungen, die seismonastische Blattbewegung der Mimose und die tagesperiodischen Blattbewegungen von Leguminosen und anderen Pflanzen haben auch weiterhin besondere Beachtung gefunden. Es hat aber sehr lange gedauert (nach SACHS bis zu DODARTs Veröffentlichung aus dem Jahre 1700), bis das Emporwachsen der Sprosse, also der negative Geotropismus, nicht mehr als bloße Selbstverständlichkeit betrachtet wurde. Für den Phototropismus hat erst DUHAMEL (vgl. SACHS) in der Mitte des 18. Jahrhunderts gezeigt, daß wirklich Licht, nicht etwa die Temperatur entscheidend ist.

Im übrigen sei auf die Ausführungen bei der Besprechung der einzelnen Bewegungen und bei SACHS verwiesen.

2. Bewegungsarten und Bewegungsmittel.

Zwar sind die reiz- und bewegungsphysiologischen Vorgänge in Pflanzen allgemein einfacher als in höher entwickelten Tieren; aber die Bewegungsphysiologie der Pflanzen ist trotzdem vielgestaltiger als die der Tiere. Im Tierreich finden wir dominierend das Prinzip der Bewegung mit Hilfe von Muskeln bzw. deren Vorstufen, also Bewegungen unter Ausnutzung contractilen Protoplasmas. Dabei spielen Eiweiße vom Myosintyp eine entscheidende Rolle. Soweit diese Bewegungen durch Reize beeinflußt werden, finden wir weiterhin eine dominierende Rolle von Nerven. Die Reize werden von spezifischen Receptoren aufgenommen und beeinflussen auf dem Wege über die Nervenerregung schließlich die Muskelkontraktion.

Bei den Pflanzen finden wir kaum ein so beherrschendes Prinzip der Reizkette und der Bewegung. Bewegungen durch Turgoränderungen sind ungefähr ebenso verbreitet wie Bewegungen durch Wachstumsverschiedenheiten, durch Quellungs- und Kohäsionskräfte usw. Diese größere Mannigfaltigkeit besteht, obwohl den Pflanzen durchaus nicht die Bewegungsfähigkeit mit Hilfe contractiler Eiweiße fehlt. Die Kontraktilität ist nicht etwa eine „Erfindung" der tierischen Zelle, sondern wie bei den meisten physiologischen Vorgängen zeigt sich auch bei diesem, daß bestimmte elementare physiologische Phänomene jeder lebenden Zelle zukommen und die höher entwickelten Organismen sich von den primitiveren nur unterscheiden, weil sie einzelne Prozesse, meist in einigen ihrer Zellen, besonders extrem weiterentwickelt haben.

Die Kontraktilität von Eiweißen wird bei Pflanzenzellen, angefangen von denen der Bakterien, z. B. in Geißeln angewandt, aber auch bei der Teilungsspindel und bei der Plasmaströmung scheint sie eine entscheidende Rolle zu spielen. Wir wissen jetzt auch schon, daß dabei wirklich tiefgreifende physiologische Übereinstimmungen mit der Kontraktilität von Muskeleiweißen bestehen, die sich also, physiologisch betrachtet, durchaus aus Fähigkeiten entwickelt haben kann, die wir auch schon bei Bakterien und anderen primitiven Pflanzen finden.

So ähnlich wie mit der Bewegungsfähigkeit steht es auch mit der Erregbarkeit. Der Typ von Erregungen, den die Nerven der Tiere in höchster Vervollkommnung zeigen, findet sich im Prinzip auch schon bei Pflanzenzellen, und zwar sogar bei Bakterien. Die Begleiterscheinungen solcher Erregungsvorgänge im engeren Sinne (Aktionsströme, Refraktärstadien usw.) sind bei Tieren und Pflanzen durchaus ähnlich; aber die zeitlichen Verhältnisse sind ganz anders. Bei Pflanzen verlaufen solche Erregungsvorgänge sehr viel langsamer als bei Tieren. Nur in einzelnen Fällen, wo es biologisch wichtig ist, sind sie auch bei Pflanzen merklich beschleunigt, so etwa bei Insectivoren, oder auch schon bei Einzellern, wenn die Erregung bei schnell verlaufenden Bewegungsvorgängen wichtig ist. Ebenso aber wie die Bewegung durch contractiles Protoplasma spielt die Erregung im engeren Sinne bei Pflanzen eine geringere Rolle als bei Tieren, obwohl sie durchaus weiter verbreitet ist als in der Regel angenommen wird. Für höhere Pflanzen ist die Beteiligung solcher Erregungsvorgänge im engeren Sinne in erster Linie an „Sensitiven" erwiesen worden, wo sie tatsächlich besonders wichtig ist; aber auch für ganz andere Reizbewegungen, selbst für die photo- und geotropischen Bewegungen gibt es Anhaltspunkte zur Annahme einer Beteiligung von Erregungsvorgängen im engeren Sinne.

Trotzdem aber sehen wir, daß bei Pflanzen ganz andersartige „Reizketten", d. h. Ketten von Vorgängen zwischen Reizaufnahme und Bewegung, ebenso wichtig sein können wie die Erregungsvorgänge im engeren Sinn. Was wir bei

Pflanzen als Erregung im umfassenden Sinn bezeichnen, ist eben etwas ganz anderes als solche eigentlichen Erregungsvorgänge.

Daß die Pflanzen sowohl hinsichtlich der Bewegungsmechanik als auch hinsichtlich der Erregungen eine größere Mannigfaltigkeit zeigen und sie nicht die von den Tieren meist angewandten Prinzipien ebenfalls einfach generell vervollkommnet haben, hängt teilweise eng mit der besonderen Organisation der Pflanzenzelle zusammen: Die Zelle der ausgewachsenen Pflanze hat eine große Vacuole und eine elastisch gespannte Zellwand. Eine andere Besonderheit der Pflanze, die für die Bewegungsphysiologie wesentlich ist, besteht in der Tatsache, daß ihr Wachstum sich während des ganzen individuellen Lebens vollzieht.

Aus diesen und weiteren Besonderheiten der Pflanze verstehen wir leicht das Dominieren der schon angedeuteten verschiedenen Bewegungsprinzipien: Häufig gibt es Bewegungen, die auf dem Vorhandensein einer Zellwand beruhen. Diese Zellwand ermöglicht z. B. das so wichtige Vorkommen von Quellungsbewegungen und Kohäsionsmechanismen, die beide bekanntlich auch an toten Zellen noch eintreten können. Der Besitz einer Zellwand ermöglicht den Pflanzen außerdem die bekanntlich weitverbreiteten Turgorbewegungen. Die Änderung der turgescenten Spannung kann dabei auf verschiedenen Wegen erreicht werden, durch Änderung des Semipermeabilitätsgrades, der osmotischen Konzentration des Zellsaftes oder des kolloidalen Zustandes im Zellsaft. Mit diesem Besitz einer Zellwand hängt schließlich auch noch die weitverbreitete Fähigkeit zusammen, Wachstumsbewegungen auszuführen, die ja, da es sich um Vorgänge des Streckungswachstums handelt, eng mit Beeinflussungen des Wandwachstums zusammenhängen.

Schließlich kommt es aber auch vor, daß plasmatische Kontraktionen und ähnliche Vorgänge direkt zu Bewegungen führen (Geißelbewegungen, Plasmaströmung usw.).

3. Terminologisches, Einteilung.

a) Einteilung und Bezeichnung der Bewegungsarten.

Beruht der Bewegungsmechanismus auf Wachstumsphänomenen, so spricht man von Nutationsbewegungen. Diesen Ausdruck haben schon DUHAMEL und DE CANDOLLE benutzt. Allgemein üblich geworden ist er aber durch PFEFFERS „Pflanzenphysiologie". Von Nutationsbewegungen sprechen wir dabei sowohl dann, wenn es sich um die durch äußere Reize (Licht, Schwerkraft usw.) induzierte antagonistische Verschiedenheit der Wachstumsintensität zweier Flanken handelt, als auch wenn eine solche Verschiedenheit ohne äußeren Anstoß auftritt (autonome Nutationsbewegungen, Circumnutation usw.).

Beruhen die Bewegungen auf Turgorschwankungen, so sprechen wir mit PFEFFER von Variationsbewegungen (vgl. aber auch S. 7 unten).

Eine Einteilung der pflanzlichen Bewegungen kann nach ganz verschiedenartigen Prinzipien vorgenommen werden. Oft ist eine Einteilung nach dem äußeren Verlauf der Bewegungen bevorzugt worden. Dabei wurden die freien Ortsbewegungen als eine besondere Gruppe behandelt. Hierher gehören einmal die Schwimmbewegungen von Einzellern oder Kolonien primitivster Formen (Bakterien, Cyanophyceen, Chlorophyceen, Spermatozoiden), außerdem aber auch die Bewegungen von Inhaltskörpern der Zelle (namentlich Kern- und Plastidenbewegungen).

Werden solche freien Ortsbewegungen von äußeren Reizen beeinflußt, so spricht man von Taxien. Diese Taxien können von Fall zu Fall einen recht unterschiedlichen Charakter haben. Die taktische Bewegung kann „positiv"

(Bewegung zum Reizort hin) oder „negativ" (Bewegung vom Reizort fort) sein. Die Taxis kann zustande kommen, indem die Zellen oder die Zelleinschlüsse eine in ihrer Organisation begründete, also nicht durch die Reizrichtung determinierte Bewegungsänderung zeigen, sobald sie in eine neuartige, als Reiz wirkende Umgebung gelangen. Wir sprechen dann von einer phobischen Reaktion. Diese kann also z. B. darin bestehen, daß der Organismus beim zufälligen Erreichen eines als Reiz wirkenden Mediums einfach in der Richtung zurückschwimmt, aus der er gekommen ist. In anderen Fällen kann sich der Organismus bei Taxien aber auch in der Richtung des Reizgefälles einstellen und dann direkt auf die Reizquelle zu oder von ihr fort schwimmen. Dann sprechen wir von topischen Reaktionen.

Die Krümmungsbewegungen festgewachsener Pflanzen können eine ganz analoge Verschiedenheit aufweisen. Sie können Tropismen oder Nastien sein. Von Tropismen sprechen wir bekanntlich, wenn die Krümmungsrichtung durch die Angriffsrichtung des Reizes determiniert wird. Der Tropismus kann positiv sein (Krümmung zum Reizort hin), negativ (Krümmung vom Reizort fort); aber die Beziehung zwischen Reizort und Krümmungsrichtung kann auch komplizierter sein, z. B. eine Einstellung senkrecht zur Reizrichtung bedingen (etwa beim Dia-Phototropismus) oder auch zur Erreichung eines bestimmten Winkels in bezug auf die Reizrichtung (z. B. beim Plagio-Geotropismus) führen. Die tropistischen Bewegungen sind natürlich den topotaktischen Reaktionen analog. Den phobotaktischen Reaktionen sind die nastischen Bewegungen analog. Bei diesen erfolgt die Krümmung unabhängig von der Angriffsrichtung des Reizes immer in ein und derselben Richtung; sie ist also durch den Bau der Organe determiniert.

Selbstverständlich ist die Einteilung in tropistische und nastische Bewegungen unabhängig von der Einteilung in Nutations- und Variationsbewegungen. Eine tropistische Bewegung kann ebenso wie eine nastische sowohl eine Variations- wie eine Nutationsbewegung sein.

Die Einteilung der Reizbewegungen in Nastien und Tropismen wird auch jetzt noch oft als allgemeines Erklärungsprinzip bevorzugt. Sie ist aber doch recht unphysiologisch, weil es ja in erster Linie von anatomisch-morphologischen Bedingungen abhängt, ob ein Organ tropistisch oder nastisch reagiert.

Sinnvoller wäre eine Einteilung nach der Bewegungsmechanik, also eine Unterteilung in Nutationsbewegungen, Variationsbewegungen, Bewegungen durch Kohäsionskräfte, Quellungsvorgänge, Geißeln, Schleimabsonderung, Plasmaströmung usw.

Noch vorteilhafter erscheint eine Einteilung nach den die Bewegung regulierenden inneren oder äußeren „Reizen", weil hierbei bestimmte physiologische Phänomene zusammengefaßt werden können, z. B. weil so das Problem der Schwerkraftwirkung oder der Lichtwirkung einheitlich erfaßt wird. Ein ähnliches Argument könnte man zwar auch zugunsten der Einteilung nach der Bewegungsmechanik anführen, jedoch werden ja z. B. Wachstums- oder Turgescenzphänomene in anderen Gebieten der Physiologie ohnehin geschlossen behandelt. Aus diesen Darlegungen ergibt sich zugleich, daß jede Einteilung natürlich willkürlich ist und rein nach Gründen der Zweckmäßigkeit erfolgt.

Teilen wir die Bewegungen nach den Reizarten ein, so haben wir außer den durch äußere Reize bedingten Bewegungen noch die durch innere Anstöße (oft als „innere Reize" bezeichnet) bedingten, also die „autonomen", „endogenen", „autogenen" oder „spontanen" Bewegungen zu berücksichtigen, die schon PFEFFER den „induzierten", „paratonischen" oder „provozierten" Bewegungen gegenübergestellt hat.

Die Mannigfaltigkeit der pflanzlichen Bewegung ergibt sich, wenn wir auf Grund jener vorgeschlagenen Ordnung nach den „Anstößen" für die Bewegung eine mit Beispielen veranschaulichte Übersicht bringen, die zugleich noch einige weitere Bezeichnungsarten („Dinesen", „Chorismen") von Bewegungen berücksichtigt.

1. *Bewegungen durch innere Anstöße* („endogene", „autonome" Bewegungen):

Beispiel: Autonome Bewegungen der *Desmodium*-Nebenblättchen, autonome Pulsationen von Spaltöffnungsschließzellen, gewisse Fälle von (in konstanten Bedingungen fortgehenden) tagesperiodischen Blattbewegungen, gewisse Epinastie- und Hyponastiebewegungen.

2. *Durch Licht bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Phototaxis von *Euglena* und von Chloroplasten.

b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Phototropismus von Sprossen (meist positiv) und Wurzeln (meist negativ); diese Bewegungen sind durchweg Nutationsbewegungen. Phototropische Reaktionen von Blättern; sofern sie auf Gelenkbewegungen beruhen, können sie Variationsbewegungen sein. Dia-Phototropismus von manchen Blattspreiten.

c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Photonastie von Schließzellen, bestimmte Blattbewegungen.

d) Reaktionsart eine Plasmaströmung. Beispiel: Photodinese.

3. *Durch Schwerkraft bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Geotaxis bei Einzellern.

b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Geotropismus von Sprossen (meist negativer Geotropismus) und Wurzeln (meist positiver Geotropismus). Plagio-Geotropismus von Seitenzweigen, Seitenwurzeln. Die geotropischen Bewegungen sind meist Nutationsbewegungen.

c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Geo-Epinastie von manchen Blattstielen.

4. *Durch Berührung bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Thigmotaxis.

b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Thigmotropismus (= Haptotropismus) mancher Ranken. Meist Nutationsbewegungen.

c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Thigmonastie mancher Ranken und von *Drosera*-Tentakeln. Ebenfalls meist Nutationsbewegungen.

5. *Durch Erschütterung bedingte Bewegungen.*

Beispiel: Seismonastie von *Mimosa* und von manchen Staubgefäßen. Variationsbewegungen.

6. *Durch Verwundung bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Traumatotaxis von Zellkernen.

b) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Traumatonastie mancher Ranken.

c) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Traumatotropismus vieler Pflanzen.

d) Reaktionsart eine Abstoßung von Organen. Beispiel: Traumatochorismus.

e) Reaktionsart eine Plasmaströmung. Beispiel: Traumatodinese.

7. *Durch chemische Faktoren bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Chemotaxis von Spermatozoiden und von manchen Bakterien.

b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Chemotropismus von Pollenschläuchen und von manchen Pilzhyphen.

c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Chemonastie von *Drosera*.
d) Reaktionsart eine Plasmaströmung. Beispiel: Chemodinese.

8. *Durch Temperaturschwankungen bedingte Bewegungen.*

a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Thermotaxis.
b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Thermotropismus.
c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Thermonastie, z. B. Öffnungs- und Schließungsbewegungen mancher Blüten.

9. *Durch Feuchtigkeit bedingte Bewegungen.*

Beispiel: Hydrotropismus (die noch an toten Organen möglichen feuchtigkeitsbedingten Bewegungen bleiben hier besser unberücksichtigt).

10. *Durch elektrische Faktoren bedingte Bewegungen.*

Beispiel: Galvanotaxis, Galvanotropismus und Galvanonastie. Neuerdings werden die Ausdrücke Elektrotropismus und Elektronastie bevorzugt.

b) Einige Begriffe der Reizphysiologie.

In der Reizphysiologie sind einige Bezeichnungen eingeführt, die hier noch kurz erläutert seien.

Unter *Reaktionszeit* versteht man die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum Beginn der Reaktion. Bei einigen Bewegungstypen, so namentlich bei der Seismonastie, wird diese Zeit auch als *Latenzzeit* bezeichnet. Unter *Präsentationszeit* verstehen wir die mindestens erforderliche Einwirkungsdauer des Reizes. Die Präsentationszeit kann wesentlich kürzer sein als die Reaktionszeit.

Eine *Reizschwelle* ist eigentlich nur in den Fällen eindeutig vorhanden, in denen es sich um *Alles-oder-Nichts-Reaktionen* handelt, für deren Auslösung wirklich eine scharf festgelegte Mindestreizstärke notwendig ist (die Reizdauer spielt in *diesen* Fällen eine geringe Rolle).

Für viele Reaktionen, z. B. Photo- und Geotropismus, hängt es von der Genauigkeit unserer Beobachtungsmittel und von der Möglichkeit, geringste reizbedingte Bewegungen von den immer ablaufenden autonomen zu unterscheiden, ab, als wie niedrig wir die Schwelle erkennen.

Die Begriffe *Reizaufnahme*, *Perzeption* und *Rezeption* sind in der Botanik nie klar voneinander getrennt worden. Das ist auch nicht möglich, solange wir die Reizkette bei den einzelnen Bewegungsarten nicht genau kennen. Jedenfalls denkt man bei den Reizaufnahmevorgängen im weiteren Sinne an die Vorgänge, die noch keine „Auslösung" zur Folge hatten (vgl. auch den Abschnitt „Allgemeine Gesetze"). Von der Reizaufnahme im weiteren Sinne wird gelegentlich noch die *Suszeption* als primärer, rein physikalischer Teilvorgang abgetrennt. Unter *Relaxationszeit* versteht man die Zeit, innerhalb der die „Erregung" ganz ausgeklungen ist. Aber auch diese Zeitspanne ist nicht klar definierbar, weil etwa die Erregung im engeren Sinne ausgeklungen sein kann, ihre Folgen aber noch nicht ganz beseitigt sind. So kann die Erregbarkeit schon wieder maximal, und doch nicht wieder die ganze Reaktionsfähigkeit hergestellt sein, weil noch nicht wieder genügend von dem für die *Reaktion* notwendigen Material gebildet worden ist oder (bei Turgorbewegungen) noch nicht wieder die volle Turgescenz erreicht worden ist.

Der Ausdruck *Refraktärstadium* bezieht sich entweder auf die Erregungsvorgänge oder auf die Bewegungsreaktionen. Wir unterscheiden absolute und relative Refraktärstadien. Im absoluten Refraktärstadium ist überhaupt keine Erregung (bzw. Reaktion) möglich, im sich anschließenden relativen ist eine

Erregung (bzw. Reaktion) geringeren Ausmaßes und bei erhöhter Reizschwelle möglich. Absolute Refraktärstadien können naturgemäß nur eintreten, wenn Erregung bzw. Reaktion vom Alles-oder-Nichts-Typ sind.

4. Vorbemerkung zu den Beiträgen von Band XVII.

Die Leser werden ebenso wie der Herausgeber und die Mitarbeiter bemerken, daß in den einzelnen Beiträgen die betreffenden Gebiete unterschiedlich bearbeitet worden sind. Der bei den einzelnen Berichten erreichte Umfang gibt durchaus kein richtiges Bild von der relativ größeren oder geringeren Bedeutung dieses Gebietes im Rahmen der pflanzenphysiologischen Forschung. Auf einzelnen Gebieten, mit denen sich viele Forscher beschäftigt haben und von denen vielleicht eine besonders umfangreiche Darstellung hätte erwartet werden können, haben sich die betreffenden Bearbeiter unter dem Hinweis auf zusammenfassende Darstellungen kurz gefaßt (vgl. z.B. den Phototropismus höherer Pflanzen). Der Herausgeber hat dem ebenso zugestimmt wie der umfangreicheren Bearbeitung von Gebieten, die bisher weniger Interesse gefunden haben, aber zu deren Literatur der Außenstehende durch das Fehlen älterer zusammenfassender Darstellungen schwieriger den Zugang findet.

Einige Gebiete sind auch nur bruchstückweise behandelt worden, weil sie bereits in anderen Teilen des Handbuchs berücksichtigt wurden oder noch berücksichtigt werden. Das gilt namentlich für die Spaltöffnungsbewegungen, die schon in Band III dargestellt worden sind. Die zusätzlichen Beiträge in diesem Band schienen dem Herausgeber als Ergänzungen, besonders auch weil inzwischen erschienene neuere Arbeiten berücksichtigt werden konnten, unerläßlich. Ein geschlossenes Bild von der Physiologie der Spaltöffnungsbewegungen können und sollen diese Beiträge also nicht liefern. Der Herausgeber kann und will mit diesen Bemerkungen nicht die Kritik der Leser ausschließen. Es sollte aber doch auf die Schwierigkeiten hingewiesen werden, vor die sich alle Mitarbeiter dieses Bandes gestellt sahen.

Zu den Dingen, die den Herausgeber selber nicht befriedigen, gehören einmal Überschneidungen. Die Ungleichzeitigkeit im Eingang der Manuskripte und der Wunsch, im Interesse raschen Erscheinens die Beiträge in der Reihenfolge des Eingangs zum Druck zu geben, haben die Beseitigung mancher Überschneidung verhindert.

Uneinheitlich ist leider auch die Terminologie geblieben. Speziell hierzu möchte ich noch auf die Benutzung der Ausdrücke Nutations- und Variationsbewegungen eingehen. Manche Mitarbeiter des Bandes benutzen diese Ausdrücke im Sinne der Terminologie Pfeffers (vgl. oben S. 3ff.). Prof. Larsen machte mich aber mit Recht auf folgendes aufmerksam: Sachs hat bei Nutationsbewegungen an autonome Wachstumsbewegungen gedacht. Diese Benutzung des Ausdrucks ist tatsächlich auch von mehreren späteren Autoren im Gegensatz zu der Terminologie Pfeffers bevorzugt worden. So wäre es wohl besser, statt von Nutations- und Variationsbewegungen einfach von Wachstums- und Turgorbewegungen zu sprechen.

Literatur.

Jost, L.: Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., Bd. 2. Jena 1923.
Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie, Bd. 2. Leipzig 1904.
Sachs, J.: Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860. München 1875.

Allgemeine Gesetze und Phänomene der pflanzlichen Bewegungsphysiologie.

Von

E. Bünning.

Mit 3 Abbildungen.

1. Tierische und pflanzliche Bewegungsphysiologie.

Wir haben gesehen, daß die Bewegungsphysiologie der Pflanze sowohl hinsichtlich der Bewegungsmechanismen als auch hinsichtlich der Regulation von Bewegungen durch äußere Faktoren viel weniger einheitlich ist als die Bewegungsphysiologie der Tiere. Daher ist es viel schwieriger, aus den Phänomenen der pflanzlichen Bewegungserscheinungen allgemeine Gesetzlichkeiten herauszuarbeiten.

Trotzdem hat die Physiologie der pflanzlichen Bewegungen von jeher zu den physiologischen Gebieten gehört, in denen man schon seit sehr langer Zeit nach solchen allgemeinen Gesetzen gesucht hat. Der Grund hierfür liegt nahe: Man verglich die pflanzlichen Bewegungserscheinungen mit denen der Tiere und suchte nach tiefer liegenden Übereinstimmungen. Man war zunächst so vom Fehlen der Eigenbeweglichkeit der Pflanzen überzeugt, daß Phänomene der freien Ortsbewegung von Pflanzenzellen die Idee einer „Tierwerdung" der Pflanzen (Unger 1843, zitiert nach Pfeffer 1893) zur Folge haben mußten.

Solange die physiologischen Erscheinungen der Tiere noch wenig erforscht waren, mußte sich in deren Bewegungen die Lebendigkeit am deutlichsten äußern, so daß man die Beweglichkeit gleichsam als Zeichen intensivster Lebendigkeit betrachtete und sogar, weil die Bewegungen ja eng mit dem „Verhalten" der Tiere verknüpft sind, sie als unmittelbaren Ausdruck psychischen Geschehens ansah. So war den ersten Erforschern pflanzlicher Bewegungen dieses Geschehen auch mehr oder weniger eine Äußerung pflanzlicher „Empfindungen".

Daraus erklärt sich das Bestreben, die pflanzlichen Bewegungen auf ähnlicher Basis wie die tierischen zu erklären, sowohl hinsichtlich der „Erregungen" als auch hinsichtlich der Bewegungsmittel. Pfeffer (1873) hat das für die Bewegungsmittel folgendermaßen zusammengefaßt: „In den Jugendjahren anatomischer und physiologischer Forschungen konnten selbstverständlich die bei den Bewegungserscheinungen sich in den vermittelnden Organen abwickelnden Vorgänge nicht auf empirischem Wege erschlossen werden, um so häufiger aber versuchten speculative Geister den über jenem dunklen Mechanismus ruhenden Schleier zu lüften. Die Mehrzahl der Forscher von Malpighi bis auf Link nahm in den Bewegungsorganen dem thierischen Muskel analoge Contractionserscheinungen an, sei es nun, daß das ganze Bewegungsorgan oder einzelne Theile desselben mit Contractilität ausgestattet wurden. So suchten Comparetti, Link und viele andere Forscher in den Spiralgefäßen ausschließlich oder vorzüglich die bewegende Kraft, die von Desfontaines, Treviranus und anderen theilweise noch zu nennenden Forschern dem Parenchym zugetheilt wurde. A. v.

HUMBOLDT erhoffte die Entdeckung von Muskelfibren in den reizbaren Geweben von der Zukunft und vor nicht noch sehr langer Zeit behauptete unbegreiflicherweise LECLERC, daß die Bewegungsorgane reizbarer Pflanzen aus unter sich parallelen Fasern beständen, welche den zweierlei Arten thierischer Muskeln, den dem Willen unterworfenen und willkürlichen entsprechen sollten. In noch jüngerer Zeit versuchte COHN die sich contrahierenden Zellen in den Staubfäden der Cynareen den glatten Muskeln zu vergleichen."

Hinsichtlich der Erregung kann vor allem darauf hingewiesen werden, daß man nach anatomischen Bildungen suchte, die den Nerven der Tiere entsprechen. Diese Suche wiederum war sogar eng verknüpft mit der Meinung, die Bewegungen müßten von psychischen Phänomenen begleitet bzw. verursacht sein.

2. Die Suche nach psychischen oder „psychoiden" Phänomenen.

Wie sehr man in den Anfängen der Erforschung pflanzlicher Bewegungsvorgänge an wenigstens „*unbewußte psychische*" Geschehnisse dachte, möge etwa dadurch gekennzeichnet sein, daß MEYEN in seinem „System der Pflanzenphysiologie" im Jahre 1839 die Bewegungsphysiologie „von den Bewegungen und der Empfindung der Pflanzen" überschrieb. Und wir können die damalige Situation treffend dadurch die ersten Zeilen jenes Abschnittes der Darstellung MEYENS (1839) kennzeichnen:

„Diese schwierigen Capitel beginne ich mit den Worten, welche Herr ALEXANDER V. HUMBOLDT schon vor einem halben Jahrhundert ausgesprochen hat: ‚Ob wir gleich', heißt es in den Aphorismen aus der chemischen Physiologie der Pflanzen, ‚bis jetzt in den Gewächsen keine Nerven entdeckt haben und unsere Begriffe von Empfindlichkeit bloß von der Natur der Nerven entlehnen, so können wir doch den Streit, welchen die Philosophen seit langen Zeiten über die Empfindlichkeit der Pflanzen geführt haben, nicht beilegen. Die Sache ist bloß subjektiv, wovon man kein anderes Kennzeichen angeben kann, als das Gefühl selbst, daher sind die Skeptiker, die nicht auf Analogie achten, unbezwingbar. Seit DUHAMELS ausgezeichneter Arbeit über die freiwilligen Bewegungen der Pflanzen ist man über diesen Gegenstand nur wenig weitergekommen' ... ."

„Die Bewegungen der Pflanzen äußern sich auf sehr mannigfache Weise, auch haben wir, schon ... kennen gelernt, daß es Pflanzen giebt, wie z. B. die Oscillatorien u.s.w., welche ganz offenbar freiwillige Bewegungen zeigen, so daß man zweifelhaft bleibt, ob diese Gebilde zu den Pflanzen oder zu den Thieren zu bringen sind; ... ."

Am meisten hat wohl FECHNER (1848, vgl. FECHNER 1899) die Bewegungsphysiologie der Pflanze psychologisch gefärbt. Seine durchaus wertvolle und von wissenschaftlichem Verständnis getragene Darstellung pflanzlicher Reizbewegungen war sehr stark mit der Auffassung verquickt, die Pflanze verfüge über ein reich entwickeltes Sinnesleben. Dabei benutzte FECHNER solche Ausdrücke durchaus nicht im übertragenen Sinne, sondern er dachte wirklich an psychologische Phänomene. In manchem ähnlich, aber doch vorsichtiger, dachte NOLL (1896), der sich gegen das „Aristotelisch-Linnèsche Dogma von der Empfindungslosigkeit der Pflanze" wandte. Er räumte aber ein, „das Benehmen und Gebahren der Pflanzen selbst bietet uns aber keine bestimmten Hinweise, daß sie Wohlbehagen oder Mißbehagen, Lust oder Unlust unter wechselnden Reizzuständen empfinden". Nur „Sinnesfähigkeiten" schrieb NOLL der Pflanze zu; wie psychisch er sich das vorstellte, erkennen wir aus der Tatsache, daß er selbst für bestimmte Gestaltungsvorgänge mit einer „Morphästhesie" rechnete.

Auch die Tatsache, daß in die pflanzliche Bewegungsphysiologie Ausdrücke eingeführt worden sind, die aus der Psychologie stammen, erinnert an jene Zeit. Selbst Bezeichnungen wie „Reiz" und „Erregung", die jetzt allgemein gebräuchlich sind, würde man gegenwärtig kaum in die Physiologie neu einführen. Die ganze Nomenklatur der Reizerscheinungen hatte einen psychologischen Beigeschmack, den wir jetzt nicht mehr empfinden, weil die gebräuchlich gewordenen Ausdrücke einen physiologischen Sinn bekommen haben. Wir reden von der „Perzeption eines Reizes, von Sensibilität der Pflanze, sensorischen Prozessen usw." (KNIEP 1916).

Man braucht nur in manchen älteren Werken der pflanzlichen Reiz- oder Bewegungsphysiologie zu lesen, um zu erkennen, wie stark damals das Bestreben nach der Aufstellung einer botanischen Parallele zur Psychologie war. Das Suchen nach einem psychischen oder doch wenigstens „unbewußt-psychischen" bzw. einem „psychoiden" Geschehen war weitverbreitet, ganz aufgegeben ist es auch jetzt noch nicht.

Aus dieser Einstellung heraus also ergab sich die Frage nach der Geltung von Gesetzen der tierischen Sinnesphysiologie und -psychologie für die Pflanze. Zum Beispiel die große Überbetonung des Weberschen Gesetzes ist so zu verstehen.

Es ist hier nicht der geeignete Ort, ausführlich zu der Frage Stellung zu nehmen, ob eine solche Suche nach etwas Psychischem in der Pflanze überhaupt einen Sinn hat. Jedenfalls dürfen wir feststellen, daß die physiologische Analyse pflanzlicher Bewegungen in der Zwischenzeit erfolgreich vorangeschritten ist. Kein ernsthafter Forscher diskutiert mehr die Möglichkeit, bestimmte Phänomene, deren Aufklärung uns Schwierigkeiten bereitet, müßten psychisch erklärt werden. Allmählich hat sich die Überzeugung durchgesetzt, die philosophisch schon vorher ohnehin als gesichert gelten durfte: Die physiologische Analyse läßt sich grundsätzlich konsequent durchführen, unabhängig davon, ob einem physiologischen Geschehen ein psychisches entspricht oder nicht. Die physiologische Analyse entspringt *einer* Art der Naturbetrachtung, sie soll *nie*, weder bei der Bearbeitung von Vorgängen in pflanzlichen, noch bei denen des tierischen oder menschlichen Körpers, mit der psychologischen Analyse verquickt werden.

Obwohl sich die älteren Forscher bei dem Suchen nach allgemeinen Gesetzen der Reiz- und Bewegungsphysiologie von jenen irrigen Gesichtspunkten leiten ließen, sind doch in der Zwischenzeit bestimmte allgemeine Phänomene und Gesetzlichkeiten rein physiologischen Charakters herausgearbeitet worden.

3. Der Reizbegriff.

Die Ausdrücke „Reiz" und „Reizschwelle" wurden, wie schon angedeutet, der Psychologie entnommen. Mit dem Reizbegriff wollte man dem Versuch einer rein „mechanischen" Erklärung der Bewegungserscheinungen entgegentreten. Tatsächlich haben die ersten Pflanzenphysiologen manche Bewegungserscheinungen zu einfach gesehen und eine „rein mechanische" Erklärung versucht, wobei man unter „rein mechanisch" das Suchen nach einem leblosen Bewegungsprinzip verstand. Erscheinungen wie das Winden und Ranken, aber auch solche Bewegungen wie die der Mimose versuchte man aus ganz einfachen Prinzipen elastischer Spannungen oder aus rein physikalisch bedingten Wasserverschiebungen zu erklären. Zum Beispiel versuchte DODART (1700, zitiert nach SACHS) mit derart leblosen Prinzipien die geotropischen Bewegungen zu erklären. Er hat das Verdienst, diesen Geotropismus, namentlich auch den negativen, als Problem erkannt zu haben. Zur Erklärung der Bewegungen nahm er an,

daß sich die Fasern der Wurzeln auf der feuchten Seite zusammenziehen, die Fasern des Stammes sich durch Feuchtigkeit aber ausdehnen. In ähnlicher Weise haben andere Autoren des 18. Jahrhunderts gedacht. So wurde etwa das Gewicht der absteigenden Säfte für den positiven Geotropismus, aufsteigende leichte Dünste für den negativen Geotropismus verantwortlich gemacht. Auch den Erklärungsversuch KNIGHTs (1812, vgl. SACHS) für die Rankenbewegung können wir hier erwähnen: Durch Druck der Stütze sollen die Säfte nach der entgegengesetzten Seite getrieben werden, diese dadurch stärker wachsen und die Krümmung verursachen. Für die Bewegungen der Mimose versuchten PARENT (1709) und LAMARCK (1783) (beide zitiert nach PFEFFER 1873) eine rein mechanische Erklärung. Nach ihrer Auffassung sammelt sich in den Gelenken während der Ruhe eine Gasart an, die nach einem Stoß plötzlich entweichen und dadurch die Bewegung verursachen soll.

Für die Winde- und Rankenbewegungen ist erst durch die Untersuchungen MOHLs (1827) eine „rein mechanische" Erklärung endgültig widerlegt und die Beteiligung von „Reizvorgängen", also die Mitwirkung der eigentlichen Lebenstätigkeit demonstriert worden. Für die Deutung geotropischer und phototropischer Bewegungen waren die Untersuchungen DUTROCHETs (1824) entsprechend wichtig, auch bei diesen Bewegungen hatte man zunächst an viel einfachere Erklärungsmöglichkeiten als die Mitwirkung lebenden Protoplasmas gedacht. Merkwürdigerweise hat HOFMEISTER (1867) entgegen solchen Fortschritten wieder rein „mechanische" Erklärungen versucht, z. B. den positiven Geotropismus mit der Abwärtskrümmung eines erwärmten Stabes Siegellack verglichen. Hinsichtlich der Bewegungsmechanik hat er (für mehrere Reizbewegungen) der Imbibition der Zellwände eine entscheidende Funktion zugeschrieben, also überall an Mechanismen gedacht, die den an toten Zellen ablaufenden Quellungsbewegungen entsprechen.

Der Ausdruck „Reiz" bedeutet bei den einzelnen Autoren nicht dasselbe. Wir werden jetzt bei einem Reizgeschehen nicht mehr an einen Gegensatz zu einem physikalisch-chemisch bedingten Lebensgeschehen denken, sondern höchstens an einen Gegensatz zu einem übertrieben einfach gedachten Erklärungsversuch. In der Hinsicht hat schon TREVIRANUS (1838) durchaus richtig gedacht: „Als lebende Körper besitzen die Pflanzen Reizbarkeit. Man kann daher Reizbarkeit auch das Vermögen belebter Körper nennen, gegen Einwirkungen der allgemeinen Natur anders zu reagiren, als geschieht, wenn der Gegenstand der Einwirkung ein Unbelebtes ist ... Die Reizbarkeit ist also vom Leben, welches in der Bildung der Organe begriffen, nicht verschieden, sondern stellt jenes immer thätige Prinzip dar, wie es die Wirkungen der allgemeinen Naturkräfte, nicht wie der Spiegel das Bild, sondern wie das Prisma den Lichtstrahl, nemlich verändert wiedergibt. Als etwas vom Leben Verschiedenes, nemlich als über demselben stehend, wird sie betrachtet, wenn man sie, wie von einigen Physilogen geschehen, durch Empfindung bezeichnet und auch diese den Gewächsen beylegt."

Die späterhin gebräuchlich gewordene Anwendung des Wortes Reiz entspricht etwa der Definition PFEFFERs (1893): „In der nur veranlassenden, in der nur auslösenden Wirkung liegt der allgemeine Charakter der Reizerscheinungen, und wenn wir von Reizung reden, so haben wir eben die im lebendigen Organismus durch irgendeinen Anstoß veranlaßten Auslösungsvorgänge im Auge." „Mit ‚Reizung' soll also nur der lebendige Organismus als Schauplatz der Auslösung gekennzeichnet werden und nur in diesem Sinne ist ‚Reizung' ein Specialfall der Auslösung. Der Reizbegriff ist damit auf rein mechanischen Boden gestellt und ebenso weit präcisirt, als der Auslösungsbegriff. In Bezug auf den Organismus kann man also sagen: Reizung liegt vor, wenn der von außen oder

von innen ausgehende Anstoß die Veranlassung gibt zu irgendwelchen Actionen, welche mit den im Organismus disponiblen oder erreichbaren Mitteln ausgeführt oder betrieben werden. Durch die Reizung können ebensowohl Thätigkeiten neu erweckt oder auch die schon vorhandenen Actionen in neue Bahnen gelenkt werden."

„In principieller Hinsicht gelten also für die Reizvorgänge dieselben Gesichtspunkte, wie für die Auslösungsvorgänge, denen jene ja als Specialfall subordinirt sind ... Consequenterweise zählen wir also zu den Reizvorgängen alle diejenigen Actionen im Dienste des Organismus, welche dem Charakter der Auslösung entsprechen, gleichviel ob es sich dabei um Stoffwechsel- oder um Kraftwechselprocesse handelt ... Es ist z. B. ohne weiteres klar, daß es unwissenschaftlich ist, etwa nur die veranlaßten auffälligen Bewegungsvorgänge oder sogar nur die schnell verlaufenden Bewegungen als Reizungen zu betrachten."

Fraglich bleibt es bei einer solchen Definition, ob wir von Reizen auch dann sprechen sollen, wenn eine Auslösungsreaktion ohne unmittelbare Mitwirkung des lebenden Protoplasmas eintritt. Dieser Fall ist ja bei Pflanzen gar nicht selten; man denke etwa an die Schnellbewegungen mancher Staubfäden, die nur auf der Lockerung eines Klebeverbandes beruhen oder an das durch Berühren auslösbare Aufspringen mancher Früchte. Solche Fälle, bei denen „die Auslösung selbst ein rein mechanischer Act ist, möchte ich ... nicht zu den Reizvorgängen zählen. Doch habe ich nichts dagegen, wenn jemand anders zu denken für gut findet, denn diese Begriffsbegrenzungen sind rein conventionell" (PFEFFER).

Es ist nicht recht einzusehen, warum man sich nachher mehrfach gegen diese Definitionen PFEFFERS und überhaupt gegen die Anwendung des Ausdrucks „Reiz" wandte. Gegen die Annahme, das Wesen eines Reizes sei die Auslösung, wendet JOST (1931) ein: Es seien „doch auch Reizerscheinungen bekannt geworden, wo das nicht zutrifft. Es sei einerseits hingewiesen auf viele Fälle von sog. chemischer Reizung, wo durch kleine Mengen von Stoffen gewisse Erfolge ... erzielt werden; da wird man heute lieber allgemein an katalytische Vorgänge denken als an Auslösungen; hier ist also der Reizbegriff überflüssig geworden." Das Vorliegen katalytischer Wirkungen widerspricht in keiner Weise der Pfefferschen Definition. Im übrigen ist es selbstverständlich, daß die Aufnahme chemischer Reize zunächst einfach eine chemische Reaktion sein kann, ebenso wie die Aufnahme eines Lichtreizes eine photochemische. PFEFFER hat den Ausdruck Reiz ja gewiß nicht als Gegensatz zu „physikalisch-chemisch möglich" benutzt. Die Definition SACHS' (1882), „mit dem Worte Reizbarkeit bezeichne ich die nur den lebenden Organismen eigenthümliche Art, auf Einwirkungen, welche dieselbe treffen, zu reagiren", erscheint viel weniger glücklich. Zum Beispiel würde nach dieser Definition die Photosynthese ein Reizvorgang sein. Allerdings meint SACHS das selber nicht so und er schreibt hinterher, „dabei kommen wir noch auf einen sehr charakteristischen Punkt, der alle Reizerscheinungen auszeichnet, nämlich auf die Disproportionalität, welche zwischen der schließlichen Reizwirkung und der äußeren Reizursache besteht". Damit ist durchaus wieder der Sinn der Definition PFEFFERS erreicht.

4. Reizaufnahme.

Eine genaue Definition des Begriffs „Reizaufnahme" ist für die pflanzlichen Reizbewegungen nicht möglich, weil die Erscheinungen zu vielseitig sind. Wir dürfen aber doch sagen, daß wir dann, wenn durch die Darbietung eines äußeren Faktors schließlich eine Bewegung resultiert, unter der Reizaufnahme den Teil

der Reizkette verstehen, bei dem die Auslösung von Aktivitäten des lebenden Protoplasmas noch nicht eingetreten ist. Zum Beispiel werden wir bei einer Lichtreizung den mit Hilfe des Lichts durchgeführten photochemischen Vorgang als die Aufnahme bezeichnen.

Man könnte also etwa eine Lichtabsorption, vielleicht auch noch eine dadurch bedingte Auxininaktivierung als Aufnahmevorgang im engeren bzw. weiteren Sinne bezeichnen. Der Auslösungscharakter des ganzen Geschehens entsteht erst, weil dem Auxin selber katalytische Wirkungen zukommen. Bei einem mechanischen Reiz könnten wir einen Vorgang wie etwa lokale Tixotropie als Aufnahmevorgang bezeichnen, bei einer Schwerereizung die Verlagerung von Zellinhaltsbestandteilen einschließlich etwa dadurch bedingter Auxinverlagerungen.

In der Tierphysiologie gibt es insofern allgemeine Prinzipien der Reizaufnahme, als besondere Sinnesorgane ausgebildet sein können, deren Aufgabe eindeutig in der Aufnahme von bestimmten Reizen besteht, die also auf diesen ihr „adäquaten" Reiz spezialisiert sind. Weiterhin ist es ein aus der Physiologie der tierischen Reizerscheinungen bekanntes Phänomen, daß jeder Receptor bei einer Reizung zu der für ihn charakteristischen Reaktion führt, also z. B. ein Sehnerv auch bei einer anderen als photischen Reizung eine Lichtempfindung auftreten läßt. Besonders SACHS legte Wert auf die Feststellung, daß dieses „Gesetz der spezifischen Sinnesenergien" (J. MÜLLER) auch für pflanzliche Reizerscheinungen gilt. Seine Beweisführung erstreckt sich aber im wesentlichen auf die Angabe von Gleichheiten der Bewegungsreaktionen bei unterschiedlicher Reizung (z. B. Gleichheit der durch Licht und Schwerkraft bedingten Blattbewegungen oder der durch Berührung und Erschütterung bedingten Rankenbewegungen). „Besonders auffallend aber ist die Gleichartigkeit der Reizwirkung bei ganz verschiedenen Reizursachen an wachsenden Wurzelnenden: Einseitige Lichtwirkung, geotropische Affection, Druck an einem festen Körper, Einwirkung einer benachbarten feuchten Oberfläche und ... auch constante elektrische Ströme bewirken ganz dieselben Krümmungen: Das Organ hat eben nur diese eine Art, auf Reize mannigfaltiger Art zu antworten. Bei unserer späteren ... Betrachtung der Reizerscheinungen an Mimosen wird es uns übrigens vergönnt sein, eine tiefere Einsicht in die specifische Energie zu gewinnen, denn dort sind wir imstande, den Mechanismus der Reizwirkung in der Hauptsache zu verstehen ..."

Durch solche Hinweise ist aber eigentlich kein Parallelstück zum Gesetz der spezifischen Energien aufgezeigt, weil sich die angegebenen Gleichheiten nur auf den Bewegungsmechanismus, nicht auf die Erregungsvorgänge beziehen. Nur diese Erregungsvorgänge könnte man aber den „Empfindungen" parallel setzen. Aus den pflanzenphysiologischen Tatsachen könnte man sogar eher mit CORRENS argumentieren, der auf das Vorhandensein verschiedener „Sinnesqualitäten" für Geotropismus und Phototropismus schließt, weil der Geotropismus noch bei Sauerstoffkonzentrationen möglich ist, die eine Lichtreaktion nicht mehr gestatten. Und RUTTEN-PEKELHARING zeigte, daß sich unterschwellige Licht- und Schwerkraftreizung nicht zu einer wirksamen Reizung addieren können. Allerdings könnte sich die eine aufgezeigte Differenzierung wiederum nur auf die „Reiz*aufnahme*vorgänge" beziehen, so daß der Befund dann hinsichtlich jenes Gesetzes der spezifischen Sinnesenergien unbedeutend ist.

Auf eine Gleichheit von Erregungsvorgängen im Sinne jenes Gesetzes könnte man am besten tatsächlich für die seismonastisch reizbaren Organe verweisen, wo mechanische, chemische und elektrische Reizarten gleiche Erregungen bedingen. Aber hierzu läßt sich sagen, daß die für das Tier charakteristische

Möglichkeit unterschiedlicher „Erregungen" eben überhaupt fehlt. Jenes Gesetz J. MÜLLERS wird aber ja eigentlich erst interessant, wenn eine Differenzierung der Erregbarkeiten schon gegeben ist.

Gerade in der angedeuteten fehlenden Differenzierung kommt die größere Primitivität der Pflanze zum Ausdruck.

Hinsichtlich der Reizaufnahme besteht aber auch bei den Pflanzen schon eine weitgehende Differenzierung. Wir haben das eben bereits für Licht- und Schwerkraftreizung angedeutet. Noch interessanter ist es vielleicht, daß die Pflanze sogar zwischen verschiedenen chemischen Reizen unterscheiden kann. Das gilt schon für niedere Pflanzen. Besonders eindrucksvoll ist der Nachweis des Vorhandenseins verschiedener chemischer Sensibilitäten durch die Prüfung, ob sich zwei Substanzen gegenseitig abstumpfen. Jede Substanz, die bei der Zelle eine Reizbewegung auslösen kann, bedingt durch ihre Einwirkung eine gewisse Abstumpfung im Sinne des Weberschen Gesetzes. Daher kann durch eine Erhöhung der Konzentration eine Reizwirkung nur erreicht werden, wenn die Erhöhung stärker ist als die ohne vorherige Abstumpfung erforderliche Konzentration. Dieses Verfahren wurde bei der Bakterienchemotaxis und bei der Chemotaxis verschiedener Spermatozoiden und anderer Objekte angewandt (vgl. PFEFFER, SHIBATA, KNIEP). Beispielsweise wurden von KNIEP an einem Bacterium drei verschiedene Sensibilitäten gefunden, eine für Asparagin, eine für H-Ionen und eine für OH-Ionen. Das heißt durch die Darbietung von Asparagin wird die Reizschwelle für Asparagin erhöht, während die Schwelle für H- und OH-Ionen unverändert bleibt. Umgekehrt wird etwa durch H-Ionen nicht die Schwelle für Asparagin und für OH-Ionen erhöht. Auch eine andere Methodik ist zur Ermittlung eines solchen Unterscheidungsvermögens angewandt worden. Sie besteht in der Prüfung, ob sich unterschwellige Reize durch verschiedene Stoffe zu wirksamen Reizen summieren können oder nicht. Kann das Gemisch keine Reaktion hervorrufen, so darf auf das Vorliegen verschiedener Sensibilitäten geschlossen werden. In diesem Zusammenhang kann auch nochmals die Frage der spezifischen Energie aufgeworfen werden. So hat sich gezeigt, daß unter Umständen mehrere verschiedene Substanzen auf ein und dieselbe Sensibilität einwirken, sich also offenbar gegenseitig nicht abstumpfen; aber dabei handelt es sich anscheinend immer um Substanzen, die irgendwelche gemeinsamen Strukturkomponenten enthalten, auf die allein es eben ankommt.

Verwandt mit dem Suchen nach „spezifischen Energien" und mit dem Suchen nach einer Differenzierung der Sinnesqualitäten ist auch die in der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert namentlich durch HABERLANDTS (1905, 1906) Arbeiten repräsentierte Bemühung um eine Entdeckung von „Sinnesorganen im Pflanzenreich". Besonders die weite Verbreitung von Einrichtungen zur Aufnahme mechanischer Reize hat HABERLANDT gezeigt. Auch die Analogie zu den Tango-Receptoren bei Tieren wurde von ihm gut herausgearbeitet. Wir dürfen sagen, daß hier wirklich oft ähnliche Bauprinzipien vorliegen, deren Wesen etwa (wie bei „Fühltüpfeln") darin besteht, das Plasma an einzelnen Stellen so zu lagern, daß es Zerrungen durch mechanische Reize besonders gut ausgesetzt ist. Wir haben Grund zu der Annahme, daß die Fähigkeit zur Aufnahme mechanischer Reize nicht etwa auf diese Plasmateile beschränkt ist. Sie ist überall vorhanden, aber jene Aufnahmeorgane ermöglichen es dem Reiz eben, das Plasma leicht zu erreichen.

Auch zur Aufnahme von Lichtreizen hat die Pflanze oft besondere anatomische Einrichtungen herausgebildet. Nach HABERLANDTS Darstellung könnte es scheinen, daß diese Einrichtungen ebenso mannigfaltig sind wie die zur Aufnahme mechanischer Reize. Jedoch sind die vielen Hinweise auf das Vorkommen

von Wandstrukturen und Zellformen, die etwa bei Blättern wie Sammellinsen wirken, nicht recht überzeugend, weil uns bis jetzt nicht verständlich ist, welche Bedeutung einer solchen lokalen Konzentration der Lichtintensität zukommen sollte. Anders ist es natürlich bei so gut bekannten Einrichtungen wie den als Sammellinse wirkenden Teilen der Sporangienträger von *Pilobolus*. Auch etwa bei den Flagellaten gibt es gut bekannte „Licht-Sinnes-Organe".

Hinsichtlich der Lichtreizaufnahme kann man noch von einem anderen, mehr psysiologischen Aspekt her gemeinsame Momente herausstellen. Das gilt namentlich für die große Bedeutung gelber Pigmente bei der Aufnahme solcher Lichtreize. Da derartige Substanzen wie etwa Riboflavin und Carotinoide auch in den Licht-Sinnes-Organen von Tieren eine große Rolle spielen, darf man wirklich vermuten, daß hier gemeinsame Prinzipien der Reizaufnahme im ganzen Organismenreich vorherrschen.

Dagegen finden sich nur wenige Ansatzpunkte für die Möglichkeit einer *Unterscheidung von Lichtqualitäten* durch die Pflanze. Man hat derartiges zwar etwa für den Phototropismus vermutet, es hat sich aber doch gezeigt, daß alle Qualitäten grundsätzlich gleichartig wirken, ihre Wirkung läßt sich nämlich bei entsprechender Abstufung der Intensitäten vollständig gegeneinander kompensieren. Es sind eben nur verschiedene Intensitäten der einzelnen Qualitäten erforderlich, um die genau gleichen Effekte hervorzurufen. Etwas anders ist es, wenn wir auch die UV-Strahlung hinzunehmen. Bei der *Avena*-Koleoptile bedingt die UV-Strahlung bevorzugt eine Basiskrümmung, die sichtbare Strahlung bevorzugt eine Spitzenkrümmung. Eine gewisse qualitative Verschiedenheit einzelner Lichtqualitäten kann sich bei der Phototaxis von Euglenen zeigen, wo nämlich unter Umständen einzelne Qualitäten nur negative, andere je nach der Intensität negative oder positive Phototaxis bedingen können. Viel interessanter sind aber qualitativ verschiedenartige Wirkungen, die bei Pflanzen durch Orangelicht einerseits, nahes Infrarot andererseits erreicht werden können. Hierbei handelt es sich wirklich um ein Gegenstück zur Unterscheidung verschiedener Lichtqualitäten durch tierische Licht-Sinnes-Organe. Jedoch spielen die durch jene Bereiche hervorgerufenen Reizwirkungen gerade bei pflanzlichen Bewegungen keine Rolle; sie sind nur für bestimmte morphogenetische Prozesse (Photoperiodismus, Etiolementsverhinderung u. a.) entscheidend wichtig.

Für die Schwerkraftreizung läßt sich bisher nicht sagen, ob ein im ganzen Pflanzenreich durchgängig angewandtes Prinzip herrscht. Bekanntlich ist vergeblich versucht worden, das Prinzip der Statolithenstärke als ein solches zu erklären. Wir können jetzt wohl sagen, daß die Statolithen in einzelnen Fällen wichtig zu sein scheinen, generell wichtig sind sie jedenfalls nicht. Eher könnte man im geo-elektrischen Effekt ein derart allgemeines Prinzip sehen. Jedoch sind auch die hierauf bezüglichen Untersuchungen noch nicht zu einem befriedigenden Abschluß gekommen.

5. Die Erregungsvorgänge.

Unter Erregungsvorgängen im weiteren Sinne versteht man alle plasmatischen Veränderungen, die durch die Reizaufnahme ausgelöst werden und schließlich zu Reaktionen führen können. Manche Autoren möchten den Ausdruck „Erregungsvorgang" aber auf die Erregungsvorgänge im engeren Sinne beschränken. Einige Gründe sprechen dafür, vor allem die Tatsache, daß die Erregungsvorgänge im engeren Sinne eine nahe physiologische Verwandtschaft zu Erregungsvorgängen in tierischen Nerven haben und andererseits in anderen Fällen, wo solche Erregungsvorgänge im engeren Sinne nicht beteiligt sind, die Reizkette

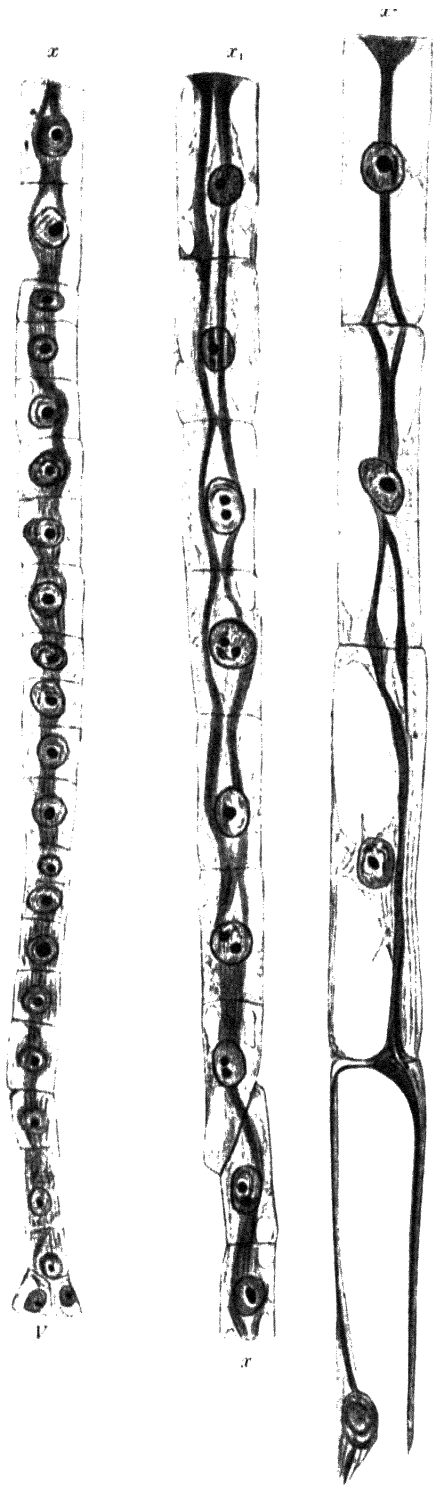


Abb. 1. Beispiel für die von NEMEČ vermuteten reizleitenden Strukturen. Zentrale Zellreihe aus dem Plerom der Wurzelspitze von *Allium cepa*, vom Vegetationspunkt (*V*) beginnend bis 1,6 mm weit. Die Teile *x*, *x* und x_1, x_1 gehören zueinander. (Nach NEMEČ.)

auf einer rein quantitativen Beeinflussung von Vorgängen beruhen kann, die auch in nichtgereizten Zellen ablaufen. Je mehr wir sehen, daß Vorgänge wie Phototropismus oder Geotropismus entgegen der ursprünglichen Annahme nicht auf der Produktion besonderer „Reizstoffe" beruhen, sondern einfach darauf, daß die in der Zelle vorhandenen Wachstumsregulatoren hinsichtlich ihrer Quantität, Aktivität oder ihres Transports modifiziert werden, um so mehr sehen wir tatsächlich, daß jedenfalls für solche Komponenten der Reizkette der Ausdruck „Erregung" wenig treffend ist.

Die Erregungsvorgänge im engeren Sinne werden in einem besonderen Abschnitt besprochen. Ihre Bedeutung für einzelne Bewegungen, etwa für die seismonastischen und thigmotropischen Bewegungen, ist bekannt. Daneben ist aber die Mitwirkung solcher Erregungsvorgänge im engeren Sinne auch bei ganz anderen Reizbewegungen nicht unwahrscheinlich. Manche Gründe sprechen für eine solche Mitwirkung. Es kann etwa darauf hingewiesen werden, daß bei photo- und geotropischen Erscheinungen sehr wohl intermittierende Reize einen stärkeren Effekt haben können als kontinuierliche. Gerade das aber deutet auf die Beteiligung von Erregungsvorgängen in engerem Sinne, weil es auf das Eintreten von Refraktärstadien verweist (GÜNTHER-MASSIAS, BÜNNING und GLATZLE; vgl. im übrigen S 24ff.).

Merkwürdigerweise hat man auf die weitere Erforschung solcher Zusammenhänge bisher kaum Wert gelegt. Der Grund dafür ist darin zu sehen, daß die ganze Reizphysiologie weitgehend stillgelegt wurde, als man auf eine der Komponenten der Reizbewegung stieß, nämlich auf die Wuchsstoffe. Das ganze Interesse hat sich diesen Substanzen zugewandt. Jedoch ergeben sich immer mehr Tatsachen, die uns erkennen lassen, daß wir den alten Hinweisen auf die Beteiligung ganz anderer Prozesse mehr Beachtung schenken müssen. Dabei könnte das Studium der Erregungsvorgänge im engeren Sinne wieder wichtig werden.

Merkwürdigerweise ist die Übereinstimmung der Erregungsvorgänge im engeren Sinne bei Tieren und Pflanzen wenig betont und beobachtet worden. Dabei dürfen wir sagen, daß es sich gerade hierbei um eines der besonders wichtigen Ergebnisse der Bewegungsphysiologie handelt. Wir sehen aus diesem Ergebnis, daß zwar die

frühere Suche nach nervenartigen Bildungen in Pflanzen abwegig war, aber das, was die Nerven zu leisten vermögen, in primitiver Form schon in jeder Pflanzenzelle vorhanden ist. Es fehlt eben zunächst die Differenzierung besonderer Elemente, die sich auf diesen Erregungsvorgang spezialisieren. Es war ein Irrtum, den etwa HUMBOLDT (vgl. das Zitat von S. 9) formuliert hat, die physiologische Fähigkeit sei an eine besondere anatomische Struktur gebunden. Aus dem gleichen Irrtum heraus hat z. B. NEMEČ (1901) noch nach besonderen reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen gesucht. Er beschrieb plasmatische Fibrillensysteme in den verschiedensten Pflanzenorganen. Diese verglich er mit reizleitenden Plasmafibrillen in tierischen Organen (Abb. 1).

Erregungsvorgänge im engeren Sinne sind selbst bei Bakterien nachweisbar. Die große Ähnlichkeit der hier feststellbaren Prozesse mit denen der höheren Pflanzen, etwa hinsichtlich des Auftretens von Refraktärstadien, ist mehrfach betont worden. Beispielsweise hat neuerdings CLAYTON für Rhodospirillen hierauf hingewiesen. Das Auftreten von Alles-oder-Nichts-Reaktionen, von Refraktärstadien und der Möglichkeit rhythmischer Erregung sind deutliche Hinweise auf das Vorliegen von Erregungsvorgängen im engeren Sinne (allerdings hat CLAYTON übersehen, daß für solche Organismen entsprechende Beobachtungen und Schlußfolgerungen schon vorher gezogen worden sind). Es ist vielleicht in diesem Zusammenhang nicht uninteressant zu erwähnen, daß schon PFEFFER (1893) schrieb: „Eben weil im Protoplasmakörper, in diesem Elementarorganismus, das ganze Geheimnis des Lebens und also auch der mit dem Leben verketteten specifischen Sensibilitäten ruht, kann auch schon in den einfachsten Organismen, in einem Bacterium oder in einem Schleimpilz, die Empfindlichkeit gegen Reize ebenso reich und mannigfaltig ausgebildet sein, wie in der hochentwickelten Pflanzenart."

Das eben angedeutete Phänomen rhythmischer Erregung ist auch im Pflanzenreich noch sehr wenig beachtet worden. Das ist um so erstaunlicher, weil wir mehrere Fälle kennen, in denen auch bei höheren Pflanzen unter konstanten Bedingungen rhythmische Veränderungen mit Periodenlängen von einigen Minuten auftreten können. Man betrachtet solche Phänomene (etwa die bekannten endonomen Blättchenbewegungen von *Desmodium*, Pulsationen von Spaltöffnungs-Schließzellen, Schwankungen der Viscosität, vgl. Band II, S. 904, dieses Handbuchs) als isoliert stehende Sonderfälle. Es wäre aber durchaus wert, zu prüfen, ob derartige Erscheinungen nicht von größerer Bedeutung sind.

Wie wenig es sich bei solchen kurzperiodischen Oscillationen um Sonderfälle handelt, die nur in bestimmten Pflanzen oder Geweben auftreten, zeigt etwa eine Untersuchung SCOTTS: In Wurzeln von *Vicia faba* wurden elektrische Oscillationen mit Periodenlängen von etwa 5 min gemessen.

Es ist schwer, hinsichtlich der Erregungsvorgänge im weiteren Sinne allgemeine Prinzipien herauszustellen. Soweit es sich um Wachstumsbewegungen handelt, scheint aber die Beeinflussung der Auxine ein solch allgemein verbreitetes Prinzip zu sein. Das ist aber, wie schon angedeutet wurde, ein zwar im Augenblick besonders sorgfältig studierter Teilprozeß, aber offenbar doch nicht die einzige der möglichen reizbedingten Zellveränderungen, die für die Bewegungsauslösung wichtig sind.

6. Reizleitung.

Auch das Phänomen der „Reizleitung" ist in der Pflanze nicht so einheitlich wie bei Tieren. Zwar gibt es auch bei den Pflanzen die *Erregungsleitung im engeren Sinne*, also eine Leitung, die durch die Erregung erregbarer Plasmateile vermittelt wird und die von Aktionsströmen begleitet ist; aber diese Leitung

hat doch keine so dominierende Bedeutung wie bei den Tieren. In der Pflanze kommen andere Arten von Leitungen hinzu, etwa der Transport von Hormonen. In neuerer Zeit hat man diesem Transport beim Studium vieler pflanzlicher Reizbewegungen besondere Aufmerksamkeit geschenkt und dabei vielleicht zu sehr vernachlässigt, zu prüfen, ob nicht auch die Erregungsleitung im engeren Sinne wichtig sein kann. Das Studium der pflanzlichen Reizbewegungen wird sich dieser Frage wieder mehr zuwenden müssen, zumal wir durch viele Untersuchungen (etwa die UMRATHs, vgl. UMRATH 1937 und seine Darstellung in diesem Band) wissen, wie weitverbreitet Erregungsleitung im engeren Sinne bei den verschiedensten Pflanzen ist und wie sehr sie durch unterschiedliche Reizarten ausgelöst werden kann.

Die Erregungsleitung im engeren Sinne ist bei den Pflanzen nicht auf bestimmte, mit Nerven vergleichbare Zelltypen lokalisiert. Das entspricht unserer Feststellung, daß der Erregungsvorgang selber bei den Pflanzen nicht auf bestimmte, besonders gut erregbare Zellen beschränkt ist.

7. Beziehungen zwischen Reizstärke und Reaktion.

a) Allgemeines.

In dem Bestreben, allgemeine Gesetzlichkeiten der pflanzlichen Reizerscheinungen aufzufinden, hat man auch nach quantitativen Beziehungen zwischen Reizstärke und Reaktion gesucht. Man glaubte, in gewissen formalen Beziehungen auf diesem Gebiet Grundphänomene der „Psychophysik" erblicken zu dürfen und aus der Geltung solcher Beziehungen für pflanzliche Vorgänge auf eine innere Übereinstimmung zwischen tierischen und pflanzlichen Reizerscheinungen schließen zu können. Treffend gekennzeichnet wird dieses Bestreben z. B. in einem Aufsatz von KNIEP aus dem Jahre 1916, der ausführlich solche Gesetze wie das Reizmengen-Gesetz und Webersche Gesetz diskutiert. Wir müssen über die Bedeutung dieser Gesetze jetzt viel vorsichtiger denken als vor einigen Jahrzehnten.

b) Reizmengen-Gesetz.

Nach dem Reizmengen-Gesetz (Produkt-Gesetz) ist, wenigstens für das Zustandekommen gerade erkennbarer Reaktionen, also für schwellige Reizung, eine bestimmte Reizmenge entscheidend; d. h. es wird behauptet, daß ein Reiz zur Auslösung dieser Reaktionen z. B. doppelt so stark sein muß, wenn er nur halb so lange dauert wie ein anderer.

Man hat die Gültigkeit dieses Gesetzes für den Photo- und Geotropismus und manche anderen Reizerscheinungen nachzuweisen versucht. Bekannt geworden sind etwa die Untersuchungen von RUTTEN-PEKELHARING für den Geotropismus (Tabelle 1) und von BLAAUW für den Phototropismus (Tabelle 2).

Die Grundidee bei der Behauptung der Gültigkeit eines solchen Gesetzes ist einleuchtend. Schon BLAAUW hat diese Idee durch den Vergleich mit der Belichtung eines photochemischen Systems zum Ausdruck gebracht. Bei einem solchen System gilt die genannte Beziehung weitgehend. Obwohl wir nun auch sehr wohl damit rechnen dürfen, daß in der Pflanze bei der Aufnahme primär eine photochemische Reaktion stattfindet, für die die Menge absorbierter Energie entscheidend ist (einerlei ob in einer Zeitspanne die Intensität I oder in der halben Zeitspanne die Intensität $2 \cdot I$ wirkt), muß doch ein sehr wichtiger Punkt beachtet werden: In der Pflanze kann sofort eine Gegenreaktion einsetzen. Im Extremfall kann diese Gegenreaktion, wenn die Beleuchtung schwach ist, aber sich sehr lange ausdehnt, verhindern, daß es zur ausreichenden Anhäufung von

Tabelle 1. *Avena-Koleoptilen, Präsentationszeit bei verschiedener Reizintensität.* (Nach RUTTEN-PEKELHARING.)

Größe der Fliehkraft in Gramm	Präsentationszeit in Sekunden	Zeit × „Kraft"
46	7	322
24	12	287
4,84	60	290
0,76	415	315
0,25	1300	325
0,14	2230	312
0,08	3900	312
0,04	7800	312

Tabelle 2. *Avena-Koleoptilen. Erforderliche Intensität bei verschiedenen Belichtungszeiten.* (Nach BLAAUW.)

Dauer der Belichtung	Intensität in Meterkerzen	Produkt, Meterkerzensekunden
43 Std	0,00017	26,3
6 Std	0,00085	18,6
1 Std	0,00477	17,2
4 min	0,0898	21,6
4 sec	5,456	21,8
$^1/_{100}$ sec	1902	19,0
$^1/_{1000}$ sec	26520	26,5

Reaktionsprodukten kommt. Diese Anhäufung ist bei hohen Intensitäten begünstigt (sofern die Intensität der Gegenreaktion von der Reizstärke abhängig ist). Tatsächlich wissen wir jetzt, daß aus solchen Gründen der Intensität einer Lichtreizung besondere Bedeutung zukommen kann; bestimmte Reaktionstypen oder -stärken sind nur durch eine Änderung des Intensitätsfaktors zu erreichen, nicht durch eine Variation in der Zeit der Einwirkung des Lichtreizes. Gezeigt worden ist das beispielsweise für Lichtwachstumsreaktionen von *Phycomyces*-Sporangienträgern (CASTLE und HONEYMAN; Abb. 2).

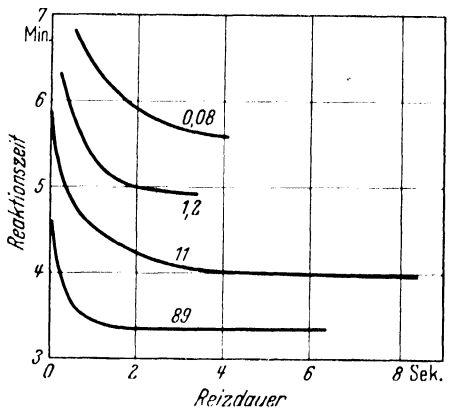


Abb. 2. *Phycomyces*-Sporangienträger wurden mit verschiedenen Lichtintensitäten verschieden lange gereizt. Die Intensitäten sind in Fußkerzen (eine Fußkerze = etwa 10 MK) neben den Kurven angegeben; die Reizdauer ist auf der Abszisse, die Reaktionszeit der Lichtwachstumsreaktion auf der Ordinate angegeben. Mit jeder Intensität läßt sich ein gewisses Minimum der Reaktionszeit erreichen; bald aber hat die Vergrößerung der Reizdauer keinen Einfluß mehr auf die Abkürzung der Reaktionszeit, nur erhöhte Lichtintensität vermag sie weiter abzukürzen. (Nach CASTLE und HONEYMAN.)

Andererseits kann es aber auch vorkommen, daß die Erhöhung einer Reizintensität für die Pflanze gar nichts bedeutet, nämlich dann, wenn es sich um die Auslösung von Alles-oder-Nichts-Vorgängen handelt und die Schwelle schon erreicht war. Ist in einem solchen Fall die Reizintensität unterschwellig, so nützt eine Verlängerung der Einwirkungsdauer gar nichts.

Bei der Aufstellung des Reizmengen-Gesetzes hat man eben praktisch nur an den Reizaufnahmevorgang gedacht; nur dieser hält den Vergleich mit einem leblosen System aus. In der Pflanze aber schließen sich diesem Aufnahmevorgang eben sofort ausgelöste Erregungen und Gegenreaktionen an, die die Beziehung völlig verändern müssen.

c) Webersches Gesetz.

Noch mehr als auf das Reizmengen-Gesetz wurde in der Pflanzenphysiologie vor einigen Jahrzehnten auf das Webersche Gesetz Wert gelegt. Nach diesem Gesetz kommt es bekanntlich beim Wirken von zwei Reizen nicht auf deren absolute, sondern auf die relative Differenz an. Das heißt zwei Reize ungleicher Intensität müssen zueinander immer in einem bestimmten Verhältnis stehen, wenn sie als verschieden „erkannt" werden sollen (Abb. 3). Zwischen Reizstärke (R) und Reizwirkung (E) soll die Beziehung $E = \text{const} \cdot \log R$ gelten.

An dieser Formulierung ist nachträglich viel modifiziert worden, um sie den Tatsachen und den biologischen Möglichkeiten besser anzupassen (vgl. z.B. TAMIYA und die von ihm zitierte Literatur). Die ursprüngliche Annahme WEBERs, daß die Empfindlichkeit mit zunehmender Reizstärke sinkt, ist ohne weiteres einleuchtend. Diese Annahme enthält auch eigentlich nichts anderes als die Wiedergabe von Beobachtungen. Erst die präzisere Formulierung FECHNERs führte zu Schwierigkeiten.

Um eine Prüfung des Gesetzes bei Pflanzen hat sich PFEFFER (1888) hinsichtlich der Chemotaxis bemüht. Bei Spermatozoiden von Farnen muß z. B. in den mit der wirksamen Apfelsäure gebotenen Capillaren die Konzentration immer 30fach so hoch sein wie außerhalb der Capillaren. In einer homogenen Apfelsäurelösung von 0,0005% waren 0,015% Apfelsäure für die Chemotaxis notwendig, in einer homogenen Lösung von 0,05% aber schon 1,5%. Bei mehreren anderen Organismen wurde für die Chemotaxis in ähnlicher Weise eine angenäherte Gültigkeit des Weberschen Gesetzes gefunden (SHIBATA, ÅKERMANN, MÜLLER, KNIEP 1906). Es kam also immer auf den *relativen Unterschied* der Reizstärken an.

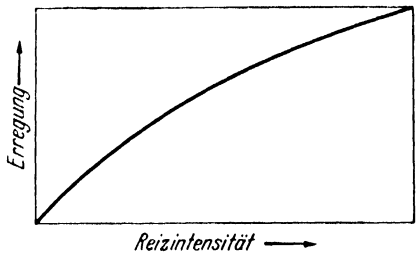


Abb. 3. Beispiel für eine dem Weber-Fechnerschen Gesetz folgende Beziehung zwischen Reiz und Erregung.

Gegen diese Versuche zur Chemotaxis läßt sich einwenden, daß durch die Diffusionen zwangsläufig recht unklare Verhältnisse geschaffen werden, so daß eine quantitative Auswertung der Ergebnisse bedenklich ist.

Auch für den Geotropismus und Phototropismus wurde versucht, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zu erweisen (FITTING 1905, MASSART, KLIMOWICZ, PRINGSHEIM). PRINGSHEIM beispielsweise unternahm Versuche mit zweiseitiger Beleuchtung und errechnete das für die Schwellenreizung erforderliche Helligkeitsverhältnis. Schließlich wurden für den Haptotropismus mit einer analogen Versuchsanordnung noch entsprechende Versuche von STARK unternommen.

In allen Fällen zeigte sich innerhalb gewisser Grenzen eine Gültigkeit des Weberschen Gesetzes, aber namentlich bei hohen und niedrigen Reizintensitäten pflegen regelmäßig mehr oder weniger große Abweichungen von der Erwartung aufzutreten.

Jetzt würden wir aus einer solchen Geltung des Weberschen Gesetzes keine weitreichenden Schlüsse mehr ziehen. Eine Beziehung von der Art, wie sie das Webersche Gesetz behauptet, kann aus den verschiedensten Gründen auftreten. Es kann etwa schon nach dem Massenwirkungs-Gesetz die Abstumpfung notwendig werden (vgl. WALTER). Aber auch andere Dinge kommen hinzu. Wie wenig man weitgehende Schlüsse aus den Abstumpfungserscheinungen ziehen kann, geht vielleicht am klarsten daraus hervor, daß selbst dann, wenn die einzelnen Zellen nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagieren, eine Beziehung von der Art des Massenwirkungs-Gesetzes auftreten kann. Stellen wir uns etwa ein Objekt vor, bei dem die Zellen nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagieren, aber keine Erregungsleitung von einer Zelle zur benachbarten besteht. In diesem Fall ist für die Reaktionsgröße die Anzahl der reagierenden Zellen verantwortlich. Diese wiederum wird aber aus zweierlei Gründen von der Reizstärke abhängig, einmal weil die Zellen verschieden tief im Gewebe liegen und daher vom Reiz unterschiedlich leicht getroffen werden, ferner weil die Reizschwelle bei den einzelnen nicht genau übereinstimmt. Unter diesen Voraussetzungen werden sich die Empfindlichkeiten der einzelnen Zellen dieses Organs einer typischen Verteilungskurve unterordnen. Daraus ist dann leicht abzuleiten, daß zwischen der

Reizstärke und der Anzahl reagierender Zellen eine Beziehung gilt, die sich durch eine S-förmige Kurve darstellen läßt. Das mittlere Stück einer solchen Kurve entspricht aber durchaus einer Beziehung, wie sie vom Weberschen Gesetz gefordert wird.

Jedenfalls aber können wir sagen, daß es zahlreiche Faktoren gibt, die analog wie beim Verlauf einer chemischen Reaktion oder auch bei vielen physikalischen Prozessen bedingen, daß der durch einen bestimmten Reizbetrag erreichbare Reaktionszuwachs immer geringer wird, je größer die Reaktion selber schon ist.

Obwohl somit entgegen den früheren Auffassungen aus einer Gültigkeit des Weberschen Gesetzes keine Schlußfolgerungen hinsichtlich des eigentlichen Charakters des Reizvorganges gezogen werden dürfen, ist die mit dem Gesetz behauptete Beziehung (ohne exakt gültig sein zu müssen) für experimentelle Analysen doch überaus wertvoll. Wir sahen schon, daß beispielsweise die abstumpfende Wirkung eines chemischen Reizes ausgenutzt worden ist, um zu ermitteln, wieviele Sensibilitäten eine Zelle hat. Ebenso sind solche abstumpfenden Wirkungen chemischer Reize wiederholt benutzt worden, um die chemische Natur von Substanzen, die in der Natur für chemotaktische Anziehung benutzt werden, indirekt zu ermitteln. Es wurde eben geprüft, ob die Einwirkung einer vermuteten Substanz die Schwelle für den natürlichen Faktor erhöht oder nicht.

d) Weitere Gesetze.

Als weitere Gesetze sind das Talbotsche Gesetz, das Sinus-Gesetz (beim Geotropismus) und das Resultanten-Gesetz diskutiert worden.

Das Talbotsche Gesetz behauptet „daß der Effekt eines intermittierenden Reizes gleich ist dem Produkt aus der Intensität dieses Reizes und dem Bruchteil der Periode, während deren er wirksam ist“ (KNIEP 1916). Die Behauptung der Gültigkeit einer solchen Beziehung ist natürlich mit der Behauptung, es komme auf das Reizprodukt im Sinne des Reizmengen-Gesetzes an, identisch. Daher läßt sich auch sofort sagen, daß diesem Talbotschen Gesetz nur eine begrenzte Bedeutung zukommen kann. Namentlich für den Phototropismus hat man die Gültigkeit des Gesetzes zu erweisen versucht (vgl. KNIEP 1916).

Das für den Geotropismus behauptete Sinus-Gesetz geht ähnlich wie das Reizmengen-Gesetz von der Annahme aus, die Reizaufnahme sei ein relativ einfacher Vorgang. Für einen in einfacher Weise durch die Schwerkraft bedingten, etwa einen anorganischen Vorgang, kann es sehr wohl für die Größe des Effektes auf den Sinus des Ablenkungswinkels von der Horizontalen ankommen. Für den Geotropismus hat sich aber schließlich gezeigt, daß komplizierende Faktoren eingreifen, so daß nicht etwa die Horizontale als maximale Reizlage zu gelten hat, wie es nach dem Sinus-Gesetz der Fall sein müßte.

Das Resultanten-Gesetz behauptet, daß bei der tropistischen Reizung durch zwei in einem bestimmten Winkel zueinander angreifende Reize die Reaktion in einer Zwischenlage zwischen diesen beiden Angriffsrichtungen erfolgt, die sich aus der Stärke der beiden Reize erklärt, also eine „Resultierende“ etwa im Sinne eines Parallelogramms der Kräfte ist. Die Tatsachen können dem Gesetz mehr oder weniger entsprechen, sind aber oft doch sehr weit von ihm entfernt. Daß die Tatsachen anders sein können, wird uns klar, weil ja die Reaktionsstärke oft nicht der Reizstärke proportional ist (im extremsten Fall sogar Alles-oder-Nichts-Reaktionen bestehen). Es kommen aber bei tropistischen Bewegungen nicht nur quantitative Abweichungen vor, sondern es gibt sogar den Fall, daß die Reaktionen etwa ganz im Sinne des einen oder ganz im Sinne des anderen Reizes erfolgt, so etwa beim Phototropismus der Sporangienträger von *Pilobolus*.

Schlußfolgerung.

So können wir also feststellen, daß alle Bemühungen, allgemeine Gesetze für die pflanzliche Bewegungsphysiologie zu formulieren, verfrüht waren. Diese Bemühungen gingen von zu einfachen Deutungen aus. Die Erforschung der Bewegungen hat gezeigt, daß die Erscheinungen zu verwickelt sind, zu viele Auslösungsprozesse usw. beteiligt sind, als daß solche Gesetzlichkeiten verwirklicht sein könnten.

Betont sei nochmals, daß auf den vorstehenden Seiten nur ein vorläufiger Überblick unter Berücksichtigung der historischen Entwicklung gegeben werden sollte. In mehreren Beiträgen des vorliegenden Bandes wird auf Grund neuerer Untersuchungsergebnisse zu verschiedenen der hier angeschnittenen Fragen Stellung genommen.

Literatur.

Åkermann, Å.: Über die Chemotaxis der *Marchantia*spermatozoiden. Z. Bot. **2**, 99—103 (1910).

Blaauw, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209—372 (1909).

Bünning, E., u. D. Glatzle: Über die geotropische Erregung. Planta (Berl.) **36**, 199—202 (1948).

Bünning, E., L. Haag u. G. Timmermann: Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 178—187 (1948).

Castle, E. S., and A. J. M. Honeyman: The light growth response and the growth system of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **18**, 385—397 (1935). — Clayton, R. K.: Studies on the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. III. Quantitative relations between stimulus and responses. Arch. Mikrobiol. **19**, 141—165 (1953). — Correns, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora (Jena) **75**, 87—151 (1892).

Dutrochet, H.: Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux. 1824.

Fechner, Th.: Nanna oder über das Seelenleben der Pflanzen. 1848. 2. Aufl.: Hamburg u. Leipzig 1899. — Fitting, H.: Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. 1. Die geotropische Empfindlichkeit der Pflanze. 2. Weitere Erfolge mit der intermittierenden Reizung. Jb. wiss. Bot. **41**, 221—330, 331—398 (1905).

Günther-Massias, M.: Über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei der Summation unterschwelliger Reize. Z. Bot. **21**, 129—172 (1928).

Haberlandt, G.: Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, 2. Aufl. Leipzig 1906. — Hofmeister, W.: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Jost, L.: Reizerscheinungen der Pflanzen. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl. Jena 1932.

Klimowicz, T.: Über die Anwendung des Weberschen Gesetzes auf die phototropischen Krümmungen der Koleoptile von *Avena sativa*. Bull. int. Acad. Sci. Cracovie, Math.-naturwiss. Kl., Sér. B **1913**, Nr 7 B, 465—506. — Kniep, H.: Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jb. wiss. Bot. **43**, 215—270 (1906). — Botanische Analogien zur Psychophysik. Fortschr. Psychol. u. Grenzgeb. **4**, 81—119 (1916).

Massart, J.: Recherches sur les organismes inférieurs. La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme d'un champignon. Bull. Acad. roy. Méd. Belg. **16** (1888). — Meyen, F. J. F.: Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. 3. Berlin 1839. — Mohl, H.: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827. — Müller, Fr.: Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen von Chytridiaceen und Saprolegniaceen. Jb. wiss. Bot. **49**, 421—521 (1911).

Nemeč, B.: Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901. — Noll, E.: Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt **1896**, 1—88.

Pfeffer, W.: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unt. bot. Inst. Tübingen **2**, 582—661 (1888). — Die Reizbarkeit der Pflanzen. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. **1893**. — Pringsheim, E. G.: Untersuchungen über das Webersche und das Resultanten-Gesetz beim Phototropismus. Z. Bot. **18**, 209—254 (1926).

RUTTEN-PEKELHARING, C. J.: Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. Trav. bot. néerl. **7**, 241—346 (1910).

SACHS, J.: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. — SCOTT, B. I. H.: Electric oscillations generated by plant roots and a possible feedback mechanism responsible for them. Aust. J. biol. Sci. **10**, 164—179 (1957). — SHIBATA, K.: Untersuchungen über die Chemotaxis der Pteridophytenspermatozoiden. Jb. wiss. Bot. **49**, 1—60 (1911). — STARK, P.: Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus. Jb. wiss. Bot. **61**, 126—167 (1922).

TAMIYA, H.: A new interpretation of the Weber law and the Weiss law. Some additions to our knowledge of comparative physiology of irritability. Cytologia **17**, 243—269 (1952). — TREVIRANUS, L. C.: Physiologie der Gewächse, Bd. I, Bonn 1835; Bd. II, Bonn 1838.

UMRATH, K.: Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. Ergebn. Biol. **14**, 1—142 (1937).

WALTER, H.: Theoretische Betrachtungen über die Beziehungen der Mitscherlichschen Produktionskurve und des Weber-Fechnerschen Gesetzes zum Massenwirkungsgesetz. Naturwissenschaften **25**, 25—33 (1924).

Der Erregungsvorgang.

Von

Karl Umrath.

Mit 56 Abbildungen.

1. Einleitung.

Unter Erregungsvorgängen verstehen wir Auslösungsvorgänge, die in allen erregbaren Zellen in qualitativ ähnlicher Art ablaufen. Das eigentliche Wesen des Erregungsvorgangs, an dem wahrscheinlich molekulare Reaktionen in der Zelle teilhaben, kennen wir noch nicht; soweit mir Hinweise darauf möglich erscheinen, werde ich sie in einem späteren Abschnitt geben.

Zunächst seien, um den Erregungsvorgang zu charakterisieren, seine erkennbaren Zeichen genannt. Es gibt solche, von denen es den Anschein hat, daß sie bei allen erregbaren Zellen vorkommen, wie das Aktionspotential, die Widerstandsabnahme, die Wärmeproduktion, das Refraktärstadium, und es gibt andere, die nur gewissen erregbaren Zellen zukommen, wie verschiedene Bewegungserscheinungen und die Stillstände der Protoplasmaströmung bei manchen Pflanzenzellen. Aktionsspannung und Widerstandsabnahme werden meist nicht nur als Begleiterscheinung, sondern auch als Teilerscheinung des Erregungsvorgangs aufgefaßt. Die Bewegungsreaktionen werden, soweit ich das beurteilen kann, von den Tierphysiologen meist als Begleit- oder Folgeerscheinungen des Erregungsvorgangs aufgefaßt und ich habe diese Auffassung auch hinsichtlich der bewegungsfähigen Pflanzenzellen. BÜNNING [11] bezeichnet in seinem Lehrbuch sowie in seinen Beiträgen in diesem Handbuch, das was ich hier „Erregungsvorgang" nenne, als „Erregungsvorgang im engeren Sinn". Er faßt dabei eine Bewegungsreaktion als Teilvorgang des Erregungsvorganges im engeren Sinn auf. Allerdings sind es vielleicht nur verschiedene Ausdrucksweisen, wenn man entweder sagt, bewegungsfähige Zellen sind so beschaffen, daß der Erregungsvorgang bei ihnen noch zusätzlich zu einer Bewegungsreaktion führt, oder sie sind so beschaffen, daß eine Bewegung ein Teil ihres Erregungsvorgangs ist.

In sehr vielen Fällen gilt für den Erregungsvorgang das Alles- oder Nichts-Gesetz, d. h. das Ausmaß des Erregungsvorgangs ist von der Reizstärke unabhängig, wenn diese den Schwellenwert überschritten hat. Ich bespreche das Alles- oder Nichts-Gesetz nicht in einem eigenen Abschnitt, sondern erwähne es bei denjenigen Zeichen des Erregungsvorganges, für die Untersuchungen über seine Gültigkeit vorliegen. Ich verweise auch, besonders bezüglich der Bewegungsreaktionen, auf den folgenden Beitrag, mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen und auf den speziellen Artikel von BÜNNING, die seismonastischen Reaktionen. Nach neueren, noch zu besprechenden Beobachtungen an *Nitella opaca* kommen mit der Reizstärke stufenweise zunehmende Erregungsvorgänge vor. Früher hat man, wenn an Objekten, an denen in einem gewissen Bereich das Alles- oder Nichts-Gesetz streng galt, bei denen aber stärkere Reize Verlängerungen des Aktionspotentials oder sonstige zusätzliche Erscheinungen bedingten, von Schädigungen, eventuell von noch reversiblen Schädi-

gungen oder von sonstigen reizbedingten Veränderungen gesprochen oder mit BÜNNING von Erregungsvorgängen im weiteren Sinn. Erst zukünftige Untersuchungen können zeigen, welche dieser Erscheinungen etwa als eine zweite Stufe eines mit der Reizstärke stufenweise zunehmenden Erregungsvorgangs aufzufassen sind und welche keine näheren Beziehungen zum Erregungsvorgang haben.

2. Aktionspotential und lokales Potential.

Soweit wir wissen, besteht an der Zellgrenzschicht, am Plasmalemma, aller Zellen eine Spannung, derart, daß das Protoplasma elektrisch negativ gegenüber dem Außenmedium ist. Näheres hierüber findet sich in Band II dieses Handbuches, S. 747—758. Der Aktionsstrom oder die Aktionsspannung ist ein vorübergehender, teilweiser oder vollkommener Rückgang, in manchen Fällen eine vorübergehende Umkehr dieser Spannung. Auch der Aktionsstrom ist schon in Band II dieses Handbuches S. 760—770 besprochen und ich verweise insbesondere wegen der Aktionsströme bei durch zugeleitete Ströme veränderter Spannung am Plasmalemma auf die dortige Darstellung. Manches andere muß ich hier zum Teil wiederholen.

In allerletzter Zeit sind an tierischen Objekten einzelne Fälle bekannt geworden, in denen das Aktionspotential als vorübergehende Zunahme der Spannung am Plasmalemma erscheint. So hat HISADA das Protoplasma der Zellen des Cystoflagellaten *Noctiluca scintillans* in der Ruhe etwa 47 mV negativ gegenüber dem umgebenden Seewasser gefunden und sowohl die während der spontanen Aktivität der Geißeln auftretenden Aktionspotentiale, als auch die durch elektrische Reize ausgelösten, erhöhten diese Spannung um etwa 30 mV. Als Reize wirkten, wie bei den meisten anderen Zellen, elektrische Ströme, welche die Spannung am Plasmalemma herabsetzten, und dementsprechend gingen den spontanen und den elektrisch ausgelösten Aktionspotentialen lokale Potentiale voraus, die in einer Abnahme der Spannung am Plasmalemma um 10 mV bestanden und von denen aus die Aktionspotentiale eine Zunahme dieser Spannung um 40 mV darstellten.

Am besten sind Aktionspotential und lokales Potential bei *Nitella mucronata* bekannt, mit deren Besprechung ich deshalb beginne. Sehr schwache elektrische Reize bewirken nur eine Polarisation am Plasmalemma, d. h. je nach der Stromrichtung verringern oder erhöhen sie die Spannung an der Zellgrenzschicht. Unter den Verhältnissen der in den Abb. 1—5 wiedergegebenen Versuche, d. h. bei in Wasser liegenden *Nitella*-Zellen, bei Ableitung mit einer in das Protoplasma eingestochenen Elektrode und mit einer im Außenmedium und bei Reizung mit den sehr kurzdauernden Öffnungsinduktionsschlägen sind diese Spannungsänderungen so kurzdauernd und gering, daß sie mit dem in diesen Versuchen zur Spannungsregistrierung verwendeten Lindemann-Elektrometer nicht erfaßt werden.

Stärkere Reize, die nur wenig schwächer sind als die schwächsten, welche die gleich zu besprechenden typischen Aktionspotentiale auslösen, bedingen die sog. lokalen Potentiale, d. h. einen meist geringen Rückgang der Spannung am Plasmalemma, wie das die Abb. 1c und d, 2e und 4f zeigen. Die Bezeichnung lokales Potential stammt aus der Nerven- und Muskelphysiologie, da man an diesen Objekten fand, daß sich die lokalen Potentiale nur über wenige Millimeter von der Reizstelle und dabei mit abnehmender Intensität ausbreiten. Wahrscheinlich würde für Pflanzenzellen bei großem Widerstand des Außenmediums, also im Gewebeverband oder in feuchter Luft, dasselbe zutreffen. Bei in Wasser liegenden *Nitella*-Zellen sind der elektrische Widerstand im Zellinneren und der im Außenmedium so gering gegenüber dem des Plasmalemmas, daß alle Veränderungen der Spannung am Plasmalemma und somit auch die lokalen Potentiale an weit auseinanderliegenden Stellen einer Zelle nur sehr wenig verschieden sind, wie das bei UMRATH [12] die Fig. 1 und 2 zeigen. UMRATH [12] hat als

erster lokale Potentiale beobachtet und zwar bei *Nitella mucronata* und hat sie damals als „Latenzvorgang" bezeichnet, weil sie sich bei stärkeren Reizen, die Aktionsströme auslösen, in der Latenzzeit zwischen Reiz und Aktionsstrom bemerkbar machen.

Das Ausmaß des lokalen Potentials ist so von der Reizstärke abhängig, daß schon eine sehr geringe Zunahme der Reizstärke eine beträchtliche Zunahme des lokalen Potentials bedingt. Das zeigt auch Abb. 1; in d ist die Reizstärke 1,0, in c ist sie 1,2 und das lokale Potential ist in c etwa doppelt so groß und beim

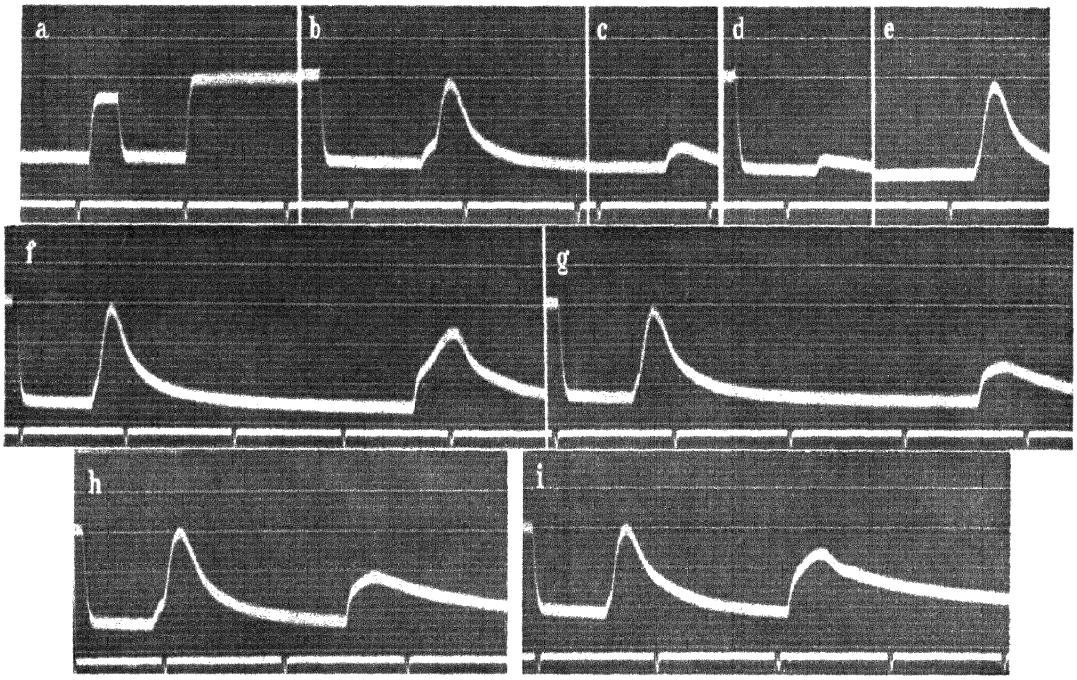


Abb. 1a—i. *Nitella mucronata*, Aktionspotentiale und lokale Potentiale ausgelöst durch Öffnungsinduktionsströme, abgeleitet mit einer in das Protoplasma einer Internodialzelle eingestochenen Elektrode. a Spannung zwischen Protoplasma und Außenmedium = Plasmalemmapotential, Eichkurve 0,1 V, Nullstellung des Elektrometers. b Nullstellung des Elektrometers, Plasmalemmapotential, Öffnungsinduktionsschlag Reizstärke 1,0: lokales Potential und Aktionspotential. c 2 min nach b, Plasmalemmapotential, Reizstärke 1,2: lokales Potential. d 10 min nach c, Nullstellung des Elektrometers, Plasmalemmapotential, Reizstärke 1,0: lokales Potential. e 1 min nach d, Plasmalemmapotential, Reizstärke 1,5: Aktionspotential. f—i Nullstellung des Elektrometers, Plasmalemmapotential, dann zwei Reize: f Reizstärke 1,5: lokales Potential und Aktionspotential, nach 30 sec Reizstärke 2,4: lokales Potential und Aktionspotential; g Reizstärke 1,5: lokales Potential und Aktionspotential, nach 30 sec Reizstärke 1,9: nur lokales Potential; h Reizstärke 1,2: lokales Potential und Aktionspotential, nach 16 sec Reizstärke 2,4: lokales Potential; i Reize wie in h, Zelle etwas besser erregbar, nach dem zweiten Reiz lokales Potential und Aktionspotential. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH, Bd. II dieses Handbuches.)

zweiten Reiz in g ist die Reizstärke 1,9 und obzwar hier im relativen Refraktärstadium die Erregbarkeit stark herabgesetzt ist, ist das lokale Potential abermals etwa verdoppelt.

Wenn die Reizstärke den Schwellenwert für die Auslösung des Aktionspotentials erreicht, setzt sich dieses auf den Höhepunkt des lokalen Potentials auf, wie das Abb. 1b, 2f, 3a und 4e zeigen. Wenn mit zunehmender Reizstärke das lokale Potential steiler, d. h. rascher ansteigt, so wird bei gleichbleibender Erregbarkeit das Aktionspotential beim selben Ausmaß des lokalen Potentials ausgelöst, also mit zunehmender Reizstärke früher, Abb. 1e, 2d und 4d, bis man schließlich bei starken Reizen das lokale Potential vom Beginn des Aktionspotentials nicht mehr unterscheiden kann, wie das in Abb. 2a—c, 3c und 4a, b und g der Fall ist. Bei herabgesetzter Erregbarkeit, im relativen Refraktärstadium nach einer vorangegangenen Erregung, muß das lokale Potential viel größer sein als normalerweise, damit sich ihm ein Aktionspotential aufsetzt. Das zeigen in Abb. 1 die lokalen Potentiale, die eben noch keine Aktionspotentiale auslösen; das in c, 2 min nach

dem Erregungsvorgang in b, in dessen relativem Refraktärstadium, ist ähnlich groß wie das in b, dem sich an der ausgeruhten Zelle ein Aktionspotential aufsetzt, und noch früher im relativen Refraktärstadium, beim zweiten Reiz in g, 30 sec nach dem ersten, und beim zweiten Reiz in h, 16 sec nach dem ersten, sind die lokalen Potentiale, denen sich noch keine Aktionspotentiale aufsetzen, noch größer. Dasselbe zeigt ein Vergleich der lokalen Potentiale, die eben Aktionspotentiale auslösen, Abb. 1 b von der ausgeruhten Zelle, f beim zweiten Reiz, 30 sec nach dem ersten, und i beim zweiten Reiz, 16 sec nach dem ersten. Man vergleiche auch die lokalen Potentiale bei Reizstärke 1,2 in Abb. 1 c, h, i. In c, 2 min nach dem Aktionspotential in b, ist das lokale Potential eben zu klein, um ein Aktionspotential auszulösen; beim ersten Reiz in h, an der besser ausgeruhten Zelle, setzt sich am Höhepunkt des vielleicht etwas größeren lokalen Potentials

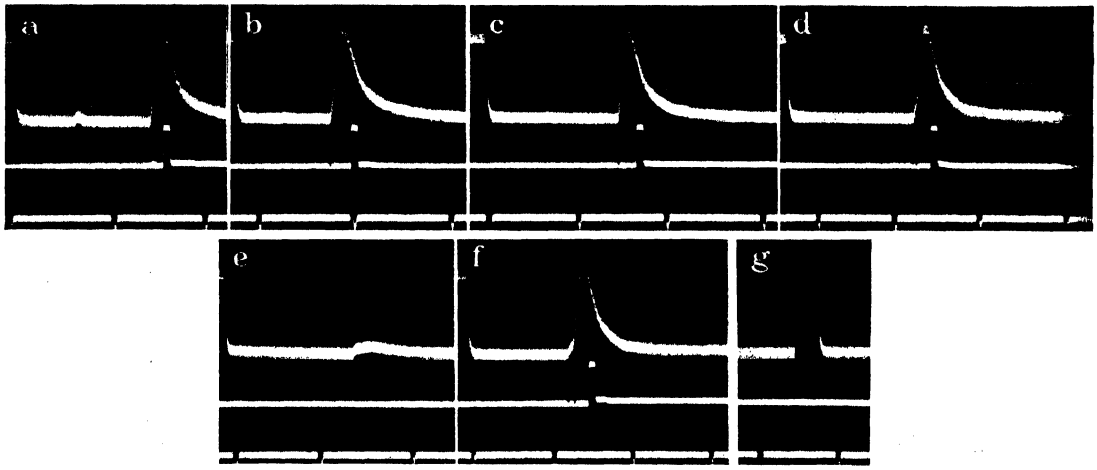


Abb. 2a g. *Nitella mucronata*, 4. 4. 31. Oben elektrische Registrierung von einer ins Protoplasma eingestochenen Elektrode gegenüber einer im umgebenden Wasser, Mitte Markierung des Beginnes des Strömungsstillstandes durch den Beginn der Hebung des Signals, unten Zeit in 10 sec. a, b, c, d, f oben erst Nullstellung des Elektrometers, dann Spannung am Plasmalemma, dann Aktionspotential, e ebenso, aber statt des Aktionspotentials nur lokales Potential. Die als Reize angewandten Öffnungsinduktionsströme hatten folgende Reizstärken (Schwellenreizstärke = 1): a 3, b 2, c 1,7, d 1,1, e 0,9, f 1. Zwischen den Reizen etwa 25 min Erholungszeit. g Eichkurve 0,1 V. Original.

ein Aktionspotential auf, beim ersten Reiz in i, an der noch besser ausgeruhten Zelle, setzt sich das Aktionspotential früher, schon im steil ansteigenden Teil, auf das lokale Potential auf.

Bei *Nitella mucronata* ist, wie bei den meisten daraufhin untersuchten Zellen, das Ausmaß des Aktionspotentials von der Reizstärke unabhängig, was auch ein Vergleich von Abb. 2f mit a, Reizstärken 1 und 3, und von Abb. 3a mit c, Reizstärken 1 und 5, zeigt. Bei Internodialzellen in gutem Zustand wird während des Maximums der Aktionsspannung die negative Spannung des Protoplasmas gegenüber dem Außenmedium ungefähr auf Null reduziert. Wahrscheinlich erfolgt mitunter eine geringe Potentialumkehr, besonders bei etwas Natriumchlorid im Außenmedium (Umrath [30]) oder bei an einem Zellende durch Polarisation herabgesetzter Spannung am Plasmalemma, wenn diese am anderen Zellende durch Polarisation erhöht ist (Umrath [25], [30].). Mit Ausnahme des letzteren Falles ist die Spannungsumkehr während der Aktionsspannung immer so gering, daß ich sie nicht für ganz sicher halte, weil der Absolutwert der gemessenen Spannung wegen möglicher Diffusions- und Membranpotentiale an der in das Protoplasma eingestochenen Elektrode immer um einige Millivolt unsicher ist. Ich verweise wegen der möglichen Spannungen an den Elektrodenspitzen auf Band II dieses Handbuches, S. 750, wegen der Einflüsse von Salzen im Außenmedium dort auf S. 766ff., wegen des Polarisationseinflusses dort auf S. 768ff. Ich halte eine

wesentliche Potentialumkehr, wie sie bei manchen Nervenzellen und Muskelfasern von Tieren während des Aktionspotentials vorkommt, bei Pflanzen bisher nicht für erwiesen. ODA gibt zwar für *Chara braunii* eine solche Potentialumkehr an, nach seinen eigenen Angaben hat er aber nicht die Spannung am Plasmalemma, sondern die zwischen Zellsaft und Außenmedium gemessen. Wenn diese bei *Chara braunii*, durch eine Spannung umgekehrten Vorzeichens am Tonoplasten, kleiner ist als die zwischen Protoplasma und Außenmedium und wenn

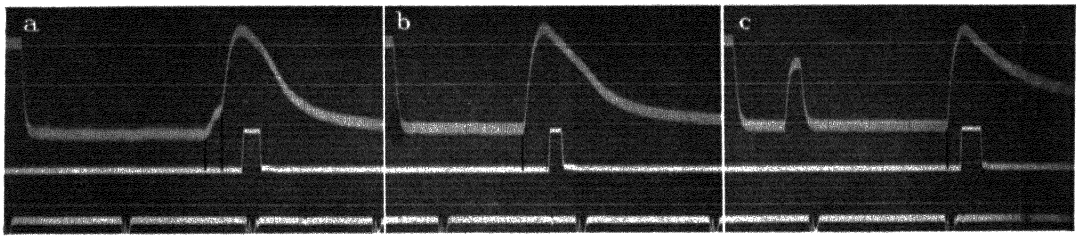


Abb. 3a—c. *Nitella mucronata*, 7. 4. 31, 14,5° C. Oben elektrische Registrierung von einer ins Plasma eingestochenen Elektrode gegenüber einer im umgebenden Wasser, Mitte Markierung des Beginnes des Strömungsstillstandes durch den Beginn der Hebung des Signals, unten Zeit in 10 sec. a, b, c oben erst Nullstellung des Elektrometers, dann Spannung am Plasmalemma, in c Eichkurve 0,1 V, überall Aktionsspannung ausgelöst durch einen Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 1 in a, 2 in b und 5 in c. Original.

die Aktionsspannung nur die letztere verändert, so brauchen seine Ergebnisse keine Potentialumkehr durch das Aktionspotential zu bedeuten.

Meistens ist bei *Nitella mucronata* nicht nur das Ausmaß, sondern auch die Form des Aktionspotentials von der Reizstärke unabhängig, es gilt also auch in dieser Bezichung das Alles- oder Nichts-Gesetz. Bei sehr starken Reizen, etwa

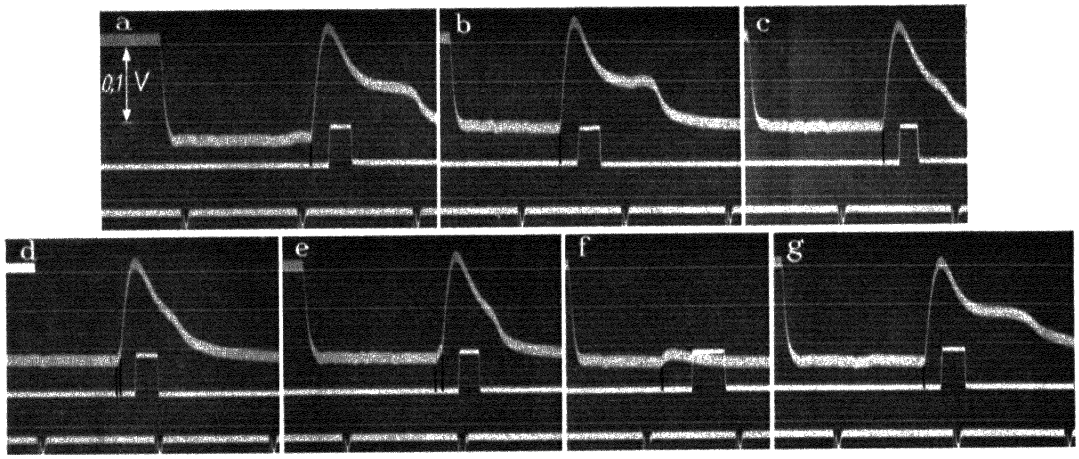


Abb. 4a—g. *Nitella mucronata*, 23. 4. 31, 18° C. Oben elektrische Registrierung von einer ins Protoplasma eingestochenen Elektrode gegenüber einer im umgebenden Wasser, Mitte Markierung des Beginnes des Strömungsstillstandes durch den Beginn der Hebung des Signals, unten Zeit in 10 sec. Überall oben erst Nullstellung des Elektrometers, in d nachträglich eingetragen, dann Spannung am Plasmalemma, dann Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 2 in a, 1,7 in b, 1,3 in c, 1,1 in d, 1,0 in e, 0,95 in f und 3 in g, der in f ein lokales Potential und sonst Aktionspotentiale auslöst. Zwischen den Reizen etwa 20 min Erholungszeit. Die Reihenfolge a—g entspricht der im Versuch mit Auslassungen zwischen d und e und zwischen f und g. In a 0,1 V angegeben. Original.

wie in Abb. 3c beim 5fachen Schwellenwert, ist der Rückgang des Aktionspotentials oft verzögert, doch dürfte das eine Folge einer gewissen Schädigung der Zelle durch den starken Reiz sein. In seltenen Fällen habe ich bei *Nitella mucronata* die in Abb. 4 ersichtlichen verschiedenen Formen des Aktionspotentials beobachtet. Das durch ein Plateau im abfallenden Teil stark verlängerte Aktionspotential tritt in der Abbildung immer bei Reizstärken von 1,7 oder darüber auf, das normale, kurze Aktionspotential, das im abfallenden Teil nur eine Andeutung der Zusammensetzung aus 2 Teilstücken hat, bei Reizstärken von 1,3 und dar-

unter. Aber es kam in dem Versuch, allerdings in Abb. 4 nicht wiedergegeben, nach einer längeren Erholung auch bei Reizstärke 1, aufgesetzt auf ein lokales Potential, zu einem Aktionspotential mit typischem Plateau. Man kann sich also vielleicht vorstellen, daß bei einer solchen Zelle der Vorgang, der das Plateau im Aktionspotential bedingt, bei völlig ausgeruhter Zelle schon durch Schwellenreize ausgelöst wird, bei Reizung in nicht sehr langen Intervallen, etwa unter 20 min, aber nur durch stärkere Reize.

Auch zweigipfelige Aktionspotentiale mit einem ersten rascher ablaufenden und einem anschließenden länger dauernden Teil kommen bei Characeen vor. Sie wurden schon von BLINKS, HARRIS und OSTERHOUT an einer *Nitella* in manchen Fällen gefunden und später von OSTERHOUT und von HILL und OSTERHOUT [1] näher beschrieben. Das gewöhnlich zweigipfelige Aktionspotential von *Nitella flexilis* wird, wie HILL und OSTERHOUT [2] fanden, durch NaCl sehr stark verkürzt und eingipfelig gemacht. Verschiedene Na-Salze wirken um so stärker, je leichter ihre Anionen in Zellen eindringen und NH_4Cl und LiCl wirken ähnlich wie NaCl. Von *Chara braunii* hat ODA neben anderen auch ein zweigipfeliges

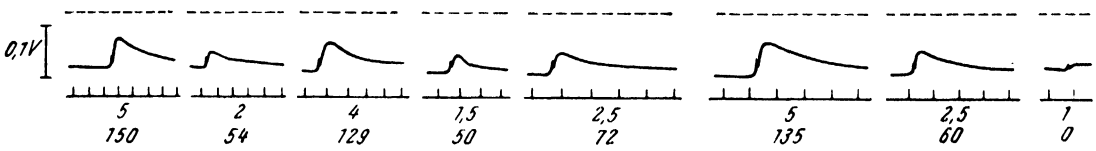


Abb. 5. Junge, 6 mm lange Internodialzelle von *Nitella opaca*. Oben, gestrichelt, Nullstellung des Elektrometers, darunter Plasmalemmapotential mit Aktionspotentialen, darunter Zeitmarken 10 sec, darunter Reizstärke der Öffnungsinduktionsströme, zuunterst Zeit der Strömungsstillstände in Sekunden. (Aus UMRATH [29].)

Aktionspotential abgebildet. An *Nitella mucronata* hat UMRATH [12] (Fig. 7) bei Narkose mit 3% Alkohol in einem Teil der Versuche zweigipfelige Aktionspotentiale beobachtet, die nur einen Teil der Spannung am Plasmalemma rückgängig machten, und ein ähnliches Verhalten, auf das wir noch zurückkommen werden, fand er [29] bei *Nitella opaca*. OSTERHOUT dachte an einen Kaliumaustritt aus dem Zellsaft in die Umgebungsflüssigkeit und wollte den ersten Gipfel dem Kaliumdurchtritt durch den Tonoplasten,den zweiten dem durch das Plasmalemma zuordnen. Leider hat noch niemand Aktionspotentiale an einer Zelle von außen, aus dem Protoplasma und aus dem Zellsaft abgeleitet. Die von verschiedenen Characeen abgeleiteten zweigipfeligen Aktionspotentiale dürften aber unter einander vergleichbar sein, sie sehen einander jedenfalls sehr ähnlich. Bei Ableitung von außen durch OSTERHOUT und durch HILL und OSTERHOUT [1] sind beide Gipfel des Aktionspotentials negative Ausschläge, bei Ableitung aus dem Zellsaft durch ODA sind beide Gipfel positive Ausschläge und ebenso sind bei Ableitung aus dem Protoplasma durch UMRATH beide positiv; wäre der erste Gipfel des Aktionspotentials, wie OSTERHOUT annahm, am Tonoplasten zu lokalisieren, so müßte er bei Ableitung aus dem Protoplasma negativ sein. Danach ist bei Characeen das ganze Aktionspotential am Plasmalemma zu lokalisieren.

Bei der schon kurz erwähnten *Nitella opaca* fand UMRATH [29] an ausgewachsenen Internodialzellen Aktionspotentiale, die oft nur die Hälfte der Spannung am Plasmalemma vorübergehend rückgängig machten, und die aus einem rasch ablaufenden Spitzenteil und einem davon mehr oder weniger abgesetzten langdauernden zweiten Teil bestanden; Beispiele hierfür geben die Abb. 10a und d und 11a—c in Band II dieses Handbuches auf S. 769. Bei sehr jungen Internodialzellen, die mit 3 mm und etwas darüber gerade der Messung gut zugänglich waren, und mitunter noch bei den nächstälteren war das Ausmaß des Aktionspotentials stufenweise von der Reizstärke abhängig, wie Abb. 5 es zeigt. Meist

waren neben dem lokalen Potential 2—3 Größen des Aktionspotentials zu beobachten.

Von sonstigen Süßwasseralgen wurden von UMRATH [14] *Vaucheria* und *Spirogyra* untersucht. Bei *Vaucheria* haben die Aktionspotentiale $^1/_4$—$^5/_6$ der Spannung am Plasmalemma vorübergehend rückgängig gemacht. Die Anstiegszeit der Aktionspotentiale war nur 0,8 sec, ihre Gesamtdauer nach schwachen Reizen bei Fäden in gutem Zustand 2—10 sec. Die Form der Aktionspotentiale war dabei verschieden, dem Maximum konnte ein zunächst steiler und später immer flacherer Abfall folgen oder ein zunächst nur ganz allmählich abfallendes Plateau, das dann in einen steileren Abfall überging. Nach wiederholten oder nach stärkeren Reizen konnte das Aktionspotential 10mal so lange dauern. Bei *Spirogyra* hat das Aktionspotential $^1/_4$—$^2/_3$ der Spannung am Plasmalemma ausgemacht; sein Anstieg war steil, der Rückgang erfolgte nach schwachen Reizen in einem gleichmäßigen Abfall in etwa 7 sec, nach stärkeren oder wiederholten Reizen konnte seine Dauer mehrere Minuten betragen. Abb. 7 zeigt dieses Verhalten.

An der Meeresalge *Valonia macrophysa* fand UMRATH [22] die Spannung des Protoplasmas gegenüber dem umgebenden Seewasser maximal —50 mV, im Mittel —20 mV und die Aktionspotentiale machten 40—80% dieser Spannung rückgängig. Der Zellsaft ist gegenüber dem Protoplasma um etwa 8 mV stärker positiv als das Seewasser außerhalb, das Aktionspotential läuft auch am Tonoplasten ab und bringt die dortige Spannung nahezu zum Verschwinden. Die Messungen an *Valonia* sind besonders schwierig und die Ergebnisse sind daher weniger sicher als die oben von Süßwasseralgen besprochenen. Bei *Nitella* läuft nach gewissen Beobachtungen von UMRATH [11] am Tonoplasten kein Aktionspotential ab. Im übrigen sei bezüglich des elektrischen Potentials des Zellsaftes auf Band II dieses Handbuches, S. 758f. verwiesen.

Von Myxomyceten wurde *Physarum polycephalum* von DIANNELIDIS und UMRATH [2] am eingehendsten untersucht. Lokale Potentiale und Aktionspotentiale gingen kontinuierlich ineinander über, wobei von der Reizstärke abhängige Potentiale geringeren Ausmaßes und wahrscheinlich auch kürzerer Dauer als lokale betrachtet wurden. Die von der Reizstärke nahezu unabhängigen Aktionspotentiale betrugen im Mittel 21 mV und machten damit 50—70% der Spannung am Plasmalemma aus. Ihre Anstiegszeit war 0,6 sec, ihre im Vergleich dazu ungeheuer lange Gesamtdauer war im Mittel 36 sec. Die sonst an Myxomyceten beobachteten Spannungsänderungen, die vielleicht zum Teil als lokale Potentiale aufzufassen sind, sind in Band II dieses Handbuches, S. 763 besprochen.

Bei höheren Pflanzen wurden vielfach Aktionspotentiale registriert, aber nur in wenigen Fällen zugleich auch die Spannung am Plasmalemma. An Epidermiszellen von *Elodea densa* hat UMRATH [14] nach elektrischen Reizen nur geringe Rückgänge der Spannung am Plasmalemma beobachtet, die er zunächst nicht für Aktionspotentiale hielt; erst als er [29] bei *Nitella opaca* Aktionspotentiale sehr geringen Ausmaßes kennenlernte, hielt er auch die Spannungsrückgänge bei *Elodea* für Aktionspotentiale. Es scheinen also bei manchen Zellen höherer Pflanzen viel weniger gut ausgebildete Aktionspotentiale vorzukommen als bei *Nitella*-Zellen oder sonstigen Algenzellen und diese sind dann schwer als solche zu erkennen.

An den Blasen von *Utricularia vulgaris* haben DIANNELIDIS und UMRATH [1] an den Zellen der Außenwand mit eingestochenen Mikroelektroden Aktionspotentiale registriert, die im Mittel $^2/_3$ der Spannung am Plasmalemma rückgängig machten. Auch an ganzen Blasen haben sie nach elektrischen Reizen

Spannungsänderungen registriert, die sie als Aktionspotentiale der beiden Zellschichten deuten; nach ihren Befunden hat das Protoplasma der Zellen der Blasenaußenwand eine Spannung von etwa —58 mV gegenüber dem umgebenden Wasser, das der Zellen der Blaseninnenwand eine von etwa —164 mV gegenüber dem Wasser im Blaseninneren, welches gegenüber dem umgebenden Wasser + 106 mV hat, und die Aktionspotentiale machen sehr beträchtliche Teile der Spannungen am Plasmalemma der beiderlei Zellen rückgängig.

Bei Ableitung von außerhalb der erregbaren Zellen sind Aktionspotentiale geringen Ausmaßes schwer zu erfassen und erst recht schwer in ihrem zeitlichen Verlauf genauer festzulegen. In manchen Teilen höherer Pflanzen, besonders bei Sensitiven und Insektivoren, kommen Aktionspotentiale vor, die in ihrem Ausmaß denen, die wir von Characeen und anderen Süßwasseralgen kennen, gleichen oder nur sehr wenig nachstehen. Wenn auch in diesen Fällen sehr viele nebeneinanderliegende Zellen gleichzeitig erregt werden, so bildet doch die nicht erregte Hauptmenge des betreffenden Pflanzenteils einen Nebenschluß, der das meßbare Aktionspotential verkleinern muß. Allem Anschein nach ist dieser Einfluß der nicht erregten Zellen trotz ihrer großen Zahl doch nur relativ gering. Der Grund dafür wird im nächsten Abschnitt besprochen. Da nicht anzunehmen ist, daß die Spannung am Plasmalemma der höheren Landpflanzen wesentlich höher ist als die am Plasmalemma der Algen und der höheren Wasserpflanzen, so muß man annehmen, daß die großen Aktionspotentiale bei Sensitiven und Insektivoren nahezu die ganze Spannung am Plasmalemma der erregten Zellen vorübergehend zum Verschwinden bringen.

Abbildungen solcher Aktionspotentiale finden sich im Abschnitt 10 „Die Erregungsleitung." Der zeitliche Verlauf des Aktionspotentials kann bei höheren Pflanzen recht verschieden sein. In der Blattspindel von *Biophytum sensitivum* ist die Form des Aktionspotentials ungefähr dreieckig, der Anstieg ist steiler, der Abfall flacher. Bei *Drosera rotundifolia* haben die Aktionspotentiale in der Blattspreite und im Blattstiel ein ausgeprägtes, etwas abfallendes Plateau, bei *Drosera binata* haben sie einen gerundeten, breiten Gipfel mit im Verhältnis dazu steilem Anstieg und Abfall (UMRATH [6]). Bei den sensitiven Mimosaceen kommen sehr verschiedene Aktionspotentiale vor. Vielfach ist ein anscheinend in seiner Dauer mit der Reizstärke wechselndes, oft sehr langes Plateau vorhanden, das zunächst oft noch etwas ansteigt und dann langsam abfällt. Im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* kommen auch „normale", fast dreieckige Aktionspotentiale mit nur angedeutetem oder ohne Plateau vor. Die Aktionsspannung des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* hat meist ein Plateau oder eine zweite Erhebung.

3. Widerstands- bzw. Permeabilitätsänderungen.

Reversible Widerstandsabnahmen nach elektrischen und nach mechanischen Reizen haben schon 1923 EBBECKE und HECHT an einigen Blütenpflanzen beobachtet. Ihre Reize haben zum Teil zu erheblichen Turgorverlusten geführt und ich halte es zumindest für fraglich, ob diese Reize nur Erregungsvorgänge oder schon reversible Schädigungen bedingt haben. Eine mit der Aktionsspannung und damit mit dem Erregungsvorgang verbundene Widerstandsabnahme wurde 1934 von AMLONG und BÜNNING nach elektrischer Reizung an Wurzeln von *Helianthus annuus* nachgewiesen. Die Autoren haben 2 Komponenten für die Widerstandsabnahme angenommen, eine durch Widerstandsabnahme der Zellgrenzschichten bedingte, die zeitlich ungefähr mit einer geringen Turgorabnahme und mit der Aktionsspannung zusammenfällt, und eine länger dauernde, die sie einem Flüssigkeitsaustritt in die Intercellularen zuschreiben.

Die seitherigen Befunde über Widerstandsabnahmen während der Aktionsspannung an einzelnen Pflanzenzellen zusammengenommen mit denen an tierischen Nerven lassen es wohl als sicher erscheinen, daß die Widerstandsabnahme eine allgemein vorkommende Begleiterscheinung des Erregungsvorgangs ist. Die nach Reizen beobachteten Widerstandsabnahmen einzelner Pflanzenzellen sind schon in Band II dieses Handbuches, S. 763ff. besprochen. Sie beziehen sich auf den Myxomyceten *Physarum polycephalum*, bei dem TASAKI und KAMIYA eine Widerstandsabnahme bei lokalen Potentialen beobachteten, und auf Internodialzellen von *Nitella*. Diese wurden von COLE und CURTIS mit Wechselstrom verschiedener Frequenz und von UMRATH [25], [30] mit Gleichstromstößen wechselnder Richtung untersucht. Hier sei nur erwähnt, daß UMRATH [30] bei *Nitella mucronata* eine wesentlich stärkere Abnahme des Widerstandes oder, was dasselbe ist, der Polarisierbarkeit während der Erregung fand als bei *Nitella opaca*. Möglicherweise hängt dies damit zusammen, daß das Aktionspotential bei *Nitella opaca* einen geringeren Teil der Spannung am Plasmalemma betrifft als bei *Nitella mucronata*. Abbildungen, aus denen die Veränderung der Polarisierbarkeit während der Aktionsspannung ersichtlich ist, finden sich in Band II dieses Handbuches für *Nitella mucronata* S. 767, Abb. 8, für *Nitella opaca* S. 769, Abb. 10 und 11.

Es wurde schon im vorigen Abschnitt erwähnt, daß bei Pflanzen mit guter Erregungsleitung, vor allem bei manchen Sensitiven und Insektivoren, die von außerhalb der Zellen ableitbaren Aktionsspannungen so groß sind, daß sie durch Nebenschluß nur wenig reduziert sein können. Wir wissen andererseits, daß in allen Teilen dieser Pflanzen nur ein kleiner Teil der Zellen erregungsleitend ist und dieser ist natürlich allein an der Produktion des Aktionspotentials beteiligt. Dabei kann der Nebenschluß, der das ableitbare Aktionspotential verringert, nur dann gering sein, wenn der Widerstand zwischen der ableitenden Elektrode und dem Zellinnern der erregten Zellen wesentlich geringer ist, als der zwischen ihr und dem Zellinneren der nicht erregten Zellen desselben Querschnitts. Das heißt also, die von einem Pflanzenteil mit nur wenigen erregungsleitenden Zellen ableitbaren großen Aktionspotentiale beweisen eine große Widerstandsabnahme am Plasmalemma während der Erregung.

Eine Widerstandsabnahme des Plasmalemmas bedeutet eine Permeabilitätszunahme für Ionen. Wir wissen jetzt, vor allem durch Versuche mit durch Radioaktivität markierten Ionen, daß das Plasmalemma immer eine gewisse Permeabilität für Ionen hat, ohne daß der Ionengehalt der Zelle deswegen abnimmt. Eine Permeabilitätszunahme für Ionen braucht deshalb nicht mit einem Ionenverlust der Zelle verbunden zu sein, sie kann es aber sein, wenn sie entweder so groß ist, daß die an energieliefernde Prozesse gebundene Ionenaufnahme den Ionenaustritt nicht mehr kompensieren kann, oder wenn gleichzeitig die an energieliefernde Vorgänge gebundene Ionenaufnahme vermindert wird.

Tatsächlich wurde verschiedentlich ein gewisser Ionenverlust, vor allem ein Kaliumverlust der Zellen während der Erregung gefunden. An Pflanzen sind mir folgende Beobachtungen bekannt: SEN hat an *Nitella*-Zellen, die von einer dünnen Wasserschicht umgeben waren, gefunden, daß ein Induktionsstrom, wenn er einen am Stillstand der Protoplasmaströmung kenntlichen Erregungsvorgang auslöste, auch eine Widerstandsabnahme in der Wasserschicht bedingte. Allerdings nahm der Effekt mit der Reizstärke etwas zu, er wurde aber erst bei tödlichen Reizen mehr als verdoppelt und war dann bei weiterer Reizung kaum mehr vorhanden. Man darf aus diesen Versuchen von SEN wohl schließen, daß mit dem Erregungsvorgang ein gewisser Ionenverlust der Zelle verbunden ist, der bei stärkeren, schädigenden Reizen etwas zunimmt, bis er bei letalen sehr groß

wird. BLACKMAN und PAINE haben an präparierten und in Wasser versenkten Hauptgelenken von *Mimosa pudica* während der Reizbewegungen einen erhöhten Elektrolytaustritt durch Leitfähigkeitsmessungen festgestellt und histochemische Untersuchungen von TORYAMA ergeben einen Kaliumaustritt aus den bewegungsfähigen Zellen bei der Gelenksbewegung.

Hingegen scheint eine mitunter beschriebene Farbstoffaufnahme infolge von Reizung erst nach schädigenden Reizen zu erfolgen. UMRATH [14] hat an *Spirogyra* durch elektrische Reize Aktionspotentiale ausgelöst und dabei keine sichtbaren Veränderungen und auch keine Cyanolaufnahme beobachtet. Bei stärkeren Reizen traten Chloroplastenkontraktionen, auch noch ohne Farbstoffaufnahme, auf und erst die stärksten Reize führten zu einer Anfärbung mit Cyanol, doch war dann die Plasmolysierbarkeit zurückgegangen oder geschwunden.

4. Stillstände der Protoplasmaströmung und andere sichtbare Veränderungen.

Der Strömungsstillstand der Characeen zeigt, daß der Erregungsvorgang nicht auf das Plasmalemma beschränkt ist, sondern auch ins Binnenplasma reicht. Dies rechtfertigt eine ausführlichere Besprechung.

Daß die Protoplasmaströmung der Characeen durch verschiedene Reize systiert wird, ist lange bekannt und schon 1921 hat LAUTERBACH gefunden, daß der typische Strömungsstillstand von der Reizstärke weitgehend unabhängig ist. In letzter Zeit haben SIBAOKA und ODA durch sehr genaue Untersuchung der Strömungsstillstände und der Strömungsgeschwindigkeiten während des Wiederingangkommens der Strömung bei *Chara braunii* bestätigt, daß die Reizstärke über einem gewissen Schwellenwert, der zur Auslösung des Strömungsstillstandes notwendig ist, keinen Einfluß auf Art und Dauer der Strömungsreaktion hat, daß also auch für diese das Alles- oder Nichts-Gesetz gilt. Abb. 6 gibt einen solchen

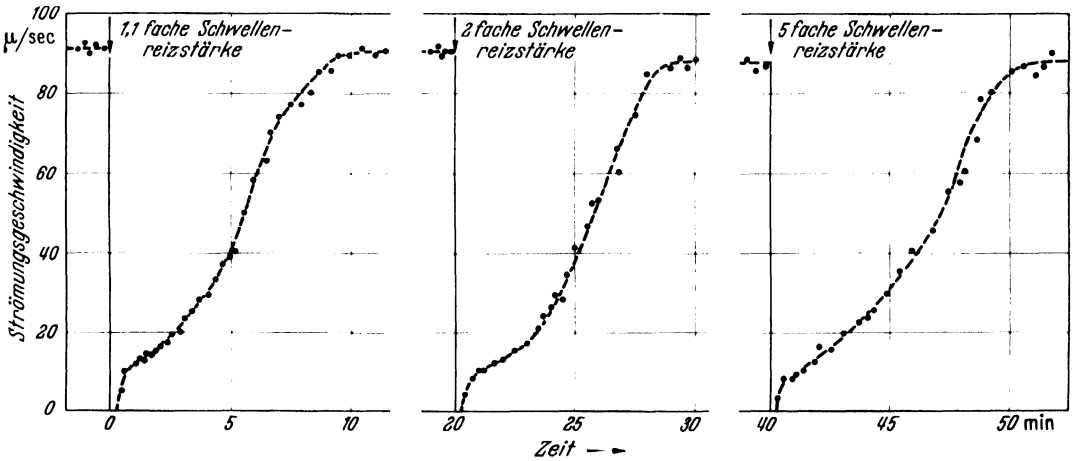


Abb. 6. Reaktion der Protoplasmaströmung einer Zelle von *Chara braunii* auf Öffnungsinduktionsströme von 1,1-, 2- und 5facher Schwellenstromstärke. 25° C. Man erkennt, daß der Verlauf der Strömungsreaktion von der Reizstärke unabhängig ist. (Aus SIBAOKA und ODA.)

Versuch wieder. Im Herbst fanden SIBAOKA und ODA häufig, daß statt der Strömungsstillstände nur plötzlich eintretende Strömungsverlangsamungen jede Aktionsspannung begleiteten. Die Strömungsverlangsamungen waren in Ausmaß und Dauer von der Reizstärke unabhängig; nach etwa 3 min bestand wieder die ursprüngliche Strömungsgeschwindigkeit. Da selbst die Strömungsverlangsamung während der Aktionsspannung bei manchen Zellen so gering war, daß sie leicht

übersehen werden konnte, ist es begreiflich, daß SIBAOKA und ODA bei *Chara braunii* während des lokalen Potentials keine Strömungsreaktion beobachteten.

Bei *Nitella mucronata* dauern die Strömungsstillstände viel länger und UMRATH [12] gibt folgende Beschreibung vom Zusammenhang der elektrischen und der Strömungsveränderungen: Reize, die etwas zu schwach sind um ein Aktionspotential auszulösen, bedingen oft eine merkliche Strömungsverlangsamung, vielleicht mitunter einen kurzdauernden, eben wahrnehmbaren Stillstand. Diese geringfügige Veränderung in der Strömung entspricht dem lokalen Potential. Das Bild ändert sich vollkommen, wenn die Reizstärke den Schwellenwert überschreitet und ein Aktionspotential ausgelöst wird; dann tritt ein langer Strömungsstillstand ein, der je nach dem Zustand der Zelle 1—5, meist 1,5—3 min dauert und dem eine Zeit langsam zunehmender Strömungsgeschwindigkeit folgt, so daß erst nach etwa 15 min die ursprünglichen Verhältnisse wiederhergestellt sind.

Bei *Nitella opaca* zeigen ältere Internodialzellen ähnliche Strömungsstillstände wie die von *Nitella mucronata*. Bei sehr jungen, 4—9 mm langen Internodialzellen von *Nitella opaca* fand UMRATH [29], wie schon im vorigen Abschnitt erwähnt, eine stufenweise Zunahme der Aktionsspannung mit der Reizstärke und dieselben Stufen zeigten auch die Strömungsstillstände. Die kleinsten Aktionspotentiale waren mitunter nur von Strömungsverlangsamungen begleitet, meistens allerdings von Strömungsstillständen von einigen Sekunden Dauer. Ein Versuch ist in Abb. 5 wiedergegeben, unter den Aktionspotentialen sind in Zahlen die Reizstärke und die Dauer des Strömungsstillstandes angegeben. In einem anderen Versuch dauerten die dreierlei Strömungsstillstände wenige Sekunden, etwa 15 sec und etwa 85 sec, die mittleren Ausmaße der dreierlei Aktionspotentiale waren 32, 58 und 86 mV, bei einer Spannung am Plasmalemma von —125 mV. Auch noch in den nächstälteren Internodialzellen waren manchmal 2 Stufen von Aktionspotentialen zu beobachten, entweder entsprachen ihnen auch 2 Strömungsstillstände verschiedener Dauer oder die Strömungsstillstände waren alle gleich.

Ich gehe nun auf die zeitliche Aufeinanderfolge von Aktionspotential und Strömungsstillstand ein. Wir wissen, daß sich das Aktionspotential über eine Characeen-Internodialzelle in feuchter Luft mit einer geringen Geschwindigkeit ausbreitet, bei *Nitella mucronata* nach UMRATH [12] mit 0,3—2,3 cm sec^{-1}. SHIBAOKA und ODA haben an Internodialzellen von *Chara braunii* in feuchter Luft an zwei 3 cm voneinander entfernten Stellen die Aktionsspannung abgeleitet und die Strömung beobachtet. Sie fanden bei einer Leitungsgeschwindigkeit von ungefähr 0,6 cm sec^{-1}, daß der Beginn des Strömungsstillstandes an beiden Stellen mit dem Gipfel des Aktionspotentials zusammenfiel, daß sich also Aktionspotential und Strömungsstillstand mit gleicher Geschwindigkeit über die Zelle ausbreiten. Auch die Dauer des Strömungsstillstandes war mit 21 und 22 sec an den beiden Beobachtungsstellen nahezu gleich. Keine der beiden Beobachtungsstellen war vom Reiz direkt betroffen.

Wie schon im 2. Abschnitt ausgeführt, tritt an einer in Wasser liegenden *Nitella*-Zelle sowohl das Aktionspotential als auch das lokale Potential an allen Stellen der Zelle praktisch gleichzeitig auf. UMRATH [12] hat in einer Reihe von Versuchen die Aktionspotentiale durch eine 1—2 cm von der Reizstelle entfernt in die Internodialzelle eingestochene Elektrode abgeleitet und hat die Strömungsstillstände entweder nahe bei dieser Elektrode oder nahe der Reizelektrode beobachtet und auf dem photographischen Aktionspotentialbild markiert, wie das an den Abb. 2—4 zu sehen ist. Im Mittel erfolgte der Stillstand an der Reizstelle um 0,2 sec früher als an der Ableitungsstelle des Aktionspotentials. Es ist unwahr-

scheinlich, daß auch das Aktionspotential an der Reizstelle um soviel früher auftrat. Ich habe jetzt nochmals die Strömungsreaktion von in Wasser liegenden Internodialzellen von *Nitella mucronata* in unmittelbarer Nähe der Reizelektroden und in etwa 2 cm Entfernung von ihnen genau mikroskopisch beobachtet. Ich habe den Eindruck, daß die Strömungsverlangsamung überall im Reizmoment beginnt, daß sie aber nahe bei den Reizelektroden früher zum Stillstand führt, als in größerer Entfernung. Man kann deutlich sehen, daß die Weglänge, welche mitgeführte Teilchen nach dem Reiz noch zurücklegen, in der Nähe der Reizelektroden kürzer ist als in größerer Entfernung und obzwar der Beginn der Strömungsverlangsamung schwer sicher zu erkennen ist, habe ich doch den Eindruck, daß die Geschwindigkeit der mit dem strömenden Protoplasma mitgeführten Teilchen sich vom Reizmoment bis zum völligen Stillstand kontinuierlich verlangsamt.

Ich bespreche nun an Hand der Abb. 2—4 die zeitlichen Verhältnisse zwischen den elektrischen Veränderungen und dem an der Ableitungsstelle beobachteten Strömungsstillstand. Mit einem lokalen Potential ist meist nur eine kurze Strömungsverlangsamung verbunden, selten ein sehr kurzer Strömungsstillstand. In dem in Abb. 4 wiedergegebenen Versuch war letzteres zweimal der Fall. Die Zeit zwischen dem Beginn des lokalen Potentials und dem Strömungsstillstand ist in Abb. 4f 3,2 sec, in dem anderen, nicht reproduzierten Fall eines etwas kleineren lokalen Potentials 3,35 sec. Bei einer geringen Erhöhung der Reizstärke setzt sich auf das lokale Potential ein Aktionspotential auf. Der Strömungsstillstand beginnt jetzt zwar während des Aktionspotentials, aber er wird schon während des lokalen Potentials vorbereitet, wie aus folgendem hervorgeht. In Abb. 4 sind in der Reihenfolge e, d, c, b, a, g die Reizstärken 1,0, 1,1, 1,3, 1,7, 2 und 3, die Zeiten zwischen dem Beginn der elektrischen Veränderung (dem Beginn des lokalen Potentials, auf das sich das Aktionspotential aufsetzt, oder des vom lokalen Potential nicht mehr zu trennenden Aktionspotentials) und zwischen dem Strömungsstillstand 2,0, 1,6, 1,5, 1,7, 1,6 und 1,4 sec und die Zeiten zwischen dem Beginn des Aktionspotentials und dem Strömungsstillstand 1,4, 1,2, 1,4, 1,7, 1,6 und 1,4 sec. Die ersten 3 Zeiten zwischen dem Beginn des Aktionspotentials und dem Strömungsstillstand sind deswegen kürzer als die zwei folgenden, weil der Strömungsstillstand schon während des lokalen Potentials, das in Abb. 4e, d und c vor dem Aktionspotential erkennbar ist, vorbereitet wird. Entsprechendes zeigt Abb. 2. In der Reihenfolge f, d, c, b, a sind die Reizstärken 1,0, 1,1, 1,7, 2 und 3, die Zeiten zwischen dem Beginn der elektrischen Veränderung und dem Strömungsstillstand 2,3, 2,1, 2,1, 2,2 und 1,4 sec, die zwischen dem Beginn des Aktionspotentials und dem Strömungsstillstand 1,8, 1,7, 2,1, 2,2 und 1,4 sec. In Abb. 3 ist in der Reihenfolge a, b, c die Reizstärke 1, 2, 5, die Zeit vom Beginn der elektrischen Veränderung bis zum Strömungsstillstand 3,0, 2,0 und 1,0 sec, die vom Beginn des Aktionspotentials bis zum Beginn des Strömungsstillstandes 1,6, 2,0 und 1,0 sec. Immer ist bei dem stärksten Reiz die Zeit zwischen dem Beginn des Aktionspotentials und dem Strömungsstillstand gegenüber dem nächst schwächeren Reiz verkürzt. Diese Verkürzung ist in Abb. 3c wegen der hohen Reizstärke besonders stark und auch das Aktionspotential steigt in Abb. 3c steiler an und fällt langsamer ab als in a und b.

Alle diese Befunde zeigen, daß der Strömungsstillstand um so früher nach dem Beginn der elektrischen Veränderungen eintritt, je stärker der Reiz an der betreffenden Stelle ist. Dieser Effekt der Reizstärke ist in der Nähe der Reizschwelle, bei der sich eben ein Aktionspotential auf das lokale Potential aufsetzt, besonders stark, aber doch nicht sehr viel größer als bei überschwelligen Reizen, bei denen er bei der 3—5fachen Schwellenreizstärke wieder recht deutlich ist. Der Beginn

der Strömungsverlangsamung fällt wahrscheinlich mit dem Beginn der elektrischen Veränderungen zusammen. Demgegenüber variiert die Dauer des Strömungsstillstandes sprunghaft und stark mit dem Ausmaß der elektrischen Veränderung, also bei Erreichung der Reizschwelle für das Aktionspotential und bei jungen Internodialzellen von *Nitella opaca* bei den verschiedenen Stufen des Aktionspotentials, sonst aber nicht mit der Reizstärke. Daher gilt das Alles- oder Nichts-Gesetz in ähnlicher Weise wie für das Aktionspotential auch für den Strömungsstillstand.

An dem Myxomyceten *Physarum polycephalum* haben DIANNELIDIS und UMRATH [2] bei elektrischen Reizen von ähnlicher Stärke, wie sie zur Auslösung von Aktionspotentialen ausreichten, entweder einen Wechsel der Strömungsrichtung oder einen Stillstand, dem eine Strömung in der Gegenrichtung oder in der alten Richtung folgte, beobachtet. Es scheint demnach bei Myxomyceten mit dem Erregungsvorgang eine prinzipiell ähnliche Strömungsreaktion verbunden zu sein, wie bei Characeen; allerdings ist die Strömungsrichtung bei den Myxomyceten variabel, bei den Characeen festgelegt.

An höheren Pflanzen sind in den Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* durch UMRATH [12] nach Reizen vorübergehende Strömungsstillstände beobachtet worden, die er Erregungsvorgängen zuschrieb. Aktionspotentiale wurden an diesen Zellen nicht untersucht.

Bei einer Reihe von höheren Pflanzen mit relativ langsamer Protoplasmaströmung führen Reize zur Auslösung der Strömung. Nach KRETSCHMAR breitet sich bei *Vallisneria*, *Elodea* und *Hydrocharis* die durch Wundreize ausgelöste Protoplasmaströmung in den Gefäßbündeln mit Geschwindigkeiten von 0,003 bis 0,05 cm sec^{-1} über weite Strecken aus und pflanzt sich von da in das Parenchym fort. Möglicherweise ist ein bei verschiedenen Pflanzen verschiedener Zusammenhang der Protoplasmaströmung mit Erregungsvorgängen weit verbreitet.

Anschließend bespreche ich noch Veränderungen an Zellen, zu deren Auslösung stärkere Reize als die Schwellenreize für das Aktionspotential notwendig sind. Als man noch annahm, daß der Erregungsvorgang und das Aktionspotential streng dem Alles- oder Nichts-Gesetz unerliegen, mußte man alle derartigen Erscheinungen als reizbedingte Veränderungen auffassen, die nicht mehr zum Erregungsvorgang gehören. Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß bei *Nitella opaca* Aktionspotential und Strömungsstillstand und damit der Erregungsvorgang in Ausmaß und Dauer stufenweise von der Reizstärke abhängig sein können, wie es Abb. 5 zeigt, daß das Aktionspotential bei *Nitella mucronata* unter Umständen ein Plateau haben kann, wie es in Abb. 4 vorkommt, das ihm aber meistens fehlt, wie in Abb. 1,2 und 3, daß an Eierstockeiern vom Frosch die Aktionspotentiale nur in Ca-reicher Außenlösung in ihrer Form von der Reizstärke unabhängig sind, während sie in Na-reicher und Ca-armer Lösung nur bei schwachen Reizen denselben Verlauf haben, bei starken Reizen aber viel länger dauern, oft mit sehr deutlichem Plateau (UMRATH [31]) und daß an Plasmodien von *Physarum* Aktionspotentiale von sehr verschiedener Dauer zwischen 5 und 66 sec vorkommen (DIANNELIDIS und UMRATH [2]). Man wird sich daher jetzt die Frage vorlegen müssen, ob Veränderungen an Zellen, die zu ihrer Auslösung stärkere Reize brauchen als diejenigen, welche schon ein deutliches Aktionspotential bedingen, als Zeichen einer zweiten Stufe des Erregungsvorgangs anzusehen sind oder als Zeichen einer eventuell noch reversiblen Schädigung. Für erstere Auffassung würde es sprechen, wenn mit der sichtbaren Veränderung eine veränderte Form des Aktionsstroms verbunden wäre, für letztere, wenn mit zunehmender Reizstärke die beobachtete Veränderung in eine irreversible Schädigung überginge.

An *Spirogyra* hat UMRATH [14] bei wenig überschwelligen Reizen, bei denen das Aktionspotential steil anstieg und eine Gesamtdauer von etwa 7 sec hatte, wie das Abb. 7a zeigt, keine sichtbaren Veränderungen an den Zellen beobachtet, insbesondere keine Chloroplastenverlagerungen, auf die besonders geachtet wurde. Stärkere Reize bewirkten Chloroplastenkontraktionen, bei denen in 2 Fällen die elektrischen Spannungsänderungen registriert wurden. In dem in Abb. 7b wiedergegebenen Versuch war die Reizstärke gegenüber 7a verdoppelt worden. Im 2. Fall (UMRATH [14], Fig. 3) war der wenig überschwellige Reiz nach 2, $1^1/_4$ und $^3/_4$ min wiederholt worden; er hatte zunächst drei normale Aktionspotentiale ohne Chloroplastenkontraktion ausgelöst und dann mit der Chloroplastenkontraktion eine Potentialänderung ähnlich wie in Abb. 7b, die erst nach einigen Minuten deutlich zurückging und erst nach 10 min größtenteils beendet war. Wenn man diese wenigen Beobachtungen, mit deren Vermehrung

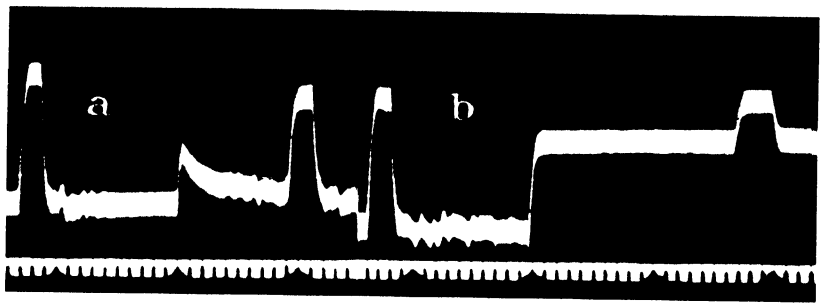


Abb. 7a u. b. *Spirogyra*-Zelle, 17,5° C, elektrische Registrierung mit einer in das Protoplasma eingestochenen Elektrode. In a und b zunächst Eichung 0,1 V, dann Aktionspotential, in a durch einen wenig überschwelligen Öffnungsinduktionsschlag ausgelöst, in b durch einen doppelt so starken, dann, für kurze Zeit, Nullstellung des Elektrometers. Unten Zeitmarken in Sekunden, 10 sec stärker markiert. Der Reiz in a hatte keine Veränderung an den Chloroplasten zur Folge, der in b bewirkte Chloroplastenkontraktion in der Zelle von der das Aktionspotential abgeleitet wurde, und in sehr vielen Nachbarzellen des Fadens. (Aus UMRATH [14].)

wegen der Schwierigkeit der Messungen nicht bald zu rechnen ist, verallgemeinern will, so kann man die Chloroplastenkontraktion als mit einem sehr langen Plateau des Aktionspotentials zusammenfallend ansehen. Das könnte für eine 2. Stufe des Erregungsvorgangs sprechen. Andererseits nimmt mit zunehmender Reizstärke das Ausmaß der Chloroplastenkontraktion zu und die Plasmolysierbarkeit der Zellen nimmt dabei ab und ist schließlich geschwunden. Ich neige daher noch jetzt mehr zu der Auffassung, die Chloroplastenkontraktion sei das Zeichen einer Schädigung, als sie sei das Zeichen einer 2. Stufe des Erregungsvorgangs. Eine endgültige Klärung der Frage werden aber erst weitere Versuche bringen können.

An Zellen der Oberepidermis von *Allium cepa*, deren Vacuolen mit Neutralrot gefärbt waren, hat DRAWERT als Wirkung elektrischer Reize eine auf Ansäuerung hindeutende Anfärbung der Membranen und eine Veränderung im Plasmolyseverhalten beschrieben. UMRATH [21] hat an diesem Objekt Aktionspotentiale von außen abgeleitet und hat diese in Form einer vorübergehenden elektrischen Negativierung schon bei Reizstärken festgestellt, die noch keine sonstigen Veränderungen bedingten. Stärkere Reize, die zu einer Membranfärbung führten, haben anschließend an das Aktionspotential, zum Teil dieses überdeckend, zu einer elektrischen Positivierung geführt. Die veränderte Plasmolyseform hielt UMRATH nicht für eine Begleiterscheinung des Erregungsvorgangs, sondern für eine direkte Wirkung des Reizstromes. DRAWERT dachte an eine Viscositätszunahme des Protoplasmas als Grund für die veränderte Plasmolyseform, UMRATH an ein erhöhtes Haftvermögen an der Membran.

Es ist auffällig, daß bei *Spirogyra* und bei *Allium*-Zellen ungefähr bei denselben Reizstärken, bei denen die sichtbaren Veränderungen, Chloroplastenkontraktion, Membranfärbung, auftreten, auch die Aktionspotentiale verändert werden. Die

Beurteilung der Sachlage ist bei *Allium* allerdings schwieriger, da die Aktionspotentiale nur von außen abgeleitet wurden. Die bisherigen Untersuchungen haben ausgereicht um zu zeigen, daß die bei schwachen Reizen zuerst auftretende Aktionsspannung bei *Spirogyra* und bei *Allium* nicht mit sichtbaren Veränderungen an den Zellen verbunden ist, sie müßten aber erweitert werden, wenn sie die Frage entscheiden sollten, ob etwa höhere Stufen des Erregungsvorgangs mit diesen sichtbaren Veränderungen verbunden sind.

5. Veränderungen der Molekularbewegung von Teilchen.

Verschiedentlich ist an Viscositätsänderungen während der Erregung gedacht worden, besonders an Viscositätszunahmen während der Stillstände der Protoplasmaströmung. Wollte man allerdings die Stillstandsreaktion nur durch eine Viscositätszunahme erklären, so müßte man für die auf etwa $^1/_{20}$ verlangsamte Strömung bei ihrem Wiedereinsetzen nach dem Stillstand eine Viscositätszunahme auf das 20fache annehmen und für den Stillstand selbst eine noch wesentlich größere.

UMRATH [12] hat im Indifferenzstreifen von Zellen von *Nitella mucronata* die Viscosität gemessen, indem er Teilchen in Brownscher Molekularbewegung alle 30 sec zeichnete und nach einer von PERRIN angegebenen Methode die Viscosität aus dem mittleren Verschiebungsquadrat und dem Teilchendurchmesser berechnete. Um eventuelle Veränderungen der Viscosität während des Strömungsstillstandes nach einem Reiz zu erfassen, wurden die Verschiebungsquadrate in den ersten 6 halben Minuten nach einem elektrischen Reiz mit den vorher und nachher gemessenen verglichen. Bei Verwendung der stärker beweglichen Teilchen, die in Internodialzellen beobachtet wurden, ergab sich eine Viscosität von $0{,}084 \pm 0{,}010$, das ist etwa die 8fache Viscosität des Wassers, wie sie auch sonst im inneren Protoplasma vorkommt. Während des Strömungsstillstandes scheint nach Messungen an diesen Teilchen die Viscosität unverändert zu bleiben. Teilchen mit geringerer Brownscher Molekularbewegung kommen auch in Internodialzellen vor, ihre Bewegungen wurden aber in Blattzellen gemessen, weil sie in diesen leichter zu beobachten waren. Es ergab sich eine Viscosität von $1{,}68 \pm 0{,}29$, die Teilchen müssen sich also entweder in einem sehr viscösen Ectoplasma befunden haben oder sie müssen an festem Ectoplasma oder an Chlorophyllkörnern adheriert haben, wobei sie nur um Mittellagen gependelt oder gerollt wären. Die Mittelwerte der relativen Verschiebungsquadrate, also Zahlen, die der Viscosität umgekehrt proportional sind, waren in den ersten 6 halben Minuten nach einem zum Strömungsstillstand führenden elektrischen Reiz: $0{,}91 \pm 0{,}19$, $0{,}76 \pm 0{,}20$, $0{,}87 \pm 0{,}14$, $1{,}85 \pm 0{,}46$, $1{,}44 \pm 0{,}26$, $2{,}42 \pm 0{,}78$. Handelte es sich um die Viscosität des Ectoplasmas, so hätte man in den ersten 3 halben Minuten eine statistisch nicht gesicherte Viscositätszunahme von 9—22%, die viel zu gering wäre, um als Ursache für den Strömungsstillstand gelten zu können. In den nächsten 3 halben Minuten hätte man eine statistisch besser, aber auch nicht gut gesicherte Viscositätsabnahme auf etwa die Hälfte.

Viel plausibler scheint mir die Annahme, daß diese wenig beweglichen Teilchen an einem Ectoplasma-Gel adherieren. Nach der Vorstellung von JAROSCH, die sich auf seine Beobachtungen im Ultramikroskop und auf ältere Literatur stützt, besteht die periphere, festliegende Plasmaschicht aus Fibrillen, die einen Impuls unbekannter physikalischer Art auf das innere, strömende Plasma ausüben. Der Strömungsstillstand käme durch ein Aussetzen dieses Impulses zustande. Wenn die wenig beweglichen Teilchen im Indifferenzstreifen an diesen Fibrillen der äußeren Plasmaschicht haften, so ist es plausibel, daß ein Erregungsvorgang,

der beiderseits des Indifferenzstreifens die Impulsübertragung von den festliegenden Fibrillen auf das innere Plasma systiert, im Indifferenzstreifen das Haften der Teilchen an den Fibrillen etwas verstärkt. In der 4.—6. halben Minute nach einem Reiz setzen in den Blattzellen von *Nitella mucronata* beiderseits des Indifferenzstreifens zunächst die Glitschbewegungen und dann die Strömung wieder ein. Es könnte sein, daß zur Zeit der Glitschbewegungen, bei noch weniger regelmäßiger Impulsübertragung von den festliegenden Fibrillen auf das innere Plasma als während der Strömung, auch die Fibrillen im Indifferenzstreifen sehr geringe und unregelmäßige Impulse auf adherierende Teilchen übertragen und so deren größere mittlere Verschiebungsquadrate zu dieser Zeit bedingen.

In Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* hat UMRATH [12] bei Reizen Strömungsstillstände beobachtet, während denen die Brownsche Molekularbewegung nicht merklich verändert war.

Bei dem Myxomyceten *Physarum polycephalum* haben DIANNELIDIS und UMRATH [2] bei denselben Reizen, die Aktionspotentiale auslösten, Strömungsreaktionen beobachtet, von denen sie annahmen, daß sie nicht durch Viscositätszunahmen bedingt sind. Sie nahmen das schon deshalb an, weil es sich mitunter um einen Wechsel der Strömungsrichtung ohne einen Stillstand von merklicher Dauer handelte. Sie haben bei Reizung durch Gleichstrom, insbesondere bei wiederholter und längerdauernder Stromwirkung, auch Schädigungen beobachtet, deren erste Anzeichen sehr lange Stillstände waren, nach denen die Strömung erst nach auffallend langer Zeit oder überhaupt nicht mehr in der alten Art in Gang kam. Sie nehmen an, daß die von SEIFRITZ beobachteten Viscositätszunahmen diese Zustände betreffen.

Durch elektrische Ströme an Pflanzenteilen bewirkte Viscositätserhöhungen sind in Band II dieses Handbuches, S. 775f. besprochen. Es scheint sich dabei um Stromwirkungen zu handeln, die mit der Auslösung von Erregungssvorgängen nichts zu tun haben.

6. Reduktions-Oxydationspotential und Wasserstoffionenkonzentration.

An Internodialzellen von *Nitella mucronata* hat UMRATH [12] eine Platinelektrode in das Protoplasma eingestochen, an der sich das Reduktions-Oxydationspotential des Protoplasmas einstellen sollte, und eine 0,1 n KCl-Elektrode. Gemessen wurde die Spannung dieser beiden Elektroden gegeneinander und die der eingestochenen KCl-Elektrode gegen eine KCl-Elektrode im Außenmedium. Wenn bei elektrischen Reizen von beiden KCl-Elektroden das normale Aktionspotential ableitbar war, veränderte sich die Spannung zwischen der eingestochenen KCl- und der eingestochenen Pt-Elektrode nicht.

Nach diesen Versuchen ist anzunehmen, daß sich das Reduktions-Oxydationspotential, rH, des Protoplasmas während der Erregung nicht ändert.

Entsprechende Versuche mit einer als Wasserstoffelektrode wirksamen Antimonelektrode haben KAO und GRUNDFEST an Nervenfasern von Tintenfischen ausgeführt, mit dem Ergebnis, daß eine p_H-Änderung während der Erregung nicht anzunehmen ist.

Das schließt nicht aus, daß Restitutionsvorgänge während der Erholung, besonders nach längerer Reizung zu p_H- und rH-Änderungen führen und daß in bewegungsfähigen Zellen mit dem Erregungsvorgang noch chemische Vorgänge gekoppelt sind, die zu p_H- und rH-Änderungen führen können. Es sei deshalb auf den Abschnitt von BÜNNING, „Die seismonastischen Reaktionen", verwiesen.

7. Wärmebildung und Sauerstoffverbrauch.

Die Wärmebildung während des Erregungsvorgangs ist immer nur gering und ihr Nachweis ist bei Pflanzen besonders schwierig. BÜNNING [7], [9] hat Temperaturerhöhungen bei elektrischer und mechanischer Reizung des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* und bei elektrischer Reizung von Zwiebelschuppen

und von Blütenblättern von *Sparmannia* und von *Crocus* gemessen. Am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* erreichte die Temperaturerhöhung ihr Maximum von 0,02° C in 1—2 min. DRAWERT hat an Internodien von *Impatiens parviflora*, an Epikotylen und Keimwurzeln von *Vicia faba* und an Zwiebelschuppen von *Allium cepa* bei elektrischen Reizen Temperaturzunahmen gemessen, die bei Zwiebelschuppen ihr Maximum von 0,004° C in $2^1/_2$—3 min erreichten. Er beobachtete schon vor der Temperaturerhöhung eine sehr kurzdauernde und geringe Temperatursenkung und nachher eine langdauernde bis zu 0,06°, die er beide der Verdunstungskälte infolge der Permeabilitätserhöhung durch den Reiz zuschrieb.

BÜNNING [9] hat für die reizbaren Staubgefäße von *Berberis*, *Sparmannia* und *Helianthemum* gezeigt, daß zur Aufrechterhaltung ihrer Reizbarkeit und in höherem Maße zur Rückkrümmung nach einem Reiz, also zur Restitution, Sauerstoff notwendig ist. Bei Aufenthalt unter Wasser genügt eine geringere Sauerstoffkonzentration, offenbar weil ein Teil der schädlichen Stoffwechselprodukte weggelöst wird, so daß nur die restlichen oxydiert werden müssen. DRAWERT hat gefunden, daß die an Internodien von *Impatiens parviflora* in Luft bei elektrischer Reizung auftretende Aktionsspannung bei Sauerstoffentzug nur mehr stark abgeschwächt oder gar nicht mehr auslösbar ist.

Es wäre wünschenswert zu wissen, ob die Wärmebildung bei denselben Reizstärken einsetzt, bei denen Aktionsspannungen auftreten, was zu erwarten ist, wenn beide Begleiterscheinungen des Erregungsvorgangs sind. Schon jetzt erscheint es aber sehr wahrscheinlich, daß Wärmebildung und Sauerstoffverbrauch mit den Erregungsvorgängen bei Pflanzen in ähnlicher Weise verbunden sind wie mit denen bei Tieren, wo diese Verhältnisse eingehender untersucht sind.

8. Das Refraktärstadium.

Das Refraktärstadium ist die Zeit nach der Auslösung eines Erregungsvorganges, in der ein zweiter nicht oder nicht in derselben Art auslösbar ist. Man bezeichnet als absolutes Refraktärstadium die Zeit nach Auslösung eines Erregungsvorganges in der ein zweiter überhaupt nicht auslösbar ist, als relatives Refraktärstadium die folgende Zeit, in der zur Auslösung einer zweiten Erregung stärkere Reize notwendig sind oder in der Aktionspotential oder Bewegungsreaktion verändert sind, etwa indem ihr Ausmaß verringert oder ihr zeitlicher Ablauf verlangsamt ist. Für die Erfassung des absoluten Refraktärstadiums ist es also wichtig festzustellen, daß eine Verstärkung des Reizes das Refraktärstadium nicht mehr verkürzt, was schwierig sein kann, wenn man zu starke, schädigende Reize vermeiden will. Der Verlauf des relativen Refraktärstadiums kann etwas verschieden erscheinen, je nachdem, wonach man es beurteilt, nach veränderter Erregbarkeit, nach in irgendwelcher Art verändertem Aktionspotential oder veränderter Bewegungsreaktion oder nach einer veränderten Dauer des der zweiten Erregung folgenden Refraktärstadiums.

Es ist naheliegend, daß absolute Refraktärstadium als diejenige Zeit aufzufassen, in der die für den Erregungsvorgang notwendigen Energievorräte und Stoffe verbraucht und noch nicht in hinreichender Menge nachgebildet sind. Es wäre dann zu erwarten, daß das absolute Refraktärstadium nach einer zweiten, sehr bald nach der vorhergehenden ausgelösten Erregung, bei Ermüdung und in der Narkose verlängert oder unverändert ist. Das hat sich tatsächlich in gewissen Fällen gezeigt, von denen hier nur diejenigen besprochen werden, die sich auf Pflanzen beziehen.

Verhältnismäßig gut bekannt ist das Refraktärstadium der Internodialzellen von *Nitella mucronata*. Über das relative Refraktärstadium läßt sich aus Abb. 1

folgendes ersehen: In Abb. 1b löst ein Öffnungsinduktionsschlag von Reizstärke 1,0 ein lokales Potential mit Aktionspotential aus; in 1c, 2 min nach 1b, bedingt Reizstärke 1,2 ein lokales Potential, aber kein Aktionspotential, in 1h, nach längerer Erholung, bedingt der erste Reiz mit Reizstärke 1,2 ein etwas größeres lokales Potential und ein Aktionspotential. Es ist also noch 2 min nach Beginn des in 1b wiedergegebenen Aktionspotentials in 1c die Erregbarkeit herabgesetzt, so daß trotz der Erhöhung der Reizstärke um 20% das lokale Potential nicht merklich erhöht ist und kein Aktionspotential ausgelöst wird. Dabei handelt es sich hier offenbar um das Ende des Refraktärstadiums, das nach UMRATH [12] bei *Nitella mucronata* 1—$2^1/_2$ min dauert. Ein Aktionspotential, das 2 min nach einem vorhergehenden ausgelöst wird, ist seinem Ausmaß nach kaum mehr verändert. Die Anstiegszeit des Aktionspotentials fand UMRATH [12] zu Beginn des relativen Refraktärstadiums auf das 1,3—1,6fache verlängert, am Ende des relativen Refraktärstadiums auf das 1,1—1,4fache.

Reizwirkungen zu Beginn des relativen Refraktärstadiums zeigen Abb. 1f i. Die Zeit zwischen den beiden Reizen ist in f und in g 30 sec, die Stärke des zweiten Reizes ist in g, wo durch ihn nur ein lokales Potential ausgelöst wurde, 1,9, in f, wo lokales Potential und Aktionspotential zu erkennen sind, 2,4. Die Reizstärke des zweiten Reizes ist also auf das 1,26fache von g, das Ausmaß des lokalen Potentials, das sich in f einigermaßen abschätzen läßt, ist wenigstens das 1,40fache von g erhöht, man sieht also, daß das Ausmaß des lokalen Potentials stärker zunimmt als die Reizstärke. In h und i ist die Zeit zwischen beiden Reizen nur 16 sec, die Stärke des zweiten Reizes ist in beiden Fällen 2,4, wie in f, das Ausmaß des lokalen Potentials ist infolge des geringeren Reizabstandes um wenigstens 10% geringer als in f, das lokale Potential löst in i ein Aktionspotential aus, nicht aber in h, es ist also gerade an der Schwelle. Das Ausmaß des Aktionspotentials, vom Gipfel des lokalen Potentials bis zu dem des Aktionspotentials gerechnet, ist in i nur etwa halb so groß wie in f. Man sieht hieraus, daß zu Beginn des relativen Refraktärstadiums das Ausmaß des Aktionspotentials mit zunehmender Zeit zwischen den Reizen wesentlich stärker zunimmt als das lokale Potential. Da UMRATH [12] das absolute Refraktärstadium bei *Nitella mucronata* in zahlreichen Versuchen zwischen 6 und 20 sec gefunden hat, so dürfte es sich in Abb. 1i um den ersten Beginn des relativen Refraktärstadiums handeln, wofür auch das geringe Ausmaß des Aktionspotentials spricht.

Das absolute Refraktärstadium der Internodialzellen von *Nitella mucronata* hat UMRATH [12] nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen, bei Ermüdung durch wiederholte Reizung und in der Narkose verlängert gefunden. Aus seinen Tabllen geht hervor, daß das absolute Refraktärstadium nach einer zweiten früh ausgelösten Erregung auf das 1,3—2,1fache der Zeit, die es nach der ersten Erregung dauert, verlängert ist, daß es durch 3—5 ermüdende Reize im Abstand von 1 min auf das $1^1/_2$—2fache verlängert wird und daß es sich durch Einwirkung von 2—6% Äthylalkohol auf das 3—6fache verlängern läßt.

Bei höheren Pflanzen ist unter den Refraktärstadien, die sich ähnlich wie das von *Nitella* zu verhalten scheinen, das im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* näher untersucht. Es scheint hier zu Beginn des relativen Refraktärstadiums Aktionspotentiale kleinen Ausmaßes zu geben, die nicht über merkliche Entfernung von der Reizstelle geleitet werden. Den elektrischen Effekt an der Reizstelle hat SIBAOKA [7] untersucht. Abb. 8 zeigt die Wirkung verschieden starker Öffnungsinduktionsströme. In der untersten Aufnahme, über den 1 sec markierenden Zeitmarken, ist bei Reizstärke 100 nur der Reizeinbruch, d. h. der rein physikalische Effekt eines unterschwelligen Reizes zu sehen. Die beiden nächsthöheren Aufnahmen, bei Reizstärke 120 und 157, zeigen in der geringen Erhebung

(Negativierung) der Kurve nach dem Reizeinbruch lokale Potentiale; die drei folgenden, obersten Kurven zeigen bei Reizstärke 159, 184 und 220 zunehmend größere lokale Potentiale und auf diese aufgesetzt, desto früher je stärker der Reiz, fortgeleitete Aktionspotentiale nach dem Alles- oder Nichts-Prinzip. In Abb. 9 sind die Reize alle von gleicher Stärke, aber in zunehmendem Abstand nach einer vorhergehenden Erregung, im Refraktärstadium von dieser. In den zwei obersten Aufnahmen ist der Abstand von der vorhergehenden Erregung 15 und 89 sec, in beiden Fällen ist nur der Reizeinbruch vorhanden; in den zwei nächsten Aufnahmen, 94 und 210 sec nach der vorhergehenden Erregung, sind

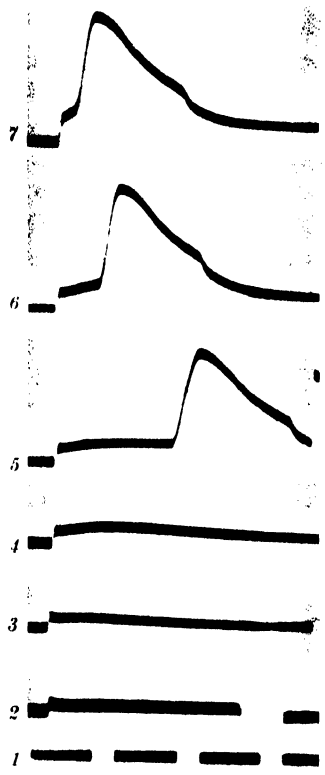


Abb. 8. Elektrische Registrierungen vom primären Blattstiel von *Mimosa pudica* bei Reizung durch Öffnungsinduktionsschläge. Von unten nach oben folgen aufeinander: *1* Zeitmarken in Sekunden; *2* Reizeinbruch bei einem unterschwelligen Reiz, Reizstärke 100; *3* und *4* Reizeinbruch und lokales Potential, kenntlich an der leichten Erhebung der Kurve (Negativierung) nach dem Reizeinbruch, Reizstärken 120 und 157; *5* bei Reizstärke 159 Reizeinbruch, lokales Potential und nach einer Latenzzeit von über 1 sec Aktionspotential, rechts −0,05 V markiert; *6* und *7* bei Reizstärke 184 und 220 Reizeinbruch, lokales Potential und Aktionspotential mit abnehmender Latenzzeit bei zunehmender Reizstärke. (Aus SIBAOKA [7].)

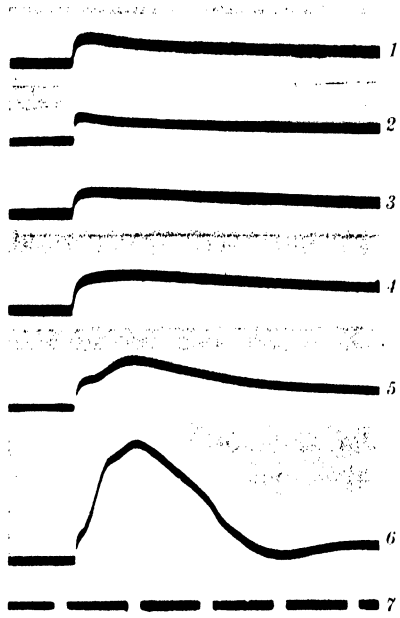


Abb. 9. Elektrische Registrierungen vom primären Blattstiel von *Mimosa pudica* ähnlich wie Abb. 8, aber im Refraktärstadium nach einer vorhergehenden, auf der Abbildung nicht erkennbaren Erregung. Als Reize Öffnungsinduktionsschläge, immer von gleicher Stärke. Von oben nach unten folgen aufeinander: *1* und *2* Reize 15 und 89 sec nach den vorhergehenden, nur Reizeinbruch; *3* und *4* Reize 94 und 210 sec nach den vorhergehenden, Reizeinbruch und lokales Potential; *5* Reiz 250 sec nach dem vorhergehenden, Reizeinbruch, lokales Potential und Aktionspotential, noch ohne Erregungsleitung; *6* Reiz 270 sec nach dem vorhergehenden, Reizeinbruch, lokales Potential und Aktionspotential mit Erregungsleitung; *7* Zeitmarken in Sekunden. (Aus SIBAOKA [7].)

lokale Potentiale als Zunahme der Negativität nach dem Reizeinbruch zu erkennen; in der fünften Aufnahme, 250 sec nach der vorhergehenden Erregung, setzt sich auf das lokale Potential noch ein kleines Aktionspotential auf, das nicht über weitere Entfernung geleitet wird und erst die sechste Aufnahme zeigt, 270 sec nach der vorhergehenden Erregung, ein nahezu normales, über weitere Entfernung geleitetes Aktionspotential.

Schon viel früher hat UMRATH [18] das Refraktärstadium im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* bei Ableitung des Aktionspotentials in einiger Entfernung von der Reizstelle bei 30—36° C untersucht. Er fand, daß sich durch einen zweiten Reiz Erregungsleitung erst 90—120 sec nach dem ersten auslösen läßt. Ein weiterer Reiz zwischen diesen beiden war bis zu 30—45 sec nach dem ersten völlig

unwirksam, hat aber später als 60 sec nach dem ersten Reiz die zweite Erregungsleitung blockiert. Offenbar war das absolute Refraktärstadium 30—45 sec und ein späterer Reiz hat einen Erregungsvorgang ausgelöst, der wieder ein Refraktärstadium hinterließ, aber noch nicht auf einige Entfernung geleitet wurde. Man könnte hier von einem absoluten Refraktärstadium an der Reizstelle und von einem längeren für die Erregungsleitung sprechen. SIBAOKA [3] gibt für das absolute Refraktärstadium der Erregungsleitung bei 25° C 150—200 sec an, wahrscheinlich wegen der niedrigeren Temperatur eine etwas längere Zeit als UMRATH sie fand. In dem in Abb. 9 wiedergegebenen Versuch von SIBAOKA [7] sind die Zeiten noch etwas länger.

UMRATH [18] hat dieses absolute Refraktärstadium der Erregungsleitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungsleitungen verlängert gefunden, aus 6 Versuchen seiner Tabelle ergibt sich im Mittel eine Verlängerung auf das 1,17fache, und er hat es bei Ermüdung durch öftere Reiziung zunehmend verlängert gefunden, nach 9—16 Erregungsleitungen in rascher Folge ungefähr auf das $1^1/_2$fache.

Im relativen Refraktärstadium fand UMRATH [18] im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* bei 30—35° C die Leitungsgeschwindigkeit verringert, zu Beginn des relativen Refraktärstadiums, 90 sec nach der vorhergehenden Erregung, auf 40% des Normalwertes, und die Anstiegszeit des Aktionspotentials verlängert, zu Beginn des relativen Refraktärstadiums auf 175% des Normalwertes, beide Veränderungen waren 360 sec nach der vorhergehenden Erregung abgeklungen. SIBAOKA [3] hat für 25° C ähnliche Veränderungen angegeben. Auch im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* fand UMRATH [18] bei 31 bis 33,5° C 2 min nach der ersten Erregung die Leitungsgeschwindigkeit auf 44% der normalen herabgesetzt.

UMRATH [18] hat die Dauer des absoluten Refraktärstadiums noch in der Blattspindel von *Biophytum sensitivum* bei 25—34° C mit 8—11 sec bestimmt, im Blattstiel von *Drosera brevifolia* bei 26—30° C mit 20—25 sec und hier hat er im relativen Refraktärstadium auch eine Verringerung der Leitungsgeschwindigkeit festgestellt. Für das Blatt von *Dionaea muscipula* hat UMRATH [18] aus Versuchen von BURDON-SANDERSON und aus eigenen Versuchen geschlossen, daß das absolute Refraktärstadium kürzer als 4,3 sec sein muß und bei 30° C vielleicht kürzer als 0,6 sec ist.

Es gibt auch einzelne Objekte, vor allem solche, für die als Ganze das Alles- oder Nichts-Gesetz gilt, deren absolute Refraktärstadien nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen, bei Ermüdung und in der Narkose verkürzt sind, die sich also umgekehrt verhalten wie die bisher besprochenen. Es gibt auch bei Tieren Organe, die sich so verhalten, vor allem das Herz und Teile des Darmkanals der Wirbeltiere. UMRATH [5] hat aus diesem verschiedenen Verhalten geschlossen, daß es zweierlei verschiedene Refraktärstadien gibt, solche, deren absoluter Teil nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen, bei Ermüdung und in der Narkose verlängert oder unverändert ist und die er autogene nannte, und solche, deren absoluter Teil durch die genannten Einflüsse verkürzt wird oder unverändert bleibt, und die er induzierte nannte. Die autogenen Refraktärstadien haben wir schon besprochen und wir wenden uns nun den induzierten zu. Die Refraktärstadien, die am längsten bekannt sind, sind die am Herzen und am Darm der Säugetiere. MAGNUS glaubte für das Refraktärstadium der rhythmisch tätigen Muskulatur des Darmes gezeigt zu haben, daß es durch ein Nervengeflecht im Darm bedingt ist. UMRATH [5], [24] hat in Anlehnung an diese Befunde von MAGNUS angenommen, daß die induzierten Refraktärstadien durch eine Hemmung von einem übergeordneten System aus oder durch Produktion einer

Hemmungssubstanz durch die erregten Zellen selbst bedingt seien. Für Darmteile hat er diese Auffassung durch den Nachweis eines sehr kurzen autogenen Refraktärstadiums, das er den Muskelzellen selbst zuschreibt, und eines sehr viel längeren induzierten Refraktärstadiums des ganzen rhythmisch tätigen Organs gestützt. Die Auffassung UMRATHs hat aber am tierischen Herzen und bei den uns hier eigentlich interessierenden pflanzlichen Objekten, beim Hauptgelenk von *Mimosa* und bei den Staubfäden von *Berberis* Schwierigkeiten, da bei diesen Objekten nie etwas bekannt geworden ist, was als hemmendes System oder als durch die erregten Zellen gebildete Hemmungssubstanz in Betracht käme.

BÜNNING [1] hat die besprochene Auffassung von UMRATH abgelehnt und hielt die Verkürzung des Refraktärstadiums in der Narkose und nach einem im Refraktärstadium, also früh, ausgelösten Erregungsvorgang für selbstverständlich, weil nach den in diesen Fällen kleineren Erregungen auch die Restitution weniger Zeit brauchen soll. Man kann sich gut vorstellen, daß eine Erregung im relativen

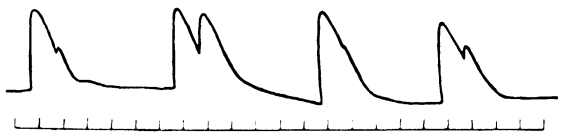


Abb. 10. *Mimosa pudica*, Hauptgelenk. Bewegungsreaktion, ein Ausschlag nach oben bedeutet Senkung des Blattstieles. Reize Öffnungsinduktionsschläge. 9^{05} Uhr, 30,5° C, 8 Reize im Abstand von 1 min und ein Reiz nach weiteren 3 min, nur der erste und der letzte führen zu Bewegungen; 10^{04} Uhr, 33° C, 2 Reize im Abstand von 11 min, beide führen zu Bewegungen; 11^{04} Uhr, 33,5° C, 8 Reize im Abstand von 1 min und ein Reiz nach weiteren 2 min, nur der erste und der letzte führen zu Bewegungen; 11^{54} Uhr, 34° C, 2 Reize im Abstand von 10 min, beide führen zu Bewegungen. Unten Zeitmarken 10 min. (Aus UMRATH [18].)

Refraktärstadium weniger an zerfallsfähiger Substanz oder an Energie verbraucht, als eine normale, aber nicht deswegen, weil sie mehr übrig läßt, sondern weil sie weniger vorfindet. Wir brauchen aber gar nicht theoretische Erwägungen anzustellen, denn nicht nur das hier besprochene Verhalten der *Nitella*-Zellen und der Erregungsleitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica*, sondern auch das vieler gut untersuchter tierischer Zellen zeigt, daß das absolute Refraktärstadium in vielen Fällen in der Narkose, nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen und bei Ermüdung verlängert oder unverändert ist.

Ich glaube, daß das, was wir in den letzten Jahren Neues über Erregungsvorgang und Aktionspotential erfahren haben, auch eine neue Auffassung der „induzierten" Refraktärstadien als möglich erscheinen läßt. Beginnen wir mit einer für das Hauptgelenk von *Mimosa pudica* charakteristischen Erscheinung, die Abb. 10 nach einer Registrierung der Bewegungsreaktion darstellt. Das Hauptgelenk wurde durch Öffnungsinduktionsschläge zunächst im Abstand von 1 min 8mal gereizt, wobei die Reize 2—8 keine Bewegungseffekte hatten, dann folgte ein Reiz im Abstand von 3 min mit einem kleinen Bewegungseffekt. Nach einer Erholungszeit wurde zweimal im Abstand von 11 min gereizt, jetzt erscheinen beide Bewegungsreaktionen groß. Die zweite Bewegungsreaktion ist in beiden Fällen durch einen Reiz 11 min nach dem ersten ausgelöst, nur waren im ersten Falle 7 Reize dazwischen, welche die Rückbewegung des Gelenkes nicht beeinflußten, die Reaktion auf den folgenden Reiz aber stark verringerten. Nach ebensolchen Erholungszeiten folgen zwei ähnliche Versuche. Acht Reize im Abstand von 1 min, dann ein Reiz nach 2 min, nur der erste und der letzte Reiz lösen mechanische Reaktionen aus, der letzte nur eine sehr geringe. Bei den folgenden 2 Reizen im Abstand von 10 min löst der zweite eine wesentlich größere Bewegungsreaktion aus als der eben genannte, der zwar auch 10 min nach der ersten Bewegungsreaktion einwirkte, aber bei Zwischenschaltung von 7 Reizen.

Sehen wir uns nun in Abb. 11 aus einem ähnlichen Versuch die Aktionspotentiale an. In Abb. 11a, b, c ist die Zeit zwischen den Reizen in a und b

8 min, zwischen denen in b und c 4 min, alle 3 Aktionspotentiale waren mit Bewegungsreaktionen verbunden, was auch daraus hervorgeht, daß jeweils 12 sec nach dem Reiz noch ein erheblicher, minutenlang anhaltender Teil der elektrischen Reaktion vorhanden war, der nach SIBAOKA [5] durch die mechanische Reaktion des Gelenkes bedingt ist und bei ihrer Verhinderung ausbleibt. Nach einer längeren Erholungszeit löst der Reiz in d wieder ein Aktionspotential mit Bewegungsreaktion aus, die folgenden Reize in 2 min Intervallen von e bis h haben keine erkennbaren Bewegungsreaktionen bedingt, wohl aber Aktionspotentiale von fast normalem Ausmaß, aber sehr kurzer Dauer. Der Effekt in

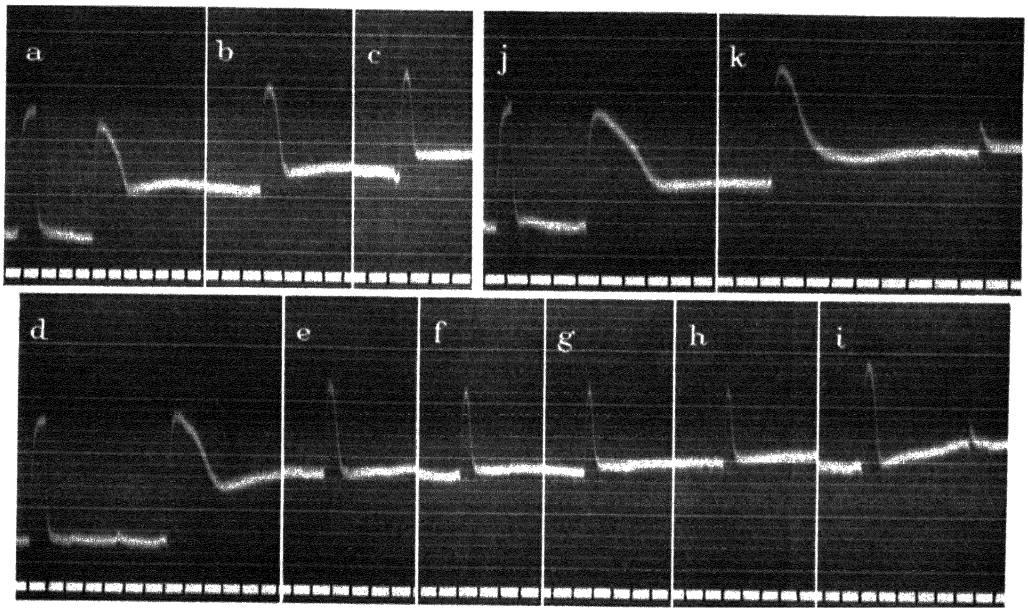


Abb. 11 a—k. *Mimosa pudica*, Hauptgelenk, 11. 8. 57, 31° C. Aktionspotentiale, ausgelöst durch Öffnungsinduktionsströme von zweifacher Schwellenstromstärke, Kathode am Stamm, Anode am Blattstiel, Ableitung von der unteren Gelenkhälfte. a 11^{18} Uhr, Eichkurve 0,06 V, dann Aktionspotential, b 8 min nach a, c 12 min nach a, je ein Aktionspotential. d 12^{21} Uhr, Eichung 0,06 V, dann Aktionspotential, e—h Aktionspotentiale ausgelöst durch Reize im Abstand von 2 min von d an, also h 8 min nach d, i 12 min nach d, Reiz mit Aktionspotential und 36 sec später Reiz, der nur einen geringfügigen Reizeinbruck bedingt, da im absoluten Refraktärstadium des vorhergehenden. j 13^{37} Uhr, Eichung 0,06 V, dann Aktionspotential, k 12 min nach j Reiz mit Aktionspotential, 50 sec später Reiz, der nur einen Reizeinbruch bedingt. Unten Zeitmarken 6 sec. Bewegungsreaktionen waren mit den Aktionspotentialen in a, b, c, d, i, j und k verbunden. Original.

i, 4 min nach h und 12 min nach d ist ähnlich wie in c, obzwar dort, 4 min vorher in b eine Bewegungsreaktion stattgefunden hatte und das Aktionspotential von längerer Dauer gewesen war als in h. Nach einer zweiten längeren Erholungspause folgen in j und k zwei Reize im Abstand von 12 min, beide mit Aktionspotential und Bewegungsreaktion. Die Reihen Abb. 11 d—i und j—k entsprechen ganz der ersten Hälfte der Abb. 10, nur sind die Reizuntervalle, die noch keine Bewegungsreaktion auslösen, in Abb. 10 1 min und in Abb. 11, vielleicht wegen der etwas niedrigeren Temperatur, 2 min.

Auffallend ist erstens, daß die Erregungsvorgänge mit den kurzdauernden Aktionspotentialen in Abb. 11 e—g bewirken, daß in h, 8 min nach d, noch keine Bewegungsreaktion eintritt, wie das in b, 8 min nach a, bei längerdauerndem Aktionspotential der Fall ist, und zweitens, daß die Erregungsvorgänge mit den kurzdauernden Aktionspotentialen in e—h bewirken, daß der Reizeffekt in i bezüglich Aktionspotential und Bewegungsreaktion viel geringer ist als in k, obzwar in beiden Fällen 12 min seit der letzten Bewegungsreaktion vergangen sind. Da der minutenlang dauernde Teil der Potentialänderung im Hauptgelenk von *Mimosa pudica*, der in Abb. 11 immer nur in seinem Beginn zu sehen ist, nach

SIBAOKA [5] nur eine Folge der Gelenksbewegung ist, die ausbleibt, wenn man das Blatt an seiner Bewegung hindert, so kann man ihn nicht mehr wie UMRATH [5], [20] als das Aktionspotential der bewegungsfähigen Zellen ansehen. Man wird dieses Aktionspotential daher in den elektrischen Veränderungen der ersten 12 sec suchen.

Der Nachweis von mit der Reizstärke stufenweise zunehmenden Erregungsvorgängen und Aktionspotentialen bei jungen Internodialzellen von *Nitella opaca* (UMRATH [29]) und die Befunde über Aktionspotentiale mit mehr oder weniger langdauerndem Plateau bei *Vaucheria* und *Spirogyra* von UMRATH [14] und in Abb. 4 bei *Nitella mucronata* scheinen mir die Auffassung nahezulegen, daß die Aktionspotentiale der bewegungsfähigen Zellen des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* aus zwei wesentlich verschiedenen Teilen bestehen, einem rasch ablaufenden, der nicht mit der Bewegung gekoppelt ist, und einem länger dauernden der enger mit der Bewegung zusammenhängt. Diese Auffassung wird noch dadurch erleichtert, daß das, was in Abb. 11a, b, c, d, i, j und k nur als eine mehr oder weniger starke Verbreiterung des Aktionspotentials erscheint, sonst oft von einem Spitzenteil deutlich abgesetzt ist, entweder als Plateau (UMRATH [5], Abb. 5 und [18], Fig. 3) oder als zweite Erhebung (UMRATH [5], Abb. 3 und 4). Man kann sich vielleicht den Erregungsvorgang in den Gelenkzellen aus 2 Komponenten bestehend vorstellen, wobei etwa den beiden Komponenten verschiedene chemische Reaktionen im Plasmalemma oder im Protoplasma zugrunde liegen könnten. Die erste Komponente wäre durch äußere Reize auslösbar und würde das kurzdauernde Aktionspotential bedingen. Die zweite Komponente wäre nur durch die erste auslösbar und würde die Verbreiterung bzw. das Plateau des Aktionspotentials bedingen. Man müßte dann noch annehmen, daß die erste Komponente im Beginn des relativen Refraktärstadiums die zweite noch nicht auslösen kann, sonst wären Effekte von Reizserien wie in Abb. 11 e—h nicht möglich, und auch im weiteren Verlauf des relativen Refraktärstadiums nimmt offenbar die Aktivierung der zweiten Komponente nur allmählich zu. Es scheint sich ja auch das in Abb. 4 wiedergegebene Plateau des Aktionspotentials bei *Nitella mucronata* ähnlich zu verhalten, indem es, wenigstens bei Anwendung schwacher Reize, nur an der durch längere Zeit nicht gereizten Zelle auslösbar zu sein scheint.

Mit diesen Annahmen lassen sich die beobachteten Besonderheiten des Refraktärstadiums am Hauptgelenk von *Mimosa pudica*, auch soweit sie bisher noch nicht besprochen wurden, erklären.

UMRATH [18] fand das nach der ersten, rasch ablaufenden Komponente der Aktionspotentiale beurteilte absolute Refraktärstadium des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen unverändert oder verlängert, was verständlich ist, weil sich das Refraktärstadium der ersten Komponente des Erregungsvorgangs im Hauptgelenk ebenso verhält, wie das Refraktärstadium der meisten anderen Zellen. Das nach der Bewegungsreaktion beurteilte absolute Refraktärstadium des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* fand UMRATH [18] nach zwei raschaufeinander folgenden Bewegungen unverändert und während ermüdender Reizung in 10 min Intervallen etwas verkürzt. Diese Verkürzung kann so zustande kommen, daß die Ermüdung das relative Refraktärstadium verlängert und daß dann im relativen Refraktärstadium der vorhergehenden Erregung die zweite, mit Aktionspotentialplateau verbundene Komponente jeder Erregung nicht mehr voll aktiviert wird und somit ihr Material nicht mehr ganz verbraucht wird, so daß nun schon nach kürzerer Zeit wieder eine Erregung mit 2 Komponenten ausgelöst werden kann; das ist aber eben eine Verkürzung des nach der Bewegungsreaktion beurteilten absoluten Refraktärstadiums. Die aus Abb. 10 und 11 ersichtliche Verlängerung des nach der Bewegungsreaktion

beurteilten absoluten Refraktärstadiums durch frequente Reizung, die nur die erste Komponente des Aktionspotentials auslöst, habe ich schon besprochen.

Die Staubfäden von *Berberis* verhalten sich in mancher Beziehung ähnlich wie das Hauptgelenk von *Mimosa pudica*. Das nach der Bewegungsreaktion beurteilte absolute Refraktärstadium fand UMRATH [5] bei *Berberis thunbergii* nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen verkürzt und Beobachtungen von BÜNNING [1] bestätigen dies für *Berberis vulgaris*. UMRATH [5] hat auch gezeigt, daß in der Narkose mit Äthylalkohol, bei herabgesetzter Erregbarkeit, d. h. bei erhöhter Reizschwelle, das nach der Bewegungsreaktion beurteilte absolute Refraktärstadium der Staubfäden von *Berberis thunbergii* verkürzt ist. BÜNNING [2] hat dies an *Berberis vulgaris* für Narkose mit Äthylalkoholdampf, Chloroformdampf und Ätherdampf bestätigt. BÜNNING [2] legt dabei Wert auf seine weitere Feststellung, daß das absolute Refraktärstadium verlängert wird, wenn erst nach dem Reiz narkotisiert wird. UMRATH [20] hat darauf hingewiesen, daß es sich hierbei um die ersten Minuten der Einwirkung des Narkoticums handelt, in denen noch nicht eigentliche Narkose besteht, sondern ein Exzitationsstadium, was auch mit Beobachtungen von BÜNNING [5] übereinstimmt. Ähnlich wie am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* wird auch das nach der Bewegungsreaktion beurteilte absolute Refraktärstadium der Staubfäden von *Berberis thunbergii* (UMRATH [5]) und von *Mahonia aquifolium* (BÜNNING [1]) verlängert, wenn die Staubfäden etwa $^1/_2$—1 min vor Ende des absoluten Refraktärstadiums gereizt werden. Nach BÜNNING [1] unterliegt auch diese Reizwirkung dem Alles- oder Nichts-Gesetz.

BÜNNING [6] hat als erster Aktionspotentiale von 1 min Dauer von den Staubfäden von *Berberis vulgaris* abgeleitet. Im relativen Refraktärstadium waren sie von geringerem Ausmaß und von kürzerer Dauer. In den folgenden 1—2 min beobachtete BÜNNING eine Potentialumkehr, die er mit einer Wasseraufnahme in die Zellen in Zusammenhang brachte. Dies legt die Vermutung nahe, daß diese langdauernde elektrische Veränderung an den Staubfäden von *Berberis*, die BÜNNING [6] regelmäßig und UMRATH [20] nur ausnahmsweise beobachtet hat, zum größten Teil Folge der Bewegung ist, wie ja auch nach SIBAOKA [5] der minutenlang dauernde letzte Teil der Potentialänderung am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* Folge der Bewegung ist.

Die von UMRATH [20] registrierten Aktionspotentiale der Filamente von *Berberis thunbergii* waren meist von kurzer Dauer, 0,6—3 sec Anstiegszeit und ungefähr 10 sec Gesamtdauer. Ihr Verlauf war im relativen Refraktärstadium derselbe, auch zu Zeiten, in denen noch keine Bewegungsreaktion auslösbar war. Ein Reiz, der eine Einkrümmung eines Staubfadens bedingte, hinterließ ein absolutes Refraktärstadium bis zu ungefähr 3 min, in dem weder eine elektrische, noch eine mechanische Reaktion auslösbar war. Etwa 4 min nach dem ersten Reiz war ein Aktionspotential, aber noch keine Bewegungsreaktion auslösbar. Erst spätere Reize bedingten Aktionspotentiale mit Bewegungsreaktionen, deren Ausmaß zunächst mit dem Reizabstand zunahm. Mitunter konnte UMRATH [20] durch Reizung im 1 min Rhythmus den Eintritt der zweiten Bewegungsreaktion wesentlich hinausschieben, doch gelang das nicht so regelmäßig, wie beim Hauptgelenk von *Mimosa pudica*.

Fragt man, wie sich die beschriebenen Erscheinungen an den Staubfäden von *Berberis* durch eine Zweikomponententheorie ihres Erregungsvorganges erklären lassen, so kann man zunächst sagen, daß die von UMRATH beobachteten Aktionspotentiale ganz der ersten Komponente zugeschrieben werden müssen, denn sie treten ohne und mit Bewegungsreaktion in gleicher Weise auf. Zur Erklärung der Verkürzung des nach der Bewegungsreaktion beurteilten absoluten Refraktär-

stadiums in der Narkose kann man annehmen, daß die Aktivierung der zweiten Erregungskomponente durch die erste in der Narkose unvollständig ist, so daß etwas von dem für sie bereitgestellten Material übrigbleibt, wodurch dieses rascher bis zu dem für eine neue Bewegungsreaktion notwendigen Betrag regeneriert werden kann. Entsprechend kann man die Verkürzung des nach der Bewegungsreaktion beurteilten absoluten Refraktärstadiums nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Bewegungsreaktionen damit erklären, daß bei der zweiten Erregung auch die erste Erregungskomponente noch im Beginn ihres relativen Refraktärstadiums ist und deswegen die zweite Komponente nur unvollständig aktiviert. Wir haben ja auch bei *Mimosa pudica* annehmen müssen, daß die erste Erregungskomponente die zweite um so unvollständiger aktiviert, je früher im relativen Refraktärstadium sie sich befindet.

Ich möchte es ablehnen, von einer Erregung im absoluten Refraktärstadium zu sprechen, das wäre ein Widerspruch in sich. Man könnte höchstens von einer ersten Erregungskomponente im absoluten Refraktärstadium der zweiten Komponente sprechen, aber auch mit einer solchen Auffassung wird man den Tatsachen nicht gerecht, man würde denn eine Verlängerung des Refraktärstadiums der zweiten Komponente durch das Auftreten der ersten annehmen, womit man wieder bei der ursprünglichen Umrathschen Auffassung der „induzierten" Refraktärstadien wäre. Es genügt aber, wie gesagt, wahrscheinlich die Annahme, daß eine erste Komponente des Erregungsvorgangs eine zweite, mit der Bewegungsreaktion verbundene Komponente um so unvollständiger aktiviert, je früher im relativen Refraktärstadium die erste Komponente ausgelöst wird.

An den Staubfäden von *Sparmannia africana* wurden von BÜNNING sowohl die Bewegungsreaktion (BÜNNING [1], [2], [3]) als auch die elektrischen Veränderungen (BÜNNING [6]) untersucht. Auch diese Beobachtungen BÜNNINGs machen durchaus den Eindruck, daß die elektrische Veränderung großenteils Folge der Bewegungsreaktion ist. BÜNNING hat für verschiedene seismonastisch reizbare Objekte gezeigt, daß bei Reizung im relativen Refraktärstadium bei hoher Luftfeuchtigkeit oder unter Wasser eine inverse Bewegung der normalen vorausgeht; das gilt für das Hauptgelenk von *Mimosa* und für Staubfäden von *Sparmannia* und *Helianthemum* BÜNNING [2], [4]. BÜNNING deutet diese inverse Bewegung als Folge der durch die erhöhte Wasserpermeabilität bedingten Wasseraufnahme und die folgende normale Bewegung durch eine Wasserabgabe, die durch den nun eintretenden Semipermeabilitätsverlust bedingt ist. Bei *Sparmannia*-Filamenten beobachtete BÜNNING [6] während dieser anfänglichen inversen Bewegung auch eine anfängliche positive Potentialänderung, die der normalen, negativen vorausgeht. Dies ist wohl nur so zu erklären, daß die elektrischen Veränderungen Folgen der Bewegung sind, denn die die Zunahme der Wasserpermeabilität bedingenden Veränderungen an den Zellgrenzflächen sind wohl unabhängig vom äußeren Wasserangebot immer dieselben, das Wasserangebot bestimmt aber die anfängliche Bewegungsrichtung und offenbar damit auch den Sinn der anfänglichen elektrischen Veränderung.

Das relative Refraktärstadium wurde besonders an *Berberis*-Staubfäden verschiedentlich untersucht, eine Zusammenstellung und Besprechung der Befunde findet sich bei UMRATH [20]. Die Dauer des relativen und damit auch die des gesamten Refraktärstadiums scheint auch davon abzugängen, nach welchen Kriterien sie bestimmt wird. Die Fähigkeit zur neuerlichen maximalen Bewegung scheint früher zurückzukehren als die normale Erregbarkeit, d. h. die normale Reizschwelle. Dabei kommt es aber auch wesentlich darauf an, welche Abweichung vom Normalwert man noch erfassen kann.

Bisher wurden die Eigenschaften der Refraktärstadien besprochen, im folgenden werden die Arbeiten von BÜNNING und seiner Schule behandelt, in denen aus dem Vorhandensein von Refraktärstadien auf das Vorkommen von Erregungsvorgängen geschlossen wird. Meist wurde in diesen Arbeiten gezeigt, daß mehrere, durch längere Pausen getrennte Reize wirksamer sind als ein Einzelreiz von derselben Gesamtdauer. Es muß hier daran erinnert werden, daß auch andere Gründe als das Auftreten von Refraktärstadien dafür verantwortlich sein können, daß ein intermittierender Reiz wirksamer ist als ein Dauerreiz. Aus der Elektrophysiologie ist bekannt, daß ein intermittierender Gleichstrom meistens wirksamer ist als ein konstanter Strom. Der Grund ist, daß ein konstanter Strom an vielen Objekten nicht nur zur Erregungsauslösung führt, sondern auch durch Vorgänge, die längere Zeit zu ihrer vollen Ausbildung brauchen, die eigene erregungsauslösende Wirkung herabsetzt. Man bezeichnet diese langsamer eintretenden Vorgänge auch als Adaptation an den Strom. Beim intermittierenden Gleichstrom wirken die Strompausen den Adaptationsvorgängen entgegen. Bei der geotropischen Reizung wäre es denkbar, daß die Verlagerung eines Statolithen oder sein Auftreffen auf eine Zellwand ein stärkerer Reiz ist als sein dauerndes Aufliegen auf derselben. Trotzdem ist es sehr wahrscheinlich, daß BÜNNING mit seiner Argumentation recht hat, denn wir werden sehen, daß erstens die Pausenlängen, die in seinen Versuchen die Reizwirkung begünstigen, ungefähr mit den Zeiten übereinstimmen, die bisher an anderen Objekten als Dauer ihrer Refraktärstadien bekannt wurden, und daß zweitens in manchen Fällen nachgewiesen ist, daß ein Lichtreiz nach einem mechanischen Reiz weniger wirksam ist. Das spricht dafür, daß beiderlei Reize denselben Erregungsvorgang mit Refraktärstadium auslösen.

Zunächst zeigte BÜNNING [8] für die Laminargelenke der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*, daß ein dauernder Lichtreiz alle 10—20 min zu Senkungsbewegungen der Blattspreite und zu elektrischen Veränderungen am Gelenk führt, die sich als Aktionspotentiale deuten lassen. Lichtreize von 2 und von 8 min Dauer waren gleich wirksam, 4 Lichtreize von je 2 min Dauer haben vier aufeinanderfolgende Bewegungen ausgelöst, die im Endeffekt die Bewegung nach einem Einzelreiz von 8 min Dauer weit übertrafen. Etwa 2 min nach einem wirksamen Reiz ist ein zweiter unwirksam, später ist sein Effekt verringert und erst nach 20 min ist die Bewegungsreaktion wieder von normalem Ausmaß. Dasselbe gilt auch, wenn der erste Reiz ein mechanischer und der zweite ein Lichtreiz ist oder wenn umgekehrt, der erste Reiz ein Lichtreiz und der zweite ein mechanischer ist. BÜNNING [8] schließt aus diesem Verhalten auf Erregungsvorgänge nach dem Alles- oder Nichts-Gesetz in den Einzelzellen, die Refraktärstadien bedingen. Die Zunahme der Bewegungsreaktion mit der Reizstärke erklärt BÜNNING durch die Beteiligung einer verschieden großen Zahl von Zellen. Dieser Auffassung BÜNNINGS sind L. und M. BRAUNER auf Grund einer Untersuchung der phototropischen Reaktion der Blattfiedern von *Robinia pseudacacia* entgegengetreten. Sie haben die Gelenke in Luft und unter Wasser untersucht. Unter Wasser bewirkten geringe Lichtintensitäten negativ phototrope Reaktionen, höhere Lichtintensitäten positive, in Luft bewirkten alle Lichtintensitäten positive Reaktionen. Sie schließen daraus, daß Licht von geringer Intensität nur die Wasserpermeabilität erhöht, während intensiveres Licht auch einen teilweisen Semipermeabilitätsverlust bedingt und daß die bei höherer Lichtintensität qualitativ andere Reaktion nicht durch Erregung von mehr Zellen erklärt werden kann. Mir scheint es ungerechtfertigt, mit diesen Argumenten die Auffassung BÜNNINGS, daß Lichtreize und mechanische Reize über die Auslösung von Erregungsvorgängen mit Refraktärstadien wirken, abzulehnen. Ein Erklärungs-

versuch, der den Beobachtungen von BÜNNING und denen von L. und M. BRAUNER gerecht wird, findet sich in II C „Mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen" im 2. Abschnitt. Es wird dort erwogen, ob an diesen Turgorgelenken, an denen ein Einzelreiz noch keine maximale Bewegung bedingt, Erregungsvorgänge zunächst im wesentlichen nur die Wasserpermeabilität erhöhen und ob ein weiterer Vorgang, der zu einer Abnahme des Wasserbindungsvermögens der Zellen führt, erst durch mehrere Erregungsvorgänge oder durch eine erst bei stärkeren Reizen auftretende zweite Stufe des Erregungsvorgangs ausgelöst wird. Erst künftige Untersuchungen können zeigen, ob eine solche Erklärung zutrifft. Sonst ist noch in Betracht zu ziehen, daß wahrscheinlich bei der Erregung aller Zellen auch Erregungssubstanz gebildet wird. Die Konzentration der Erregungssubstanz in einem Gewebe wird dann von der Zahl der erregten Zellen abhängen und davon, wie oft und wie rasch hineinander sie erregt werden. Wir kennen von der Erregungssubstanz einige physiologische Wirkungen, die im nächsten Abschnitt besprochen werden, wir wissen aber noch nicht, wie sie auf Turgorbewegungen wirkt. Wahrscheinlich können Erregungsvorgänge auch die Wuchsstoffaktivierung und die Wuchsstoffleitung beeinflussen, so daß eine unter Zwischenschaltung von Erregungsvorgängen ausgelöste Endreaktion in sehr komplexer Weise von Reizintensität und Reizdauer abhängen kann und eine additive Zusammensetzung aus Alles- oder Nichts-Reaktionen nicht mehr ohne weiteres erkennen lassen muß.

BÜNNING und GLATZLE haben an Wurzeln von *Lepidium* und an *Avena*-Koleoptilen gezeigt, daß ein kontinuierlicher geotropischer Reiz von 5 min weniger wirksam ist als 2 Teilreize von je $2^1/_2$ min und daß die Wirksamkeit der Teilreize zunächst mit zunehmender Länge der Pause zwischen ihnen zunimmt, bei *Lepidium*-Wurzeln bis 6 min, bei *Avena*-Koleoptilen bis 30 min. Sie schließen aus diesen Ergebnissen, daß beim Geotropismus Erregungsvorgänge mit Refraktärstadien eine Rolle spielen.

BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN haben bei der Untersuchung der formativen Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize an Hypokotylen von *Sinapis alba* intermittierende Reizung wirksamer gefunden als kontinuierliche mit gleicher Reizsumme. Sie haben daraus geschlossen, daß diese Reize durch Auslösung von Erregungsvorgängen mit Refraktärstadien von mehreren Minuten Dauer wirken.

Schließlich haben BÜNNING, GRÖNER und STIEFEL bei der formativen Beeinflussung von *Coprinus*-Fruchtkörpern durch Licht- und Schüttelreize bei Licht 2 Teilreize wirksamer gefunden als einen Reiz gleicher Reizsumme und die Wirkung der 2 Teilreize nahm mit zunehmender Dunkelpause zwischen den beiden Teilreizen bis 15 min zu. Licht unmittelbar nach einer Schüttelreizung war weniger wirksam als nach 30 min Pause. STIEFEL fand an *Coprinus*-Fruchtkörpern mechanische Reize wirksamer, wenn sie durch eine Pause getrennt wurden. Aus allen diesen Befunden ist zu schließen, daß bei *Coprinus* Lichtreize und mechanische Reize dieselben Erregungsvorgänge auslösen, die mit Refraktärstadien verbunden sind.

9. Die Erregungssubstanz, ihre Beziehung zum Wuchsstoff und ihre morphologischen Wirkungen.

1916 erschienen die epochemachenden Mitteilungen von RICCA [1], [2] in denen er durch verschiedene Versuche zeigte, daß gereizte Teile einer Mimose einen Stoff bilden und an Wasser abgeben, der, wenn er ungereizte Teile erreicht, in diesen Reizreaktionen auslöst. Er glaubte, daß die Reizleitung bei Mimosen nur durch die Bildung von Erregungssubstanz an der Reizstelle und durch ihren

Transport mit dem Saftstrom bedingt sei. Die Befunde von RICCA wurden von SEIDEL, SNOW [1] und BALL [1] bestätigt, doch kamen diese Autoren alle drei zu der Auffassung, daß der von RICCA angenommene Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom nicht die einzig vorkommende Art der Leitung bei *Mimosa* ist. Schon 1896 hat MACDOUGAL nachgewiesen, daß sich die Wirkung eines Reizes bei *Mimosa* über abgetötete Stellen fortpflanzen kann, er hat aber aus seinen Versuchen nicht auf das Vorkommen einer chemischen Überträgersubstanz geschlossen. RICCA [3], [4] ist noch 2mal, nach 10 und nach 20 Jahren, auf seine Entdeckung zurückgekommen und hat ihre Bedeutung für die Reizleitung dargelegt. Wir werden in dem Abschnitt „Die Erregungsleitung" darauf eingehen, welche Bedeutung die von RICCA entdeckte Erregungssubstanz für die Erregungsleitung hat, und in V A c, „Die Reizleitung bei der Seismonastie" auf das Vorkommen von Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom neben Erregungsleitung. Hier soll nur besprochen werden, was man über die Verschiedenheit der Erregungssubstanz bei verschiedenen Pflanzengruppen weiß, was man chemisch über die Erregungssubstanz einzelner Pflanzengruppen weiß und was man über sonstige Wirkungen der Erregungssubstanz, vor allem auf Wachstumsvorgänge, weiß.

Da über die mengenmäßige Verteilung der Erregungssubstanz in den verschiedenen Geweben einer Pflanze bisher kaum etwas bekannt geworden ist, gebe ich einige eigene, noch unveröffentlichte Befunde wieder. Es wurden verschiedene Gewebe von *Neptunia plena* durch Kochen in Wasser extrahiert und an einzelnen abgeschnittenen Blättern von *Mimosa pudica* getestet. Dabei wurde durch Verdünnung der Extrakte bestimmt, in wieviel Kubikzentimeter Wasser der Extrakt aus 1 g Gewebe noch fähig war, Schließbewegungen der Blättchen auszulösen. Die so erhaltenen und hier angegebenen Zahlen sind Relativwerte für den Gehalt der verschiedenen Gewebe an Erregungssubstanz.

Blätter (Lamina der Blättchen und sekundäre Blattstiele)	400
Mark der Sprosse	20
Markkrone der Sprosse mit anhaftendem Mark und Holz	200
Holz der Sprosse	10
Rinde der Sprosse (Cambium, Phloem, primäre Rinde, Epidermis)	200
Keimlinge mit Primärblatt in Entfaltung, ohne Wurzel	200
Keimlinge mit Primärblattknospe, ohne Wurzel	100
Keimlinge, noch nicht ergrünt, ohne Wurzel	50
Samen, grün bis bräunlich, noch nicht getrocknet, ohne Samenschale	50

Die Befunde bezüglich der Sprosse sind wahrscheinlich so zu interpretieren, daß die Cambiformzellen in der Markkrone und im Phloem, von denen wir im nächsten Abschnitt sehen werden, daß sie, nach allem was wir wissen, die erregungsleitenden Zellen sind, einen sehr hohen Gehalt an Erregungssubstanz haben, denn sie bilden ja nur einen kleinen Teil des Materials, das als Markkrone und als Rinde untersucht worden ist und bei dem als Markkrone untersuchten Material war das anhaftende Mark und das anhaftende Holz sicher sehr arm an Erregungssubstanz. Andererseits ist anzunehmen, daß sich aus allen lebenden Zellen eine gewisse Menge von Erregungssubstanz extrahieren läßt, denn auch das Mark, das nicht mit anderen Geweben verunreinigt war, enthielt eine gut nachweisbare, wenn auch geringe Menge von Erregungssubstanz.

Auffallend ist der sehr hohe Gehalt der Blätter an Erregungssubstanz, der nur zu einem kleinen Teil von den erregungsleitenden Zellen herrühren dürfte. Bemerkenswert ist auch der nicht unbeträchtliche Gehalt an Erregungssubstanz in Samen und in noch nicht ergrünten Keimlingen, die im Alter ungefähr denen entsprechen, bei denen UMRATH [8] noch keine Erregungsleitung nachweisen konnte.

Die Blätter, die Keimpflanzen und die Samen, die hier durch ihren hohen Gehalt an Erregungssubstanz auffallen, spielen auch im Wuchsstoffhaushalt der Pflanzen besondere Rollen und so scheinen mir diese Befunde darauf hinzudeuten, daß die Erregungssubstanz nicht nur bei der Erregungsleitung eine Rolle spielt, sondern als pflanzliches Hormon, ähnlich wie der Wuchsstoff, und einzelne andere Stoffe viele Vorgänge im Leben der Pflanzen reguliert, wobei Erregungssubstanz und Wuchsstoff in manchen Fällen antagonistisch, in anderen aber synergistisch zu wirken scheinen.

Ganz entsprechende Bestimmungen des Gehaltes an Erregungssubstanz, wie ich sie oben von *Neptunia plena* mitgeteilt habe, habe ich auch an Blättern und Hauptgelenken von *Mimosa pudica* ausgeführt. Ein Extrakt aus 1 g Blättern (sekundäre Blattstiele mit Blättchen) war noch in 200 cm^3 Wasser wirksam, einer aus 1 g Hauptgelenken nur in 20 cm^3 Wasser. Der geringe Gehalt der bewegungsfähigen Gelenkzellen an Erregungssubstanz spricht sehr gegen die von HESSE, BANERJEE und SCHILDKNECHT gemachte Annahme, daß die Erregungssubstanz wesentlich an der raschen, nach dem Alles- oder Nichts-Gesetz ablaufenden Turgorbewegung in den Gelenken von *Mimosa pudica* beteiligt ist.

Mit der Verschiedenheit der Erregungssubstanz bei versch. denen Pflanzengruppen befassen sich einige Arbeiten von UMRATH. Zunächst hat UMRATH [3] Extrakte verschiedener Leguminosen untersucht. Bei den drei untersuchten sensitiven Mimosaceen, *Mimosa spegazzinii*, *Mimosa pudica* und *Neptunia plena* wurde für je zwei die eben noch wirksame Verdünnung der eigenen Extrakte und die der fremden Extrakte bestimmt. Das Produkt aus den wirksamen Verdünnungen der jeweils eigenen Extrakte dividiert durch das Produkt aus den wirksamen Verdünnungen der jeweils fremden Extrakte war bei jedem Pflanzenpaar im Mittel 1, was nur zu erwarten ist, wenn den 3 Pflanzen dieselbe Erregungssubstanz zukommt. Die Extrakte aller, auch nicht sensitiver Mimosaceen waren an *Mimosa pudica* untereinander gleich wirksam und ebenso an *Neptunia plena* untereinander gleich wirksam. Unter den 25 untersuchten Papilionaceen-Extrakten waren die meisten an *Mimosa pudica* sehr wenig wirksam, nur drei erreichten fast die Wirksamkeit von Mimosaceen-Extrakten, sie stammten alle von Galegeen, von denen vier andere Arten sehr wenig wirksame Extrakte hatten. Später hat UMRATH [7] Extrakte von 38 Pflanzen aus 11 Familien und 14 Unterfamilien auf ihre Wirksamkeit an 2 Sensitiven, *Mimosa pudica* und *Biophytum sensitivum*, untersucht, 15 dieser Extrakte auch an dem schwach sensitiven *Phyllanthus urinaria* und 24 der Extrakte auf ihre zellteilungsauslösende Wirkung an Perikarpien von *Phaseolus*. Es hat sich sowohl bei der Auslösung der Reizbewegung an Sensitiven als auch bei der Zellteilungsauslösung an Bohnenperikarpien gezeigt, daß alle Extrakte aus der Unterfamilie der Testpflanze stark wirksam waren. Etwa $^1/_4$ aller Extrakte war an fremden Unterfamilien, soweit es geprüft wurde, unwirksam oder nur sehr schwach wirksam, etwa $^1/_4$ aller Extrakte war in allen durchgeführten Testen stark wirksam, etwa $^2/_5$ der Extrakte waren beim Test an einer der fremden Unterfamilien stark wirksam, beim Test an einer anderen unwirksam oder nur sehr schwach wirksam. Für etwa $^1/_{10}$ der Extrakte läßt sich, wegen zu weniger mit ihnen ausgeführter Teste, keine derartige Aussage machen. Man kann aus diesen Befunden schließen, daß die Wirkungen an fremden Unterfamilien durch unspezifische Reizstoffe bedingt sind, die sehr oft nicht nur an einer, sondern an vielen fremden Unterfamilien Reaktionen auslösen. Die Besprechung der weiteren Befunde auf diesem Gebiet setzt gewisse Kenntnisse über chemische Eigenschaften und Reinigungsmethoden der Erregungssubstanzen voraus, deshalb bespreche ich zunächst einige Arbeiten über die chemischen Eigenschaften der Erregungssubstanz der Mimosaceen.

SOLTYS und UMRATH haben aus Extrakten von *Neptunia plena* die im Test an *Mimosa pudica* wirksame Substanz weitgehend gereinigt. Sie haben zunächst Fällungen mit Quecksilberacetat und basischem Bleiacetat angewandt. Die Fällbarkeit mit Bleiacetat wurde gleichzeitig und unabhängig von den Genannten von FITTING [5] bei Extrakten von *Mimosa pudica* eingehend untersucht. SOLTYS und UMRATH und später SOLTYS, UMRATH und UMRATH verwandten für die weitere Reinigung die zunächst sehr geringe und mit zunehmendem Reinheitsgrad zunehmende Löslichkeit in organischen Lösungsmitteln und die Unlöslichkeit des Bariumsalzes der Erregungssubstanz in Alkohol. In der bisher reinsten Form war die Erregungssubstanz der Mimosaceen löslich in Wasser, Pyridin, Methylalkohol, Äthylalkohol, Amylalkohol und Aceton, unlöslich in Äther, Essigäther, Chloroform und Benzol. SOLTYS und UMRATH konnten die Erregungssubstanz in Pyridin acetylieren, wodurch sie ihre Wirksamkeit an *Mimosa* und die Fällbarkeit mit Quecksilberacetat und mit basischem Bleiacetat verlor. Durch Verseifung des Acetylproduktes mit 0,1 n Natronlauge konnte die volle Wirksamkeit wiedergewonnen werden.

Nach diesen Befunden ist die Erregungssubstanz der Mimosaceen eine Oxysäure. Für ein Molekulargewicht zwischen 300 und 450 sprechen ein vom Reinheitsgrad unabhängiger Diffusionsversuch von SOLTYS und UMRATH und eine Titration und eine Stickstoffbestimmung der reinsten Substanz von SOLTYS, UMRATH und UMRATH unter der Annahme, daß es sich um eine einbasische Säure mit 1 Atom Stickstoff im Molekül handelt. Nach UMRATH und SOLTYS wären bei einem solchen Molekulargewicht 3—4 acetylierbare Hydroxylgruppen anzunehmen. Das beste Präparat war noch in der Verdünnung 1:500000000 an *Mimosa pudica* wirksam.

Weitgehend gereinigte Präparate der Erregungssubstanz der Mimosaceen verlieren ihre Wirkung oft in kurzer Zeit. Nach HESSE handelt es sich dabei um Oxydation durch den Sauerstoff der Luft, die sich in der ersten Zeit durch Reduktion mit Schwefelwasserstoff rückgängig machen läßt. Im Laufe einiger Zeit verwandelt sich das Oxydationsprodukt in eine unwirksame, durch Reduktion nicht mehr aktivierbare Verbindung. HESSE, BANERJEE und SCHILDKNECHT haben vermutet, daß die Erregungssubstanz der Mimosaceen ein Redukton sei. Dem steht entgegen, daß schon SOLTYS und UMRATH die Wirksamkeit von *Neptunia*-Extrakten durch 24stündige Einwirkung von Wasserstoffsuperoxyd nicht beeinträchtigt fanden. FITTING [5] fand, daß Mimosenextrakt mit Perhydrol beim Eindunsten im Vakuum einen Teil seiner Wirksamkeit verliert und erst beim Eindampfen auf dem Wasserbad ganz unwirksam wird. In noch nicht veröffentlichten Versuchen, welche Dr. PETUELLY und Dr. MEIXNER mit mir ausgeführt haben, waren *Neptunia*-Extrakte nach Zusatz von TILLMANS Reagens oder von Ferrichlorid noch voll wirksam, auch wenn die Reagentien in Überschuß zugesetzt worden waren. Reduktone mußten oxydiert worden sein, die wirksame Substanz muß also schwerer oxydierbar sein als ein Redukton. Trotz dieser Unterschiede handelt es sich bei der Erregungssubstanz der Mimosaceen wahrscheinlich um einen den Reduktonen ähnlichen Stoff, dafür sprechen die Befunde von SOLTYS und UMRATH, wonach es sich um eine Oxysäure handelt, welche ähnliche Löslichkeitseigenschaften wie ein Zucker hat und die nach HESSE oxydierbar und wieder reduzierbar ist.

UMRATH und SOLTYS haben die Erregungssubstanz der Papilionaceen untersucht, indem sie Extrakte von *Phaseolus vulgaris*, *Medicago sativa* und *Aeschinomene indica* an Blättern der schwach sensitiven *Aeschinomene indica* getestet haben. Dabei erwies sich dieselbe Reinigungsmethode als brauchbar, die SOLTYS und UMRATH für die Erregungssubstanz der Mimosaceen ausgearbeitet hatten.

UMRATH und SOLTYS haben bei allen Trennungsschritten die verschiedenen Fraktionen auch auf ihre zellteilungsauslösende Wirkung an *Phaseolus*-Perikarpien geprüft. Auch bei weitgehender Reinigung war die erregungsauslösende Wirkung an *Aeschinomene* mit einer zellteilungsauslösenden an *Phaseolus*-Perikarpien verbunden. Durch Acetylieren verlor auch die Erregungssubstanz der Papilionaceen ihre Wirksamkeit an *Aeschinomene* weitgehend. Wahrscheinlich wegen einer größeren Säure- und Laugenempfindlichkeit der Erregungssubstanz der Papilionaceen gelang ihre Verseifung nur mit 0,02 n Netronlauge und damit nicht ganz vollkommen. Die Zellteilungsauslösung an *Phaseolus*-Perikarpien wurde durch die Acetylierung nur um einige Stunden verzögert, wahrscheinlich weil das *Phaseolus*-Parenchym das Acetylprodukt verseift. Zerriebenes *Phaseolus*-Parenchym hat durch Verseifung des Acetylproduktes die erregungsauslösende Wirkung an *Aeschinomene* weitgehend wiederhergestellt.

Nach diesen Befunden ist es wahrscheinlich, daß dieselbe Oxysäure, die als Erregungssubstanz der Papillionaceen Blattbewegungen bei *Aeschinomene* bewirkt, Zellteilungen an *Phaseolus*-Perikarpien auslöst. Chemisch verhält sich die Erregungssubstanz der Papilionaceen ähnlich wie die der Mimosaceen, sie ist auch eine Oxysäure, wahrscheinlich mit prozentual etwa doppelt soviel acetylierbaren Hydroxylgruppen.

UMRATH und SOLTYS haben die verschiedenen Fraktionen von Leguminosen-Blattextrakt-Aufarbeitungen auch an Sensitiven der jeweils anderen Unterfamilie getestet. Von dem Papilionaceen-Extrakt aus *Medicago sativa* waren an *Mimosa pudica* auffallenderweise hauptsächlich die Filtrate der Quecksilberacetat- und der basischen Bleiacetatfällung wirksam, während ja die Fällungen den Hauptanteil der Wirksamkeit an der Papilionacee *Aeschinomene indica* enthielten. Bei einem Extrakt aus der Mimosacee *Neptunia* hatte das Filtrat der Quecksilberacetatfällung den Hauptteil der Wirksamkeit an der Papilionacee *Aeschinomene*, während der Hauptteil der Wirksamkeit an *Mimosa* ja in der Fällung war. Andererseits hatte auch eine weitgehend gereinigte Mimosaceenerregungssubstanz aus *Neptunia* eine gewisse Wirkung an Papilionaceen, sie bedingte Reizbewegungen an *Aeschinomene* und Zellteilungen an *Phaseolus*-Perikarpien. Möglicherweise hat die Erregungssubstanz der Mimosaceen auch eine gewisse Wirkung an Papilionaceen.

Bezüglich der Zellteilungsauslösung betonen UMRATH und SOLTYS, daß an *Phaseolus*-Perikarpien auch viele andere Substanzen wirken und daß in der Markhöhle von *Vicia faba* und in der von *Neptunia plena* ungekochte Blattextrakte der eigenen Art viel stärker wirken als gekochte, hier muß also die Hauptwirkung durch andere Substanzen als durch die Erregungssubstanzen dieser Pflanzen bedingt sein.

Über das chemische Verhalten der Erregungssubstanzen anderer Pflanzengruppen wissen wir nur sehr wenig. Bei einem Extrakt aus Blättern der Oxalidacee *Oxalis stricta* fanden SOLTYS, UMRATH und UMRATH, daß bei der Fällung mit Quecksilberacetat sowohl die Wirksamkeit an der Oxalidacee *Biophytum sensitivum*, als auch die an *Mimosa pudica* ganz vorwiegend im Filtrat war, während die Wirksamkeit eines Mimosaceenextraktes an *Mimosa*, wie schon gesagt, ganz vorwiegend in der Fällung ist.

SOLTYS, UMRATH und UMRATH haben Extrakte von 6 Phyllanthoideen an *Phyllanthus urinaria* und an *Mimosa pudica* getestet. Von diesen Extrakten waren 5 an *Mimosa pudica* stark wirksam, nur einer, der aus *Daphniphyllum macropodium*, war an *Mimosa* sehr schwach wirksam und an *Phyllanthus urinaria* nur etwas schwächer als der eigene Extrakt. Seine Wirksamkeit war kochbeständig. Bei der Fällung von Extrakten aus *Phyllanthus Urinaria* und *Ph. niruri* mit Quecksilberacetat und mit basischem Bleiacetat zeigte es sich, daß die Wirksamkeit an *Phyllanthus urinaria* immer im Filtrat war, während der größte Teil der Wirksamkeit an *Mimosa* in den Fällungen war. Bei der Fällung eines *Neptunia*-Extraktes mit Quecksilberacetat war der überwiegende Teil der Wirksamkeit an *Phyllanthus* im Filtrat, der überwiegende Teil der Wirksamkeit an *Mimosa*, wie schon bekannt, in der Fällung.

Die besprochenen Befunde zeigen, daß sich die Erregungssubstanz der Oxalidaceen und die der Phyllanthoideen bei der Fällung mit Quecksilberacetat und bei der mit basischem Bleiacetat anders verhalten, als die Erregungssubstanzen der zu den Leguminosen gehörigen Mimosaceen und Papilionaceen. Sie zeigen weiter, daß die in Pflanzenextrakten außer der Erregungssubstanz in mehr oder weniger großer Menge vorkommenden Stoffe, die Reizbewegungen an Sensitiven auslösen, sich gegenüber den angewandten Fällungsmitteln entweder anders oder auch ähnlich verhalten können wie die an den Sensitiven der eigenen Unterfamilie wirksame Erregungssubstanz.

Umrath [27] hat versucht, die Reaktionen der Staubfäden von *Berberis vulgaris* zur Untersuchung der Erregungssubstanz dieser Pflanze zu verwenden. Die Versuche haben bisher noch nicht zu bemerkenswerten und gesicherten Ergebnissen geführt.

Hesse hat angegeben, daß die Erregungssubstanz in nicht gekochten Extrakten aus *Mimosa* durch eine Oxydase inaktiviert wird. Eine solche fermentative Inaktivierung könnte man in Analogie zu tierphysiologischen Befunden erwarten. Ich habe in unveröffentlichten Versuchen mit nicht erwärmten Reibextrakten aus Blättern von *Mimosa pudica* sowohl beim Stehenlassen an Luft in dünner Schicht durch 24 Std, als auch beim Durchperlen von Sauerstoff durch 16 Std nicht die geringste Wirksamkeitsabnahme im Vergleich zu gekochten, normal aufbewahrten Kontrollextrakten gefunden. Zumal die Versuche von Hesse in sich widerspruchsvoll sind, erscheint mir ein die Erregungssubstanz bei *Mimosa* abbauendes Ferment nicht erwiesen.

Soltys, Umrath und Umrath haben aus Blättern von *Mimosa pudica*, die bei $1^1/_2$ Std Aufenthalt in Ätherdämpfen abgestorben waren, nur $^1/_2$—$^1/_4$ der Wirksamkeit von frischen Blättern erhalten und nach $2^1/_2$—$3^1/_2$ Std Aufenthalt in Ätherdämpfen nur mehr $^1/_{10}$ und auch aus unter Ätherdampf abgestorbenen Kurztrieben von *Phyllanthus urinaria* erhielten sie einen weniger wirksamen Extrakt als aus frischen. Umrath [27] hat bei *Berberis vulgaris* Extrakte aus unter Ätherdampf abgestorbenen Blättern halb so wirksam gefunden wie solche aus frischen. Diese Ergebnisse können so gedeutet werden, daß der Äther in schon abgestorbenen Zellen eine Reaktion blockiert, die sonst bei der Extraktion ausgelöst wird und zur Bildung von Erregungssubstanz aus einer Vorstufe führt. Sie können aber auch durch die Annahme gedeutet werden, daß der Äther, vielleicht durch Verdrängung von Strukturen, die Erregungssubstanz mit einem Ferment zusammenbringt, das sie inaktiviert.

Umrath [10] hat als erster aus dem herabgesetzten Längenwachstum täglich mehrmals durch Schütteln gereizter Mimosen geschlossen, daß die Erregungssubstanz ein Antagonist des Wuchsstoffes ist. Ich will aber Untersuchungen dieser Art erst später besprechen und mich zunächst denjenigen von Soltys, Umrath und Umrath mit gereinigten Substanzen zuwenden. Hypokotyle mit Keimwurzeln von *Neptunia plena*, die aus Samen vor oder nach dem Einquellen gewonnen waren und von denen Plumula und Keimblätter entfernt waren, wurden 2—3 Tage in Nährlösung nach White wachsen gelassen. Enthielt die Nährlösung im Kubikzentimeter soviel Erregungssubstanz aus *Neptunia*, wie in 1 g frischen Blättern enthalten ist, so erreichten die Hypokotyle im Mittel von 9 Versuchsgruppen mit insgesamt 249 Versuchspflanzen und ebensovielen Kontrollen nur $95{,}0 \pm 1{,}9\%$ der Länge der Kontrollen. Eine Wachstumshemmung durch die Erregungssubstanz ist also sehr wahrscheinlich, wenn der Effekt auch etwas kleiner ist, als sein dreifacher mittlerer Fehler. Der mittlere Fehler ist hier und im folgenden immer angegeben.

In fünf entsprechenden Versuchsgruppen, bei denen die White-Lösung Heteroauxin $1:10^5$ enthielt, erreichten die Hypokotyle nur 64% der Länge der Kontrollen. In fünf weiteren Versuchsgruppen, bei denen die White-Lösung neben Heteroauxin $1:10^5$ noch soviel Erregungssubstanz, wie 1 g frischen *Neptunia*-Blättern entspricht, im Kubikzentimeter enthielt, war die Länge der

Hypokotyle 122,2 ± 1,9% von derjenigen in Heteroauxin allein. In je einer weiteren derartigen Versuchsgruppe war den Samen nur die Hälfte der Keimblätter abgeschnitten worden; das Wachstum der Kontrollen war dadurch mehr als verdoppelt. Mit Heteroauxin $1:10^5$ wurde nur 25% der Länge der Kontrollen erreicht, mit Heteroauxin $1:10^5$ und Erregungssubstanz in der oben angegebenen Konzentration 168% der Länge in Heteroauxin allein. Nimmt man das Mittel aus dieser Versuchsgruppe und den 5 Versuchsgruppen ohne Keimblätter, so erhält man für die Länge der Hypokotyle in Heteroauxin und Erregungssubstanz 130,0 ± 5,4% der Länge in Heteroauxin allein. Der Befund, daß die Erregungssubstanz an den Hypokotylen der Wachstumshemmung durch Heteroauxin $1:10^5$ entgegenwirkt, ist statistisch sehr gut gesichert, die Effekte sind 5,6 bzw. 11,7 mal so groß wie ihre mittleren Fehler. Heteroauxin $1:10^6$ hat das Längenwachstum nicht mehr in allen Versuchsgruppen gehemmt, im Mittel von 4 Versuchsgruppen ohne Keimblätter war die Länge der Hypokotyle in Heteroauxin $1:10^6$ 73% der der Kontrollen, in einer Versuchsgruppe mit zur Hälfte entfernten Keimblättern 79%. Die Zugabe von Erregungssubstanz in der oben angegebenen Konzentration wirkte nur in den Versuchsgruppen deutlich, in denen Heteroauxin allein das Längenwachstum gehemmt hatte. Im Mittel der 4 Versuchsgruppen ohne Keimblätter war die Länge der Hypokotyle in Erregungssubstanz und Heteroauxin $1:10^6$ 124,5 ± 12,9% von der Länge in Heteroauxin allein, bei der Versuchsgruppe mit halb erhaltenen Keimblättern waren es 131% und im Mittel aller 5 Versuchsgruppen 125,8 ± 10,0%. Die statistische Sicherung ist in diesen Versuchen deswegen weniger gut, weil die Erregungssubstanz in den 2 Versuchsgruppen keine deutliche Wirkung hatte, in denen Heteroauxin $1:10^6$ das Wachstum der Hypokotyle nicht deutlich hemmte.

Für die Hypokotyle zeigen die besprochenen Versuche, daß die Erregungssubstanz das normale, wuchsstoffgeförderte Wachstum hemmt und das durch hohe Wuchsstoffkonzentrationen gehemmte Wachstum fördert. Die Erregungssubstanz kann also bezüglich des Längenwachstums der Hypokotyle als Antagonist des Wuchsstoffes gelten. Das Wurzelwachstum war in den besprochenen Versuchen ebenso durch Heteroauxin gehemmt wie das der Hypokotyle, die Erregungssubstanz hatte aber keinen erkennbaren Einfluß auf das Wurzelwachstum.

Die Keimung mancher rasch keimender Samen wird durch Heteroauxin verzögert. SOLTYS, UMRATH und UMRATH haben untersucht, ob die Erregungssubstanz auch hier als Antagonist des Heteroauxins wirkt. Als Mimosaceen haben sie geritzte Samen von *Neptunia plena* verwendet, als Papilionaceen geritzte Samen von *Aeschinomene indica* und Samen von *Lupinus albus*, die bei 30,5° C alle in 2—5 Tagen keimten. Zunächst haben sie mit einer weitgehend gereinigten Mimosaceenerregungssubstanz aus *Neptunia plena* an Samen von *Neptunia plena* gezeigt, daß die Erregungssubstanz die Samenkeimung gegenüber der in Wasser, wenn überhaupt, so kaum merklich fördert, auch wenn im Kubikzentimeter soviel Erregungssubstanz enthalten ist, wie in 5 g frischen Blättern. Die starke Keimungsverzögerung durch Heteroauxin $1:10^4$ läßt sich aber durch Zusatz der genannten Menge an Erregungssubstanz fast vollständig beheben. Die weniger starke Keimungsverzögerung durch Heteroauxin $1:10^5$ ließ sich durch soviel Erregungssubstanz im Kubikzentimeter, wie in 0,5 g frischen Blättern enthalten ist, weitgehend beheben, durch soviel, wie in 0,1 g frischen Blättern enthalten ist, deutlich verringern und durch soviel, wie in 0,02 g frischen Blättern enthalten ist, eben merklich verringern.

Mit weniger weit gereinigten Erregungssubstanzen der Mimosecee *Neptunia plena* und der Papilionacee *Medicago sativa* haben SOLTYS, UMRATH und UMRATH

auch die Spezifität der Wirkung bei der Samenkeimung untersucht, wobei soviel Erregungssubstanz im Kubikzentimeter angewandt wurde, als in 0,1 g frischer Blätter enthalten ist und Heteroauxin in der Verdünnung $1:10^4$. Es zeigte sich an den Samen der Mimosacee *Neptunia plena*, daß die heteroauxinbedingte Keimungsverzögerung durch Zugabe von Papilionaceenerregungssubstanz nicht beeinflußt wird, durch Mimosaceenerregungssubstanz aber deutlich verringert wird. Umgekehrt war an den Samen der Papilionaceen *Aeschinomene indica* und *Lupinus albus* die Mimosaceenerregungssubstanz unwirksam, während die Papilionaceenerregungssubstanz bei beiden Papilionaceen die heteroauxinbedingte Keimungsverzögerung beträchtlich verringerte. Es zeigte sich also hier bei der Beeinflussung der Samenkeimung, ebenso wie es sich beim Test an Sensitiven schon gezeigt hat, daß die Erregungssubstanzen der Mimosaceen und der Papilionaceen voneinander verschieden sind.

Fitting [2] hat gezeigt, daß Extrakte aus *Vallisneria* und solche aus *Elodea* in gleicher Weise Protoplasmaströmung in den Blattzellen beider Pflanzen auslösen, wobei die Empfindlichkeit von *Elodea densa* und *E. callitrichoides* 20 bis 30mal geringer war als die von *Vallisneria spiralis*. In einer Reihe weiterer Untersuchungen ist Fitting [3,], [4], [6] zu der Ansicht gekommen, daß die wirksame Substanz in den Blattextrakten l-Histidin, N-l-Methylhistidin oder eine sehr ähnliche Verbindung ist. Da sich die Protoplasmaströmung dieser Pflanzen durch verschiedene Reize, wie Licht, Temperaturschwankungen und mechanische Reize, auslösen läßt, haben Soltys, Umrath und Umrath diese Protoplasmaströmung als Begleiterscheinung des Erregungsvorgangs angesehen und die wirksame Substanz in den Blattextrakten als die Erregungssubstanz der Hydrocharitaceen. An Sprossen von *Elodea densa* und *E. canadensis*, die bei schwachem Licht wuchsen, damit sie selbst nicht zu viel Erregungssubstanz bildeten, hemmte Histidin $1:10^5$ das Längenwachstum. War Heteroauxin in überoptimaler Konzentration, $1:10^4$, vorhanden, so schien Histidin die Heteroauxinhemmung abzuschwächen. Histidin hat auch in den Verdünnungen $1:10^5$ bis $1:10^8$ allein und in Kombination mit Heteroauxin das Austreiben von Achselknospen gefördert, wie übrigens auch Heteroauxin $1:10^5$ und $1:10^4$ das Austreiben von Achselknospen förderte. Der Allgemeinzustand der Pflanzen wurde durch Histidin $1:10^8$ bis $1:10^6$, mitunter auch noch durch Histidin $1:10^5$ gebessert, auch bei gleichzeitiger Gegenwart von Heteroauxin. Wir sehen aus diesen Versuchen, daß bei den Hydrocharitaceen das Histidin bezüglich des Längenwachstums ein Antagonist des Wuchsstoffes ist, während das Austreiben der Achselknospen von beiden Substanzen gefördert wird, so daß sie hier Synergisten sind. Wir werden dasselbe Verhalten auch noch bei der Erregungssubstanz von *Mimosa* kennenlernen.

Von dem Gedanken ausgehend, daß die Erregungssubstanz höherer Pflanzen die Wachstumshemmung und die Keimungsverzögerung großer Heteroauxindosen verringert, hat Umrath [23] bei Pilzen untersucht, ob sich die Wachstumshemmung von Heteroauxin durch Pilzextrakte verringern läßt. Bei den 2 Mucorineen *Phycomyces blakesleeanus* und *Rhizopus nigricans* hatten Extrakte aus *Phycomyces* und aus *Rhizopus* diese Wirkung, nicht aber ein Extrakt aus der Aspergillacee *Penicillium*. An *Penicillium crustaceum* wirkten alle 3 Pilzextrakte; es hatten zwar auch hier die Mucorineenextrakte die wesentlich stärkere Wirkung, aber es wirkte doch auch der eigene *Penicillium*-Extrakt, der an den Mucorineen gar nicht wirkte. Da an *Phycomyces* und an *Penicillium* ohne Heteroauxin keiner der Pilzextrakte das Wachstum förderte und eine solche Förderung bei *Rhizopus* auch nur gering war, ist es wahrscheinlich, daß die Pilzextrakte Stoffe enthalten, welche vorwiegend bei Arten der eigenen Familie die Wachstumshemmung großer

Heteroauxindosen verringern und somit eine Wirkung entfalten, wie sie uns von den Erregungssubstanzen der höheren Pflanzen bekannt ist.

Ich komme nun zu denjenigen Untersuchungen, in denen die Effekte oftmaliger Reizung als Wirkungen der Erregungssubstanz aufgefaßt wurden. Wie schon erwähnt, hat als erster UMRATH [10] an *Mimosa pudica* gezeigt, daß täglich zwölfmalige Reizung durch Schütteln auch im Schatten kurze Internodien entstehen läßt, wie sie die Sonnenpflanzen mit und ohne Reizung in gleicher Weise haben. Im Schatten hemmt die bei den Schüttelreizen entstehende Erregungssubstanz das Längenwachstum der Internodien bis um $^1/_3$. Bei starkem Licht bedingen die durch Licht ausgelösten Erregungsvorgänge offenbar schon den maximalen Effekt, der durch die mechanischen Reize nicht mehr gesteigert werden kann. Bei den Schattenpflanzen wurde durch die mechanischen Reizungen auch das Austreiben von Achselknospen und damit die Verzweigung gefördert. Diese Beobachtungen wurden von BÜNNING und LEMPPENAU bestätigt. In Abb. 12 sind zwei ihrer Pflanzen wiedergegeben; man erkennt an der rechten, durch $7^1/_2$ Wochen täglich 14mal gereizten Mimose die kürzeren Internodien und die stärkere Verzweigung. Beide Effekte kennen wir schon von *Elodea* aus der oben besprochenen Untersuchung von SOLTYS, UMRATH und UMRATH. Bei der Wirkung auf das Streckungswachstum ist die Erregungssubstanz ein Antagonist des Wuchsstoffes, bei der Förderung des Austreibens der Achselknospen wirken die beiden Substanzen aber synergistisch, beiden entgegen der Substanz für korrelative Hemmung.

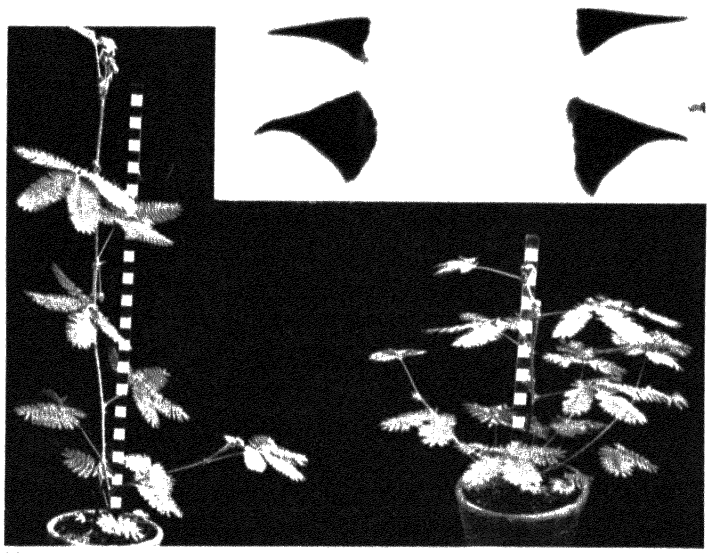


Abb. 12. *Mimosa pudica*. Links: während der ganzen Entwicklung vor mechanischer Reizung geschützt. Rechts: $7^1/_2$ Wochen lang täglich 14mal gereizt. (Aus BÜNNING [11].) Rechts oben: Stacheln des 11. Internodiums, oben von einer ungereizten und unten von einer 14mal täglich gereizten *Mimosa*. (Von Herrn Prof. BÜNNING zur Verfügung gestelltes Original.)

UMRATH [10] fand bei den gereizten Mimosen besonders im Schatten, aber auch in der Sonne die Zahl der abgestorbenen Blütenstände geringer als bei den ungereizten. Die Reizung verringerte die Zahl der abgestorbenen Blütenstände immer auf weniger als die Hälfte, obzwar die Gesamtzahl der Blütenstände durch die Reizung nicht vermindert war. Der Effekt der Reizung war nur absolut gering, weil auch bei den nicht gereizten Pflanzen nur ein sehr kleiner Teil der Blütenstände abstarb. In den Versuchen von BÜNNING und LEMPPENAU war bei den gereizten Mimosen die Lebensdauer der Blätter und Nebenblätter auffallend verlängert. Diese Befunde deuten darauhin, daß ein erhöhter Gehalt von Erregungssubstanz auf den Allgemeinzustand der Pflanzen günstig wirkt, was mit dem oben erwähnten günstigen Einfluß von Histidin auf den Allgemeinzustand von *Elodea* übereinstimmt.

In einer Reihe von Untersuchungen ist BÜNNING mit seinen Mitarbeitern auch bei anderen Pflanzen zu entsprechenden Ergebnissen gekommen. BÜNNING [10] konnte das Längenwachstum der Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* im Dunkeln durch mechanische Reize soweit hemmen, daß die Epikotyle nicht länger wurden

wie am Tageslicht. BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN zeigten, daß das Längenwachstum der Hypokotyle von *Sinapis alba* durch mechanische Reize und durch Lichtreize verringert wird. Von *Coprinus*-Fruchtkörpern hat schon BORRISS gefunden, daß mechanische Reize ähnliche formative Wirkungen haben können wie Lichtreize. BÜNNING, GRÖNER und STIEFEL haben dann die Auffassung vertreten und durch Versuche gestützt, daß diese formativen Wirkungen die Folgen von Erregungsvorgängen sind.

Die Untersuchungen von BÜNNING und seinen Mitarbeitern gehen in drei sehr wesentlichen Punkten über das bisher Besprochene hinaus. Sie zeigen 1. daß von den Lichtwirkungen einige durch Erregungsvorgänge bedingt sind und andere nicht, 2. daß die Erregungsvorgänge auch die Gewebedifferenzierung beeinflussen und 3. daß sich die Auffassung, daß Licht und mechanische Reize über die Auslösung von Erregungsvorgängen wirken, durch den Nachweis von Refraktärstadien stützen läßt.

Zunächst hat BÜNNING [10] an den Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* gezeigt, daß sich ihr im Dunkeln starkes Längenwachstum durch Licht bis zu demselben Grad hemmen läßt wie durch mechanische Reize, daß aber nur das Licht das Wachstum der Blattspreite fördert. In Übereinstimmung damit fand er, daß es sich um zweierlei Lichtwirkungen handelt, indem bei der formativen Wirkung auf die Blätter vor allem das rote Licht wirksam ist, während das Wachstum der Stengelorgane viel stärker durch kurzwelliges Licht beeinflußt wird. BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN sehen bei *Sinapis alba* die lichtbedingte Wachstumshemmung der Hypokotyle als Folge von Erregungsvorgängen an, nicht aber die lichtbedingte Verlängerung der Blattstiele der Keimblätter, bei welcher der rote Anteil der Strahlung wirksamer ist.

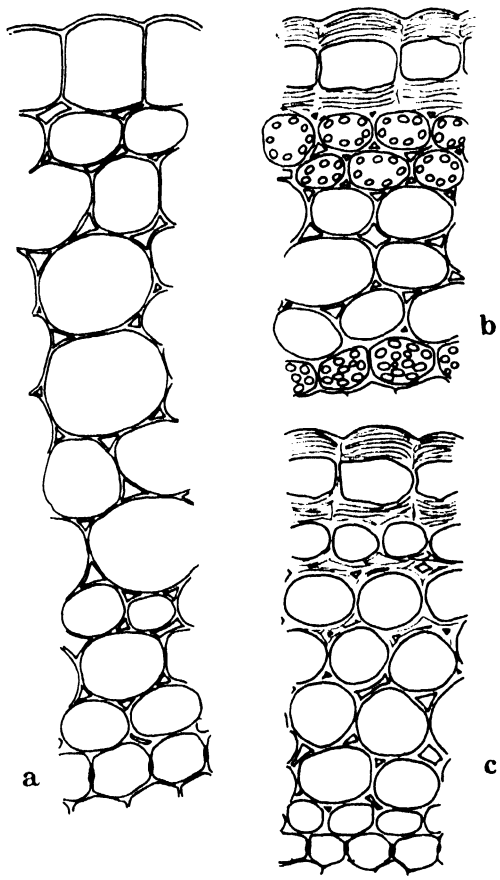


Abb. 13a—c. *Vicia faba*. Querschnitt durch das zweite Internodium. a Im Dunkeln ohne mechanische Reizung gewachsen. b Im Tageslicht gewachsen. c Im Dunkel unter dem Einfluß mechanischer Reize gewachsen. (Aus BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN.)

Den Einfluß von Reizen auf die Gewebedifferenzierung haben BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN an *Vicia faba* untersucht. Die Epidermis ist bei den im Dunkeln gewachsenen, ungereizten Pflanzen dünnwandig, bei den im Dunkeln gewachsenen, mechanisch gereizten Pflanzen und bei den im Tageslicht aufgewachsenen Pflanzen sind die Außen- und Innenwände der Epidermis stark verdickt, während die Radialwände dünn bleiben. Abb. 13 zeigt diese Verhältnisse sowie die Unterschiede im Rindenparenchym, das bei den im Dunkeln ohne mechanische Reizung aufgewachsenen Pflanzen mächtig entwickelt ist und aus großen dünnwandigen Zellen besteht. Bei den im Tageslicht und bei den im Dunkeln unter dem Einfluß mechanischer Reize aufgewachsenen Pflanzen ist die Mächtigkeit des Rindenparenchyms verringert. Seine äußeren Schichten sind bei den mechanisch gereizten Pflanzen kollenchymatisch verdickt, bei den im Licht gewachsenen Pflanzen enthalten diese Zellen Chlorophyll und ihre Wände sind nicht in der Weise verdickt. Eine Endodermis mit Casparyschem Streif

zeigte sich bei allen im Dunkeln aufgewachsenen Pflanzen; es ist die unterste Zellreihe in Abb. 13a bei den ungereizten und in Abb. 13c bei den gereizten Pflanzen. Die lichtbedingte Verhinderung der Ausbildung einer solchen Endodermis hat also mit Erregungsvorgängen und mit Erregungssubstanz nichts zu tun. Im Zentralzylinder der im Dunkeln gewachsenen Pflanzen war der Unterschied zwischen gereizten und nicht gereizten Pflanzen nicht sehr groß.

Große Unterschiede in der Gewebedifferenzierung beobachteten BÜNNING und LEMPPENAU bei *Mimosa pudica*. Diese Versuche waren von längerer Dauer und die Versuchsgruppen waren in Licht sehr verschiedener Intensität und, anscheinend bei Licht mittlerer Intensität, wurden 2 Gruppen mechanisch gereizt, zwei andere nicht. Die mechanischen Reize und starkes Licht bedingten eine kräftigere Entwicklung der Stacheln, wie das Abb. 12 zeigt, es war dabei die Zahl der Zellen vermehrt, bei den mechanisch gereizten Pflanzen an der Stachelbasis in der Querachse um etwa 50%. Die mechanisch oder durch starkes Licht gereizten Pflanzen hatten ein stärkeres Dickenwachstum und eine mächtigere Ausbildung des Korkes, die Peridermbildung erfolgte früher. Das gehemmte Längenwachstum der mechanisch oder durch starkes Licht gereizten Pflanzen beruht in der Epidermis, Rinde und im Mark auf einer geringeren Zellstreckung, die Zahl der Zellen war nicht reduziert. Der geschlossene Cambiumring wurde bei den auf die eine oder auf die andere Art gereizten Pflanzen früher ausgebildet, der Gefäßbündelring erreichte eine größere Mächtigkeit und die Verholzung war verstärkt. Die Wurzeln waren bei den mechanisch oder durch starkes Licht gereizten Pflanzen kräftiger, was auf einer Vergrößerung und Vermehrung der Zellen vor allem im Zentrazylinder beruhte. Auffallend war die Vermehrung der Zellenzahl im Holzkörper, die Gefäße waren weitlumiger und zahlreicher. Die Wurzeln der nicht mechanisch gereizten Pflanzen und der Schattenpflanzen waren im allgemeinen triarch, die der mechanisch oder durch starkes Licht gereizten Pflanzen waren vorwiegend tetrarch, gelegentlich auch pentarch. Bei den auf die eine oder andere Art gereizten Pflanzen war das Wurzelsystem dichter, vor allem indem am Wurzelhals zahlreiche Seitenwurzeln erster Ordnung angelegt wurden.

Ich möchte die Bedeutung der Befunde von BÜNNING und LEMPPENAU für 2 Fragen noch besonders hervorheben. Die frühe Peridermbildung, die frühe Ausbildung eines geschlossenen Cambiumringes und die vermehrte Zellenzahl im Holzkörper und in den Stacheln bei den mechanisch oder durch Licht gereizten Pflanzen deuten auf vermehrte Zellteilungen und so scheinen mir diese Befunde die Ansicht von UMRATH [7] und von UMRATH und SOLTYS zu bestätigen, daß die Erregungssubstanz Zellteilungen auslöst, zu der diese Autoren auf Grund der zellteilungsauslösenden Wirkung von Papilionaceenextrakten bzw. von gereinigter Papilionaceenerregungssubstanz an Perikarpien von *Phaseolus* gekommen sind.

Die mechanischen Reize und die Lichtreize, die BÜNNING und LEMPPENAU angewandt haben, trafen nur die oberirdischen Teile der Pflanzen; aber auch in den Wurzeln war die Gewebedifferenzierung stark beeinflußt. Wir wissen, daß so schwache Reize, wie sie in diesen Versuchen angewandt wurden, bei *Mimosa pudica* nicht zur Erregungsleitung über größere Entfernung führen, keinesfalls zu Erregungsleitung bis in die Wurzeln. Man muß hier also annehmen, daß der Reizeffekt durch Erregungssubstanz auf größere Entfernung übertragen wird. Eine solche Wirkung durch Ausbreitung über größere Entfernung ist den Pflanzenphysiologen vom Wuchsstoff bekannt, sie muß aber offenbar auch für die Erregungssubstanz angenommen werden.

Schon im vorigen Abschnitt über Refraktärstadien wurden diejenigen Arbeiten besprochen, die aus dem Befund, daß ein intermittierender Reiz wirksamer ist als ein kontinuierlicher gleicher Gesamtdauer oder daß ein Lichtreiz weniger

wirksam ist, wenn er unmittelbar nach einem mechanischen Reiz geboten wird, schließen, daß die Reize Erregungsvorgänge mit Refraktärstadien auslösen. Es handelt sich um die Untersuchungen von BÜNNING [8] an *Phaseolus*-Gelenken, von BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN an Keimpflanzen von *Sinapis*, von BÜNNING, GRÖNER und STIEFEL und von STIEFEL an *Coprinus*-Fruchtkörpern, alle mit Lichtreizen und mechanischen Reizen und von BÜNNING und GLATZLE mit geotropischer Reizung von *Lepidium*-Wurzeln und *Avena*-Koleoptilen.

Die besprochenen Untersuchungen sind als die ersten tastenden Versuche zu werten, um andere Wirkungen der Erregungssubstanz als die Auslösung von Erregungsvorgängen nachzuweisen. Es wird noch umfangreicher Untersuchungen mit kombinierter Anwendung aller bekannten Methoden bedürfen, um die Bedeutung der Erregungssubstanz für Bewegungen und Wachstum der Pflanzen auch nur in groben Umrissen zu erkennen. Man kann aber einen solchen Einfluß schon jetzt vermuten. Es ist ja kaum vorstellbar, daß eine Substanz, die durch alle Reize, welche Erregungsvorgänge auslösen, gebildet wird und die das Streckungswachstum beeinflußt, Zellteilungen auslöst, das Austreiben von Achselknospen fördert und die Gewebedifferenzierung beeinflußt, ohne Einfluß auf die Tropismen ist. Die Aussage, wenn eine reine Wuchsstofftheorie die Tropismen vollständig erklärt, so ist sie falsch, ist wahrscheinlich nicht so paradox wie sie klingt, konzilianter kann man in Anlehnung an BÜNNING [11] sagen, was die reine Wuchsstofflehre als verändertes Reaktionsvermögen auf Wuchsstoff ansieht, wird zum Teil Wirkung der Erregungssubstanz sein.

10. Die Erregungsleitung.

Unsere Kenntnisse über die Erregungsleitung stammen in so hohem Maße aus Untersuchungen über Aktionspotentiale, daß ich einiges über die Ableitbarkeit von Aktionspotentialen bei höheren Pflanzen vorausschicken will. Die bisher verwendeten Arten der Ableitung von Blättern, Blattstielen oder Sprossen sind extracellulär, also von außen in bezug auf die einzelnen Zellen, sowohl wenn eine Metallnadel in den zu untersuchenden Pflanzenteil eingestochen wird, als auch wenn vom ganzen Pflanzenteil von außen abgeleitet wird. So weit bekannt, sind die Aktionspotentiale im letzteren Fall von geringerem Ausmaß, was anzeigt, daß sich die erregungsleitenden Zellen im Inneren befinden und daß Epidermis und primäre Rinde bezüglich der Erregungsleitung nur eine indifferente Hülle bilden.

Die Ableitung kann von 2 Stellen des erregungsleitenden Pflanzenteils erfolgen, man spricht dann von diphasischer Ableitung, weil der Erregungsvorgang zunächst an der zuerst erreichten Ableitungsstelle eine elektrische Veränderung bedingt, er macht sie gegenüber ihrem früheren Zustand elektrisch negativ, und dann, bei Erreichung der zweiten Ableitungsstelle, eine gegensinnige elektrische Veränderung, die zweite Phase des diphasischen Aktionspotentials, indem er nun auch die zweite Ableitungsstelle gegenüber ihrem früheren Zustand elektrisch negativ macht. Die Ableitung kann aber auch von einer Stelle des erregungsleitenden Pflanzenteils und von einer zweiten Stelle erfolgen, die von der Erregung nicht erreicht wird, etwa von einer abgetöteten Stelle oder von einer auf genügend tiefer Temperatur gehaltenen Stelle oder aus der Erde, in der die Pflanze wurzelt, also vom gesamten Wurzelsystem. Man nennt eine solche Ableitung eine monophasische, weil sie im wesentlichen durch den Erregungsvorgang an der einen Ableitungsstelle bedingt ist. Die Abb. 45 und 46 zeigen eine monophasische und eine diphasische Ableitung von Blattstielen von *Phaseolus* beim Anbrennen des Laminargelenkes. Da das Ausmaß des Aktionspotentials mit zunehmendem

Leitungsweg abnimmt, erscheint die zweite Phase in Abb. 46 nur als frühzeitiger, scharf einsetzender Rückgang der ersten Phase. Die aus der Zeit zwischen dem Beginn der ersten und dem der zweiten Phase und aus der Entfernung zwischen den Ableitungselektroden berechnete Leitungsgeschwindigkeit stimmt mit der überein, die man bei monophasischer Ableitung beim Durchschneiden des Blattstiels erhält (UMRATH [8]).

Vielleicht am häufigsten ist die Ableitung von einem Pflanzenteil und aus der Erde, in der die Pflanze wurzelt, angewandt worden, weil sie leicht durchzuführen und, wenigstens in groben Zügen, verhältnismäßig leicht zu deuten ist. Bei allen Abbildungen dieses und des übernächsten Abschnittes, bei denen nur eine Ableitungsstelle angegeben ist, erfolgte die zweite Ableitung aus der Erde, in der die Pflanze wurzelte. Tatsächlich beobachtet man allerdings bei dieser Art der Ableitung vielfach auch gewisse Spannungsänderungen, die nicht durch Vorgänge an der Ableitungsstelle bedingt sind.

HOUWINK [1] deutet gewisse dieser Potentialänderungen als zweite Phase des Aktionspotentials, die dort entsteht, wo ein Erregungsvorgang nicht allmählich in einem erregungsleitenden Zellstrang erlischt, sondern dort aufhört, wo der Zellstrang endet und an anderes Gewebe grenzt. Dort wirkt der nicht mehr erregte Teil der Pflanze nur wie eine Verlängerung der in der Erde befindlichen zweiten Elektrode. Die zweite Phase des Aktionspotentials kann kleiner sein als die erste, wenn der Erregungsvorgang zum Teil in dem erregungsleitenden Zellstrang erlischt, ehe er sein Ende erreicht. In den Versuchen von HOUWINK an *Mimosa pudica* tritt bei Ableitung vom primären Blattstiel eine solche zweite Phase des Aktionspotentials auf, wenn die Erregung das Hauptgelenk erreicht, wo, wie man auch aus anderen Versuchen weiß, viele erregungsleitende Zellstränge enden. Abb. 14A zeigt ein Aktionspotential vom primären Blattstiel von *Mimosa pudica*, das im abfallenden Teil ein steiles Stück mit einem gewissen Wiederanstieg aufweist; so etwa wäre eine zweite Phase des Aktionspotentials zu erwarten, wenn sie von etwas geringerem Ausmaß wäre als die erste. Bei Ableitung vom Stamm von *Mimosa pudica* tritt in den Versuchen von HOUWINK [1] eine solche zweite Phase des Aktionspotentials auf, wenn die Erregung die Basis des Stammes oder des Hypokotyls erreicht.

Dieselbe Erscheinung deutet SIBAOKA [7] als einen Effekt, der dadurch zustande kommt, daß das erregungsleitende System an einer eng umschriebenen Stelle von einem Medium hoher Leitfähigkeit umgeben ist. Bekanntlich ist bei Ableitung von außen das erregte Gebiet elektrisch negativ gegenüber den Nachbarstellen. Sind die erregungsleitenden Zellen von indifferentem Gewebe umgeben, so fließt durch dieses ein Strom, der das von außen ableitbare Aktionspotential verringert. Ein Erregungsvorgang im Gebiet zwischen den Ableitungselektroden hat im allgemeinen keine elektrische Wirkung auf diese. Tritt aber ein solcher Erregungsvorgang in ein Gebiet ein, in dem das umgebende, indifferente Gewebe eine höhere elektrische Leitfähigkeit hat als in dem bisher durchlaufenen Gebiet, so ist der Stromfluß von dem erregten Teil nach vorne, in den noch nicht erregten größer als nach hinten in den schon erregt gewesenen. Der Spannungsunterschied von dem erregten Teil ist also zu dem erregt gewesenen größer und somit ist der noch nicht erregt gewesene Teil elektrisch negativ gegenüber dem erregt gewesenen. Das Umgekehrte tritt ein, wenn der Erregungsvorgang wieder ein Gebiet geringerer elektrischer Leitfähigkeit des umgebenden Gewebes erreicht. So bewirkt ein an einem Pflanzenteil befindlicher Ring hoher elektrischer Leitfähigkeit einen ähnlichen Effekt an den Ableitungselektroden wie eine zweite Phase des Aktionspotentials. SIBAOKA [7] hat die Richtigkeit dieser Vorstellung durch Modellversuche bestätigt. Abb. 14 aus einer Arbeit

von SIBAOKA [7] zeigt in A ein natürliches Aktionspotential vom primären Blatt- von *Mimosa pudica* bei basipetaler Leitung, wobei die steile Zacke im abfallenden Teil durch die hohe elektrische Leitfähigkeit des Hauptgelenkes bedingt sein soll; in B zeigt sie ein Aktionspotential aus einem sonst ähnlichen Versuch, bei dem am primären Blattstiel 2 Ringe von mit Salzlösung getränkter Baumwolle angebracht waren. Man sieht zwei zusätzliche steile Zacken im Beginn des abfallenden Teiles des Aktionspotentials. SIBAOKA [7] glaubt, daß alle Gelenke von *Mimosa pudica* als Orte höherer Leitfähigkeit solche Effekte bedingen, sei es, daß die erregungsleitenden Zellzüge durch das Gelenk hindurchziehen, wie die des primären Blattstiels durch das Hauptgelenk, sei es, daß die Gelenke außen ansitzen wie die Sekundärgelenke dem primären Blattstiel oder die Tertiärgelenke dem sekundären Blattstiel.

Da, wie wir im einzelnen noch sehen werden, erregungsleitende Zellzüge sensitiver Pflanzen vielfach in Gelenken oder in nächster Nähe von Gelenken endigen,

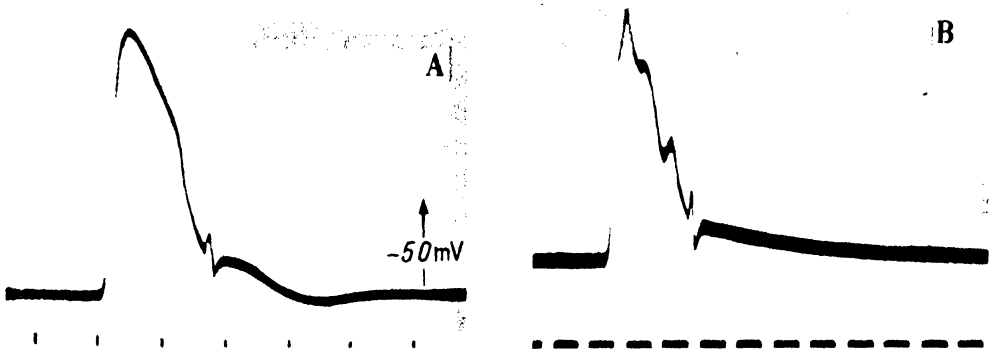


Abb. 14 A u. B. *Mimosa pudica*. Ableitung aus der Mitte des primären Blattstiels und vom Stamm, basipetale Erregungsleitung. A Natürliches Aktionspotential, bei Ausschlag nach oben wird der Blattstiel elektrisch negativ; etwa in der Mitte des abfallenden Teiles des Aktionspotentials positiver Ausschlag (steilerer Abfall der Kurve) zur Zeit als die Erregung das Hauptgelenk erreicht und dann kleiner, rascher, zweiphasischer Ausschlag zur Zeit der Turgorbewegung des Hauptgelenkes. B wie A, aber zwei 3 mm breite Stellen des Blattstiels zwischen Ableitungsstelle und Hauptgelenk mit in Salzlösung getränkter Baumwolle umwickelt; dementsprechend sind zwei zusätzliche positive Ausschläge in der ersten Hälfte des Aktionspotentials zu erkennen. Zeitmarken sec. (Aus SIBAOKA [7].)

haben wir jetzt für Effekte an den Aktionspotentialen, die wie zweite Phasen aussehen, 2 Erklärungsmöglichkeiten: die von HOUWINK, daß es wirklich zweite Phasen der Aktionspotentiale sind, und die von SIBAOKA, daß es Effekte der Umhüllung der erregungsleitenden Zellen mit einem elektrisch gut leitenden Medium sind. Man muß zugeben, daß beide Effekte zu erwarten sind, vielleicht ist die richtige Erklärung eine Kombination der beiden genannten Erklärungsmöglichkeiten. Es ist aber die Frage, welcher Effekt im speziellen Fall überwiegt.

HOUWINK [1] hat seinerzeit eine durchaus plausible Erklärung gegeben, wahrscheinlich ohne an eine andere Möglichkeit zu denken. SIBAOKA hat die Arbeit von HOUWINK [1] gekannt und hätte versuchen sollen, den Geltungsbereich seiner abweichenden Erklärung gegenüber dem der Houwinkschen abzugrenzen. Daß er das nicht getan hat, entspricht der auch sonst bei ihm außerordentlich mangelhaften Literaturberücksichtigung, die vielleicht mit sprachlichen Schwierigkeiten zu entschuldigen ist.

Es erscheint fraglich, wieweit und ob überhaupt das Hauptgelenk von *Mimosa pudica* als Stelle höherer Leitfähigkeit einen Effekt am Aktionspotential des primären Blattstiels bedingt. Die elektrische Leitfähigkeit der Gewebe außerhalb des Phloems dürfte zwar im Hauptgelenk größer sein als im primären Blattstiel, aber die der Gewebe innerhalb des Phloems dürfte umgekehrt im primären Blattstiel größer sein als im Hauptgelenk, wo vor allem das Mark stark reduziert ist.

Aber selbst wenn entsprechende Leitfähigkeitsunterschiede gegeben wären, so wäre zu berücksichtigen, daß SIBAOKA [5] gefunden und durch seine Fig. 2 erläutert hat, daß ein durch einen kurzen Einzelreiz im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* ausgelöstes Aktionspotential knapp vor dem Hauptgelenk auf 42% seines ursprünglichen Ausmaßes reduziert ist, etwa $^1/_2$ mm im Hauptgelenk schon auf 10% und daß es $1^1/_2$ mm im Hauptgelenk nicht mehr nachweisbar ist. Die positive Zacke im absteigenden Teil des Aktionspotentials des primären Blattstiels beginnt nach SIBAOKA [5] zu der Zeit, zu welcher der Beginn des Erregungsvorgangs noch $^1/_2$ mm vom Hauptgelenk entfernt ist und hier erreicht er nur 55% seines früheren Ausmaßes. Das paßt viel besser zu der Vorstellung von HOUWINK, nach der die positive Zacke die zweite Phase des Aktionspotentials ist, die dort entsteht, wo der Erregungsvorgang im primären Blattstiel erlischt, als zu der Vorstellung von SIBAOKA. Die Erregung geht übrigens auch auf die bewegungsfähigen Zellen im Gelenk über, nach SIBAOKA [5] ist die auch in Abb. 14A erkennbare kleine diphasische Zacke im abfallenden Teil des Aktionspotentials des primären Blattstiels durch das Aktionspotential des Gelenkes bedingt. Ob eine mit der Erregung im Gelenk verbundene Widerstandsabnahme nach der Vorstellung von SIBAOKA [7] auf das Aktionspotential im primären Blattstiel von Einfluß sein müßte, läßt sich schwer übersehen.

Noch weniger günstig für die Vorstellung SIBAOKAs scheinen mir die Verhältnisse im oberen Teil des primären Blattstiels von *Mimosa pudica* zu sein. SIBAOKA [7] bildet in seiner Fig. 1 B 2 Aktionspotentiale bei akropetaler Leitung ab, bei deren Ableitung die eine Elektrode am primären Blattstiel, die andere an einem sekundären Blattstiel angebracht war. Gehörte der letztere dem distalen Paar an, so hatte der absteigende Teil des Aktionspotentials zwei steile Zacken, gehörte er dem proximalen Paar an, so hatte er eine steile Zacke vom Ausmaß der beiden anderen zusammen. SIBAOKA glaubt, daß diese Zacken durch die höhere Leitfähigkeit der dem primären Blattstiel außen anliegenden Sekundärgelenke bedingt sind. Richtig an der Deutung von SIBAOKA erscheint mir nur, daß sich das Einzelaktionspotential aus dem primären Blattstiel nicht in einen sekundären Blattstiel fortgesetzt hat. Das Auftreten von 2 Zacken bei Ableitung vom distalen sekundären Blattstiel zeigt, daß sich der Erregungsvorgang im primären Blattstiel noch in das Stück apikal vom proximalen sekundären Blattstielpaar ausgebreitet hat. Das hat aber zur notwendigen Folge, daß bei Ableitung von einem der proximalen sekundären Blattstiele, der ja nur wie eine am primären Blattstiel ansitzende Elektrode wirkt, die zweite Phase des Aktionspotentials derjenigen erregungsleitenden Zellzüge erfaßt wird, die sich in den kurzen, distal anschließenden Teil des primären Blattstiels erstrecken. Man sieht aber daraus schon, daß die einzige zwanglose Deutung die nach HOUWINK [1] ist: die erregungsleitenden Zellzüge, die das Einzelaktionspotential im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* leiten, enden apikal teils dort, wo das proximale, teils dort, wo das distale Paar sekuddärer Blattstiele ansetzt. Benützt man einen proximalen sekundären Blattstiel als zweite Elektrode, so erhält man die gesamte zweite Aktionspotentialphase, wenn die Erregung seine Ansatzstelle am primären Blattstiel erreicht. Benützt man einen distalen sekundären Blattstiel als zweite Elektrode, so erhält man, wenn die Erregung die Ansatzstelle der proximalen sekundären Blattstiele erreicht, die zweite Phase des Aktionspotentials von den erregungsleitenden Zellzügen, die dort enden, und wenn die Erregung die Ansatzstelle der distalen sekundären Blattstiele erreicht, die zweite Phase des Aktionspotentials von den übrigen. Die Summe dieser zwei zweiten Phasen ist, wie auch das Experiment ergibt, ebenso groß wie die gesamte zweite Aktionspotentialphase bei Ableitung von einem proximalen sekundären Blattstiel.

Auch die in Abb. 24 nach SIBAOKA [7] wiedergegebenen Aktionspotentiale vom sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* scheinen mir für die Auffassung von HOUWINK und gegen die von SIBAOKA zu sprechen. Die Ableitung erfolgte in Abb. 24a aus der Mitte des sekundären Blattstiels und vom Stamm, in b von der Stelle zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk des sekundären Blattstiels und vom Stamm. Die Deutung von SIBAOKA [7] ist die, daß der große positive Ausschlag (nach unten) in Abb. 24a dadurch bedingt ist, daß das elektrisch gut leitende Sekundärgelenk die erregungsleitenden Zellen an der Basis des sekundären Blattstiels umgibt. Derselbe Effekt soll das Aktionspotential in b verkleinern. Für diese Deutung sollte der große positive Ausschlag in a später beginnen als der negative in b, da die Ableitungsstelle in b noch vor dem Sekundärgelenk liegt, und das Aktionspotential in b sollte nicht von Beginn an im ganzen reduziert sein, sondern nach anfänglich normalem Verlauf eine positive Zacke erkennen lassen. Eine Deutung in Anlehnung an Vorstellungen von UMRATH [2], [4] scheint mir dem tatsächlichen Befund viel besser gerecht zu werden. UMRATH ist zu der noch ausführlich zu besprechenden Auffassung gekommen, daß sich an der Basis des sekundären Blattstiels, zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk, eine Dekrementstelle der Erregungsleitung befindet, an der Einzelaktionspotentiale erlöschen. Ein solches erlöschendes Aktionspotential wäre das in Abb. 24b. Dort, wo das Aktionspotential erlischt, entsteht die zweite Aktionspotentialphase bei der Ableitung von weiter entfernten, von der Erregung nicht mehr erreichten Geweben, also der große positive Ausschlag in Abb. 24a. Mit dieser Auffassung stimmt es überein, daß dieser positive Ausschlag in a gleichzeitig mit dem reduzierten Aktionspotential in b auftritt.

Die besprochenen Effekte sind sicher nicht die einzigen elektrischen Erscheinungen, die sich bei den gebräuchlichen Arten der elektrischen Ableitung von Pflanzenteilen den Aktionspotentialen überlagern. Oft beobachtet man, wenn der Pflanzenteil, von dem man ableitet, in einiger Nähe von der Ableitungsstelle durchschnitten wird, unmittelbar beim Schnitt eine elektrische Negativierung, die mehr oder weniger rasch, oft nur sehr langsam, zurückgeht. Abb. 36 zeigt einen solchen Fall von der Blattspindel von *Biophytum*; erst nach einer Leitungszeit von einigen Sekunden setzt sich das erste der rhythmischen Aktionspotentiale auf die sofort beim Schnitt einsetzende Negativierung auf.

Es sei noch daran erinnert, daß nach SIBAOKA [5] der langdauernde Teil der elektrischen Veränderung bei der Hauptgelenksreaktion von *Mimosa pudica* durch die Bewegung bedingt ist. In dem Abschnitt über Refraktärstadien wurde darauf hingewiesen, daß die Wasserabgabe und die Wasseraufnahme bewegungsfähiger Zellen möglicherweise elektrische Spannungsänderungen bedingen. Diese und ähnliche Effekte sind zu wenig analysiert, um sie hier näher zu besprechen.

Neptunia plena.

Die Erregungsleitung bei *Neptunia plena* ist lange nicht so gut ausgebildet, wie bei der meist untersuchten *Mimosa pudica*, sie entspricht aber wahrscheinlich weit mehr der durchschnittlich bei sensitiven Mimosaceen vorkommenden. Die folgende Darstellung bezieht sich auf UMRATH [4], [8], [20].

Erregungsvorgänge, die durch einen einzelnen elektrischen Öffnungsinduktionsschlag am sekundären Blattstiel oder durch das Durchschneiden eines Blättchens ausgelöst werden, erlöschen meist bald. Erregungsleitung über einige Zentimeter mit geringer, aber gleichbleibender und leicht meßbarer Geschwindigkeit erhält man durch mit dem Wagnerschen Hammer erzeugte rhythmische Induktionsströme von 10—20 sec gesamter Reizdauer. Beim Anbrennen eines

sekundären Blattstiels erhält man im sekundären und im primären Blattstiel eine wesentlich höhere Leitungsgeschwindigkeit als bei elektrischen Reizen. Diese rasche Leitung läßt sich sonst nur noch durch mechanische Verletzungen auslösen. Beim Durchschneiden eines sekundären Blattstiels ist die rasche Leitung meist nur über einige Millimeter zu beobachten und es schließt sich ihr unvermittelt die langsame Leitung mit meist wesentlich weiterer Ausbreitung an. Wir sehen hier, wie bei allen bisher untersuchten Mimosaceen und Caesalpiniaceen, 2 Arten der Erregungsleitung, eine langsame und eine rasche.

Da auch in letzter Zeit von manchen Autoren die Ansicht vertreten wurde, daß sich die rasche Leitung bei *Mimosa pudica* in den von HABERLANDT [1] beschriebenen Schlauchzellen abspielt, sei besonders darauf hingewiesen, daß BORZI und FITTING ([1], Jahrg. 4, S. 178) festgestellt haben, daß bei *Neptunia* keine Schlauchzellen vorkommen.

Die in den Abb. 15—17 wiedergegebenen Aktionspotentiale der langsamen und der raschen Leitung vom sekundären und vom primären Blattstiel unterscheiden sich von den Aktionspotentialen einzelner Zellen, wie etwa solche in Abb. 1—5 von *Nitella*-Zellen wiedergegeben sind, sehr auffällig durch ihre nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zur Anstiegszeit lange, meist sehr lange Dauer, die mit zunehmender Reizstärke und vor allem Reizdauer zuzunehmen scheint. Es besteht offenbar ein innerer Zusammenhang zwischen dem frühen Erlöschen der Erregungsleitung bei Auslösung der Erregung durch kurze und schwache Reize einerseits und der außerordentlich langen Dauer der Aktionspotentiale bei Leitung über weitere Strecken nach längeren und stärkeren Reizen andererseits.

Man kann sich nach allem, was S. 40ff. über Refraktärstadien und ihre Dauer gesagt wurde, kaum vorstellen, daß die lange Dauer der Aktionspotentiale wesentlich durch wiederholte Erregungen derselben Zellen bedingt ist. Es bleibt noch die Erklärungsmöglichkeit durch ungleichzeitige Erregung vieler im selben Querschnitt des Pflanzenteils nebeneinanderliegender Zellen. Bei einer langen Reihe so gleichmäßiger Einzelreize, wie es die mit dem Wagnerschen Hammer erzeugten rhythmischen Induktionsschläge sind, muß man hierzu wohl annehmen, daß durch die ersten Reize nur die am leichtesten erregbaren Zellen erregt werden und daß durch deren Erregung die Erregbarkeit der anderen Zellen gesteigert wird, so daß die Reizstärke dann auch ausreicht, um diese zu erregen. Es ist bekannt, daß bei der Erregung von Zellen Erregungssubstanz gebildet wird und daß die Erregungssubstanz in Konzentrationen, in denen sie noch nicht erregungsauslösend wirkt, die Erregbarkeit steigert. Man kann sich hiervon leicht an abgeschnittenen Blättern oder Sprossen von Sensitiven überzeugen, die man zunächst in Wasser und dann in verschieden verdünnte Lösungen von Erregungssubstanz stellt. So können durch eine gewisse Zeit hindurch immer mehr Zellen in ihrer Erregbarkeit gesteigert und dann durch den rhythmischen Reiz gleichbleibender Stärke erregt werden. Bei der Erregungsleitung werden dann gewisse Zellen etwas voraus sein. Die weniger gut leitenden und meistens auch weniger gut erregbaren Zellen werden dann sowohl seitlich von den besser leitenden Nachbarzellen her, als auch von Zellen, die der Reizstelle näher sind, erregt wahrscheinlich hauptsächlich durch Erregungssubstanz, vielleicht auch durch elektrische Beeinflussung.

Wir werden noch Beobachtungen an *Mimosa pudica* kennenlernen, welche eine solche Beteiligung der Erregungssubstanz an der Erregungsleitung nahelegen und wir werden auf die eben dargelegte Vorstellung, nach der die langdauernden Aktionspotentiale durch seitliche Ausbreitung der Erregung auf viele erregungsleitende Zellzüge, die in jedem Querschnitt zeitlich etwas nach-

einander erregt werden, bedingt sind, noch in dem Abschnitt „Vorstellungen über das Wesen des Erregungsvorganges" zurückkommen.

An den Abb. 15—17 fällt auf, daß das Aktionspotential bei der langsamen Leitung von *Neptunia plena*, Abb. 15 und im ersten Teil der Abb. 17, langsam ansteigt, bei der raschen Leitung in Abb. 16 und im zweiten Teil von Abb. 17 aber sehr viel rascher, d. h. mit viel kürzerer Anstiegszeit. Ein solcher Zusammenhang zwischen Leitungsgeschwindigkeit und Anstiegszeit des Aktionspotentials besteht ganz allgemein bei jeder Art der Erregungsleitung, die bei Pflanzen oder Tieren vorkommt. Die Anstiegszeit des Aktionspotentials ist um so kürzer, je größer die Leitungsgeschwindigkeit ist, so daß das Produkt aus beiden, die Anstiegslänge des Aktionspotentials, immer zwischen 0,3 und 3 cm liegt, obzwar die Leitungsgeschwindigkeiten in dem ganzen Bereich zwischen 0,035 und 11 500 cm/sec liegen. Die höchsten bei Pflanzen bekannten Leitungsgeschwindigkeiten sind allerdings nur 30 cm/sec oder etwas darüber. Wir werden auch auf diese Zusammenhänge noch in dem Abschnitt „Vorstellungen über das Wesen des Erregungsvorganges" zurückkommen.

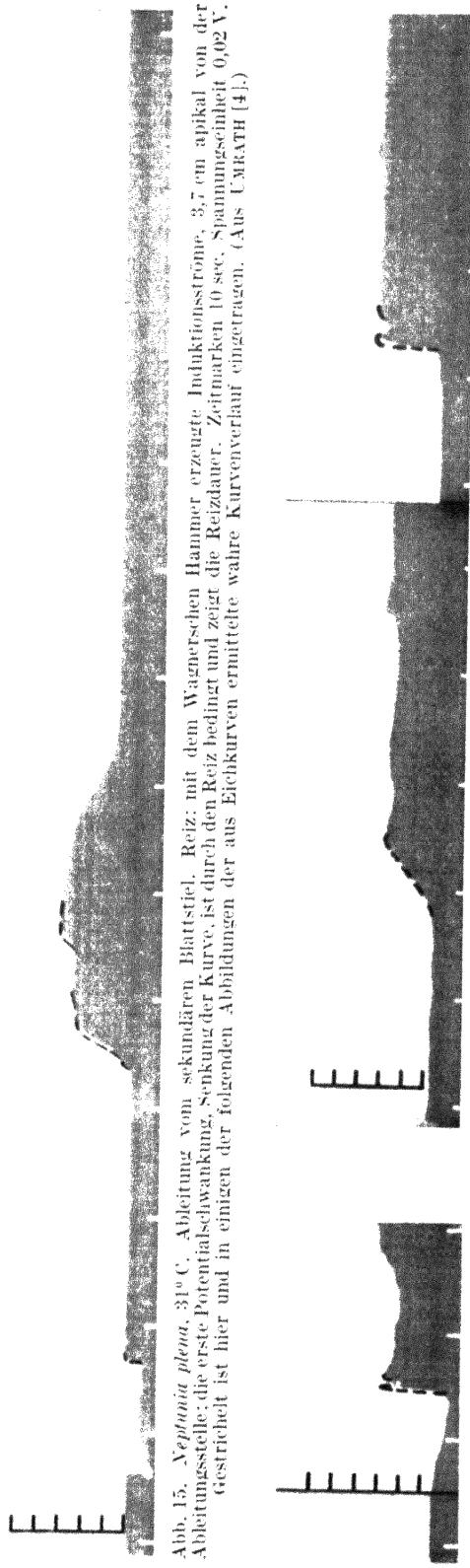


Abb. 15. *Neptunia plena*, 31° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Reiz: mit dem Wagnerschen Hammer erzeugte Induktionsströme, 3,7 cm apikal von der Ableitungsstelle; die erste Potentialschwankung, Senkung der Kurve, ist durch den Reiz bedingt und zeigt die Reizdauer. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. Gestrichelt ist hier und in einigen der folgenden Abbildungen der aus Eichkurven ermittelte wahre Kurvenverlauf eingetragen. (Aus UMRATH [4].)

Abb. 16.

Abb. 16. *Neptunia plena*, 32° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Reiz: Anbrennen desselben apikal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

Abb. 17.

Abb. 17. *Neptunia plena*, 31° C. Ableitung vom primären Blattstiel. Reiz, beim ersten Versuch: mit dem Wagnerschen Hammer erzeugte Induktionsströme an einem sekundären Blattstiel; beim zweiten Versuch, einige Zeit, nachdem sich das Blatt wieder vollständig ausgebreitet hatte: Anbrennen eines sekundären Blattstiels. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

Die Angaben in Tabelle 1 über den sekundären und über den primären Blattstiel stammen aus UMRATH [4], die über Stamm, Keimblatt und Hypokotyl aus UMRATH [8]. Nur im Stamm sehr junger Pflanzen war die Erregungsleitung einigermaßen gut ausgebildet, so daß sich nach Durchschneiden des Stammes $1^1/_2$—4 cm weiter basal Aktionspotentiale nachweisen ließen. Auch bei anderen Pflanzen ist in jungen Sprossen und in jungen Blättern die Erregungsleitung oft besser ausgebildet als in älteren.

Tabelle 1.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Neptunia plena				
Rasche Leitung				
Sekundärer Blattstiel	1,22	1,25	1,53	33
Primärer Blattstiel	0,99	1,14	1,13	32
Langsame Leitung				
Sekundärer Blattstiel	0,110	3,80	0,42	31,5
Primärer Blattstiel	0,109	4,52	0,49	32
Stamm	0,178	4,8	0,85	29
Keimblatt	0,093	5,3	0,49	29
Hypokotyl	0,26	7,8	2,03	28

Die Versuche an Keimblättern und Hypokotylen hat UMRATH [8] an Keimpflanzen mit voll ergrünten Keimblättern angestellt. Das Abschneiden der Spitze des Keimblattes bedingte immer gute Erregungsleitung mit typischem Aktionspotential, wie eines in Abb. 18 wiedergegeben ist. Etwas jüngere Keimpflanzen mit noch nicht ergrünten Keimblättern

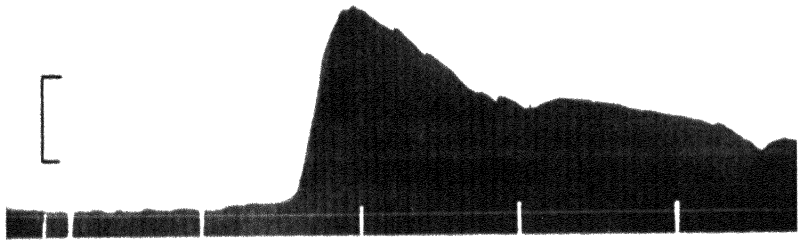


Abb. 18. *Neptunia plena*, Keimpflanze noch ohne Laubblätter. 31° C. Ableitung vom Mittelnerven eines Keimblattes. Reiz: Abschneiden der Spitze des Keimblattes 1,0 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

zeigten keinerlei Aktionspotentiale, auch wenn näher an der Ableitungsstelle durchschnitten wurde als bei den ergrünten. Es muß also diese Erregungsleitung, wie sie in Abb. 18 ersichtlich ist, sehr unvermittelt bei einer bestimmten Gewebedifferenzierung auftreten.

Mimosa spegazzinii.

SNOW [2] hat für das Blatt von *Mimosa spegazzinii* gezeigt, daß Erregungsleitung und nicht Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom vorliegt, weil die Leitung wesentlich rascher erfolgt als die Wasserbewegung in den Gefäßen. UMRATH [2], [4], [20] hat gezeigt, daß es im Fiederblättchen, im sekundären, im primären Blattstiel und im Stamm eine langsame Erregungsleitung gibt, die durch alle Reize auslösbar ist, und eine rasche Leitung, die er über weite Strecken durch Anbrennen eines sekundären Blattstiels auslösen konnte und über kurze Strecken auch durch Schnittverletzungen. Im sekundären und im primären Blattstiel erfolgt die rasche Leitung in den Hauptgefäßbündeln dieser Teile und es kommt in den Kantenbündeln, die dem primären Blattstiel und den sekundären Blattstielen oben aufliegen, eine mittlere Leitung vor, die sich von der raschen durch die etwas geringere Leitungsgeschwindigkeit unterscheidet, aber durch dieselben Reize auslösbar ist wie diese und die man auch „rasche Leitung in den Kantenbündeln" nennen könnte. Wahrscheinlich kommt eine solche mittlere Erregungsleitung auch im Fiederblättchen vor.

Die in den Abb. 19—21 wiedergegebenen Aktionspotentiale zeigen bei der langsamen Leitung eine längere, bei der raschen eine kürzere Anstiegszeit. In beiden Fällen haben die Aktionspotentiale im Vergleich zu ihrer Anstiegszeit eine



Abb. 19. *Mimosa spegazzinii*, 27° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Reiz, beim ersten Versuch: Anschneiden eines Blättchens; beim zweiten Versuch, einige Zeit, nachdem sich das Blättchen wieder vollständig ausgebreitet hatte: Anbrennen des sekundären Blattstiels. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [41].)

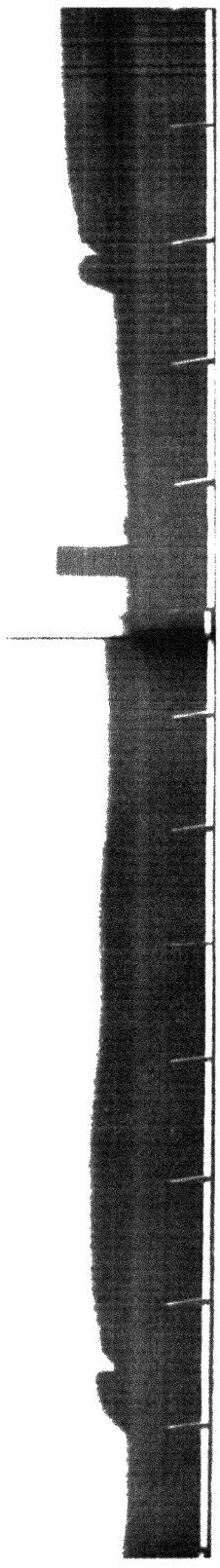


Abb. 20. *Mimosa spegazzinii*, 28° C. Ableitung vom primären Blattstiel, 1,4 cm vom Hauptgelenk entfernt. Reiz, beim ersten Versuch: Durchschneiden eines Blättchens; beim zweiten Versuch, einige Zeit, nachdem das Blatt sich wieder vollständig ausgebreitet hatte: Anbrennen eines sekundären Blattstiels. Zu Beginn des zweiten Versuches eine Eichkurve von —0,1 V. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

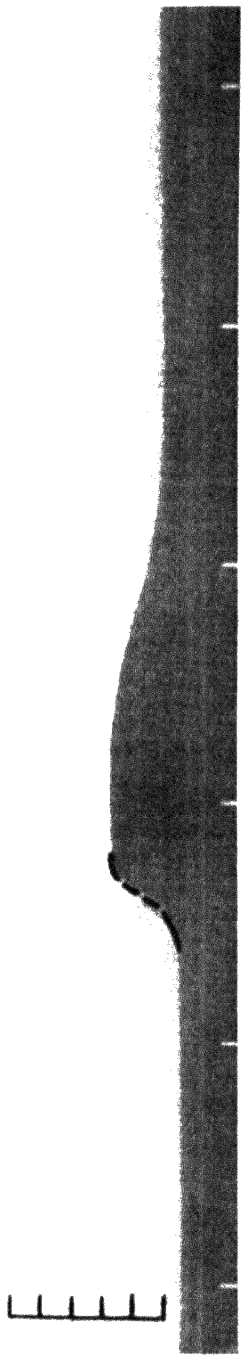


Abb. 21. *Mimosa spegazzinii*, 30° C. Ableitung vom Stamm. Reiz: Durchschneiden eines Fiederblättchens an einem 0,8 cm oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blatt. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [41].)

sehr lange Dauer, was auf den Leitungsmechanismus schließen läßt, der schon bei *Neptunia plena* besprochen wurde.

Ein Erregungsübergang scheint bei *Mimosa spegazzinii* überall von dem rasch leitenden System auf das langsam leitende möglich zu sein. Die mittlere Leitung läßt sich an manchen Stellen durch die rasche auslösen. Das Anbrennen eines sekundären Blattstiels bewirkt in diesem rasche Leitung bis zum Sekundärgelenk und im zweiten sekundären Blattstiel mittlere Leitung in akropetalem Sinn. In manchen Fällen, an gut erregbaren Pflanzen, wird die mittlere Leitung auch ausgelöst, wenn eine vom Nachbarblattstiel kommende langsame Leitung das Sekundärgelenk erreicht. Sonst läßt sich die mittlere Erregungsleitung durch Anschneiden eines Kantenbündels oder durch Anbrennen eines Kantenbündels von oben her auslösen. Im primären Blattstiel von *Mimosa spegazzinii* läßt sich die mittlere Leitung am besten vom Stamm aus durch die rasche auslösen, wenn man das zweitnächste Blatt oberhalb oder unterhalb anbrennt; man beobachtet dann die Reaktion des Hauptgelenkes und die der Sekundärgelenke.

Tabelle 2.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Mimosa spegazzinii				
Rasche Leitung				
Sekundärer Blattstiel basipetal . . .	2,10	0,66	1,39	27
Sekundärer Blattstiel akropetal . . .	1,75			27,5
Primärer Blattstiel	1,02	1,07	1,09	29
Stamm basipetal	0,53	1,36	0,72	29
Stamm akropetal	0,42			29
Mittlere Leitung				
Sekundärer Blattstiel	0,90			30
Primärer Blattstiel	0,62			32
Langsame Leitung				
Fiederblättchen	0,17			27
Sekundärer Blattstiel	0,39	2,3	0,90	27
Primärer Blattstiel	0,28	2,5	0,70	30
Stamm basipetal	0,18	3,6	0,65	31
Stamm akropetal	0,32			31

Die angeführten Werte stammen aus Arbeiten von UMRATH [2], [4], [20]; wenn dort mehrere Werte für eine Leitungsgeschwindigkeit angegeben sind, aus Versuchen, die zu verschiedener Zeit oder mit verschiedenen auslösenden Reizen ausgeführt wurden, ist hier ein Mittelwert angegeben.

Bei Pflanzen in gutem Zustand scheinen die Leitungsgeschwindigkeiten innerhalb eines leitenden Systems von Reizart und Reizstärke unabhängig zu sein. Bei der langsamen Leitung im sekundären Blattstiel war die Leitungsgeschwindigkeit bei Leitung in basipetalem und in akropetalem Sinn völlig gleich (UMRATH [2]). Sonst ist, wie obige Zusammenstellung zeigt, vielfach bei Leitung in basipetalem Sinn die Leitungsgeschwindigkeit höher. Eine solche Begünstigung des basipetalen Leitungssinnes ist vielfach bei Pflanzen mit weniger gut ausgebildeter Erregungsleitung beobachtet worden; wir kommen hierauf nochmals zu sprechen. Eine höhere Geschwindigkeit bei Leitung in akropetalem Sinn zeigt bei *Mimosa spegazzinii* nur die langsame Leitung im Stamm. Bisher wurde aus diesem Verhalten geschlossen, daß in akropetalem Sinn Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom, wenn nicht der allein vorkommende, so doch der raschere Vorgang ist (UMRATH [2], [20]). Ich halte jetzt auch eine kombinierte Wirkung für möglich, indem die Mitführung von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom die Erregungsleitung fördern kann. Eine Entscheidung der Frage

erscheint mir nur auf Grund eingehenderer Versuche möglich, wie wir sie bei Besprechung der langsamen Leitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* noch kennenlernen werden.

Borzi und Catalano ([1], S. 7) fanden bei basipetaler Leitung im sekundären Blattstiel von *Mimosa spegazzinii* die Leitungsgeschwindigkeit im basalen Teil größer als im apikalen. Snow [2] hat in einer Versuchsreihe die äußerste Spitze des sekundären Blattstiels durchschnitten, in einer zweiten ein basales Blättchen. Er fand in beiden Fällen Leitung mit Beschleunigung, doch war diese bei der Leitung in basipetalem Sinn viel deutlicher. Snow [2] schließt auf eine höhere Leitungsgeschwindigkeit im basalen Teil des sekundären Blattstiels, verbunden mit Beschleunigung bei der Leitung. Umrath [2] hat darauf hingewiesen, daß diese Versuche bei niedriger Temperatur, 20° C, und bei fortgeschrittener Jahreszeit, im Oktober, an schon etwas geschädigten Pflanzen ausgeführt wurden und hat selbst im Oktober bei 22–24° C ausführlichere Versuche angestellt. Als Reiz wurde immer ein Blättchen durchschnitten, entweder eines des mittleren Paares oder eines dritten Paares von der Basis oder von der Spitze. In der an das durchschnittene Blättchen anschließenden Hälfte des sekundären Blattstiels war die Leitungsgeschwindigkeit im Mittel von je 10 Versuchen immer zwischen 0,10 und 0,14 cm/sec, ohne Bevorzugung der basalen Hälfte des sekundären Blattstiels oder der basipetalen Leitung. Wenn der Erregungsvorgang aber durch die andere Hälfte des sekundären Blattstiels zugeleitet wurde, so war die Leitungsgeschwindigkeit 0,20 bzw. 0,23 cm/sec. Diese Versuche Umraths [2] zeigen also nur eine beträchtliche Beschleunigung der Erregungsleitung in den durch die fortgeschrittene Jahreszeit geschädigten Blättern von *Mimosa spegazzinii*.

Umrath [2] weist darauf hin, daß in diesen sekundären Blattstielen auch die seitliche Erregungsausbreitung geschädigt war, so daß eine Anzahl von Fiederblättchen an derjenigen Seite des sekundären Blattstiels, an der das eine durchschnitten worden war, früher reagierten als die gegenüberstehenden, mit Zeitdifferenzen bis 2 sec. Die Beschleunigung bei der Erregungsleitung versucht er mit der Annahme verschieden rasch leitender Zellzüge zu erklären. Wenn die direkt gereizten langsam leiten, bedingt im geschädigten Blatt ein allmählicher Übergang auf rascher leitende die Beschleunigung, bei optimalen Bedingungen, mit guter seitlicher Erregungsausbreitung werden alle Zellzüge sofort erregt und es resultiert gleich die maximale Leitungsgeschwindigkeit. Jetzt erscheint mir eine zweite Erklärungsmöglichkeit erwägenswert, daß nämlich die Leitungsgeschwindigkeit höher wird, wenn sich mehr nebeneinanderliegende Zellzüge an der Erregungsleitung beteiligen, indem diese einander durch Erregungssubstanz unterstützen, ähnlich wie das S. 66 bei der Besprechung der langdauernden Aktionspotentiale bei Erregungsleitung über weite Strecken angenommen wurde.

Über die Gewebe, in denen bei *Mimosa spegazzinii* die Erregungsleitung stattfindet, sind wir einigermaßen orientiert. Im Blatt erfolgt die Erregungsleitung nach Buscalioni und Muscatello (S. 15) im Phloem in Übereinstimmung mit noch zu besprechenden Befunden an *Mimosa pudica*. Für den Stamm hat Umrath [4] durch vollständiges Entfernen verschiedener Gewebe über etwa 1 cm Länge und Ableitung der Aktionspotentiale von dieser Stelle gezeigt, daß sowohl die langsame als auch die rasche Erregungsleitung in der Markkrone stattfindet. Umrath ([4], S. 306) hat in der Markkrone des Stammes von *Mimosa spegazzinii* einen fast vollständigen und meist mehrschichtigen sklerenchymatischen Abschluß der Protoxyleme mit ihren Cambiformzellen gegen das Mark festgestellt, der seitlich an das interfasciculäre Libriform anschließt. Bei *Mimosa pudica* fehlt ein solcher Abschluß der Protoxyleme gegen das Mark und die Erregungsleitung im Stamm ist bei ihr weniger gut ausgebildet als bei *Mimosa spegazzinii*.

BORZI und CATALANO ([1], S. 12 u. [2], S. 18) scheinen als erste darauf hingewiesen zu haben, daß als anatomisches Substrat der Erregungsleitung die Cambiformzellen mit ihrem reichlichen Plasma und deutlichen Kernen in Betracht kommen. Sie sind die einzigen nicht verholzten Zellen, die sich überall dort finden, wo Erregungsleitung nachgewiesen ist: im Blättchen zwischen den Gefäßen, in den Blattstielen und im Stamm im Phloem und in der Markkrone, zwischen Xylem und Mark. Begreiflicherweise ist nicht überall, wo es Cambiformzellen gibt, Erregungsleitung durch Aktionspotentiale nachweisbar, so etwa nicht im Phloem des Stammes von *Mimosa spegazzinii*; es gibt ja auch Pflanzen, bei denen die Erregungsleitung nirgends so gut ausgebildet ist, daß sie durch Aktionspotentiale sicher nachweisbar wäre.

Mimosa pudica.

Mimosa pudica ist die bezüglich ihrer Erregungsleitung meist untersuchte Sensitive, sie ist vielleicht auch die mit den kompliziertesten Leitungssystemen. K. LINSBAUER hat schon 1908 nachgewiesen, daß man im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* durch Reize verschiedener Art Leitungsvorgänge mit verschiedenen Geschwindigkeiten auslösen kann. Dies war der erste Nachweis verschiedener Leitungssysteme bei einer Pflanze; seither haben sich diese bei allen untersuchten Mimosaceen und bei der einzigen daraufhin untersuchten Caesalpiniacee nachweisen lassen.

Diese Versuche von LINSBAUER und spätere von UMRATH [1], [20], SNOW [1] und BALL [2] haben gezeigt, daß es in allen Teilen des Blattes und im Stamm von *Mimosa pudica* zwei wesentlich verschiedene Arten von Erregungsleitung gibt, eine langsame, die durch alle Reize auslösbar ist, und eine rasche, die in manchen Teilen der Pflanze nur mechanisch, durch Wundreize sicher auslösbar ist, in anderen auch durch Anbrennen, in anderen auch noch durch Kälte, durch sehr starke elektrische Reize und wahrscheinlich durch Erregungssubstanz. Ich bin der Ansicht, daß diese sehr erheblichen Unterschiede in der Auslösbarkeit des Erregungsvorganges eine Haupteinteilung der erregungsleitenden Systeme von *Mimosa pudica* in langsame und in rasche Systeme rechtfertigen. Diese Einteilung entspricht auch der, die sich bei anderen Mimosaceen als die einzig mögliche aufdrängt.

Es sei aber schon hier erwähnt, daß es bei *Mimosa pudica* sowohl im rasch leitenden System, als auch im langsam leitenden System Teilsysteme gibt, die in manchen ihrer Eigenschaften von anderen Teilsystemen und von dem, was wir bei *Mimosa spegazzinii* schon kennenlernten, stark abweichen. So ist bei der raschen Leitung im Stamm die von SNOW [1] als „high speed conduction" beschriebene Leitung von der von BALL [2] als „rapid conduction" beschriebenen in mancher Beziehung verschieden. Im primären Blattstiel ist die langsame Leitung, wenn sie durch einen Kältereiz (HOUWINK) oder durch einen einzelnen Öffnungsinduktionsschlag ausgelöst wird, mit einem kurzdauernden Aktionspotential verbunden (Abb. 27, 1 und 3) das weitgehend dem Aktionspotential einer Einzelzelle, etwa von *Nitella*, ähnelt. Wenn ein sekundärer Blattstiel angebrannt wird, so bedingt das im primären Blattstiel auch nur die langsame Leitung, dem kurzdauernden Aktionspotential folgt aber eine langdauernde elektrische Negativität, entweder in einem gewissen Abstand (Abb. 28 rechts) oder unmittelbar (Abb. 27, 4). HOUWINK nennt die beiden Erscheinungen „action" und „variation", SIBAOKA [2] nennt sie „m-wave" und „s-wave"; mit „r-wave" bezeichnet er die rasche Leitung.

HOUWINK und SIBAOKA [6] glauben, daß die Fortleitung des langdauernden Aktionspotentials, der *variation*, nur durch Transport von Erregungssubstanz

mit dem Saftstrom zustande kommt, daß die elektrische Veränderung zwar das Aktionspotential von Zellen ist, welche durch die mit dem Saftstrom transportierte Erregungssubstanz erregt werden, daß aber die Erregung dieser Zellen nichts zur Erregungsleitung beiträgt. Die Ansicht von UMRATH [19], [20] weicht von der von HOUWINK und SIBAOKA insofern nur wenig ab, als UMRATH nur noch annimmt, daß die erregten Zellen ihrerseits Erregungssubstanz bilden und daß diese Neubildung von Erregungssubstanz auf dem ganzen Leitungsweg die Leitung fördert. Wir werden auf das experimentelle Für und Wider noch bei Besprechung des primären Blattstiels eingehen. So wenig die beiden Auffassungen tatsächlich voneinander abweichen, so besteht doch insofern ein wesentlicher Unterschied, als es sich bei der „variation" gar nicht um Erregungsleitung handeln würde, wenn HOUWINK und SIBAOKA recht hätten, während es sich um eine primitive Form der Erregungsleitung, die vielleicht auch im Leben nicht sensitiver Pflanzen eine größere Rolle spielt, handeln würde, wenn UMRATH recht hätte.

Wir kommen nun zur Erregungsleitung in den verschiedenen Teilen von *Mimosa pudica* und beginnen mit dem Fiederblättchen. Wie bei *Mimosa spegazzinii* gibt es auch im Blättchen von *Mimosa pudica* eine langsame und eine rasche und vielleicht noch eine mittlere Erregungsleitung. Die langsame Erregungsleitung ist durch sehr verschiedene Reize auslösbar, durch Schnittverletzungen, wobei ein Einschnitt am Rand genügt, durch Wärmereize und durch elektrische Reize. Die Leitungsgeschwindigkeit ist unabhängig von der Art des auslösenden Reizes im Mittel 0,152 cm/sec, wie die Zusammenstellungen bei UMRATH ([1], Tabelle 1 und [20], Tabelle 2) zeigen. Das Durchschneiden eines Fiederblättchens kann auch die rasche Leitung auslösen, besonders bei hoher Luftfeuchtigkeit in den frühen Nachmittagsstunden. Dabei kann die rasche Leitung über einen mehr oder weniger großen Teil des sekundären Blattstiels und oft bis zum Hauptgelenk erfolgen. In Versuchen, bei denen ein nahe dem Sekundärgelenk inseriertes Blättchen durchschnitten und die Zeit bis zur Hauptgelenksreaktion gemessen wurde, erhielt UMRATH [20] als Geschwindigkeit der raschen Leitung im Blättchen im Mittel 0,7 cm/sec. Im Vergleich dazu ist die Geschwindigkeit der raschen Leitung im sekundären Blattstiel 2—5mal, im primären Blattstiel etwa 50mal so groß; selbst die Geschwindigkeit der langsamen Leitung ist im primären Blattstiel etwa doppelt so groß, im sekundären Blattstiel aber nur halb so groß wie die der raschen im Blättchen.

Die Aktionspotentiale vom Mittelnerven des Fiederblättchens bilden in von mir ausgeführten, noch unveröffentlichten Versuchen nach ihren Anstiegszeiten 2 Gruppen mit Mittelwerten der Anstiegszeiten von $2{,}6 \pm 0{,}1$ sec (10 Versuche bei 28° C) und $1{,}4 \pm 0{,}1$ sec (5 Versuche bei 30° C), die nach den zugehörigen Leitungsgeschwindigkeiten von $0{,}81 \pm 0{,}01$ cm/sec und $0{,}26 \pm 0{,}01$ cm/sec dem langsamen und dem mittleren Leitungssystem angehören.

Im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* gibt es eine langsame, eine mittlere und eine rasche Erregungsleitung, wobei man die mittlere auch als rasche Leitung im Kantenbündel bezeichnen kann. Die langsame Leitung läßt sich mechanisch durch verschiedene Wundreize, durch Wärmereize und durch verschiedene elektrische Reize auslösen. Wie die Tabelle 3 bei UMRATH [20] zeigt, ist die Geschwindigkeit dieser Erregungsleitung unabhängig von der Art des Reizes, vom basipetalen oder akropetalen Leitungssinn und ihre Temperaturabhängigkeit entspricht einem $Q_{10} = 2$. Ihr Mittelwert für 24° C ist 0,30 cm/sec. Einzelreize, wie einzelne elektrische Reize und Kältereize (SIBAOKA [4]) führen oft nur zu Blättchenreaktionen im direkt gereizten Gebiet, ohne Erregungsleitung in den nicht gereizten Teil des sekundären Blattstiels.

Nach SIBAOKA [4] ist die Leitungsgeschwindigkeit im basalen Teil des sekundären Blattstiels höher als im apikalen, wobei er sie aus dem Abstand der elektrischen Ausschläge berechnet, von denen er annimmt, daß sie mit den Tertiärgelenksreaktionen in Zusammenhang stehen. Bei Reizung mit Eiswasser von 1° C ist an seinen Kurven ein engeres Beisammenstehen der kleinen Zacken vom basalen Teil des sekundären Blattstiels zu erkennen (Abb. 24 a und SIBAOKA [4], Fig. 1). Nach SIBAOKA [4] sind diese Zacken nur bei Reizung mit Eiswasser gut zu beobachten. Tatsächlich fehlen sie auf den meisten meiner Aufnahmen nach Wundreizen. An einigen dieser Kurven sind aber bis zu sieben solcher Zacken sehr deutlich zu sehen, immer alle in gleichen Abständen. Auch bei SIBAOKA ([2], Fig. 2A) sind nach einem Wärmereiz sehr deutliche Zacken in ungefähr gleichen Abständen zu sehen. Es müßte wohl noch festgestellt werden, ob sich bei Beobachtung der Blättchenreaktionen ungleiche Leitungsgeschwindigkeiten für die verschiedenen Teile des sekundären Blattstiels ergeben und bei welchen Reizen. Erst dann hätte man sich mit der Deutung der engen Korrelation zu befassen, die SIBAOKA [4] zwischen den von ihm errechneten Leitungsgeschwindigkeiten und den Querschnittsflächen des sekundären Blattstiels bzw. den Zahlen der Zellen im Zentralzylinder exklusiv der Gefäße und den Zahlen der Zellen in der Rinde exklusiv dem Kantenbündel fand.

Die rasche Leitung läßt sich im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* durch Durschchneiden von Fiederblättchen oder des sekundären Blattstiels auslösen. Sie ist dann über eine mehr oder weniger weite Strecke an den Reaktionen der Tertiärgelenke zu erkennen und oft, auch wenn sie nicht alle Tertiärgelenke aktiviert, an der sehr frühen Hauptgelenksreaktion. Unter günstigen Umständen können auch noch Hauptgelenke anderer Blätter von der raschen Erregungsleitung erreicht werden. Die rasche Erregungsleitung läßt sich auch durch Anbrennen des sekundären Blattstiels auslösen, man erhält dabei leicht eine Ausbreitung bis an die Basis des sekundären Blattstiels, aber nicht über ihn hinaus; im primären Blattstiel, zum Hauptgelenk, erfolgt nur die langsame Leitung, in einem benachbarten sekundären Blattstiel kann die mittlere Erregungsleitung ausgelöst werden. Auch die Geschwindigkeit der raschen Erregungsleitung ist im sekundären Blattstiel von der Reizart und vom basipetalen oder akropetalen Leitungssinn unabhängig, wie eine Zusammenstellung von UMRATH ([1], Tabelle 3 oder [20], Tabelle 5) zeigt. Die Temperaturabhängigkeit entspricht nach Versuchen von UMRATH [20] ungefähr $Q_{10}=2$.

Nach Abtragungsversuchen von UMRATH [1] erfolgt die rasche Leitung im sekundären Blattstiel im Phloem des unteren Hauptbündels.

Die weniger eingehend untersuchte mittlere Erregungsleitung im sekundären Blattstiel scheint sich von der raschen vor allem dadurch zu unterscheiden, daß sie im Kantenbündel lokalisiert ist. Dies zeigen sowohl Abtragungsversuche von UMRATH [1], als auch der Umstand, daß diese Leitung durch Reize am Kantenbündel auslösbar ist. Zusammenstellungen von UMRATH ([1], Tabelle 4 oder [20], Tabelle 4) zeigen, daß auch hier verschiedene Reize innerhalb der Versuchsfehler alle dieselbe Leitungsgeschwindigkeit ergeben.

Die Aktionspotentiale der langsamen Leitung im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* sind, wenigstens bei Wundreizen, langdauernd auch gegenüber ihrer Anstiegszeit (Abb. 22 und 25a), und ihre Dauer nimmt mit dem Ausmaß des Wundreizes zu, wie das Abb. 22 zeigt. Vielfach hat man den Eindruck, daß das Aktionspotential mit einer etwas höheren Zacke beginnt.

Es ist fraglich, wieweit dieser erste Teil auch als kurzdauerndes Einzelaktionspotential vorkommt. SIBAOKA [2] nimmt eine „m-vawe", ganz entsprechend der im primären Blattstiel, an, die durch Wasser von 1° C als einzige ausgelöst werden

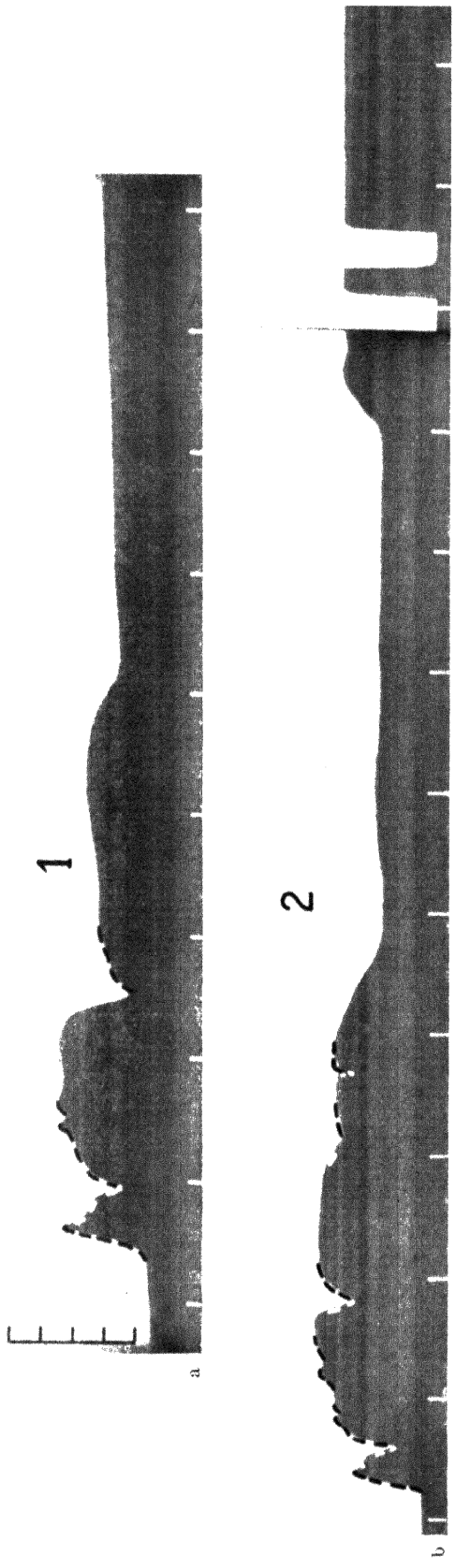


Abb. 22a—c. *Mimosa pudica*, 31° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Erster Versuch. Reiz: Durchschneiden eines Blättchens; ein Nachbarblattstiel reagiert. Zweiter Versuch. Reiz: Durchschneiden zweier Blättchen; drei Nachbarblattstiele reagieren. Eichkurven —0,06 V. Dritter Versuch. Reiz: Anschneiden eines Blättchens; kein Nachbarblattstiel reagiert. Zeitmarken 10 sec. Spannungseinheiten 0,02 V. Gestrichelt ist hier und in Abb. 23 der mit Hilfe der Eichkurven ermittelte wahre Kurvenverlauf eingetragen. (Aus UMRATH [4].)

soll. Fig. 3 bei SIBAOKA [2] zeigt tatsächlich ein solches kurzdauerndes Aktionspotential. Aber schon in Abb. 24a nach SIBAOKA, auch bei einem Kältereiz, dauert

das Aktionspotential wesentlich länger und Fig. 1 bei SIBAOKA [4] zeigt bei Kältereizen sehr langdauernde Aktionspotentiale. Ein kurzdauerndes Aktionspotential beim spontanen Übergang in Schlafstellung ist in Abb. 53 die erste Kurvenerhebung, nach der die Spannung allerdings nicht ganz auf ihren ursprünglichen Wert zurückkehrt. Bei UMRATH ([4], Abb. 16) ist, bei Erregung von einem Nachbarblattstiel aus, ein kurzdauerndes Aktionspotential abgebildet, dem längerdauernde folgen. In den beiden letztgenannten Fällen blieb die mit dem kurzdauernden Aktionspotential verbundene langsame Leitung an der Ableitungsstelle stecken, an der vielleicht infolge der eingestochenen Nadel ein gewisses Hindernis für die Leitung bestand, und erst mit dem Eintreffen des langdauernden Aktionspotentials setzte sich die langsame Erregungsleitung weiter fort. Ich glaube, man kann zunächst nur sagen, daß kurzdauernde Aktionspotentiale im sekundären Blattstiel selten sind und vielleicht nur die erlöschenden Reste von längerdauernden Aktionspotentialen darstellen; keinesfalls sind sie so leicht und sicher auslösbar, wie im primären Blattstiel.

Wahrscheinlich sind an der langsamen Erregungsleitung im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* viele nebeneinanderlaufende Zellzüge beteiligt, wie dies schon bei *Neptunia* besprochen wurde. Vielleicht ist im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* die Erregungsleitung in den Zellzügen, welche die erste Welle des Aktionspotentials bilden, weniger auf die Unterstützung durch Erregungssubstanz von anderen Zellzügen angewiesen, so daß sie unter Umständen zu selbständiger Leitung mit kurzdauerndem Aktionspotential (m-wave SIBAOKAS) befähigt sind und wahrscheinlich enden diese an der Basis des sekundären Blattstiels, so daß eine positive Phase ihres Aktionspotentials entsteht, wenn die Erregung dort ankommt, was sich an der Einsenkung der Kurve äußert, die in Abb. 25 und 26 zur Zeit des nach unten zeigenden, einfachen Pfeiles zu sehen ist und auch in Abb. 22 leicht zu erkennen ist. In den anderen Zellzügen scheint die Erregungsleitung mehr auf gegenseitige Unterstützung durch Erregungssubstanz angewiesen zu sein und sich über den sekundären Blattstiel hinaus fortzusetzen oder an seiner Basis allmählich zu erlöschen. Es kann nur ein kleiner Teil der erregungsleitenden Zellzüge an der Basis des sekundären Blattstiels enden, da sonst die positive Phase des Aktionspotentials länger dauern müßte. Ganz entsprechend ist, wenn das Hauptgelenk reagiert, eine, in Abb. 25 und 26 durch einen doppelt gefiederten Pfeil markierte, positive Phase des Aktionspotentials zu sehen, wenn die langsame Erregungsleitung mit kurzdauerndem Aktionspotential im primären Blattstiel, die beim Hauptgelenk endet, dieses erreicht. Schließlich können noch die schon erwähnten, mit den Tertiärgelenksreaktionen zusammenhängenden Ausschläge sichtbar sein.

Späte Erhebungen der Kurve, wie die beiden letzten in Abb. 26b sind wohl sicher selbständige Aktionspotentiale. Das erste von den beiden hatte offenbar den Erregungsübergang auf den vierten sekundären Blattstiel zur Folge. Bei diesen späten Aktionspotentialen dürften zum Teil Zellen erregt werden, die schon am ersten, langdauernden Aktionspotential beteiligt waren, und bei Blättern in schlechtem Zustand, deren Blättchen sich nicht auf einmal völlig schließen, sondern nur stufenweise durch mehrfache Reaktionen, sind es sicher solche späte Erregungswellen, welche die mehrfachen Reaktionen bedingen.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der langsamen Erregungsleitung an der Stelle mit Leitungsdekrement zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk. UMRATH [1] hat an Blättern von *Mimosa pudica* mit gut reagierenden Sekundärgelenken gesehen, daß eine langsam geleitete Erregung für die 2 mm zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk 10—20 sec oder länger braucht, wenn sie die Stelle überhaupt passiert, und er hat gezeigt, daß diese

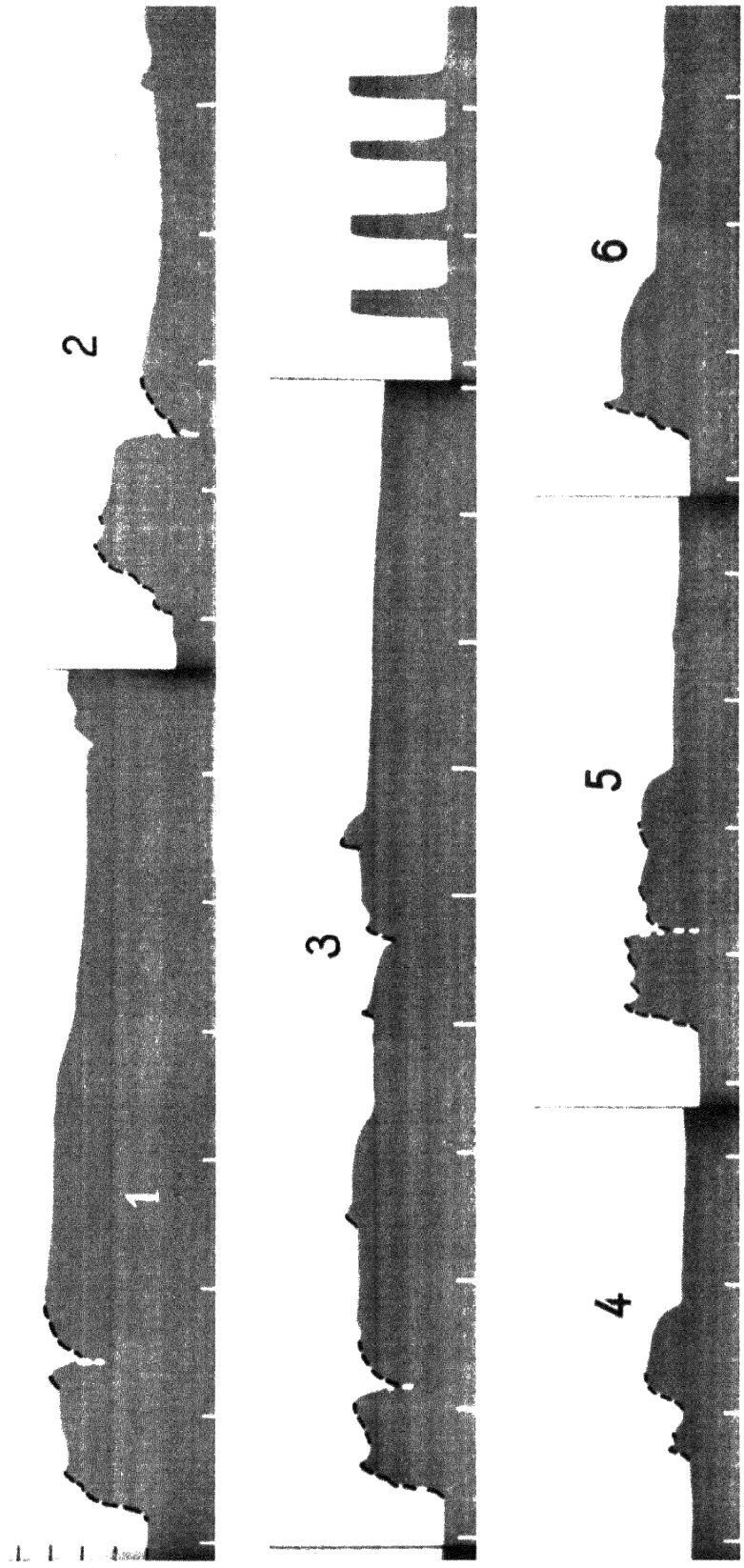


Abb. 23. *Mimosa pudica*, 30,5° C. Ableitung zwischen Sekundärgelenk und basalem Blättchenpaar, vom sekundären Blattstiel. Erster Versuch, Reiz: Durchschneiden eines Blättchens; drei Nachbarblattstiele und das Hauptgelenk reagieren. Zweiter Versuch, Reiz: dasselbe Blättchen nur angeschnitten; ein Nachbarblattstiel und das Hauptgelenk reagieren. Dritter Versuch, Reiz: Durchschneiden eines anderen Blättchens; drei Nachbarblattstiele und das Hauptgelenk reagieren. Eichkurven —0,06 V. Vierter Versuch, Reiz: Anschneiden desselben Blättchens wie in 3; weder ein Nachbarblattstiel noch das Hauptgelenk reagieren. Fünfter Versuch, Reiz: Durchschneiden wieder eines anderen Blättchens; ein Nachbarblattstiel und das Hauptgelenk reagieren. Sechster Versuch, Reiz: Anschneiden desselben Blättchens wie in 5; nur ein Nachbarblattstiel reagiert. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

Zeit bei stärkeren und ausgedehnteren Reizen kürzer ist. UMRATH [4] hat auch Aktionspotentiale von der Dekrementstelle registriert, wie solche in Abb. 23

wiedergegeben sind. Die Aktionspotentiale sind in Ausmaß und Dauer stark reduziert, wenn der Erregungsvorgang an dieser Stelle erlischt (Abb. 23, *4* und Abb. 24, b). Je stärker und ausgedehnter der Reiz ist, desto länger dauert das Aktionspotential an der Dekrementstelle und desto mehr Aussicht besteht, daß der Erregungsvorgang Nachbarblattstiele erreicht und auch in ihnen die Stelle zwischen Sekundärgelenk und basalem Blättchenpaar überwindet und daß er das Hauptgelenk erreicht. Dies zeigt auch Abb. 23 bei der in den Bildern *1*, *2*, *3* und *5* die tiefe Einsenkung der Kurve der Hauptgelenksreaktion entspricht.

Die Leitungsverzögerung zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk ist ungefähr der Zeit gleich, die ein Aktionspotential im sekundären Blattstiel dauert, das in diesem Gebiet gerade noch erlischt. Das ist etwa die Dauer des Aktionspotentials in Abb. 22, *3*. So wie dieses keine Reaktionen an Nachbarstielen oder am Hauptgelenk zur Folge hatte, so auch das in Abb. 23, *4*, welches das Erlöschen der Erregung an der Dekrementstelle zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk zeigt.

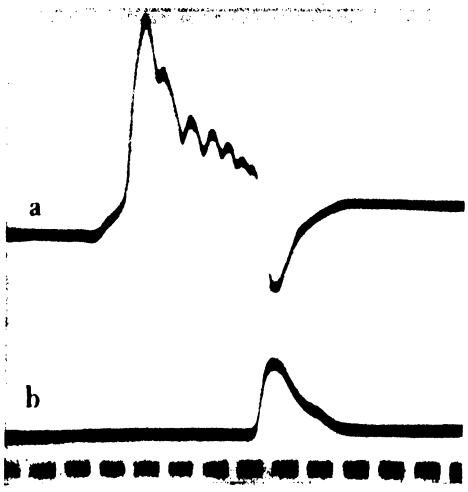


Abb. 24a u. b. *Mimosa pudica*. Ableitung in a vom sekundären Blattstiel und vom Stamm, 7 Blättchenpaare zwischen der Ableitungsstelle und dem Sekundärgelenk, Ableitung in b vom sekundären Blattstiel zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk und vom Stamm. Eine durch einen Kältereiz ausgelöste basipetale Erregungsleitung bedingt in a ein Aktionspotential, dem 7 kleine Ausschläge, der erste im aufsteigenden Teil, aufgesetzt sind, entsprechend den 7 Blättchenpaaren zwischen der Ableitungsstelle und dem Sekundärgelenk. Gleichzeitig mit dem Aktionspotential in b tritt in a der große positive Ausschlag (nach unten) auf. Zeitmarken 1 sec. (Aus SIBAOKA [7].)

Möglicherweise endet, wie schon erwähnt, der Zellzug, der die erste Welle des Aktionspotentials vom sekundären Blattstiel leitet, schon in der Nähe des basalen Blättchenpaares; daher die positive Phase des Aktionspotentials in Abb. 24a gleichzeitig mit dem stark reduzierten, erlöschenden Aktionspotential in Abb. 24b von der Stelle zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk. Vielleicht bleiben dann nur mehr Zellzüge übrig, in denen die Erregungsleitung labiler ist und erlischt, wenn ihr nicht in anderen Zellzügen Erregungsleitung vorangeht, die sie genügend mit Erregungssubstanz versorgt. So käme es zum allmählichen Erlöschen der Erregung in dem jeweils ersten erregungsleitenden Zellzug und dem entsprechen ganz die Aktionspotentiale in Abb. 23, die immer mit einem niedrigen Teil beginnen, dem sich in den Fällen, in denen der Erregungsvorgang noch andere sekundäre Blattstiele und eventuell das Hauptgelenk erreicht, erst der Teil mit normaler Höhe aufsetzt.

HOUWINK [1] und SIBAOKA [2] glauben, daß es im sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica*, wie im primären, einen kurzdauernden Einzelaktionsstrom gibt, HOUWINKS „action", und einen Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom, der durch Erregung von Zellen, die sich aber nicht an der Leitung beteiligen, ein Aktionspotential bedingt, HOUWINKS „variation". An der Basis des sekundären Blattstiels soll nur der Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom vorkommen. Ein so ausgiebiger Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom nach Durchschneiden eines Blättchens, wie er nach HOUWINK und nach SIBAOKA angenommen werden müßte, ist kaum mit den Versuchsergebnissen von K. UMRATH und CH. UMRATH zu vereinbaren, die zeigen, daß beim Durchschneiden eines Blättchens unter Eosinlösung das Eosin in der Zeit, in der sich

die Erregungsleitung über den ganzen sekundären Blattstiel ausbreitet, meist nur über wenige Millimeter im sekundären Blattstiel vordringt.

Für die durch Anbrennen ausgelöste rasche Leitung im sekundären Blattstiel hat UMRATH ([20], Abb. 6) Aktionspotentiale abgebildet, die steiler ansteigen als

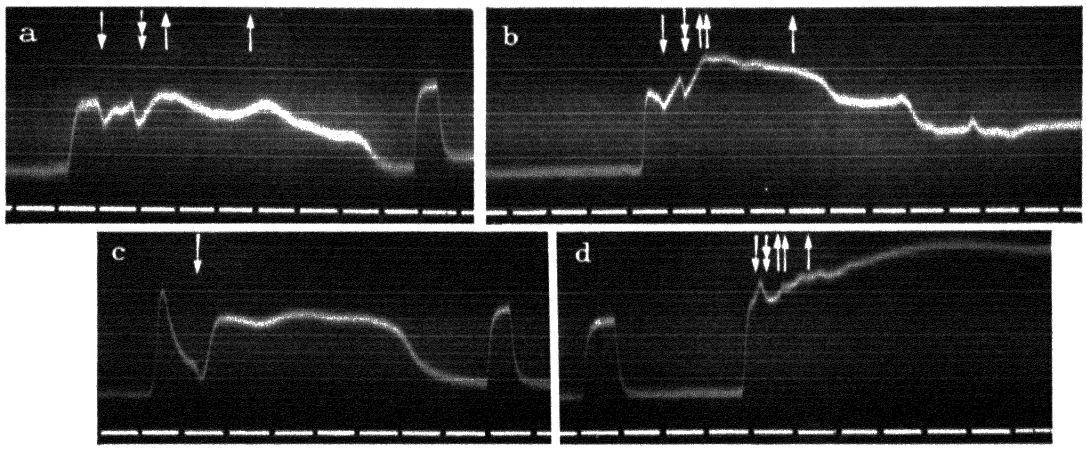


Abb. 25a–d. *Mimosa pudica*, 27. 8. 57, 26° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. a 11^{54} Uhr Reiz: ein Blättchen durchschnitten; b 12^{49} Uhr Reiz: drei Blättchen durchschnitten; c 13^{51} Uhr Reiz: an Blättchen angeschnitten; d 14^{30} Uhr Reiz: sekundärer Blattstiel angebrannt. ↓ Reaktion des basalen Blättchenpaares, ↡ Reaktion des Hauptgelenkes, ↑ Reaktionen von sekundären Nachbarblattstielen. Am Ende von a und c und zu Beginn von d Eichungen −0,06 V. Zeitmarken 6 sec. Original.

die bei langsamer Leitung. Dasselbe zeigt ein Vergleich von Abb. 25d, rasche Leitung durch Anbrennen, mit Abb. 25a, langsame Leitung bei Durchschneiden eines Blättchens oder von Abb. 26c mit dem zweiten, großen Aktionspotential

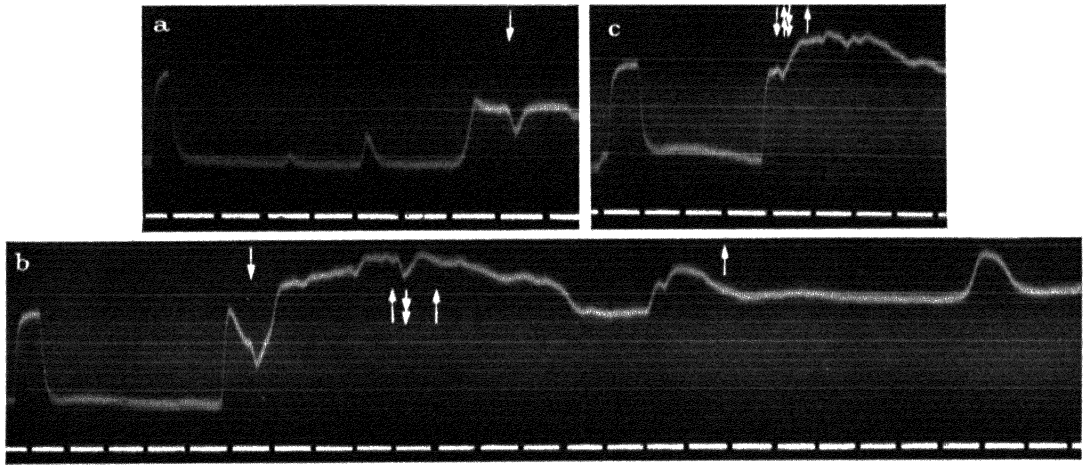


Abb. 26a–c. *Mimosa pudica*, 25. 8. 57, 30° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Zu Beginn jeder Aufnahme Eichung −0,06 V. a 9^{33} Uhr Reiz: ein Blättchen durchschnitten, sehr kleine Erhebung der Kurve beim Reiz, die rasche Leitung blieb an der Ableitungsstelle stecken, kleines Aktionspotential, es folgte die langsame Leitung bis zum basalen Blättchenpaar, großes Aktionspotential; b 10^{18} Uhr Reiz: drei Blättchen durchschnitten; c 11^{38} Reiz: Uhr sekundärer Blattstiel apikal angebrannt. ↓ Reaktion des basalen Blättchenpaares, ↡ Reaktion des Hauptgelenkes, ↑ Reaktionen von sekundären Blattstielen. Zeitmarken 6 sec. Original.

in Abb. 26a. Der Nachweis von Aktionspotentialen bei der raschen Leitung, die nicht durch Anbrennen, sondern durch Durchschneiden von Blättchen ausgelöst wurde, ist mir erst jetzt gelungen, als ich die Wichtigkeit hoher Luftfeuchtigkeit für diese Versuche ganz erkannte und, dank der Verwendung des Lindemann-Elektrometers, die Versuche auch bei hoher Luftfeuchtigkeit durchführen konnte. Solche steil ansteigende Aktionspotentiale nach dem Durchschneiden von 3 Blättchen sieht man in Abb. 25b und 26b, nach Anschneiden eines Blättchens in

Abb. 25c. Man sieht, daß sie ähnlich steil ansteigen wie die Aktionspotentiale beim Anbrennen des sekundären Blattstiels in Abb. 25d und Abb. 26c.

Ich habe an allen meinen Aufnahmen von Aktionspotentialen vom sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* vom Sommer 1957 die Anstiegszeiten der Aktionspotentiale ausgemessen, nachdem ich die Kurven nach dem beim Capillarelektrometer üblichen Verfahren korrigiert hatte. Man ersieht aus dem steilen Verlauf der Eichkurven, daß diese Korrektur nur bei den steil ansteigenden Aktionspotentialen der raschen Leitung von merklichem Einfluß ist. Ich gebe hier den Mittelwert der Anstiegszeit mit seinem mittleren Fehler, in Klammer die Extremwerte und die mittlere Temperatur an. 18 Aktionspotentiale der langsamen Leitung, ausgelöst durch Durchschneiden von Blättchen, ergaben als Anstiegszeit $2{,}82 \pm 0{,}21$ sec (4,8, 1,9) bei 26° C, 16 Aktionspotentiale der durch Anbrennen ausgelösten raschen Leitung $1{,}08 \pm 0{,}10$ sec (2,0, 0,6) bei 28° C und 11 Aktionspotentiale der durch Durchschneiden von Blättchen ausgelösten raschen Leitung $0{,}97 \pm 0{,}12$ sec (1,7, 0,6) bei 29° C. Die Anstiegszeiten, die ich 1935 und 1930 gemessen habe (UMRATH [20]) sind bei der langsamen Leitung $2{,}03 \pm 0{,}23$ (4,43, 0,76) bei 30° C, bei der durch Anbrennen ausgelösten raschen Leitung 1935 $0{,}61 \pm 0{,}04$ sec (0,87, 0,35) bei 30° C und 1930 $0{,}60 \pm 0{,}06$ sec (0,88, 0,25) bei 30,5° C. Diese Zeiten sind wahrscheinlich deswegen etwas kürzer als meine jetzigen, weil ich mich damals bemüht habe, in dem gesamten Aktionspotential nur die Anstiegszeit der ersten Welle zu erfassen, auch wenn diese von einer folgenden, sie überhöhenden nicht deutlich abgesetzt war. Man sieht jedenfalls aus der Gesamtheit dieser Befunde, daß die Anstiegszeit bei der raschen Leitung viel kürzer ist als bei der langsamen und daß sie bei Auslösung der raschen Leitung durch Durchschneiden von Blättchen praktisch dieselbe ist, wie bei ihrer Auslösung durch Anbrennen des sekundären Blattstiels.

Auch bei der raschen Leitung gibt es Hinweise darauf, daß Erregungsvorgänge in nebeneinander verlaufenden Zellzügen einander durch Erregungssubstanz gegenseitig fördern. So löst das Durchschneiden von 3 Blättchen die rasche Leitung leichter und meist über weitere Strecken aus, als das Durchschneiden eines Blättchens. Beim Durchschneiden von mehr Blättchen scheint durch die Aktivierung von mehr rasch leitenden Zellzügen von diesen auch mehr Erregungssubstanz gebildet zu werden, so daß die langsame Leitung entlang des ganzen Leitungsweges immer wieder neu ausgelöst wird und daher im Aktionspotentialbild mit geringem Abstand oder ohne Abstand auf die rasche folgt. In Abb. 25c, beim Anschneiden eines Blättchens, ist das erste, der raschen Leitung angehörige Aktionspotential von dem folgenden deutlich getrennt, in Abb. 25b, beim Durchschneiden von 3 Blättchen, ist diese Trennung sehr gering und in Abb. 25d, beim Anbrennen des sekundären Blattstiels, ist sie nicht mehr zu erkennen. In Abb. 26a, beim Durchschneiden eines Blättchens, bleibt die rasche Leitung an der Ableitungsstelle stecken und nach ihrem kleinen, kurzdauernden Aktionspotential dauert es über 20 sec, bis das langdauernde Aktionspotential der langsamen Leitung folgt. In Abb. 26b, beim Durchschneiden von 3 Blättchen, folgt das Aktionspotential der langsamen Leitung bald auf das der raschen und in Abb. 26c, beim Anbrennen des sekundären Blattstiels, sind beide nicht mehr zu trennen.

Ich habe schon erwähnt, daß für den primären Blattstiel von *Mimosa pudica* zuerst durch LINSBAUER Leitungsvorgänge mit verschiedener Geschwindigkeit nachgewiesen worden sind. Für die langsame Erregungsleitung hat UMRATH ([1], Tabelle 5 und ausführlicher [20], Tabelle 6) gezeigt, daß die Leitungsgeschwindigkeit von der Art und Stärke des Reizes und vom basipetalen oder akropetalen Leitungssinn unabhängig ist und daß ihre Temperaturabhängigkeit etwa einem $Q_{10} = 2$ entspricht.

Die Aktionspotentiale der langsamen Erregungsleitung im primären Blattstiel wurden durch die gleichzeitig erschienenen Arbeiten von HOUWINK [1] und von UMRATH [19] näher bekannt. Kurzdauernde Einzelreize, wie Eiswasser (HOUWINK) oder einzelne Öffnungsinduktionsschläge lösen ein kurzdauerndes Aktionspotential aus mit der Leitungsgeschwindigkeit, die nach der Beobachtung der Gelenksreaktionen bekannt ist. Die Abb. 14A und 27 *1—3* zeigen solche Aktionspotentiale; das in Abb. 27, *1* ist zweigipfelig und etwas gedehnter, wie es mitunter vorzukommen scheint, wenn der betreffende primäre Blattstiel lange nicht gereizt worden ist. SIBAOKA [3] hat bei Reizung durch Induktionsströme auch

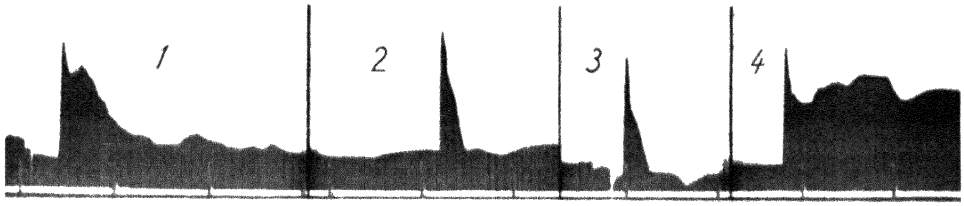


Abb. 27. *Mimosa pudica*, 35° C. Ableitung vom primären Blattstiel. Erster Versuch, Reiz: ein Öffnungsinduktionsschlag 3,7 cm apikal von der Ableitungsstelle; vor dem Aktionspotential ist eine bleibende Senkung der Kurve durch das Anschalten des Induktoriums an die Pflanze bedingt und eine sehr kurzzeitige durch den Reiz. Zweiter Versuch, Reiz: Durchschneiden eines Blättchens. Dritter Versuch, Reiz: ein etwa 10mal so starker Öffnungsinduktionsschlag wie in 1. Vierter Versuch, Reiz: Anbrennen eines sekundären Blattstiels. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

an den Aktionspotentialen eine von der Reizstärke unabhängige Leitungsgeschwindigkeit beobachtet. Nur in der Nähe der Reizstelle ergaben sich Abweichungen, indem bei sehr starken Reizen durch Stromschleifen auch fernere Stellen direkt erregt wurden und indem es bei sehr schwachen Reizen eine Zeitlang dauerte, bis die normale Leitungsgeschwindigkeit erreicht wurde. SIBAOKA [3] führt diese anfängliche Beschleunigung auf eine allmähliche Zunahme

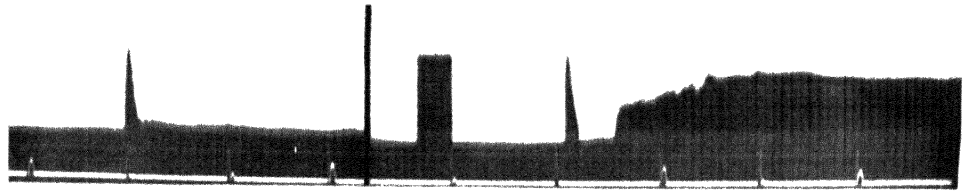


Abb. 28. *Mimosa pudica*, 30° C. Ableitung vom primären Blattstiel. Reiz, beim ersten Versuch: Durchschneiden zweier Blättchen; beim zweiten Versuch: Anbrennen des sekundären Blattstiels. Zu Beginn des zweiten Versuches eine Eichung —0,1 V. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

der erregten Zellzüge zurück. SIBAOKA [3] fand die Leitungsgeschwindigkeit in einem halbierten primären Blattstiel herabgesetzt und erklärt auch dies durch Verminderung der erregungsleitenden Zellzüge. Da die Erregungsleitung nach der Operation zunächst völlig aufgehoben war und später wieder fast den normalen Wert erreichte, scheint es mir naheliegend, eine zum Teil vorübergehende Schädigung des ganzen Leitungssystems anzunehmen.

Starke und langdauernde Reize, wie das Anbrennen eines sekundären Blattstiels (Abb. 27, *4* und Abb. 28 rechts) oder Reizung am primären Blattstiel durch mit dem Wagnerschen Hammer erzeugte rhythmische Induktionsströme durch 1 sec (Abb. 29 links) bedingen außer dem kurzdauernden Aktionspotential noch ein langdauerndes, dessen Dauer mit zunehmender Reizstärke und Reizdauer zunimmt. Dieses kann sich unmittelbar an das kurzdauernde anschließen, (Abb. 27, *4*) oder ihm in einiger Entfernung folgen (Abb. 28 rechts und 29 links). HOUWINK nennt das kurzdauernde Aktionspotential „action" und das langdauernde „variation". HOUWINK [1] und SIBAOKA [6] glauben, daß die „variation"

nur durch Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom zustande kommt, wobei die Erregungssubstanz Zellen erregen soll, die sich an der Leitung nicht beteiligen, aber die elektrische Negativität bedingen.

UMRATH [19] hat bei Reizung des primären Blattstiels durch Induktionsströme mit einer Frequenz von 10 je Sekunde und einer Reizdauer von 0,6—2 sec bei basipetaler Leitung und bei 32° C als Leitungsgeschwindigkeit für das erste Aktionspotential 2,8 cm/sec, für das zweite 0,24 cm/sec erhalten und bei akropetaler Leitung bei 30° C 2,6 cm/sec und 0,51 cm/sec. Daraus, daß bei dem zweiten Aktionspotential die Leitungsgeschwindigkeit bei Leitung in akropetalem Sinn größer ist, daß es durch einen Einzelreiz nicht ausgelöst wird, daß es lange dauert und aus mehreren Wellen zusammengesetzt zu sein scheint, schließt UMRATH [19], daß es sich um ein Zusammenwirken von Erregungsleitung und von Übertragung von Erregungssubstanz durch intercellulare Flüssigkeit handelt, wobei die Erregungsleitung in nebeneinander verlaufenden Zellzügen abläuft, die einander gegenseitig unterstützen.

Da HOUWINK [1] eine abweichende Ansicht vertreten hat, hat UMRATH [20] seine Auffassung durch weitere Versuche gestützt, die auch durch SIBAOKA nie

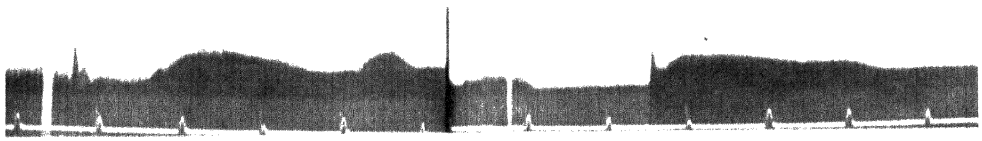


Abb. 29. *Mimosa pudica*, 30° C. Ableitung vom primären Blattstiel. Reiz: mit dem Wagnerschen Hammer erzeugte Induktionsströme, 4,2 cm apikal von der Ableitungsstelle. Das Elektrometer war während der Reizung, aber länger als diese dauerte, abgeschaltet, wodurch die weiße Lücke in der Kurve entstand. Die Strecke zwischen Reiz- und Ableitungsstelle war mit feuchtem Filterpapier bedeckt, das beim ersten Versuch in Wasser von Umgebungstemperatur, beim zweiten Versuch in Eiswasser tauchte. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

entkräftet wurden. HOUWINK [1] gibt (S. 67 und 72) an, daß das Einzelaktionspotential eine Stelle, die kälter als 10° C oder wärmer als 50° C ist, nicht passieren kann, während seine „variation„ eine Stelle, die auf 5° C abgekühlt oder durch Hitze abgetötet ist, passieren kann. UMRATH [20] hat durch 1 sec mit rhythmischen Induktionsströmen am primären Blattstiel gereizt und 2,5—4,5 cm basal davon die Aktionspotentiale abgeleitet. Wenn, bei 29° C, die Zwischenstrecke mit Filterpapier bedeckt war, das in Wasser tauchte, so war die Leitungsgeschwindigkeit beim ersten, kurzdauernden Aktionspotential 1,2 cm/sec, beim langdauernden 0,24 cm/sec. War die Zwischenstrecke mit in Eiswasser tauchendem Filterpapier bedeckt, so erlosch das kurzdauernde Aktionspotential, trat aber nach der gekühlten Strecke in $^2/_3$ der Fälle wieder auf. Die Leitungsgeschwindigkeit war 0,21 cm/sec; sie war wahrscheinlich durch die wiederaufgetretene und nun etwas vorauseilende kurzdauernde Erregung etwas erhöht. Abb. 29 zeigt einen solchen Versuch, links mit Filterpapier mit Wasser von Umgebungstemperatur, rechts mit Filterpapier mit Eiswasser auf der Zwischenstrecke. In weiteren Versuchen, in denen beiderseits der Ableitungsstelle Filterpapier mit Eiswasser auflag, war die Leitungsgeschwindigkeit nur 0,14 cm/sec. Dies zeigt, daß das kurzdauernde Aktionspotential allerdings kälteempfindlicher ist, und daß beim langdauernden bei niederer Temperatur die Leitungsgeschwindigkeit herabgesetzt ist, daß aber die Zellen noch erregt werden. UMRATH [20] hat zwischen Reiz- und Ableitungsstelle $^1/_2$—1 cm des primären Blattstiels durch Darüberleiten von Dampf während einer $^1/_2$ min abgetötet. Jetzt bedingten die am apikalen Teil des primären Blattstiels einwirkenden rhythmischen Induktionsströme keine Aktionspotentiale an der jenseits der abgetöteten Strecke gelegenen Ableitungsstelle mehr, sie bewirkten aber durch akropetale Erregungsleitung Reaktionen der Blättchen an den sekun-

dären Blattstielen. Wurde an Blättern mit derart abgetöteter Stelle am primären Blattstiel ein sekundärer Blattstiel angebrannt, so zeigte sich unterhalb der abgetöteten Stelle nach 12—20 sec ein kurzdauerndes Aktionspotential, dem mehr oder weniger bald ein langdauerndes folgte. Dies zeigt, in Übereinstimmung mit gewissen Versuchen HOUWINKS ([1], S. 80), daß durch das Anbrennen ein basipetaler, Erregungssubstanz transportierender Flüssigkeitsstrom erzeugt wird und daß die Erregungssubstanz sowohl das kurzdauernde als auch das langdauernde Aktionspotential auslösen kann, was schon HOUWINK ([1], S. 72) durch Versuche gezeigt hat, in denen er abgeschnittene Blätter durch die Schnittstelle einen Blattextrakt aufnehmen ließ.

Die rasche Leitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* wurde bei Durchschneiden des primären Blattstiels von LINSBAUER, UMRATH [1] und SIBAOKA [2] beobachtet, beim Durchschneiden eines sekundären Blattstiels und mitunter auch eines Blättchens von UMRATH [1], [9], und auch BOSE ([2], S. 64) gibt für dünne primäre Blattstiele, wie sie jungen Pflanzen zukommen, Leitungsgeschwindigkeiten zwischen 12 und 40 cm/sec an, wobei es scheint, daß er elektrisch gereizt hat. Beim Durchschneiden der Kantenbündel oder auch eines Sekundärgelenkes haben LINSBAUER und später UMRATH [1] mittlere Leitungsgeschwindigkeiten gefunden.

Die Leitungsbahnen des primären Blattstiels von *Mimosa pudica* liegen nach Abtragungs- und Durchschneidungsversuchen von HERBERT ([1] und, weniger ausführlich dargestellt, [2]) im Phloem. SNOW ([1], S. 363ff.) hat die Durchschneidungsversuche wiederholt und bestätigt und seine Versuche zeigen, daß auch die rasche Leitung im Phloem lokalisiert ist. Nach Abtragungsversuchen von UMRATH [4], [20] sind die Aktionspotentiale der langsamen Leitung im Phloem zu lokalisieren. BOSE ([2], S. 110ff.) hat eine bis auf die Spitze isolierte Nadel verschieden tief in den primären Blattstiel eingestochen und die bei der Erregungsleitung ableitbaren Ströme registriert. Er erhielt die größten Ausschläge, wenn sich die Spitze der Nadel im Phloem befand, und ein zweites Maximum, wenn sie sich in der Markkrone befand. SIBAOKA [7] hat diese Versuche mit ähnlicher Methodik wiederholt und nur ein Maximum der Aktionsströme bei Ableitung aus dem Phloem gefunden. Auf Leitung im Phloem schließt SIBAOKA [4] auch aus Versuchen, in denen er durch Einstich einer Nadel Teile des Zentralzylinders zerstörte und die Leitungsgeschwindigkeit von dem nicht zerstörten Anteil des Phloems abhängig fand.

Im Stamm von *Mimosa pudica* spielt bei der Reizleitung der Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom eine große Rolle, wie die Untersuchungen von RICCA [1], [2], SNOW [1] und BALL [1], [2] gezeigt haben, doch ist hier nur die Erregungsleitung zu besprechen. Unter günstigen Umständen konnte UMRATH [2], [4] im Stamm von *Mimosa pudica* eine langsame Erregungsleitung nachweisen und es gibt im Stamm 2 Arten von rascher Leitung, die von BALL [2] als *rapid conduction* beschriebene und die von SNOW [1] als *high-speed conduction* beschriebene.

Die langsame Leitung im Stamm läßt sich am besten durch Anbrennen eines sekundären Blattstiels auslösen. Von der raschen Leitung unterscheidet sie sich durch die geringere Leitungsgeschwindigkeit und dadurch, daß ihre Aktionspotentiale oft aus mehreren Wellen bestehen, wie das Abb. 30 zeigt. Die Aktionspotentiale ermöglichen auch die Unterscheidung vom Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom, die sonst im Einzelfall schwierig sein kann. Unter günstigen Bedingungen, bei hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit, ist beim Anbrennen von Blättern die basipetale Leitung rascher als die akropetale, was ein sicheres Zeichen für Erregungsleitung ist und Transport von Erregungssubstanz

mit dem Saftstrom ausschließt. Durch Abtragungsversuche hat UMRATH [4] gezeigt, daß die Aktionspotentiale der langsamen Erregungsleitung im Stamm in der Markkrone entstehen. Abb. 30 zeigt das Aktionspotential von einer Stelle des Stammes, an der Teile des Holzes und alle Gewebe außerhalb des Holzes entfernt waren.

Beide Arten der raschen Leitung im Stamm von *Mimosa pudica* bringen an den betroffenen Blättern nur die Hauptgelenke zur Reaktion, nicht die Tertiärgelenke. Sonst unterscheiden sich die beiden Arten der raschen Leitung im Stamm in mancher Beziehung voneinander und ich beginne mit der von BALL [2] als „*rapid conduction*" beschriebenen. Sie ist besonders an stark turgescenten Pflanzen bei hoher Luftfeuchtigkeit oder an Sproßstücken unter Wasser gut auslösbar und breitet sich oft über große Teile der Pflanze aus. Durch verschiedene Versuche hat BALL [2] bewiesen, daß sie in den Geweben innerhalb des Holzes abläuft; er

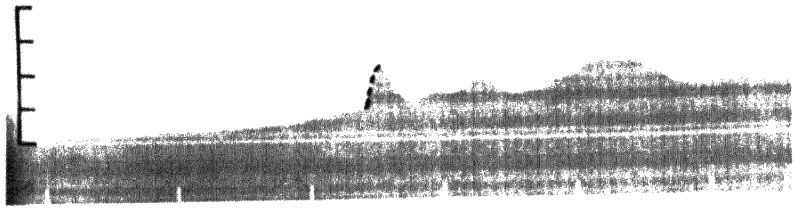


Abb. 30. *Mimosa pudica*, 30° C. Ableitung von einer geschabten Stelle des Stammes, an der nur Mark, Markkrone und Teile des Holzes erhalten waren. Reiz: Anbrennen eines sekundären Blattstiels eines oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

dachte vor allem an das Mark, doch dürften nach allen unseren jetzigen Kenntnissen Cambiformzellen der Markkrone die erregungsleitenden bei der *rapid conduction* sein. Auslösende Reize sind mechanische Verletzungen, Quetschen, Verbiegen, aber auch Anbrennen und starke Abkühlung des Stammes, starke elektrische Induktionsschläge am Stamm, Verletzungen, Zerquetschen und vielleicht auch Anbrennen eines Blütenstandes, Durchschneiden eines primären und unter sehr günstigen Bedingungen auch eines sekundären Blattstiels und schließlich Durchschneiden der Hauptwurzel.

BALL [2] hat auch gezeigt, daß an einem durchschnittenen Stamm, dessen beide Teile durch ein mit Wasser gefülltes Glasrohr verbunden sind, *rapid conduction* in dem einen Teil ausgelöst werden kann, wenn der andere in der Nähe des Glasrohres entsprechend gereizt wird. Man muß hieraus wohl mit BALL schließen, daß von der Reizstelle kommende Erregungssubstanz die *rapid conduction* im anderen Teil des Stammes auslöst.

Die Leitungsgeschwindigkeit ist bei der *rapid conduction* von der Art des auslösenden Reizes und vom basipetalen oder akropetalen Leitungssinn unabhängig, wie die Tabelle 7 bei UMRATH [20] zeigt.

Aktionspotentiale der *rapid conduction* sind von UMRATH [4], [20] beim Durchschneiden des Stammes, bei starken elektrischen Reizen am Stamm und bei Kältereizen durch Eis nachgewiesen. Die Abb. 31 und 32 geben solche Aktionspotentiale bei Durchschneiden des Stammes wieder. UMRATH [20] hat noch gezeigt, daß in den ersten 10—15 sec nach Auslösung eines Aktionspotentials durch einen solchen Reiz auch durch eine der beiden anderen Reizarten kein neues Aktionspotential auslösbar ist. Es erregen also alle diese 3 Reizarten dasselbe „rapid" System, in dessen absolutem Refraktärstadium eine zweite Erregungsauslösung nicht möglich ist.

Die zweite rasche Leitung im Stamm wurde von SNOW [1] als *high-speed conduction* beschrieben und dann vor allem auch von BALL [2] untersucht. Sie

ist durch einen Einschnitt ins Phloem oder ins Cambium des Stammes auslösbar und führt nur zur Hauptgelenksreaktion eines oder höchstens zweier Blätter gerade über der Schnittstelle und eines Blattes darunter. Sie kann eine Stelle, an der die Rinde bis zum Holz entfernt ist, nicht passieren. Die Leitung ist also

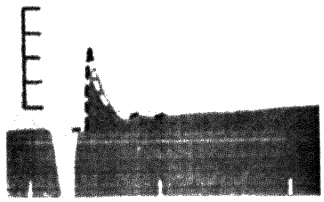


Abb. 31. *Mimosa pudica*, 32° C. Ableitung vom Stamm. Reiz: Durchschneiden des Stammes, 10,3 cm apikal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

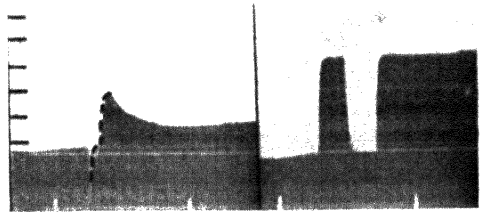


Abb. 32. *Mimosa pudica*, 33° C. Ableitung vom Stamm. Reiz: Durchschneiden des Stammes, 5,7 cm apikal von der Ableitungsstelle. Eichkurven −0,06 V. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

im Phloem oder Cambium anzunehmen. Die *high-speed conduction* läßt sich an stark und an schwach transpirierenden Pflanzen, in feuchter Luft oder unter Wasser auslösen. Nur unter Wasser fand BALL ([2], S. 164ff.) eine *high-speed conduction* zu einem dem Einschnitt gegenüberstehenden Blatt, das vor den weiter entfernten Blättern der gleichen Seite reagierte. Über die Leitungsgeschwindigkeit ist nichts Sicheres bekannt. Das betroffene Hauptgelenk reagiert meist fast momentan, manchmal mit einer Latenzzeit von $^1/_2$—1 sec.

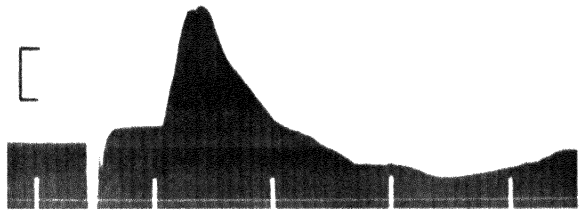


Abb. 33. *Mimosa pudica*, 30° C. Keimpflanze noch ohne Laubblätter, Ableitung vom Mittelnerven eines Keimblattes. Reiz: Abschneiden der Keimblattspitze 0,6 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

An ausgewachsenen Keimblättern von *Mimosa pudica* hat UMRATH [8] eine langsame Erregungsleitung ähnlich der in den Fiederblättchen nachgewiesen; Abb. 33 zeigt ein bei Durchschneiden der Keimblattspitze vom Mittelnerven abgeleitetes Aktionspotential.

An Hypokotylen, die noch im Streckungswachstum begriffen waren und deren Keimblätter vielfach noch nicht ausgebreitet waren, konnte UMRATH [8] weder bei einem Schnitt durch das Keimblatt, noch bei einem Einschnitt ins Hypokotyl, 2 mm weit oder wenig weiter von der Ableitungsstelle, irgendwelche Anzeichen eines Aktionspotentials registrieren. Von wenig älteren Keimpflanzen und von solchen, die bei stärkerer Lichteinwirkung ihr Streckungswachstum früher eingestellt hatten, konnte er beim Durchschneiden eines Keimblattes, bei einem Einschnitt ins Hypokotyl und bei Reizung eines Keimblattes durch einen Tropfen Alkohol gut ausgebildete Aktionspotentiale registrieren, wie eines in Abb. 34 wiedergegeben ist.

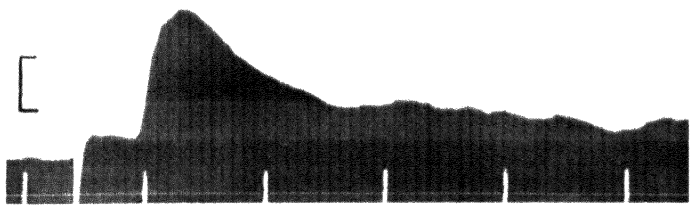


Abb. 34. *Mimosa pudica*, 30° C. Keimpflanze, Keimblätter noch hellgrün, Streckungswachstum des Hypokotyls schon vollendet. Ableitung vom Hypokotyl. Reiz: Durchschneiden eines Keimblattes 0,45 cm vom Gelenk, von hier bis zur Ableitungsstelle im Hypokotyl 0,5 cm. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

Es tritt also bei den Keimpflanzen von *Mimosa pudica*, ebenso wie bei denen von *Neptunia plena*, bei einem gewissen Entwicklungsgrad recht unvermittelt

die langsame Erregungsleitung auf, mit kurzdauernden Aktionspotentialen, anscheinend nach dem Alles- oder Nichts-Gesetz, und mit Leitungsgeschwindigkeiten ähnlich der im Mittelnerven des Fiederblättchens der erwachsenen Pflanze.

Ich gebe noch eine Übersicht über die bisher bekannten Leitungsgeschwindigkeiten, Anstiegszeiten und Anstiegslängen des Aktionspotentials. Es sind meist Mittelwerte der bei UMRATH [20] angeführten Zahlen, zum Teil auf andere Temperaturen umgerechnet, unter der Annahme $Q_{10} = 2$.

Tabelle 3.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Mimosa pudica				
Rasche Leitung				
Fiederblättchen	0,7			26
Sekundärer Blattstiel	4	0,8	3,2	30
Primärer Blattstiel	26			
Stamm	4,2	0,43	1,8	30
Mittlere Leitung				
Sekundärer Blattstiel	0,45			22
Primärer Blattstiel	3,2			
Langsame Leitung				
Fiederblättchen	0,15	2,6	0,39	26
Sekundärer Blattstiel	0,40	2,4	0,96	28
Primärer Blattstiel	2,1	0,61	1,28	30
Primärer Blattstiel	0,24	3,6	0,86	29
Stamm basipetale Leitung	0,88	1,1	0,97	30
Stamm akropetale Leitung	0,51	0,77	0,39	30
Keimblatt	0,16	2,1	0,34	28
Hypokotyl	0,2	2,7	0,54	28

Mimosa invisa.

Die Erregungsleitung von *Mimosa invisa* ist in mancher Beziehung der von *Mimosa pudica* ähnlich, sie ist aber viel schlechter ausgebildet und die Leitungsgeschwindigkeiten sind bei *Mimosa invisa* im allgemeinen geringer. Es kommt langsame und rasche Erregungsleitung vor, die aber nur im sekundären Blattstiel beide gut nachweisbar sind.

Im Fiederblättchen ist die langsame Erregungsleitung gut ausgebildet.

Im sekundären Blattstiel erfolgt die langsame Leitung bei Durchschneiden eines Blättchens meist nur über eine sehr kurze Strecke. Vielfach folgt nach

Tabelle 4.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Mimosa invisa				
Rasche Leitung				
Sekundärer Blattstiel	0,75			29,5
Langsame Leitung				
Fiederblättchen	0,064			29,5
Sekundärer Blattstiel	0,114	5,74	0,65	29

einiger Zeit eine neue Welle mit etwas weiterer Leitung. Das Durchschneiden dreier Blättchen wirkt als ausgedehnterer und deshalb stärkerer Reiz; auch bei längeren Leitungsstrecken in den Fiederblättchen ist das Aktionspotential im

sekundären Blattstiel noch in weiterer Entfernung nachweisbar als nach Durchschneiden eines Blättchens. Abb. 35 zeigt 2 Aktionspotentiale vom sekundären Blattstiel. Beim ersten wurde ein Blättchen durchschnitten, die Leitungswege waren 0,55 cm im Blättchen und 1,0 cm im sekundären Blattstiel, beim zweiten wurden 3 Blättchen durchschnitten, die Leitungswege waren 0,4—0,35 cm in den Blättchen und 1,0—1,5 cm im sekundären Blattstiel. Im letzteren Fall sieht man ein steil ansteigendes Aktionspotential von einiger Dauer. Im ersteren Fall, bei Durchschneiden eines Blättchens, ist das Aktionspotential von geringerer Dauer, es steigt weniger steil an und der erste, sehr niedrige Teil entspricht vielleicht einer erlöschenden Erregung, wie vielleicht auch die lange Leitungszeit auf völligem Erlöschen der Erregung in anderen Zellzügen beruht. Die langsame Erregungsleitung erfolgt demnach im ganzen sekundären Blattstiel von *Mimosa invisa* mit einem gewissen Dekrement, das ähnlich, wenn auch nicht so stark ist, wie das bei *Mimosa pudica* in dem Bereich zwischen basalem Blättchenpaar und Sekundärgelenk.

Die rasche Erregungsleitung im sekundären Blattstiel ist durch Anbrennen immer über weite Strecken zu erhalten, bei Durchschneiden des sekundären Blattstiels reagieren meist nur wenige Blättchenpaare. Am späten Nachmittag, bei hoher Luftfeuchtigkeit sind die Sekundärgelenke sehr reaktionsfähig und werden bei Durchschneiden des sekundären Blattstiels durch die rasche Leitung erregt, deren Geschwindigkeit zu dieser Zeit auf das Doppelte erhöht ist.

Die langsame Leitung im primären Blattstiel von *Mimosa invisa* ist schlecht ausgebildet, der akropetale Leitungssinn ist begünstigt und sie scheint der langsamen Leitung mit dem langdauernden Aktionspotential im primären Blattstiel von *Minosa pudica* ähnlich zu sein.

Im Stamm von *Mimosa invisa* kommt Erregungsleitung vor, wie Aktionspotentiale, auch nach Anbrennen von weit oberhalb inserierten Blättern zeigen. Nach schwachen und insbesondere nach kurzdauernden Reizen ist aber schon im primären Blattstiel die Erregungsleitung nicht mehr sicher nachzuweisen.

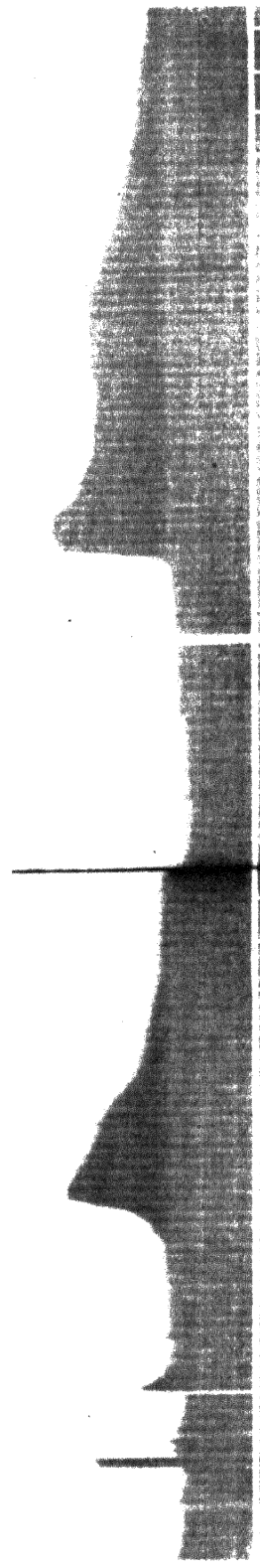


Abb. 35. *Mimosa invisa*, 28° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Eichkurve —0,03 V. Reiz im ersten Versuch: Durchschneiden eines Blättchens, im zweiten: Durchschneiden dreier Blättchen. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [9].)

Biophytum sensitivum.

Biophytum sensitivum wurde schon 1899 von HABERLANDT [2] untersucht. Er fand, daß die Erregungsleitung eine Stelle, deren grüne, parenchymatische Rinde entfernt ist, passieren kann, nicht aber eine abgebrühte Zone. Er hat die unten angeführten Leitungsgeschwindigkeiten gemessen und hat auch schon die rhythmischen Senkungsbewegungen der Fiederblättchen beschrieben.

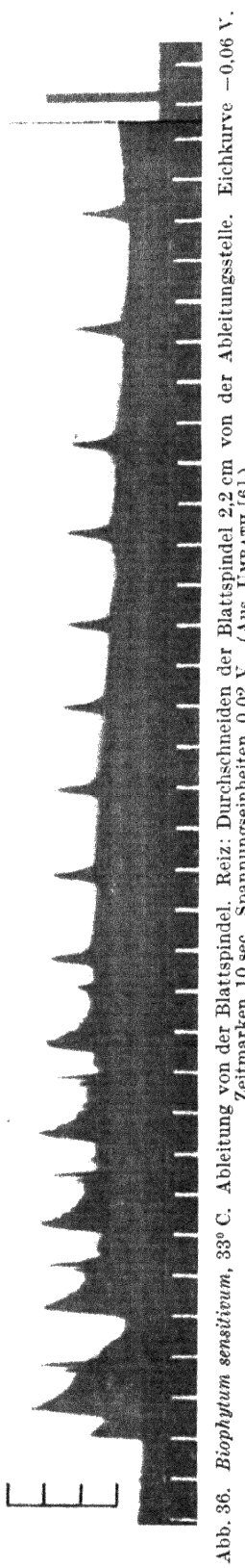


Abb. 36. *Biophytum sensitivum*, 33° C. Ableitung von der Blattspindel. Reiz: Durchschneiden der Blattspindel 2,2 cm von der Ableitungsstelle. Eichkurve −0,06 V. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)



Abb. 37. *Biophytum sensitivum*, 38° C. Ableitung von der Blattspindel. Reiz: Durchschneiden eines Blättchens. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [4].)

Das Auffälligste bei *Biophytum* sind die rhythmischen Blättchenbewegungen nach einem stärkeren Reiz, die wahrscheinlich mit den rhythmischen Reaktionen bei stärkerer Belichtung eng zusammenhängen; wir werden auf diese noch im übernächsten Abschnitt zu sprechen kommen. Die Abb. 36 und 37 zeigen sehr deutlich die rhythmischen Aktionspotentiale in der Blattspindel nach Durchschneiden der Blattspindel und nach Durchschneiden eines Blättchens. Die Zeit zwischen erstem und zweitem Aktionspotential ist länger als die zwischen den nächstfolgenden, wahrscheinlich weil die zweite Erregung und die folgenden im relativen Refraktärstadium ablaufen und deshalb bei ihnen die Leitungszeit von der Reizstelle bis zur Ableitungsstelle länger ist als bei der ersten.

Bemerkenswert erscheint mir bei *Biophytum* auch die kurze Dauer der Aktionspotentiale im Verhältnis zu ihrer Anstiegszeit, die aus den Abb. 36 und 37, besonders aus den letzten $^2/_3$ der Abb. 36 ersichtlich ist. Wenn man bedenkt, wie selten so kurzdauernde Aktionspotentiale sonst bei Sensitiven sind, so kann man vermuten, daß sie hier eine günstige Vorbedingung für die Rhythmizität der Reaktion bilden.

Für die gut ausgebildete Erregungsleitung in der Blattspindel von *Biophytum sensitivum* hat UMRATH [6] durch Messungen der Leitungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Teilen gezeigt, daß sie in etwas verschieden rasch leitenden, nebeneinander verlaufenden Zellzügen erfolgt. Die am langsamsten leitenden, 0,26 cm/sec bei 31° C, durchziehen die ganze Blattspindel. Etwas rascher leitende Zellzüge reichen nicht ganz bis an das basale Ende der Blattspindel und die am raschesten leitenden befinden sich in der apikalen Spindelhälfte. In dieser ist die Leitungsgeschwindigkeit bei 31° C in basipetalem Sinn 0,64 cm/sec, in akropetalem 0,57 cm/sec.

Innerhalb eines erregungsleitenden Zellzuges ist also die basipetale Leitung begünstigt. Ein Erregungsübergang ist nur von einem langsamer leitenden Zellzug auf einen rascher leitenden möglich, nicht umgekehrt. Daher erfolgt in der ganzen Blattspindel die akropetale Leitung mit Beschleunigung und im Durchschnitt mit größerer Geschwindigkeit als die basipetale, die zwar mit größerer Geschwindigkeit beginnt, aber dann Stockungen zeigt, wo die rascher leitenden Zellzüge enden, so daß die basipetale Leitung über die ganze Spindel nur mit der Geschwindigkeit der am langsamsten leitenden Zellzüge erfolgt.

Tabelle 5.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Biophytum sensitivum				
Fiederblättchen	0,07			
Blattspindel	0,26	1,85	0,48	32
Inflorescenzachse	0,2			

Die Insectivoren *Dionaea*, *Drosera* und *Pinguicula*.

Dionaea muscipula ist die Pflanze, bei der zuerst Aktionspotentiale nachgewiesen wurden und zwar von Burdon-Sanderson [1—4], von Burdon-Sanderson und Page und von Munk, also von bekannten Tierphysiologen. Aus diesen Beobachtungen und aus ergänzenden von Umrath [20] geht hervor, daß man von der zum Insektenfang umgebildeten Spreite des Blattes bei verschiedenen Reizen typische, kurzdauernde Aktionspotentiale ableiten kann, wie sie in Abb. 38 wiedergegeben sind. Auch von dem schmalen und kurzen Zwischenstück zwischen der Blattspreite und dem verbreiterten, als Assimilationsorgan ausgebildeten Blattstiel lassen sich solche Aktionspotentiale registrieren, wie Abb. 39 nach einem stärkeren Reiz an der Spreite zeigt. In den Blattstiel pflanzen sich diese Aktionspotentiale nicht fort, nur in seinen obersten 3 mm sind sie noch in reduziertem Ausmaß nachweisbar.

Nach Burdon-Sanderson und Page lassen sich die Aktionspotentiale der Blattspreite durch eine größere Anzahl aufeinanderfolgender Schließungs- und Öffnungsinduktionsschläge schon bei geringerer Reizstärke auslösen, als durch einige wenige oder gar einen einzelnen Induktionsschlag. Dies sowie die auffallend lange Latenzzeit von 0,1—0,4 sec, die Burdon-Sanderson und Page nach elektrischen Reizen und nach Verbiegen der reizbaren Haare beobachtet haben, deutet darauf hin, daß zwischen den reizempfindlichen Zellen des Blattes und denen, die das so einheitlich aussehende Aktionspotential bedingen, eine mit Dekrement verbundene Leitung eingeschaltet ist.

In der Mitte der Spreite hat Budon-Sanderson ([3], Bd. 9, S. 10f. und [4], S. 444ff.) eine höhere Leitungsgeschwindigkeit gemessen als Umrath [20] über die ganze Spreite bis zum Zwischenstück und Stuhlman und Darden haben in der Spreitenmitte eine kürzere Anstiegszeit gemessen als Umrath [20] an weiter außen gelegenen Teilen der Spreite.

Von den sehr langen Spreitenhälften von *Drosera binata* hat Umrath ([6], Abb. 19 und 20) beim Abschneiden der Spreitenspitze relativ kurzdauernde Aktionspotentiale registriert, die den Eindruck von Einzelerregungen vieler gleichzeitig erregter Zellen machen. Meist folgte nach etwa 70 sec eine zweite Erregung.

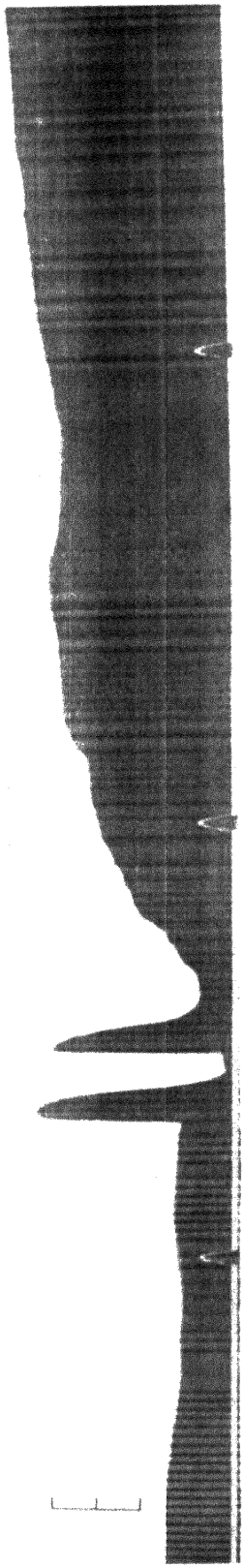


Abb. 38. *Dionaea muscipula.* Ableitung von der Blattspreite. Reiz: zwei Berührungen der Spreiteninnenfläche. Zeitmarken 10 sec. Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

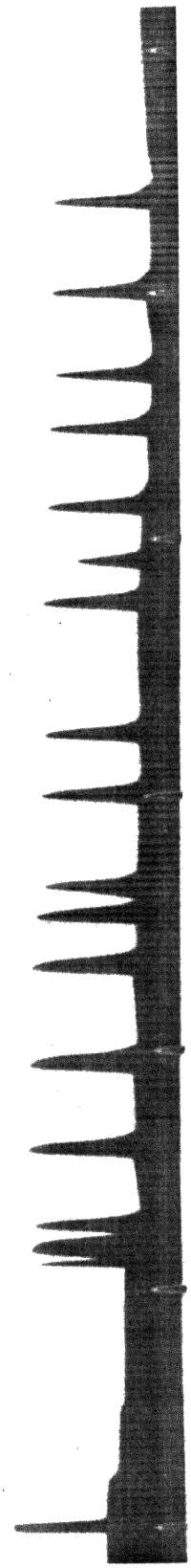


Abb. 39. *Dionaea muscipula,* 30° C. Ableitung vom Zwischenstück. Reiz: Berührung und vielleicht Verwundung der Spreite mit einer Nadel. Zu Beginn der Aufnahme eine Eichkurve —0,05 V. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

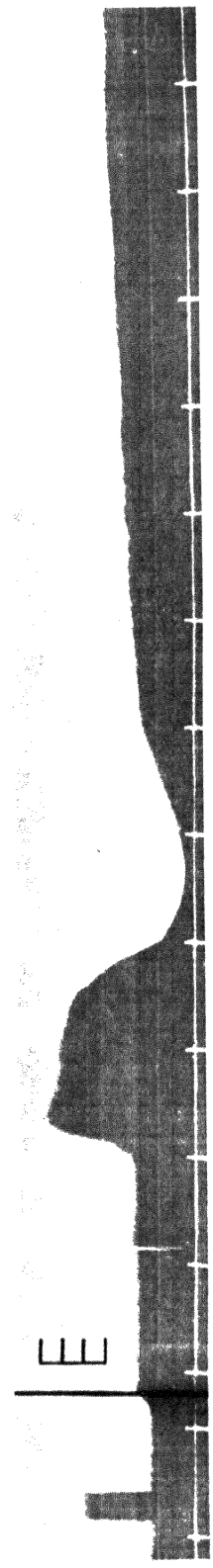


Abb. 40. *Drosera rotundifolia* ,34° C. Eichkurve —0,06 V. Ableitung vom basalen Teil der Spreite. Reiz: Durchschneiden einiger Tentakel. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)

Bei *Drosera rotundifolia* bewirkt nach UMRATH [6] das Abschneiden einiger Tentakel oder ein Einschnitt in die Spreite oder in den Blattstiel ein Aktions-

potential von etwas längerer Dauer, das aber den Eindruck eines Einzelaktionspotentials macht und dem Alles- oder Nichts-Gesetz zu entsprechen scheint. Die Abb. 40 und 41 geben solche Aktionspotentiale wieder, die Abb. 41 das erste

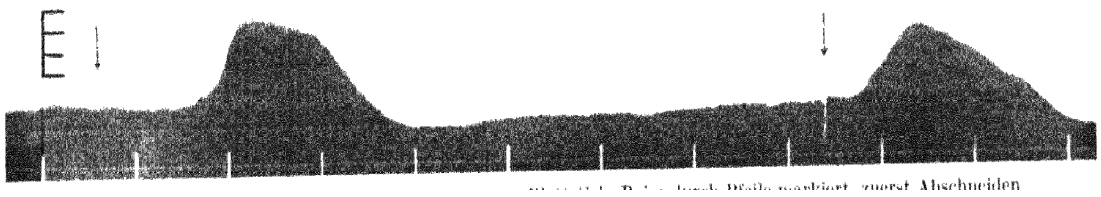


Abb. 41. *Drosera rotundifolia*, 32° C. Ableitung vom Blattstiel. Reize durch Pfeile markiert, zuerst Abschneiden einiger Tentakel 1,6 cm von der Ableitungsstelle, dann Anschneiden des Blattstiels 0,8 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)

nach Durchschneiden von Tentakeln, das zweite, etwa 70 sec später, nach Durchschneiden des Blattstiels. Die veränderte Form des zweiten dürfte daher rühren, daß sich der Blattstiel noch im relativen Refraktärstadium befand, denn sonst sind Aktionspotentiale nach Durchschneiden des Blattstiels (UMRATH [6], Abb. 23) von derselben Form wie nach Durchschneiden von Tentakeln.

Drosera brevifolia verhält sich nach UMRATH [18] ähnlich wie *Drosera rotundifolia*.

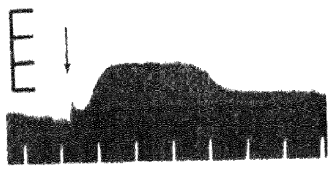


Abb. 42. *Pinguicula alpina*, 34° C. Ableitung von der Mittelrippe des Blattes. Reiz, durch den Pfeil markiert: Durchschneiden des Blattes 1,0 cm apikal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)

Bei *Pinguicula alpina* und bei *P. vulgaris* ist nach UMRATH [6],[28] die Erregungsleitung viel weniger gut ausgebildet als bei den bisher besprochenen Insectivoren. Bei Ableitung vom Mittelnerven des Blattes haben die Aktionspotentiale auch im Verhältnis zu ihrer Anstiegszeit eine sehr lange Dauer, wie das Abb. 42 zeigt, und sie sind bei Abschneiden der Blattspitze nicht über 2 cm weit nachzuweisen, weil ihr Ausmaß mit zunehmendem Leitungsweg abnimmt.

Die folgende Tabelle 6 enthält die Leitungsgeschwindigkeiten, sowie die Anstiegszeiten und Anstiegslängen der Aktionspotentiale der insectivoren Pflanzen.

Tabelle 6.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Dionaea muscipula				
Spreitenmitte	30	0,1	3	
Blattspreite	5	0,3	1,5	29
Drosera binata				
Blattspreite	0,22	2,79	0,61	32
Drosera rotundifolia				
Blattspreite	0,077	4,74	0,36	33
Blattstiel	0,146	6,94	1,01	30
Pinguicula				
Blatt Mittelnerv	0,25	10	2,5	31

Verschiedene, weniger eingehend untersuchte Pflanzen.

Phyllanthus urinaria ist eine nur in sehr geringem Grade sensitive Pflanze, deren Erregungsleitung man nur mit Hilfe der Aktionspotentiale untersuchen

kann. UMRATH [19] hat das für die Blättchen und für die blättchentragenden Kurztriebe getan. In den Kurztrieben hat er die Leitung in beiderlei Sinn untersucht und dabei den basipetalen Leitungssinn gegenüber dem akropetalen in jeder Beziehung begünstigt gefunden. Abb. 43 und 44 zeigen zwei entsprechende Aktionspotentiale; man erkennt in Abb. 44 bei basipetaler Leitung das größere Ausmaß des Aktionspotentials und die geringere Leitungszeit bei längerem Leitungsweg; die Leitungsgeschwindigkeit ist im Mittel mehr als dreimal so groß als bei akropetaler Leitung.

MONTEMARTINI hat bei den Blättern aller von ihm untersuchten Pflanzen, insbesondere bei denen von *Arum italicum*, *Croton pictum*, *Ficus macrocarpa*, *Inula helenium*, *Rumex maximus*, *Saxifraga crassifolia* und *Viburnum opulus*, bei basipetaler Leitung eine höhere Leitungsgeschwindigkeit und ein größeres Ausmaß der elektrischen Veränderung gefunden, als bei akropetaler; er hat als erster diese Begünstigung der basipetalen Leitung nachgewiesen.



Abb. 43. *Phyllanthus urinaria*, 30° C. Ableitung vom Kurztrieb. Reiz, durch den Pfeil markiert: Durchschneiden eines Blattes basal von der Ableitungsstelle; Leitungsweg im Blatt 0,15 cm, im Kurztrieb 0,45 cm. Zu Beginn eine Eichkurve −0,03 V. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

Im Sproß von *Clematis zeylanica* hat HOUWINK [2] bei Kältereizen mit Eiswasser kurzdauernde Aktionspotentiale nachgewiesen, die nur innerhalb eines Internodiums, wahrscheinlich im Phloem, geleitet werden. Versuche mit lokaler



Abb. 44. *Phyllanthus urinaria*, 30° C. Ableitung vom Kurztrieb, dieselbe Ableitungsstelle wie Abb. 43. Reiz, durch den Pfeil markiert: Durchschneiden eines Blattes apikal von der Ableitungsstelle; Leitungsweg im Blatt 0,35 cm, im Kurztrieb 0,55 cm. Zu Beginn Eichkurve −0,03 V. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [20].)

Reizung und solche mit partieller Abtragung der äußeren Gewebe haben gezeigt, daß sich in jedem Internodium mehrere leitente Zellstränge ohne erregungsleitende Verbindung untereinander befinden.

Im Stamm von *Vitis discolor* und in den Ranken von *Vitis gongylodes* hat HOUWINK [1] bei Kältereizen mit Eiswasser kurzdauernde Aktionspotentiale beobachtet, die wie die von *Clematis* Einzelerregungen zu entsprechen scheinen. An Ranken von *Vitis vinifera* hat UMRATH [6] erst bei stark schädigenden elektrischen Reizen langdauernde Aktionspotentiale mit Erregungsleitung über einige Entfernung nachweisen können.

AUGER hat für Sprosse von *Cucurbita pepo* Aktionspotentiale mit einer mit der Entfernung vom Reizort stark abnehmenden Leitungsgeschwindigkeit beschrieben. UMRATH [16] hat im Sproß von *Cucumis melo* Erregungsleitung über mehrere Zentimeter mit gleichbleibender Geschwindigkeit und kurzdauernden Aktionspotentialen nachgewiesen; an den Ranken sind zwar die Aktionspotentiale bei tigmischer Reizung sehr deutlich, die Erregungsleitung scheint aber nur schlecht ausgebildet zu sein.

Schließlich ist noch bei einigen Leguminosen eine meist schlecht ausgebildete Erregungsleitung nachgewiesen. Bei der Caesalpiniacee *Cassia tomentosa* hat UMRATH [9] im Blattstiel eine langsame und eine rasche Erregungsleitung nachgewiesen. Kurzdauernde Reize,

wie das Durchschneiden des Blattstiels, waren unwirksam. Ein Tropfen Alkohol, auf das Gelenk eines Blättchens aufgebracht, löste die langsame Leitung aus, mit einem langdauernden, aus mehreren Wellen bestehenden Aktionspotential. Anbrennen des Blattes löste die rasche Leitung aus.

Von Papilionaceen sind einige untersucht. Bei *Lathyrus latifolius* hat UMRATH [6] vom Sproß und von Ranken beim Anbrennen von Blättchen sehr langdauernde Aktionspotentiale erhalten, an Ranken beim Durchschneiden der Ranken nur sehr geringe. An Blattstielen von *Dolichos* hat UMRATH [6] Aktionspotentiale mit Erregungsleitung nur bei Anbrennen der Spreite oder der Laminargelenke erhalten. An Blattstielen der Primärblätter von *Phaseolus vulgaris* hat UMRATH [8] sowohl beim Durchschneiden des Blattstiels als auch beim Anbrennen des Laminargelenkes Aktionspotentiale registriert. Im ersteren Fall waren sie von geringerem Ausmaß und erreichten die Ableitungsstelle nicht immer; die Leitungsgeschwindigkeit war in beiden Fällen gleich. Die Abb. 45 und 46 geben Aktionspotentiale vom Blattstiel von *Phaseolus* beim Anbrennen des Laminargelenkes wieder. Bei Abb. 45 erfolgte die Ableitung vom Blattstiel und aus der Erde, in der die Pflanze wurzelte, und die Abbildung zeigt daher im wesentlichen die Spannungsänderungen an der Ableitungsstelle am Blattstiel. Bei Abb. 46 erfolgte

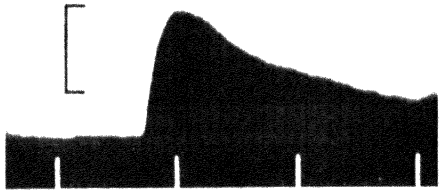


Abb. 45. *Phaseolus vulgaris*, 30° C. Drittes Blatt in Entfaltung. Ableitung vom Blattstiel eines Primärblattes, 4,5 cm basal vom Gelenk der Spreite. Reiz: Anbrennen dieses Gelenkes. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

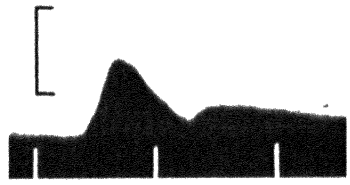


Abb. 46. *Phaseolus vulgaris*, 31° C. Drittes Blatt in Entfaltung. Diphasische Ableitung vom Blattstiel eines Primärblattes, 1,7 und 3,2 cm basal vom Gelenk der Spreite. Reiz: Anbrennen dieses Gelenkes. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheit 0,02 V. (Aus UMRATH [20].)

die Ableitung von zwei Stellen des Blattstiels; die erste Erhebung der Kurve ist durch den Beginn des Aktionspotentials an der ersten Ableitungsstelle bedingt, die erste Senkung durch den Beginn des Aktionspotentials an der zweiten Ableitungsstelle. Eine solche diphasische Ableitung ermöglicht die Messung der Leitungsgeschwindigkeit, auch wenn der Reizmoment an der Kurve nicht markiert ist. Von den Blattstielen von *Desmodium gyrans* und von *Aeschynomene indica* konnte UMRATH [20] nur beim Anbrennen von Blättchen Aktionspotentiale erhalten, die von langer Dauer waren.

BOSE hat vielfach Aktionsströme auch bei nicht sensitiven Pflanzen beschrieben. Insbesondere gibt BOSE ([1], S. 468f. und [2], S. 123f.) an, daß er bei verschiedenen Farnen Aktionsströme sogar von isolierten Gefäßbündeln erhalten habe. UMRATH [20] konnte trotz Anwendung verschiedener, bei anderen Pflanzen gut wirksamer Reize bei Farnen keinerlei Erregungsleitung durch Aktionspotentiale nachweisen.

Man kann also wohl sagen, daß unsere Kenntnisse über die Erregungsleitung bei Sensitiven und Insektivoren sehr lückenhaft sind und daß die über die Erregungsleitung bei anderen Pflanzen ganz unzureichend und fragmentarisch sind. Eine eingehende Untersuchung einiger Pflanzen mit Anwendung möglichst verschiedener Reize wäre wünschenswert. Mit den von HOUWINK bevorzugt angewandten schwachen und kurzzeitigen Kältereizen läßt sich eine gut ausgebildete Erregungsleitung, die immer örtlich beschränkt zu sein scheint, untersuchen, nicht aber erschöpfend die Erregungsleitung bei einer ganzen Pflanze. Es gibt wahrscheinlich vielfach Stellen mit Leitungsdekrement, die nur passiert werden können, wenn mehrere Erregungsvorgänge aufeinanderfolgen, wie das nach längerdauernden oder stärkeren Reizen der Fall ist.

Die folgende Tabelle 7 enthält die Leitungsgeschwindigkeiten, sowie die Anstiegszeiten und Anstiegslängen der Aktionspotentiale, die mir von nicht sensitiven und nicht insectivoren Pflanzen bekannt geworden sind.

Tabelle 7.

	Leitungsgeschwindigkeit cm/sec	Anstiegszeit des Aktionspotentials sec	Anstiegslänge cm	Temperatur °C
Phyllanthus urinaria				
Blättchen	0,10	7,0	0,7	31,5
Kurztrieb basipetal	0,17	8,5	1,45	30,4
Kurztrieb akropetal	0,035	10,4	0,36	30,3
Clematis zeylanica				
Sproß	0,19	7,0	1,3	31
Vitis discolor				
Sproß	0,9	2,5	2,2	
Vitis vinifera				
Ranke	0,21	4,3	0,9	32
Cucumis melo				
Sproß	5,3	0,5	2,65	30
Cassia tomentosa				
Rasche Leitung				
Blattstiel	1,53	1,3	1,93	30
Langsame Leitung				
Blattstiel	0,14	4,6	0,64	28
Lathyrus latifolius				
Sproß	0,88	2,6	2,3	28
Ranke	0,92	1,1	1,0	31
Dolichos giganteus				
Blattstiel	0,51	3,5	1,8	30
Phaseolus vulgaris				
Blattstiel	1,39	2,5	3,5	27
Desmodium gyrans				
Blattstiel	0,68	4,7	3,2	29

11. Vorstellungen über das Wesen des Erregungsvorganges.

Der Erregungsvorgang ist ein Auslösungsvorgang, an dem, wie das Aktionspotential zeigt, Vorgänge im Plasmalemma, also in der Grenzschicht zwischen Protoplasma und Außenmedium, stark beteiligt sind. Die im 4. Abschnitt besprochenen Strömungsstillstände bei Characeen zeigen, daß sich der Erregungsvorgang auch ins Innere des Protoplasmas erstreckt. Nach den Messungen der Strömungsgeschwindigkeit in verschiedenen Schichten des Protoplasmas bei *Nitella flexilis* durch KAMIYA und KURODA [1] muß die treibende Kraft der Strömung zwischen dem gelförmigen, ruhenden Ectoplasma und dem solförmigen, strömenden Endoplasma angreifen. JAROSCH sowie KAMIYA und KURODA [2] sind durch die Beobachtung von im Plasmasol rotierenden Chloroplasten und Kernen zu derselben Auffassung gekommen. Da, wie im Abschnitt 4, S. 35 dargelegt, die zum Strömungsstillstand führende Strömungsverlangsamung nahezu gleichzeitig mit dem Aktionspotential beginnt, scheint der Erregungsvorgang das Plasmalemma und die Grenzschicht zwischen Ectoplasma und Endoplasma nahezu gleichzeitig zu erreichen.

Daß die elektrische Spannung am Plasmalemma und ihre Veränderung bei der Erregung eng mit chemischen Vorgängen im Zellinneren verbunden sind, zeigen folgende Befunde von CHALAZONITIS, allerdings an tierischen Nervenzellen. Licht, das im Zellinneren absorbiert wird, beeinflußt die Geschwindigkeit von Oxydations-Reduktionsvorgängen und verändert dadurch die elektrische Spannung am Plasmalemma und den zeitlichen Verlauf der Aktionspotentiale und kann rhythmische Erregungsvorgänge mit Aktionspotentialen auslösen.

Über das Wesen des Aktionspotentials gibt es zwei verschiedene Vorstellungen. Man kann nach BERNSTEIN die Spannung am Plasmalemma als die an einer selektiv kationenpermeablen Membran ansehen, wobei die Membran für Kalium durchlässig wäre, für die Anionen des Zellinneren aber nicht. Die Spannung am Plasmalemma der ruhenden Zelle käme dadurch zustande, daß positiv geladene Kaliumionen aus dem Zellinneren durch das Plasmalemma hindurchtreten und durch die elektrischen Kräfte ihrer im Zellinneren zurückgehaltenen Anionen in unmittelbarer Nähe der Zelle festgehalten werden. Während der Erregung würde das Plasmalemma auch für Anionen permeabel, die Spannung würde um so mehr abnehmen, je mehr sich die Anionenpermeabilität der Kationenpermeabilität angleicht, und die Zelle würde Kalium und Anionen verlieren. Diese Vorstellung von BERNSTEIN hat eine sehr weite Verbreitung gefunden und wurde in letzter Zeit, um sie neuen tierphysiologischen Befunden anzupassen, durch zusätzliche Annahmen über die Natriumpermeabilität ergänzt. Vielleicht wird es vielfach als Vorteil angesehen, daß alle elektrischen Spannungsänderungen durch Permeabilitätsänderungen erklärt werden, und tatsächlich sprechen manche neuere Befunde in der Tierphysiologie dafür, Permeabilitätsänderungen als Ursache für Spannungsänderungen anzunehmen. Man darf darüber allerdings nicht vergessen, daß die Permeabilitätsänderungen selbst wohl durch irgendwelche chemischen Vorgänge erklärt werden müssen und daß eine Erklärung der neuen Annahmen über die Natriumpermeabilität sehr schwierig ist.

Nach einer anderen Vorstellung ist die Spannung am Plasmalemma, wenigstens zum Teil, durch elektrisch polare, im Plasmalemma orientiert eingelagerte Molekeln bedingt. Während der Erregung würden diese Molekeln oder ein Teil von ihnen chemisch reagieren, dadurch würde die durch sie bedingt gewesene Spannung verschwinden und durch die mit der chemischen Reaktion verbundene Auflockerung des Plasmalemmas würde die Permeabilität erhöht. Wenn während des Aktionspotentials die elektrische Spannung nur zum Teil verschwindet, so könnte der bestehenbleibende Rest entweder durch elektrisch polare Molekeln im Plasmalemma, die an der chemischen Reaktion nicht teilnehmen, bedingt sein oder durch ein Membranpotential, wenn trotz der Permeabilitätserhöhung noch eine selektive Kationenpermeabilität besteht.

Ich bevorzuge diese zweite Auffassung aus folgenden Gründen: 1. Meine Untersuchungen über die Theorie der elektrischen Erregung haben mich zu der Annahme von grenzflächenaktiven, elektrisch polaren, im Plasmalemma orientiert eingelagerten Molekeln geführt, was ich in Bd. II dieses Handbuches, S. 757 und ausführlicher in diesem Band im Beitrag „Allgemeines über die Wirkung elektrischer Reize auf Zellen" besprochen habe. 2. Meine in Bd. II dieses Handbuches, S. 755f. besprochenen Untersuchungen über die elektrische Polarisierbarkeit von Zellen haben mich auch zur Annahme solcher elektrisch polarer Molekeln geführt (UMRATH [25], [26]). 3. Die Wirkung von Salzen auf die elektrische Spannung am Plasmalemma weicht besonders nach neueren tierphysiologischen Arbeiten vielfach stark von der ab, die an einer selektiv kationenpermeablen Membran zu erwarten ist. Die an Pflanzen ausgeführten Untersuchungen sind in Bd. II dieses Handbuches auf S. 755 besprochen, die Unstimmigkeiten mit der selektiven Kationenpermeabilität sind dort als Veränderungen der Membran durch die Salze bezeichnet. 4. UMRATH [13] fand die Temperaturabhängigkeit der Spannung am Plasmalemma von *Nitella mucronata* weit höher als sie an einer selektiv kationenpermeablen Membran zu erwarten ist. 5. Manche Beobachtungen legen die Auffassung nahe, daß die Spannung am Plasmalemma aus zwei, bis zu einem gewissen Grad voneinander unabhängig veränderlichen Teilen besteht, von denen der eine während der Erregung verschwindet, während der andere erhalten bleibt. So hat

UMRATH [17] an *Nitalla mucronata* bei Ersatz des umgebenden Wassers durch 0,0005—0,002 n NaOH die Spannung am Plasmalemma nach anfänglicher Erhöhung nur wenig herabgesetzt gefunden, während die Aktionspotentiale stark reduziert waren. Bei nachfolgender Erholung in Wasser sank die Spannung am Plasmalemma zunächst weiter ab und nahm dann langsam zu, ohne aber im Laufe mehrerer Stunden den Wert vor Ende der NaOH-Einwirkung zu erreichen, während die Aktionspotentiale viel stärker zunahmen.

Durch Reize werden zunächst lokale Erregungen mit lokalen Potentialen ausgelöst, die in ihrem Ausmaß mit der Reizstärke zunehmen, wie das etwa Abb. 1 für *Nitella mucronata* zeigt, und erst wenn die lokale Erregung und das lokale Potential ein gewisses Ausmaß erreichen, lösen sie den im allgemeinen nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz ablaufenden Erregungsvorgang mit dem Aktionspotential aus. Es gibt gewisse Befunde, welche die Auffassung nahe legen, daß ein ähnliches chemisches Geschehen, dessen Ausmaß zunächst von der Reizstärke abhängt und das bei Überschreiten eines gewissen Ausmaßes explosionsartig zu dem maximal möglichen Ausmaß anschwillt, sowohl der von der Reizstärke abhängigen lokalen Erregung, als auch dem nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz ablaufenden Erregungsvorgang zugrunde liegt. Erstens ist der zeitliche Verlauf des lokalen Potentials und des Aktionspotentials oft sehr ähnlich, zweitens entsprechen bei den Characeen den Strömungsstillständen von bestimmter Dauer während der Erregungsvorgänge, von der Reizstärke abhängige Strömungsverlangsamungen oder sehr kurze Strömungsstillstände während der lokalen Erregungen und drittens haben auch die lokalen Potentiale Refraktärstadien, wenn auch nur relative und keine absoluten, weil sie ja selbst nicht das maximal mögliche Ausmaß haben. Trotzdem erscheint der Erregungsvorgang sich, wenn nicht immer, so doch bei manchen Objekten, nicht nur quantitativ sondern auch qualitativ von den lokalen Erregungen zu unterscheiden. Zu dieser Auffassung zwingt vor allem der Befund von HISADA an *Noctiluca scintillans*, daß das lokale Potential in einer geringen Abnahme des Plasmalemmapotentials, das Aktionspotential in einer viel stärkeren Zunahme desselben besteht. Hier scheint mir die Annahme naheliegend, daß die gegensätzlichen elektrischen Potentialänderungen auf verschiedenen chemischen Reaktionen beruhen, deren eine die andere auslöst.

Die Auffassung, daß der Erregungsvorgang bei pflanzlichen und bei tierischen Zellen prinzipiell gleich ist, wird vor allem durch die Ähnlichkeit der Aktionspotentiale, die bei tierischen Zellen nur mitunter viel rascher ablaufen, nahegelegt. Es wurde schon erwähnt, daß bei der Erregungsleitung die Leitungsgeschwindigkeit um so größer ist, je kürzer die Anstiegszeit des Aktionspotentials ist. Die Leitungsgeschwindigkeiten liegen bei Tieren und Pflanzen in dem Bereich zwischen 0,035 und 11500 cm/sec, bei Pflanzen zwischen 0,035 und 30 cm/sec und dabei liegt das Produkt aus Leitungsgeschwindigkeit und Anstiegszeit des Aktionspotentials, die Anstiegslänge des Aktionspotentials, immer zwischen 0,3 und 3,5 cm. Dies scheint mir ein Anzeichen dafür zu sein, daß die Erregungsleitung überall nach demselben Prinzip erfolgt.

Der Umstand, daß bei Pflanzen die Anstiegslänge des Aktionspotentials auch in den Fällen zwischen 0,3 und 3,5 cm liegt, in denen die Leitungsgeschwindigkeit durch Transport von Erregungssubstanz mit einem Flüssigkeitsstrom, wahrscheinlich in den Cellulosewänden, mitbeeinflußt wird, spricht dafür, daß es sich auch hier um Erregungsleitung handelt, die nur etwas durch den extracellulären Transport von Erregungssubstanz unterstützt wird. Nach Tabelle 3, S. 86 ist bei der langsamen Leitung mit langdauerndem Aktionspotential im primären Blattstiel von *Mimosa pudica*, bei HOUWINKs „variation", die Anstiegslänge des

Aktionspotentials 0,86 cm. Ich glaube, man kann hieraus schließen, daß auch sonst bei der Erregungsleitung die Erregungssubstanz eine gewisse Rolle spielt, zumindest bei der Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle, die ja, wegen der Kleinheit der Zellen, bei jeder über leicht meßbare Strecken erfolgenden Erregungsleitung bei höheren Pflanzen vielfach vorkommt.

Vielfach kommen bei Pflanzen im Verhältnis zur Anstiegszeit außerordentlich langdauernde Aktionspotentiale vor, wie etwa bei *Neptunia plena* oder *Mimosa spegazzinii*. Sie scheinen damit zusammenzuhängen, daß für die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen immer die Erregung einer großen Zahl hintereinander geschalteter Zellen notwendig ist und oft außerdem die einer großen Zahl nebeneinanderliegender Zellen, da die Erregung sonst bei ihrer Ausbreitung verebbt und erlischt. Von diesen nebeneinanderliegenden Zellen scheinen manche weniger erregbar zu sein, so daß ihre Erregbarkeit erst durch wiederholte Zufuhr von Erregungssubstanz erhöht werden muß, bis sie selbst erregt werden. So ist es wohl zu verstehen, daß vielfach bei Pflanzen Erregungsleitung über weite Strecken nur durch langdauernde Reize auslösbar ist und nur mit sehr langdauernden Aktionspotentialen erfolgen kann.

Auch in der Tierphysiologie wird jetzt allgemein angenommen, daß die Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle stofflich durch Erregungssubstanzen oder Überträgersubstanzen erfolgt, welche von der erregten Zelle gebildet werden und die nächstfolgende erregen. Bei Tieren spielt sich aber die eigentliche Erregungsleitung, wenigstens soweit sie gut bekannt ist, in sehr langen Zellen ab, in den Nervenzellen mit ihren oft außerordentlich langen Fortsätzen, den Nervenfasern, und mitunter auch in langen Muskelfasern. Für diese Erregungsleitung wird meistens angenommen, daß der Aktionsstrom, der ja durch das erregte und durch das noch nicht erregte Gebiet fließt, als elektrischer Reiz für das letztere wirkt. Für die markhaltigen Wirbeltiernerven kann die Richtigkeit dieser Vorstellung als erwiesen gelten. Trotzdem müssen bei der Erregungsleitung energieliefernde Vorgänge ablaufen, bei denen die Erregungssubstanz eine Rolle spielen könnte.

Ich wende mich wieder den Pflanzen zu und möchte der Feststellung von HOUWINK ([1], S. 69), daß es eine bemerkenswerte Tatsache ist, daß die erregungsleitenden Zellen einer Pflanze mit einem Aktionsstrom reagieren und gleichzeitig elektrisch erregbar sind, als zweite zur Seite stellen, daß es ebenso bemerkenswert ist, daß die erregungsleitenden Zellen der Pflanzen bei ihrer Erregung Erregungssubstanz bilden und daß diese Erregungssubstanz in geringer Konzentration die Erregbarkeit von erregungsleitenden Zellen erhöht und in höherer Konzentration sie erregt. Ich glaube, daß eine Theorie der Erregungsleitung vor allem das Zusammenwirken der Erregungssubstanz mit dem elektrischen Faktor richtig erfassen müßte.

Ich möchte diese Betrachtungen mit einer Bemerkung über die Erregungsleitung bei *Nitella mucronata* abschließen. UMRATH [12] hat gefunden, daß in Wasser liegende Internodialzellen von jedem Reiz an allen Stellen nahezu gleichzeitig erregt werden. Der Widerstand des Plasmalemmas ist so groß gegenüber dem des Zellinneren und gegenüber dem des umgebenden Wassers, daß jede örtliche Herabsetzung der Spannung am Plasmalemma durch einen Reiz oder bei der Erregung auch an entfernten Stellen der Zelle nahezu dieselbe Spannungsverminderung bewirkt. Daher werden an einer in Wasser liegenden Internodialzelle alle Stellen nahezu gleichzeitig erregt und die Leitungsgeschwindigkeit läßt sich mit den bisher angewandten Mitteln nicht messen. Die Leitungsgeschwindigkeit in einem Stück einer Internodialzelle, das sich in Vaselin befindet, ist nach UMRATH [17] bei 17° C 1,4 cm/sec, die in einer

Internodialzelle in Luft ist nach UMRATH [12] meist zwischen 0,3 und 2,3 cm/sec, das Mittel aus allen Werten ist 0,8 cm/sec. Die Anstiegszeit des Aktionspotentials ist bei 17° C 1,3 sec. Es ergibt sich also die Anstiegslänge zu 1,8 cm mit der Leitungsgeschwindigkeit in Vaselin und zu 1,0 cm mit der in Luft. Diese Anstiegslängen liegen innerhalb des auch sonst bekannten Bereiches. Bei einer Internodialzelle in Wasser, bei der die Leitung sicher ein elektrischer Vorgang ist, ist die Anstiegslänge wahrscheinlich weit über 10 cm. Das scheint mir nicht dafür zu sprechen, daß die Erregungsleitung im allgemeinen ein rein elektrischer Vorgang ist.

Wegen der Frage, ob bei der Erregung allgemein vorkommende Veränderungen bei den Reizbewegungen bewegungsfähiger Zellen eine Rolle spielen, verweise ich auf den Beitrag „Mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen" und auf die Beiträge von BÜNNING „Die seismonastischen Reaktionen" und „Tagesperiodische Bewegungen" in diesem Band. Hier sei nur kurz auf die Frage eingegangen, ob elektrische Kräfte an der Wasserbindung der Zelle und an ihrer Veränderung während der Erregung beteiligt sind.

BERNSTEIN hat zuerst auf die Möglichkeit einer elektrischen Wasserbindung in den Zellen aufmerksam gemacht. Er nahm an, daß in der Zellgrenzschicht positiv geladene Wasserfäden ein negativ geladenes Gerüst durchsetzen und daß die Spannung an der Zellgrenzschicht — außen positiv, innen negativ — daher einen Zug auf die Wasserfäden von außen nach innen ausübt. In Band II dieses Handbuches, S. 772f. sind Befunde zusammengestellt, die für einen Einfluß elektrischer Kräfte auf Wasserbewegungen in Pflanzen sprechen. Einige von ihnen, die in letzter Zeit von DIANNELIDIS eingehender untersuchten Fälle, zeigen, daß Wasser und dünnflüssige Sekrete an elektrisch negativen Stellen ausgeschieden werden. Dies läßt sich nach BERNSTEINS Auffassung mit einem Wassertransport durch die Zellen erklären, aber auch mit einem elektrisch bedingten Wassertransport in den Cellulosemembranen außerhalb der Zellen; schon DIANNELIDIS erwähnt beide Möglichkeiten. Andere Befunde über das osmotische Verhalten einzelner Zellen in Lösungen von Nichtelektrolyten und in solchen Lösungen mit Salzzusätzen, welche die elektrische Spannung stark reduzieren, sind nur im Sinne von BERNSTEIN zu deuten. Nach den Zahlen von STUDENER macht die elektrische Komponente höchstens etwa 10% des ganzen wasserbindenden Druckes aus. Wenn also der Turgordruck wirklich eine elektrische Komponente hat, so ist sie nur gering und ihr Verschwinden während der Erregung kann die Bewegungsreaktion kaum maßgeblich bestimmen, sondern höchstens unterstützen.

An dem verhältnismäßig eingehend untersuchten Hauptgelenk von *Mimosa pudica* sind die langzeitigen elektrischen Veränderungen, die vielleicht von ähnlicher Dauer sind wie die Bewegungsreaktion, nach SIBAOKA [5] Folge der Bewegungsreaktion. Es bleiben also als mögliche elektrische Komponenten von Turgoränderungen die Aktionspotentiale von einigen Sekunden Dauer, wie sie in Abb. 11a, d und j wiedergegeben sind. Sie können zu einer Abnahme des Turgordruckes und damit zu einer Förderung der raschen Senkungsbewegung führen, sie können die Bewegung aber kaum einleiten, weil die Bewegung bei wassergesättigten Zellen erst nach einer gewissen Latenzzeit beginnt. Die elektrische Komponente des Turgors sollte aber ebenso rasch wirken, wie die Permeabilitätszunahme, die nach BÜNNING [2], [3], [4] an Hauptgelenken von *Mimosa pudica* und an Staubfäden von *Sparmannia* und *Helianthemum* bei herabgesetzter Erregbarkeit und Wasserdefizit zu latenzlosen, inversen Bewegungen führt. Es bleibt noch die Frage, warum die in zwei Minuten-Intervallen ausgelösten, in Abb. 11e—h wiedergegebenen

Aktionspotentiale, die fast dasselbe Ausmaß, aber eine wesentlich kürzere Dauer als das in Abb. 11d haben, nicht zu Bewegungen führen. Ich sehe hierfür zwei Erklärungsmöglichkeiten; entweder die elektrische Komponente der Turgorabnahme ist zu gering, um allein eine Bewegung zu bewirken und die noch notwendige sonstige Reaktion ist irgendwie mit dem längerdauernden Aktionspotential, wie es in Abb. 11b, c, i und k auftritt, verbunden, oder die Zellgrenzschicht wird durch eine chemische Reaktion bei der Erregung so verändert, daß das in ihr enthaltene Wasser nicht mehr elektrisch geladen ist und die positive elektrische Ladung des Wassers gegenüber der Membran tritt erst wieder auf, wenn wieder längerdauernde Aktionspotentiale mit Bewegungsreaktionen auslösbar sind.

12. Die Rolle der Erregungsvorgänge im Leben der Pflanzen.

Die folgenden Ausführungen sollen zeigen, daß nicht etwa die Aktionspotentiale von *Dionaea* nur ein Hobby einiger Physiologen des 19. Jahrhunderts und die von *Mimosa pudica* und von *Nitella* nur eines von Physiologen des 20. Jahrhunderts sind, sondern daß die Botaniker wirklich Anlaß hätten, sich mit den Erregungsvorgängen bei Pflanzen eingehender zu befassen. Leider weiß man noch wenig über Erregungsvorgänge bei nicht sensitiven Pflanzen und außerordentlich wenig über durch natürliche Reize ausgelöste solche Erregungsvorgänge, zum Teil wegen methodischer Schwierigkeiten, zum Teil mangels einschlägiger Untersuchungen. Wir werden sehen, daß das Verhalten sensitiver Pflanzen gegenüber natürlichen Reizen auch Hinweis auf das Verhalten nicht sensitiver Pflanzen gegenüber solchen Reizen gibt.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß vielfach im Leben der Pflanzen Erregungsvorgänge ohne wesentliche Erregungsleitung eine wichtige Rolle spielen. Es kann sich dabei um mehr oder weniger lokale Reaktionen handeln, wie bei der tigmischen Reizung von Ranken, bei der UMRATH [16] Erregungsvorgänge durch Aktionspotentiale nachgewiesen hat. Es kann sich aber auch, bei wiederholter, ausgedehnter Reizung durch Schütteln oder durch Licht, um ausgebreitete Reaktionen handeln, indem die Wuchsform (UMRATH [10]) und die Gewebedifferenzierung (BÜNNING und LEMPPENAU) in der ganzen Pflanze, auch in den von den Reizen nicht direkt betroffenen Wurzeln, stark verändert werden. Derartige, durch lange Zeit hindurch immer wieder einwirkende Reize erzeugen offenbar in der ganzen Pflanze einen erhöhten Gehalt an Erregungssubstanz, der dann Wachstum und Gewebedifferenzierung beeinflußt. Die Befunde sind S. 59f. ausführlich besprochen.

Sicher bedingen natürliche Reize, wie etwa Lichtreize, bei nicht sensitiven wie bei sensitiven Pflanzen oft Erregungsleitung in nur wenigen Zellzügen und deshalb mit viel geringeren Aktionspotentialen, als sie bei elektrischen

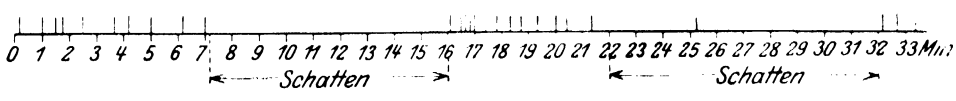


Abb. 47. *Biophytum sensitivum*, 34° C. Senkungsbewegungen eines Fiederblättchens, bei Sonne und Schatten, durch Striche markiert. Zeitmarken in Minuten. (Aus UMRATH [6].)

Reizen, Kältereizen, Wundreizen oder gar beim Anbrennen vorkommen. Bei der Einstellung der Blätter gegen das Licht kommen lokale Reaktionen vor und wahrscheinlich vielfach Reaktionen, die durch Erregungsleitung in wenigen Zellzügen bedingt sind.

An gefiederten Blättern treten bei hoher Lichtintensität photonastische Bewegungen der Fiederblättchen ein, welche diese aus der Horizontallage

entfernen. Bei *Mimosa pudica* werden die Fiederblättchen durch lokale Reaktionen der Tertiärgelenke, ohne Erregungsleitung, gehoben (UMRATH [20]).



Abb. 48. *Biophytum sensitivum*, 34° C. Ableitung von der Blattspindel. Schatten bis zur weißen Marke, dann Sonne. Zeitmarken 10 sec, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)

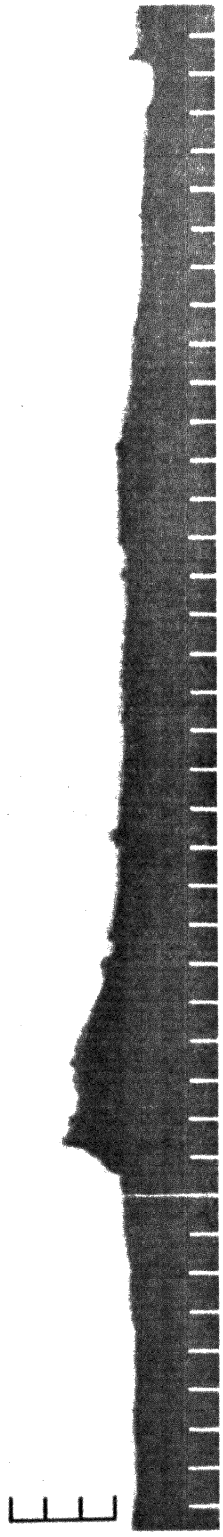


Abb. 49. Wie Abb. 48, dieselbe Ableitungsstelle, am selben Blatt. (Aus UMRATH [6].)

Bei *Biophytum sensitivum* (UMRATH [6]) treten bei hoher Temperatur und starker Beleuchtung, wie sie bei voller Sonneneinwirkung gegeben ist, rhythmische Senkungsbewegungen der Blättchen ein, durch welche die Mittellage der Blättchen viel stärker unter die Horizontale gesenkt wird als im Schatten, wo diese Bewegungen viel seltener sind oder fehlen. Abb. 47 zeigt, durch Striche markiert, die zeitliche Verteilung der Senkungsbewegungen, mit höchster Frequenz zu Beginn der Besonnung, mit noch hoher Frequenz bei langdauernder Sonneneinwirkung und mit nur vereinzelten Senkungsbewegungen im Schatten. Bei Beobachtung der ganzen Blattspindel erkennt man, daß es sich um Erregungsleitung handelt, von der jedesmal nur ein Teil der Blättchen betroffen wird, aber so, daß bei Besonnung kein Blättchen allzulange keine Senkungsbewegung ausführt. Diese Erregungsleitung spielt sich offenbar nur in wenigen der leitungsfähigen Zellzüge ab, da sie weniger Blättchen erreicht als die durch Wundreize ausgelöste. Dem entsprechen die in Abb. 48 und 49 wiedergegebenen Aktionspotentiale, die nur kleine Zacken während der Besonnung darstellen und von viel geringerem Betrag sind als die in Abb. 36 nach Wundreiz bei gleicher Empfindlichkeit der Meßanordnung wiedergegebenen. Die besonders in Abb. 49 deutliche, langdauernde Negativierung zu Beginn der Sonneneinwirkung entspricht wahrscheinlich einer lokalen, nicht fortgeleiteten Erregung von belichteten Zellen. Die von CHARLES und FRANCIS DARWIN untersuchten, lichtbedingten Bewegungen der Blättchen von *Averrhoa bilimbi*, die in Abb. 50 dargestellt sind, ähneln denen der Blättchen von Biophytum.

Bei den phototropen Bewegungen der Blätter scheint in vielen Fällen Erregungsleitung vorzukommen. UMRATH [4], [6] hat bei Ableitung von Blattstielen verschiedener, auch nicht sensitiver Pflanzen bei Besonnung der Blätter kleine Schwankungen der elektrischen Spannung registriert, die bei Beschattung nicht auftraten und die sich als Aktionspotentiale geringen Ausmaßes bei Erregungsleitung in nur wenigen Zellzügen deuten lassen. Abb. 51 zeigt eine solche Ableitung vom primären Blattstiel von *Mimosa pudica*.

Ich komme jetzt zu den Schlafbewegungen der Blätter, worunter ich Bewegungen verstehe, welche die

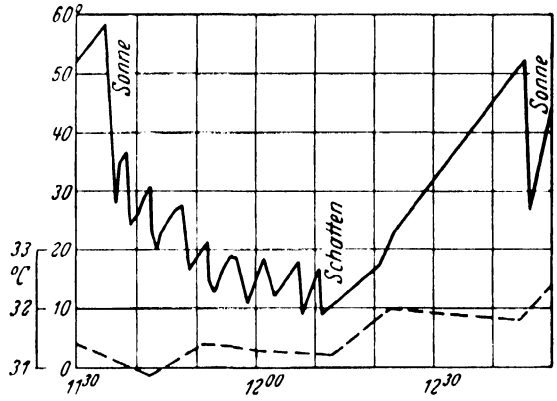


Abb. 50. *Averrhoa bilimbi*. Winkelbewegungen eines Blättchens, zunächst im Schatten, dann von der mit „Sonne" bezeichneten Stelle an in heller Beleuchtung, von der mit „Schatten" bezeichneten Stelle an wieder im Schatten und schließlich von der zweiten mit „Sonne" bezeichneten Stelle an wieder in heller Beleuchtung. Links an der Abbildung ist der Maßstab für die Winkelgrade zwischen dem Blättchen und der Vertikalen eingetragen, wobei 0° einem lotrechten Herabhängen des Blättchens entspricht, links davon, neben der Abbildung, der Temperaturmaßstab für den gestrichelt eingezeichneten Temperaturverlauf. Zeitmarken 10 min. (Aus CH. DARWIN und FR. DARWIN, verkleinert und mit veränderter Beschriftung.)

Blätter aus der Tagesstellung in Nachtstellung über führen, ohne Rücksicht darauf, ob die Bewegungen tagesautonom oder durch Reize ausgelöst sind. Die Bezeichnung tagesperiodische Bewegungen will ich, wie BÜNNING es in dem sie betreffenden Beitrag in diesem Band tut, für die tagesautonomen Bewegungen vorbehalten.

UMRATH [9], [20] hat an *Mimosa pudica* und an *Mimosa spegazzinii* im Glashaus und an *Mimosa pudica* auch in Ceylon im Freien in den späten Nachmittagsstunden spontane Bewegungen mit Erregungsleitung beobachtet, die den Reizbewegungen weitgehend glichen und einen Übergang in Schlafstellung bewirkten. Den ersten solchen Bewegungen folgte eine Wiederausbreitung der Blätter, doch trat der spontane Übergang in Schlafstellung dann in kürzeren Zeitintervallen auf und schließlich wurde die Schlafstellung beibehalten. Die Abb. 52—54 zeigen Aktionspotentiale vom sekundären Blattstiel von *Mimosa pudica* beim spontanen Übergang in Schlafstellung.

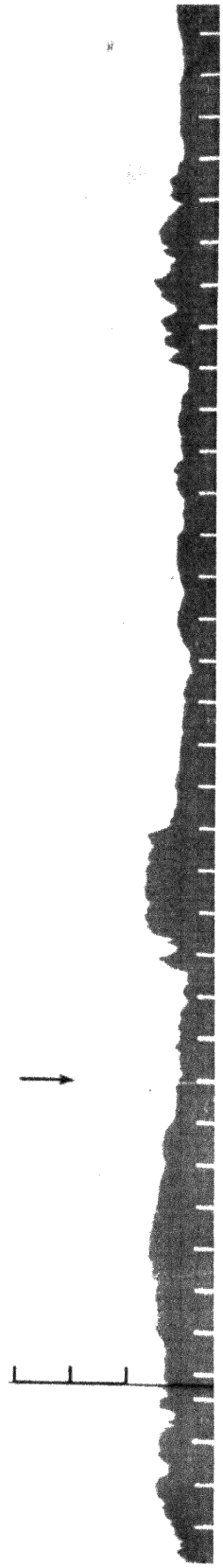


Abb. 51. *Mimosa pudica*, 33° C. Ableitung vom primären Blattstiel. Sonne bis zur schwarzen Marke, an der die Spannungseinheiten von 0,02 V angegeben sind. Pause von etwa 15 min in tiefem Schatten; derselbe Schatten bis zum Pfeil, dann Sonne. Zeitmarken 10 sec. (Aus UMRATH [4].)



Abb. 52. *Mimosa pudica*, 28° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Spontaner Übergang in Schlafstellung. Eichung −0,06 V. Zeitmarken in Minuten. Aus UMRATH [9].)

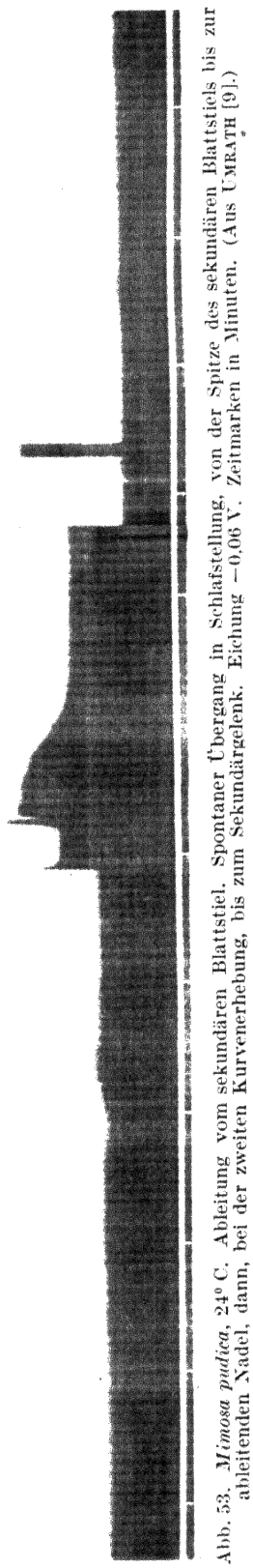


Abb. 53. *Mimosa pudica*, 24° C. Ableitung vom sekundären Blattstiel. Spontaner Übergang in Schlafstellung, von der Spitze des sekundären Blattstiels bis zur ableitenden Nadel, dann, bei der zweiten Kurvenerhebung, bis zum Sekundärgelenk. Eichung −0,06 V. Zeitmarken in Minuten. (Aus UMRATH [9].)



Abb. 54. *Mimosa pudica*, dieselbe Ableitungsstelle vom sekundären Blattstiel wie in Abb. 53, über 1½ Std später. Neuerlicher spontaner Übergang in Schlafstellung, zunächst des sekundären Blattstiels von dem abgeleitet wurde, dann des ganzen Blattes, von einem benachbarten sekundären Blattstiel ausgehend. In der zweiten Wellengruppe erscheinen zunächst Aktionspotentiale vom primären Blattstiel, da der sekundäre teilweise wie eine Verlängerung der Elektrode wirkt, dann solche von der Ableitungsstelle im sekundären Blattstiel. Zeitmarken in Minuten. (Aus UMRATH [9].)

Zur Zeit des Übergangs in Schlafstellung ist die Erregbarkeit erhöht; bei *Mimosa pudica* nehmen die Sekundärgelenke zu dieser Zeit weit häufiger an den Reizbewegungen teil, sie sind ja auch am Übergang in Schlafstellung

beteiligt, im sekundären Blattstiel ist zu dieser Zeit die Leitungsgeschwindigkeit auf etwa das Doppelte erhöht und Berührungsreize, die sonst nicht zur Erregungsleitung führen, lösen Erregungsleitung aus.

Bei *Mimosa invisa* ist die abendliche Erregbarkeitssteigerung der Sekundärgelenke noch auffallender als bei *Mimosa pudica*. Nur zur Zeit des Übergangs in Schlafstellung löst ein Stoßreiz an einem Sekundärgelenk oft Erregungsleitung im primären Blattstiel aus und die Geschwindigkeit der raschen Leitung im sekundären Blattstiel ist auf das Doppelte erhöht. Der Übergang der Sekundärgelenke in Schlafstellung erfolgt vielfach durch Erregungsleitung im primären Blattstiel, was an der zeitlichen Aufeinanderfolge der Reaktionen der zahlreichen Sekundärgelenke und an den Aktionspotentialen (UMRATH [9], Abb. 6) zu erkennen ist. An den Sekundärgelenken erfolgt auch bei *Mimosa invisa* nach dem Übergang in Schlafstellung eine Gegenreaktion und erst nach wiederholten Übergängen in Schlafstellung wird diese für die Nacht beibehalten. Die Blättchenreaktionen sind bei *Mimosa invisa* beim Übergang in Schlafstellung sehr unauffällig. Wenn ein Erregungsvorgang des primären Blattstiels ein Sekundärgelenk erreicht, breitet er sich in der Regel im sekundären Blattstiel aus, hier ist die Erregungsleitung aber schwer zu beobachten, weil die Blättchen dabei nur in sehr geringem Maß reagieren.

Bei *Neptunia plena* erfolgt der Übergang der Blätter in Schlafstellung allmählich, wie bei nicht sensitiven Pflanzen, die Reaktionsfähigkeit der Sekundärgelenke ist am Abend gesteigert. Der Umstand, daß bei den drei einander ähnlichen Sensitiven, *Mimosa pudica*, *Mimosa invisa* und *Neptunia plena*, mit in dieser Reihenfolge abnehmend guter Erregungsleitung der Übergang in Schlafstellung bei der ersten unter günstigen Bedingungen durch typische, leicht kenntliche Erregungsleitung, bei der zweiten durch zum Teil schwer erkennbare Erregungsleitung und bei der dritten ohne erkennbare Erregungsleitung, allmählich, wie bei nicht sensitiven Pflanzen erfolgt, macht es wahrscheinlich, daß der Übergang in Schlafstellung bei sensitiven und bei nicht sensitiven Pflanzen auf prinzipiell ähnliche Art erfolgt. Auch bei nicht sensitiven Pflanzen läßt sich vielfach durch Reize ein verfrühter Übergang in Schlafstellung herbeiführen und Reize, die am späten Vormittag wirkungslos sind, können am Nachmittag den Übergang in Schlafstellung bis um $^1/_2$ Std verfrühen (UMRATH [9]).

Es ist noch die Frage, ob nur der Übergang der Blätter in Schlafstellung durch Erregungsvorgänge bedingt wird oder ob auch für die Beibehaltung der Schlafstellung Erregungsvorgänge verantwortlich sind. Für letztere Auffassung spricht, daß YAMAGUTI [1] elektrische Spannungsänderungen an den Primärblättern von *Canavalia ensiformis* feststellte, die den Schlafbewegungen parallel gehen; Abb. 60 des Beitrags von BÜNNING „Tagesperiodische Bewegungen" in diesem Band zeigt einen solchen Versuch YAMAGUTIS. YAMAGUTI [2] fand das Gelenk im Dunkeln stärker negativ gegenüber dem Epikotyl als im Licht und er fand sowohl am Gelenk an der Basis des Blattstiels als auch am Laminargelenk, daß die Gelenkhälfte, die eine Volumabnahme erfährt, auch eine Abnahme der elektrischen Spannung gegenüber der anderen Gelenkhälfte erfährt. SIBAOKA [1] hat den elektrischen Widerstand der oberen und der unteren Hälfte des Laminargelenkes gemessen und gefunden, daß der Widerstand beider Gelenkhälften im Licht abnimmt und daß die Blattbewegung vor allem der Widerstandsänderung der oberen Gelenkhälfte parallel geht. Nach seinen Kurven, von denen eine in Abb. 61 des Beitrags von BÜNNING „Tagesperiodische Bewegungen" in diesem Band wiedergegeben ist, wäre anzunehmen, daß beide Gelenkhälften am Tag stärker erregt sind, vielleicht

durch das Licht, und daß in der Nacht die Erregung der unteren Gelenkhälfte die der oberen überwiegt. Das letztere stimmt mit den Befunden von YAMAGUTI überein. Die Deutung der Versuchsergebnisse von SIBAOKA [1] ist allerdings dadurch erschwert, daß man über die reizbedingten Widerstandsänderungen bei höheren Pflanzen noch sehr wenig weiß.

Es wäre wichtig zu wissen, ob die an den Gelenken von *Canavalia* festgestellten Spannungsänderungen und Widerstandsänderungen auch auftreten, wenn die Blätter mechanisch an der Ausführung der Schlafbewegungen gehindert werden, und man sollte auch wissen, wie sich andere Pflanzen verhalten.

Bei den bisher untersuchten Insectivoren geht die Ausbildung der Erregungsvorgänge und der Erregungsleitung sehr deutlich dem Ausmaß und der Schnelligkeit der Fangbewegungen parallel.

Dionaea muscipula zeigt in vieler Beziehung die weitestgehende Anpassung. Die rasche, dem Insektenfang dienende Schließbewegung, nach ASHIDA eine Turgorbewegung, und die sich ihr anschließende lange Verengerungsbewegung, während der die Verdauung erfolgt, nach ASHIDA eine Wachstumsbewegung, sind beide durch Erregungsvorgänge bedingt. BURDON-SANDERSON ([3], Bd. 2, S. 495) hat beobachtet, daß Reizung durch einen stärkeren konstanten Strom von 30 sec Dauer mehrere Aktionspotentiale auslöst, von denen bei hoher Temperatur, über 30° C, schon das erste zur Schließbewegung führen kann, während sich das Blatt bei niederer Temperatur von 18—20° C erst nach dem dritten, vierten oder fünften Aktionspotential schließt. Auch Versuche von BURDON-SANDERSON mit einzelnen Induktionsschlägen und von BURDON-SANDERSON und PAGE mit mechanischer Reizung eines der Fühlhaare haben ergeben, daß eine wechselnde Anzahl der ersten Reize ganz ohne Bewegungserfolg bleiben kann, worauf eine größere Anzahl der folgenden Reize zu sehr kleinen, allmählich zunehmenden Bewegungen von $^1/_4$—10° führt und dann folgt der Verschluß oder es folgen doch viel größere Bewegungen, die bald zum Verschluß führen. BURDON-SANDERSON und PAGE (S. 416) und ASHIDA (S. 187) haben festgestellt, daß auch die Verengerungsbewegung durch Induktionsströme und andere Reize ausgelöst werden kann.

BURDON-SANDERSON [1], [2] hat am Blatt von *Dionaea* auch durch eine Fliege ausgelöste Aktionspotentiale beobachtet, sowohl wenn die Fliege auf das Innere der geöffneten Blattspreite kroch und die sensitiven Haare berührte, als auch bei jeder Bewegung der gefangenen Fliege.

Nach diesen Befunden scheint mir eine der wichtigsten Anpassungen des Erregungsvorgangs im Blatt von *Dionaea muscipula* an den Insektenfang die Kürze des Refraktärstadiums von wahrscheinlich weniger als 1 sec zu sein, die bei Pflanzen außergewöhnlich ist. Sie ermöglicht es, daß ein sich auf der Blattspreite bewegendes Insekt Erregungen in rascher Folge auslöst, die besonders leicht zur Schließbewegung führen. Die Schließbewegung führt so unter natürlichen Bedingungen viel sicherer zu einem Insektenfang, als wenn sich das Blatt immer schon nach einer einzelnen Erregung schließen würde, wie mitunter bei sehr hoher Temperatur. Die kurze Dauer des Aktionspotentials, mit der die hohe Leitungsgeschwindigkeit verbunden ist, ist vielleicht in erster Linie wegen der Kürze des Refraktärstadiums notwendig, denn das absolute Refraktärstadium ist nie kürzer als die Anstiegszeit des Aktionspotentials, bei Pflanzen meist viel länger. Zweckmäßige Anpassungen an die Art des Insektenfangs bei *Dionaea* scheinen noch darin zu bestehen, daß die Aktionspotentiale in der Blattspreite nach dem Alles- oder Nichts-Gesetz ablaufen, daß sie von den Fühlhaaren aus und an der ganzen Oberseite der Spreite

mit Ausnahme ihres Randes auslösbar sind und vielleicht die hohe Leitungsgeschwindigkeit.

Die dem Tierfang dienenden Blattbewegungen von *Aldrovanda vesiculosa* sind denen von *Dionaea* sehr ähnlich. ASHIDA hat auch für *Aldrovanda* nachgewiesen, daß die Bewegung aus einer Schließbewegung besteht, die eine Turgorbewegung ist, und aus einer sich anschließenden Verengerungsbewegung, die eine Wachstumsbewegung ist. Es löst zwar schon ein einzelner elektrischer Induktionsschlag beide Teile der Bewegung aus, aber ASHIDA (S. 230) hat gezeigt, daß wiederholte mechanische Reizung durch eine gefangene *Bosmina* oder schwache elektrische Reizung einmal je Minute oder öfter ein früheres Einsetzen und einen rascheren Verlauf der Verengerungsbewegung bedingt.

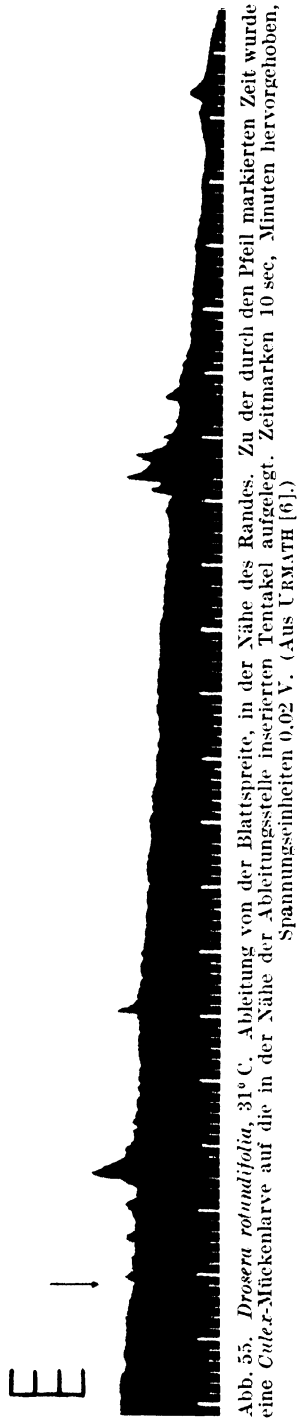


Abb. 55. *Drosera rotundifolia*, 31° C. Ableitung von der Blattspreite, in der Nähe des Randes. Zu der durch den Pfeil markierten Zeit wurde eine *Culex*-Mückenlarve auf die in der Nähe der Ableitungsstelle inserierten Tentakel aufgelegt. Zeitmarken 10 sec, Minuten hervorgehoben, Spannungseinheiten 0,02 V. (Aus UMRATH [6].)

Die dem Tierfang dienenden Blattbewegungen von *Dionaea* und von *Aldrovanda* beginnen als Turgorbewegungen und werden als Wachstumsbewegungen fortgesetzt. Beide Teile der Bewegung werden durch Erregungsvorgänge ausgelöst. Bei den anschließend zu besprechenden *Drosera*-Tentakeln und bei Ranken werden Wachstumsbewegungen durch Erregungsvorgänge ausgelöst. All das scheint mir die Annahme nahezulegen, daß Erregungsvorgänge nicht nur zur Bildung von Erregungssubstanz führen können, sondern auch das Wuchsstoffgeschehen in der Pflanze beeinflussen können und wahrscheinlich eine Wuchsstoffproduktion einleiten können.

Bei *Drosera rotundifolia* bewirkt ein Schnitt durch einige Tentakel oder in die Spreite, wie schon besprochen und wie es Abb. 40 und 41 zeigen, ein in der Spreite und im Blattstiel nachweisbares Aktionspotential nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz, aber keine Bewegung von Tentakeln, was schon CHARLES DARWIN bekannt war. UMRATH [6] fand, daß eine auf einige Tentakel aufgebrachte Mückenlarve in der Spreite Aktionspotentiale von meist nicht maximalem, wechselnden Betrag in unregelmäßiger zeitlicher Folge bewirkt, wie sie Abb. 55 zeigt, die in den ersten Minuten nur in nächster Nähe der betroffenen Tentakel nachzuweisen sind. Offenbar bewirkt die Reizung der Tentakel durch Beute nur in wenigen Zellzügen Erregungsleitung, wahrscheinlich mit Dekrement und deshalb nur über geringe Entfernung. Nur eine solche Erregungsleitung kann tropistische Krümmungen benachbarter Tentakel gegen den Reizort hin auslösen, wie sie bei *Drosera* vorkommen.

Bei *Pinguicula* erfolgt, wie schon besprochen, die Erregungsleitung auch nach Wundreizen mit Dekrement und höchstens über 2 cm. Abb. 56 zeigt die von UMRATH [28] untersuchten, vom Mittelnerven des Blattes abgeleiteten, durch Aufbringen von Fliegenbrei auf Drüsenköpfchen ausgelösten Aktionspotentiale. In 6 mm Entfernung waren sie nicht mehr nachweisbar, in 1 mm Entfernung waren sie

deutlich; sie traten bei älteren Blättern später auf als bei jüngeren. Die beiden oberen Kurven in Abb. 56 stammen von älteren Blättern, die beiden unteren von jüngeren. Ähnlich wie bei *Drosera* sind die durch Beute ausgelösten Aktionspotentiale auch bei *Pinguicula* von wechselndem Ausmaß und von unregelmäßiger zeitlicher Aufeinanderfolge. Die räumliche Ausbreitung der Aktionspotentiale und die Zeit, während der sie auftreten, stimmen bei *Pinguicula* mit dem überein, was nach der Wachstumsbewegung der Spreite, die zu einer gewissen Einrollung der Blattränder führt, zu erwarten ist.

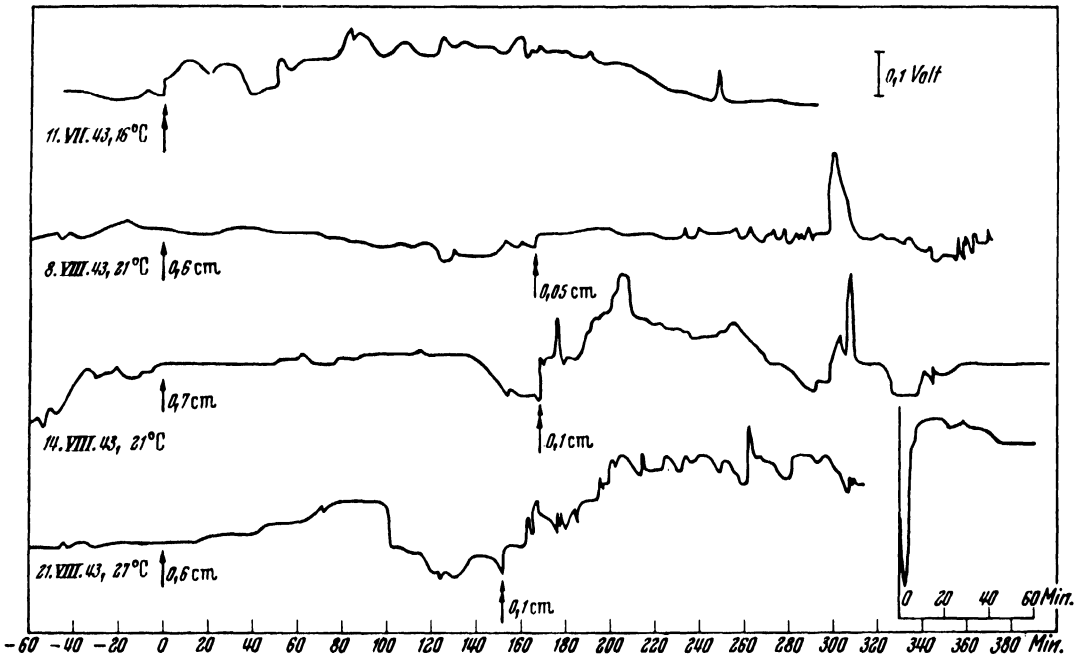


Abb. 56. *Pinguicula vulgaris*. In den vier Hauptkurven Ableitung vom Mittelnerven von Blättern; die zwei oberen Kurven von älteren, die zwei unteren von jüngeren Blättern. Beim einfach gefiederten Pfeil wurde Fliegenbrei in größerer Entfernung von der Ableitungsstelle aufgebracht, beim doppelt gefiederten in nächster Nähe. Rechts unten Ableitung aus dem auf die Drüsen aufgebrachten Fliegenbrei. Rechts oben 0,1 V für alle Kurven. (Aus UMRATH [28].)

Bei den verschiedenen Sensitiven hat die Bewegungsfähigkeit der Blätter wahrscheinlich eine verschiedene Bedeutung. Bei *Biophytum* liegt vielleicht nur eine besondere Form der Photonastie vor. Bei *Neptunia*-Arten, die verschiedene Anpassungen an ihr Leben als Schwimmpflanzen haben, liegt die Bedeutung der Seismonastie wahrscheinlich im Schutze vor Benetzung und vielleicht vor mechanischer Einwirkung der Wellen. Nach dem, was von *Mimosa invisa* schon erwähnt wurde, steht die Erregungsleitung und die Reaktionsfähigkeit der Blätter bei manchen schwach sensitiven Mimosen wahrscheinlich hauptsächlich im Dienste der Einstellung der Blätter gegen das Licht und des Übergangs in Schlafstellung, wobei dieser bei Herannahen eines Gewitters oder stärkeren Regens, besonders am Nachmittag, rascher erfolgt als bei anderen Pflanzen.

Bei Sensitiven mit gut ausgebildeten Reizbewegungen ist nach Beobachtungen von UMRATH [15] an *Mimosa pudica* in Ceylon anzunehmen, daß sich die Bedeutung der Reizbewegungen nicht ganz in dem erschöpft, was eben für die schwach sensitiven Mimosen angeführt wurde. Es scheint noch ein Schutz gegen Weidetiere zu bestehen, vielleicht dadurch, daß die Pflanze in Reizstellung unauffälliger ist, vielleicht dadurch, daß die Blätter in Reizstellung weniger leicht ohne die stacheligen Sprosse abgeweidet werden können. Es ist nicht leicht zu sagen, ob die Eigenschaften, die *Mimosa pudica* und

Mimosa spegazzinii zu typischen Sensitiven machen, bei nicht sensitiven Pflanzen nur nicht in dieser Kombination vorkommen oder auch jede einzeln fehlen. Vielleicht ist die hohe Reaktionsfähigkeit der Hauptgelenke, die bei den mir bekannten schwach sensitiven Mimosoideen wenig reaktionsfähig sind, für die stark sensitiven Mimosen charakteristisch. Man weiß nicht, ob die bei *Mimosa pudica* und bei *Mimosa spegazzinii* im Vergleich zu *Mimosa invisa* und zu *Neptunia plena* bessere Ausbildung der Erregungsleitung vereinzelt auch bei nicht sensitiven Pflanzen vorkommt. Mir scheint es bezüglich der Erregungsvorgänge beachtenswert, daß bei *Mimosa pudica* das Refraktärstadium des Hauptgelenkes lang ist und durch rhythmische Reize, welche auf die Rückbewegung ohne Einfluß sind, verlängert wird, was S. 44 ff. ausführlich besprochen wurde. Deshalb richten sich die Blätter bei wiederholter Reizung, wie sie durch Wind gegeben sein kann, nach der ersten Reizbewegung wieder auf und reagieren dann bei fortdauernder Reizung nur selten.

Literatur.

Amlong, H. U., u. E. Bünning: Über elektromotorische Kräfte an elektrisch gereizten Wurzeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 445—457 (1934). — Ashida, J.: Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Process and mechanism of the movement. Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. B **9**, 141—244 (1934). — Auger, D.: Conduction de la variation négative dans les tissus végétaux. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99**, 1822—1824 (1928).

Ball, N. G.: [1] Transmission of stimuli in plants. Nature (Lond.) **118**, 589—590 (1926). — [2] Rapid conduction of stimuli in *Mimosa pudica*. New Phytologist **26**, 148—170 (1927). — Bernstein, J.: Elektrobiologie. Die Wissenschaft, H. 44. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn 1912. — Blackman, V. H., and S. G. Paine: Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. Bot. **32**, 69—85 (1918). — Blinks, L. R., E. S. Harris and W. J. V. Osterhout: Studies on stimulation in *Nitella*. Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.) **26**, 836—838 (1929). — Borris, H.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. Planta (Berl.) **22**, 644—684 (1934). — Borzi, A.: L'apparato di moto delle Sensitive. Riv. Sci. Biol. **4** (1899). — Borzi, A., e G. Catalano: [1] La dottrina dei moti delle Sensitive. Reale Accad. Lincei, Ser. V **11**, Nr 3 (1915). — [2] Ricerche e noto critiche sull'apparato di moto delle Sensitive. Boll. R. Orto Bot. Palermo **1**, H. 2 (1915). — Bose, J. Ch.: [1] Comparative electro-physiology. New York, Bombay u. Calcutta: Longmans, Green & Co. 1907. — [2] The nervous mechanism of plants. New York, Toronto, Bombay, Calcutta u. Madras: Longmans, Green & Co. 1926. — Brauner, L., u. M. Brauner: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropischen Reaktion der Blattfiedern von *Robinia Pseudacacia*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **12**, 35—79 (1947). — Bünning, E.: [1] Untersuchungen über die Seismoreaktion von Staubfäden und Narben. Z. Bot. **21**, 465—536 (1929). — [2] Über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Planta (Berl.) **12**, 545—574 (1930). — [3] Die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Protoplasma (Berl.) **11**, 49—84 (1930). — [4] Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Flora (Jena) **27**, 119—139 (1933). — [5] Refraktärstadium, Ermüdung und Narkose bei der Seismonastie. Planta (Berl.) **21**, 324—352 (1933). — [6] Elektrische Potentialänderungen an seismonastisch gereizten Staubfäden. Planta (Berl.) **22**, 251—268 (1934). — [7] Sauerstoffbedarf und Wärmebildung seismonastisch reizbarer Organe. Planta (Berl.) **23**, 225—239 (1934). — [8] Über den Erregungsvorgang bei der phototropischen Reizung von *Phaseolus*-Gelenken. Jb. wiss. Bot. **84**, 335—357 (1937). — [9] Zur Kenntnis der „kontraktilen Zelle" der Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **30**, 79—84 (1938). — [10] Über die Verhinderung des Etiolements. Ber. dtsch. bot. Ges. **59**, 2—9 (1941). — [11] Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — Bünning, E., u. D. Glatzle: Über die geotropische Erregung. Planta (Berl.) **36**, 199—202 (1948). — Bünning, E., M. Gröner u. S. Stiefel: Über Refraktärstadien bei der formativen Beeinflussung von *Coprinus*-Fruchtkörpern durch Licht- und Schüttelreize. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 157—158 (1950). — Bünning, E., L. Haag u. G. Timmermann: Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 178—187 (1948). — Bünning, E., u. Ch. Lemppenau: Über die Wirkung mechanischer und photischer Reize auf die Gewebe- und Organbildung von *Mimosa pudica*. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 10—18 (1954). — Burdon-Sanderson, J.: [1] Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*. Proc. roy.

Soc. B **21**, 495—496 (1872/73). — [2] Über elektrische Vorgänge im Blatte der *Dionaea muscipula*. Zbl. med. Wiss. **1873**, Nr 53, 833—835. — [3] Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt. Biol. Zbl. **2**, 481—500 (1882/83); **9**, 1—14 (1889). — [4] On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and anexited states. Philos. Trans. roy. Soc. Lond. B **173**, 1—55 (1882); **179**, 417—449 (1888). — BURDON-SANDERSON, J., and F.J. M. PAGE: On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf on *Dionaea muscipula*. Proc. roy. Soc. B **25**, 411—434 (1876/77). — BUSCALIONI, L., e G. MUSCATELLO: Sopra un nuovo processo di tecnica istologica. Malpigia, Decuria 2, Note 6, p. 1—24. 1912.

CHALAZONITIS, N.: Effects de la lumière sur l'évolution des potentiels cellulaires et sur quelques vitesses d'oxydoréduction dans les neurones. Lyon: Bosc Frères 1957. — COLE, K. S., and H. J. CURTIS: Electric impedance of *Nitella* during activity. J. gen. Physiol. **22**, 37—64 (1938).

DARWIN, CH.: Insectivorous plants. London: John Murray 1875. — DARWIN, CH., u. FR. DARWIN: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von J. V. CARUS. Stuttgart: E. Schweizerbart (E. Koch) 1881. — DIANNELIDIS, TH.: Beitrag zur Elektrophysiologie pflanzlicher Drüsen. Phyton **1**, 7—23 (1948). — DIANNELIDIS, TH., u. K. UMRATH: [1] Aktionsströme der Blasen von *Utricularia vulgaris*. Protoplasma (Wien) **42**, 58—62 (1953). — [2] Über das elektrische Potential und über den Erregungsvorgang bei dem Myxomyceten *Physarum polycephalum*. Protoplasma (Wien) **42**, 312—323 (1953). — DRAWERT, H.: Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta (Berl.) **26**, 391—419 (1937).

EBBECKE, U., u. G. HECHT: Über elektrisch gemessene Membranänderungen an Pflanzen und die Entstehung pflanzlicher Reizerscheinungen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **199**, 88—108 (1923).

FITTING, H.: [1] Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Erg. Physiol. **4**, 684—763 (1905); **5**, 155—249 (1906). — [2] Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jb. wiss. Bot. **64**, 281—388 (1925). — [3] Untersuchungen über den Plasmaströmung auslösenden Reizstoff in den Blattextrakten von *Vallisneria*. Jb. wiss. Bot. **78**, 319—398 (1933). — [4] Über Auslösung von Protoplasmaströmung bei *Vallisneria* durch einige Histidinverbindungen. Jb. wiss. Bot. **82**, 613—624 (1936). — [5] Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften des Reizstoffes von *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **83**, 270—314 (1936). — [6] Beiträge zur Physiologie der Protoplasmaströmung in den Blättern von *Vallisneria spiralis*. Ber. dtsch. bot. Ges. **55**, 255—261 (1937).

HABERLANDT, G.: [1] Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1890. — [2] Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **2**, Suppl. 33—38 (1898). — HESSE, G.: Über die Natur der Erregungssubstanz von *Mimosa pudica* L. Biochem. Z. **303**, 152—163 (1939). — HESSE, G., B. BANERJEE u. H. SCHILDKNECHT: Die Reizbewegungen der Mimosoideen und ihre Hormone. Experientia (Basel) **13**, 13—19 (1957). — HILL, S. E., and W. J. V. OSTERHOUT: [1] Nature of the action current in *Nitella*. II. Special cases. J. gen. Physiol. **18**, 377—383 (1935). — [2] Nature of the action current in *Nitella*. IV. Production of quick action currents by exposure to NaCl. J. gen. Physiol. **22**, 91—106 (1938). — HISADA, M.: Membrane resting and action potentials from a protozoan, *Noctiluca scintillans*. J. cell. comp. Physiol. **50**, 57—71 (1957). — HOUWINK, A. L.: [1] The conduction of excitation in *Mimosa pudica*. Rec. Trav. bot. néerl. **32**, 51—91 (1935). — [2] The conduction of excitation in *Clematis zeylanica* and in *Mimosa pudica*. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **48**, 10—16 (1937).

JAROSCH, R.: Plasmaströmung und Chloroplastenrotation bei Characeen. Phyton (Argentinia) **6** (2), 87—107 (1956).

KAMIYA, N., and K. KURODA: [1] Velocity distribution of the protoplasmic streaming in *Nitella* cells. Bot. Mag. (Tokyo) **69**, 544—554 (1956). — [2] Cell operation in *Nitella*. II. Behavior of isolated endoplasm. Proc. Japan. Acad. **33**, 201—205 (1957). — KAO, C.Y., and H. GRUNDFEST: Membrane potentials of the squid giant axon recorded with inserted antimony microelectrode. Experientia (Basel) **13**, 140—141 (1957). — KRETSCHMAR, P.: Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung infolge von Wundreiz. Jb. wiss. Bot. **39**, 273—304 (1904).

LAUTERBACH, L.: Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. Beih. bot. Zbl. **38**, 1—52 (1921). — LINSBAUER, K.: Über Reizleitungsgeschwindigkeit und Latenzzeit bei *Mimosa pudica*. Wiesner-Festschrift S. 396—411. 1908.

MACDOUGAL, D. F.: The mechanism of movement and transmission of impulses in *Mimosa* and other "sensitive" plants. Bot. Gaz. **22**, 293—300 (1896). — MAGNUS, R.: Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. IV. Rhythmizität und refraktäre Periode. Pflügers Arch. ges. Physiol. **103**, 525—540 (1904). — MONTEMARTINI, L.: Sulla

transmissione degli stimoli nelle foglie e in modo particolare nelle foglie delle leguminose. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, Ser. II **13**, 177—193 (1907). — MUNK, H.: Die elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen am Blatte von *Dionaea muscipula*. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. **1876**, 30—122, 167—203.

ODA, K.: Resting and action potentials in *Chara braunii*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **22**, 167—174 (1956). — OSTERHOUT, W. J. V.: Nature of the action current in *Nitella*. I. General considerations. J. gen. Physiol. **18**, 215—227 (1934).

RICCA, U.: [1] Solutione di un problema di fisiologia. La propagazione di stimolo nella Mimosa. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **23**, 51 (1916). — [2] Solution d'un problème de physiologie. La propagation de stimules dans la Sensitive. Arch. ital. Biol. (Pisa) **65**, 219—232 (1916). — [3] Transmission of stimuli in plants. Nature (Lond.) **117**, 654—655 (1926). — [4] A vent'anni dalla mia memoria sulla propagazione dello stimolo nelle Mimose. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **43**, 475—550 (1936).

SEIDEL, K.: Versuche über die Reizleitung bei *Mimosa pudica*. Beitr. allg. Bot. **2**, 557—575 (1923). — SEIFRITZ, W.: The effects of various anesthetic agents on protoplasm. Anesthesiology **11**, 24—32 (1950). — SEN, B.: A method for measuring the change of permeability to ions of single cells under electric stimulation (preliminary report). Ann. Bot. **45**, 527—531 (1931). — SIBAOKA, T.: [1] Changes in the electrical resistance of the pulvinus of primary leaf of *Canavalia* with the nyctinastic movement. Seiri-Seitai (Physiology and Ecology) **2**, 12—22 (1948) [Japanisch mit engl. Zus.fass.]. — [2] Action potential and conduction of excitation in the leaf of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **18**, 362—369 (1950). — [3] Nature of the conduction of excitation in the petiole of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **18**, 370—376 (1950). — [4] On a factor affecting the velocity of excitatory conduction in the petiole of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **18**, 521—526 (1950). — [5] Electrical potential changes in the main pulvinus and leaf movement of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **19**, 133—139 (1951). — [6] Some aspects on the slow conduction of stimuli in the leaf of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **20**, 72—88 (1953). — [7] Conduction mechanism of excitation in the petiole of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **20**, 139—157 (1954). — SIBAOKA, T., and K. ODA: Shock stoppage of the protoplasmic streaming in relation to the action potential in *Chara*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **22**, 157—166 (1956). SNOW, R.: [1] Conduction of excitation in stem and leaf of *Mimosa pudica*. Proc. roy. Soc. B **96**, 349—374 (1924). — [2] Conduction of excitation in the leaf of *Mimosa Spegazzinii*. Proc. roy. Soc. B **98**, 188—201 (1925). — SOLTYS, A., u. K. UMRATH: Über die Erregungssubstanz der Mimosoideen. Biochem. Z. **284**, 247—255 (1936). — SOLTYS, A., K. UMRATH u. CH. UMRATH: Über Erregungssubstanz, Wuchsstoff und Wachstum. Protoplasma (Berl.) **31**, 454—480 (1938). — STIEFEL, S.: Über Erregungsvorgänge bei der Einwirkung von photischen und mechanischen Reizen auf *Coprinus*-Fruchtkörper. Planta (Berl.) **40**, 301—312 (1952). — STUDENER, O.: Über die elektrische Komponente des Turgors und über chemische und Konzentrationspotentiale pflanzlicher Zellen. Planta (Berl.) **35**, 427—444 (1947). — STUHLMAN, O., and E. B. DARDEN: The action potentials obtained from venus's flytrap. Science **111**, 491—492 (1951).

TASAKI, J., and N. KAMIYA: Electrical response of slime mold to mechanical and electrical stimuli. Protoplasma (Wien) **39**, 333—343 (1950). — TORIYAMA, H.: The migration of potassium in the primary pulvinus. Cytologia **20**, 367—377 (1955).

UMRATH, K.: [1] Über die Erregungsleitung im Blatte von *Mimosa pudica*. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **134**, 21—44 (1925). — [2] Über die Erregungsleitung bei Mimosen. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **134**, 189—208 (1925). — [3] Über die Erregungssubstanz der Mimosoideen. Planta (Berl.) **4**, 812—817 (1927). — [4] Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im allgemeinen. Planta (Berl.) **5**, 274—324 (1928). — [5] Über Refraktärstadien. Z. Biol. **87**, 85—96 (1928). — [6] Über die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **7**, 174—207 (1929). — [7] Über Erregungssubstanzen. Jb. wiss. Bot. **73**, 705—719 (1930). — [8] Über Erregungsleitung bei Keimlingen und jungen Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **73**, 759—769 (1930). — [9] Der Übergang der Blätter in Schlafstellung. Planta (Berl.) **13**, 169—192 (1931). — [10] Erregungssubstanz und Wuchsform bei *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **75**, 609—621 (1931). — [11] Die Bildung von Plasmalemma (Plasmahaut) bei *Nitella mucronata*. Protoplasma (Berl.) **16**, 173—188 (1932). — [12] Der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata*. Protoplasma (Berl.) **17**, 258—300 (1932). — [13] Der Einfluß der Temperatur auf das elektrische Potential, den Aktionsstrom und die Protoplasmaströmung bei *Nitella mucronata*. Protoplasma (Berl.) **21**, 329—334 (1934). — [14] Über den Erregungsvorgang bei *Spirogyra* und *Vaucheria* und über Potentialmessungen an Pflanzenzellen. Protoplasma (Berl.) **22**, 193—202 (1934). — [15] Über die ökologische Bedeutung der Reizbewegungen senistiver Pflanzen. Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **71**, 117—122 (1934). — [16] Über elektrische Erscheinungen bei tigmischer Reizung der Ranken von

Cucumis melo. Planta (Berl.) **23**, 47—50 (1934). — [17] Über den Erregbarkeitsverlust von *Nitella* in alaklischer Lösung. Protoplasma (Berl.) **24**, 101—107 (1935). — [18] Über Refraktärstadien bei höheren Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **81**, 448—463 (1935). — [19] Über eine weitere Form der Erregungsleitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* mit Bemerkungen über die Art der Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **81**, 573—578 (1935). — [20] Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. Ergebn. Biol. **14**, 1—142 (1937). — [21] Über den Erregungsvorgang und sonstige reizbedingte Veränderungen in der Oberepidermis der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. Protoplasma (Berl.) **28**, 345—351 (1937). — [22] Über das elektrische Potential und über Aktionsströme von *Valonia macrophysa*. Protoplasma (Berl.) **31**, 184—193 (1938). — [23] Über Pilzwuchsstoffe mit spezifischer Wirkung. Protoplasma (Berl.) **33**, 13—17 (1939). — [24] Über das absolute Refraktärstadium nach zwei rasch aufeinanderfolgenden Erregungen. Z. Biol. **99**, 477—483 (1939). — [25] Über die Art der elektrischen Polarisierbarkeit und der elektrischen Erregbarkeit bei *Nitella*. Protoplasma (Berl.) **34**, 469—483 (1940). — [26] Zur Theorie der Polarisation an lebenden Zellen. Protoplasma (Berl.) **36**, 584—606 (1942). — [27] Über die Erregungssubstanz von *Berberis*. Protoplasma (Berl.) **37**, 346—349 (1943). — [28] Über *Pinguicula vulgaris*, insbesondere über ihre durch Beute bedingten Aktionsströme. Planta (Berl.) **34**, 88—93 (1944). — [29] Über Aktionsstrom und Stillstand der Protoplasmaströmung bei *Nitella opaca*. Protoplasma (Wien) **42**, 77—82 (1953). — [30] Über die elektrische Polarisierbarkeit von *Nitella mucronata* und *Nitella opaca*. Protoplasma (Wien) **43**, 237—252 (1954). — [31] Über das elektrische Potential und den Aktionsstrom von Eierstockeiern von *Rana esculenta*. Protoplasma (Wien) **43**, 385—401 (1954). — UMRATH, K., u. A. SOLTYS: Über die Erregungssubstanz der Papilionaceen und ihre zellteilungsauslösende Wirkung. Jb. wiss. Bot. **84**, 276—289 (1936). — UMRATH, K., u. CH. UMRATH: Über die Rolle des Saftstromes bei der Reizfortpflanzung in den Blättern von *Mimosa pudica* und *M. Spegazzinii*. Jb. wiss. Bot. **85**, 698—705 (1937).

YAMAGUTI, Y.: [1] Über elektrische Potentialveränderungen an periodisch sich bewegenden Primärblättern von *Canavalia ensiformis* DC. Bot. Mag. (Tokyo) **46**, 216—223 (1932). — [2] Pulvinus als Hauptsitz der in den Primärblättern entstehenden Potentialänderungen bei *Canavalia ensiformis* DC. Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 430—436 (1937).

Mögliche Mechanismen von Krümmungsbewegungen.

Von

Karl Umrath.

1. Einleitung.

In diesem Beitrag soll eine Übersicht über die möglichen Mechanismen pflanzlicher Krümmungsbewegungen gegeben werden, wobei auf das, was an anderen Stellen dieses Handbuches ausführlich besprochen wird, nur verwiesen wird.

Pflanzliche Krümmungsbewegungen können Variationsbewegungen oder Nutationsbewegungen (Wachstumsbewegungen) sein, und es können bei ihnen beiderlei Bewegungsarten zusammenwirken.

Variationsbewegungen können zustande kommen durch eine Turgoränderung infolge einer Änderung der Wasserpermeabilität, durch eine Turgoränderung infolge Änderung des Wasserbindungsvermögens der Zellen oder durch eine Kontraktion.

Wahrscheinlich wird die Wasserpermeabilität auch bei sehr vielen pflanzlichen Krümmungsbewegungen erhöht, deren eigentliche Bewegungsursache eine andere ist, bei denen die erhöhte Wasserpermeabilität aber eine Erhöhung der Bewegungsgeschwindigkeit bedingt.

Ein großer Teil der pflanzlichen Krümmungsbewegungen beruht auf Erregungsvorgängen der bewegungsfähigen Zellen. Erinnern wir uns an die Ausführungen auf S. 31ff., nach denen der Erregungsvorgang jeder Zelle mit einer Abnahme des elektrischen Widerstandes, also mit einer Permeabilitätszunahme für Ionen verbunden ist. Nach unseren sonstigen zellphysiologischen Erfahrungen ist anzunehmen, daß die Wasserpermeabilität dabei noch stärker zunimmt als die Permeabilität für Ionen. Auch wenn die Ionenpermeabilität der Zelle während der Erregung erhöht ist, scheint sie absolut noch so gering zu sein, daß der Salzverlust während der Erregung sehr klein ist und ihr Wasserbindungsvermögen nicht wesentlich herabsetzt. Für eine Permeabilitätszunahme für Nichtelektrolyte während der Erregung haben wir keine Anhaltspunkte. Wie schon S. 33 näher besprochen, tritt die bei *Spirogyra* beobachtete Farbstoffaufnahme infolge von Reizung erst bei viel stärkeren Reizen auf, als sie zur Erregungsauslösung notwendig sind, wahrscheinlich erst bei schädigenden Reizen. So dürfte von dem Erregungsvorgang, wie er auch bei nicht bewegungsfähigen Zellen vorkommt, für die Bewegung vor allem die Zunahme der Wasserpermeabilität wichtig sein. Für die bewegungsfähigen Zellen wird man im allgemeinen anzunehmen haben, daß die Erregung bei ihnen noch spezielle Vorgänge auslöst, die etwa zu einem weiter reichenden Semipermeabilitätsverlust oder zu einer Abnahme des Wasserbindungsvermögens von Kolloiden führen oder sonst bewegungsauslösend sind.

Wir können aber eine Zunahme der Wasserpermeabilität nicht nur bei allen den Bewegungen erwarten, die durch Erregungsvorgänge der bewegungsfähigen Zellen zustande kommen, sondern auch bei der großen Zahl derjenigen, die durch

die Einwirkung von Wuchsstoff auf die bewegungsfähigen Zellen bedingt sind, da Heteroauxin die Wasserpermeabilität erhöht, wie v. GUTTENBERG und KRÖPELIN fanden.

2. Turgorbewegungen durch Veränderung der Wasserpermeabilität.

Bei Zellen, die sich bezüglich ihrer Wasserversorgung in einem (statischen) Gleichgewicht mit ihrer Umgebung befinden, kann eine Veränderung der Wasserpermeabilität nicht zu einer Turgorbewegung führen.

Bei Zellen, die sich bezüglich ihres Wasserhaushaltes in einem stationären Zustand (dynamischen Gleichgewicht) befinden, indem sie Wasser aus den Gefäßen aufnehmen und in gleicher Menge an Nachbargewebe oder durch Transpiration abgeben, kann eine Änderung der Wasserpermeabilität ihres Plasmalemmas zu einer Turgorbewegung führen, wenn sie Wasseraufnahme und Wasserabgabe in ungleicher Weise beeinflußt. BÜNNING bespricht diese Möglichkeit in diesem Band in seinem Beitrag „Tagesperiodische Bewegungen" im Abschnitt B, 3, g und weist darauf hin, daß eine Zunahme der Wasserpermeabilität aller Zellen des Bewegungsgewebes den Filtrationswiderstand für die Wasseraufnahme aus den Gefäßen wesentlich vermindert, während sie die Wasserabgabe viel weniger beeinflußt, weil diese ihren Hauptwiderstand in der Cuticula hat. Die Zunahme der Wasserpermeabilität aller Zellen führt hier also zu einer Turgorzunahme in dem betreffenden Bewegungsgewebe. BRAUNER bespricht in diesem Band in seinem Beitrag „Phototropismus und Photonastie der Laubblätter" im Abschnitt I, 2, e Lichtturgorreaktionen von Blattgelenken, von denen er annimmt, daß sie durch eine Zunahme der Wasserpermeabilität bedingt sind, weil es sich bei ihnen in Luft um eine Turgorabnahme, unter Wasser um eine Turgorzunahme handelt. Möglicherweise werden durch den Lichtreiz nur die oberflächlichen Zellen betroffen, so daß nur bei diesen die Wasserpermeabilität zunimmt; es würde dann der Filtrationswiderstand für die Wasseraufnahme aus den Gefäßen kaum verändert, wohl aber der der äußeren Zellen, durch welche in Luft die Wasserabgabe und unter Wasser die Wasseraufnahme erfolgt.

Wenn zu Turgorbewegungen befähigte Zellen bezüglich ihres Wasserhaushaltes nicht im Gleichgewicht mit ihrer Umgebung sind, sondern ihren Turgor durch Wasseraufnahme oder -abgabe, wenn auch nur langsam, ändern, so kann diese Turgorbewegung durch eine Zunahme der Wasserpermeabilität wesentlich beschleunigt werden. BÜNNING (1), (2) hat gefunden, daß an Staubfäden von *Sparmannia* und *Helianthemum*, denen zunächst durch hypertonische Lösungen Wasser entzogen wurde und die dann aus Wasser oder hypotonischer Lösung Wasser aufnehmen, Reize zunächst inverse Bewegungen, die durch eine beschleunigte Wasseraufnahme der reaktionsfähigen Zellen bedingt sind, auslösen, denen die normalen Reizbewegungen folgen. Bei herabgesetzter Erregbarkeit dauern die inversen Bewegungen länger oder sie treten dann als einzige auf. Am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* hat BÜNNING (1) bei herabgesetzter Erregbarkeit durch kurzdauernde Übertragung in konzentrierte Natriumchloridlösung und bei nachheriger Verbringung in Wasser inverse Reizbewegungen beobachtet.

Es ist von besonderem Interesse, daß BÜNNING (2) am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* bei Reizung im Refraktärstadium inverse Bewegungen registrieren konnte, die entweder in einer geringen Blatthebung bestanden oder in einer anfänglichen solchen Hebung, der eine Senkung folgte. Einerseits ist es verständlich, daß im Refraktärstadium, zur Zeit der Rückkrümmung nach einer normalen Bewegungsreaktion, eine Erhöhung der Wasserpermeabilität diese

Rückkrümmung beschleunigt, und eine beschleunigte Rückkrümmung stellt eben eine inverse Reaktion dar. Andererseits kann die inverse Reaktion im Refraktärstadium Beziehungen zu den Befunden haben, die im Beitrag „Der Erregungsvorgang" S. 44, vom Aktionspotential des Hauptgelenkes von *Mimosa pudica* mitgeteilt und durch Abb. 11 illustriert wurden. Danach besteht dieses Aktionspotential normalerweise aus einem rasch ablaufenden Anfangsteil und einem anschließenden langsam abfallenden plateauartigen Teil. Sehr früh im relativen Refraktärstadium einwirkende Reize lösen nur den rasch ablaufenden Anfangsteil des Aktionspotentials ohne Senkungsbewegung des Blattes aus. Die zur Blattsenkung führende Abnahme des Wasserbindungsvermögens im Bewegungsgewebe scheint mit dem zweiten plateauartigen Teil des Aktionspotentials verbunden zu sein. Eine Erhöhung der Ionen- und Wasserpermeabilität ist aber während jedes Aktionspotentials anzunehmen. Es ist bei günstiger Wasserversorgung des Gelenkes folgendes Verhalten denkbar: Löst ein Reiz sehr früh im Refraktärstadium nur den raschen Anfangsteil des Aktionspotentials aus, so bewirkt er durch Erhöhung der Wasserpermeabilität eine inverse Bewegungsreaktion. Löst ein Reiz später im relativen Refraktärstadium ein Aktionspotential mit raschem Anfangsteil und noch geringen plateauartigen Teil aus, so überwiegt anfänglich der Effekt der gesteigerten Wasserpermeabilität und bedingt einen inversen Bewegungsbeginn, doch wird dann das Wasserbindungsvermögen der Zellen herabgesetzt und die Bewegung schlägt in die normale Richtung um. Wenn erst nach Ablauf des Refraktärstadiums und nach erfolgter Rückkrümmung gereizt wird, so ist die Wasserversorgung des Bewegungsgewebes meist nicht mehr so, daß die Zunahme der Wasserpermeabilität einen inversen Bewegungsbeginn bewirken würde, und mit dem voll ausgebildeten plateauartigen Teil des Aktionspotentials ist jetzt auch eine ausgiebige Abnahme des Wasserbindungsvermögens verbunden, die zu einer normalen Bewegung in vollem Ausmaß führt. Ob die hier dargelegte Möglichkeit zutrifft, sollte durch gleichzeitige Registrierung der elektrischen und der mechanischen Reaktion überprüft werden. Eine solche Untersuchung würde zeigen, ob die inverse Reaktion wirklich durch eine mit jedem Erregungsvorgang verbundene Zunahme der Wasserpermeabilität bedingt ist und ob man die normale Turgorbewegung einem zweiten Vorgang zuzuschreiben hat, der in den bewegungsfähigen Zellen durch den Erregungsvorgang ausgelöst wird.

In den bisher besprochenen Fällen hat schon ein einzelner Reiz einen Erregungsvorgang mit einer Bewegungsreaktion des ganzen Organs nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz ausgelöst. In anderen Fällen scheinen Reize auch Erregungsvorgänge nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz in einzelnen Zellen oder im ganzen Organ auszulösen, die mit Aktionspotentialen und Permeabilitätszunahmen für Wasser und für Ionen verbunden sind, aber eine weitere Reaktion, die das Wasserbindungsvermögen der Zellen herabsetzt, scheint erst durch mehrere, genügend rasch aufeinander folgende Erregungsvorgänge, vielleicht in manchen Fällen auch nur durch stärkere Reize, die eine zweite Stufe des Erregungsvorganges bedingen, ausgelöst zu werden. Wahrscheinlich liegt ein solches Verhalten bei der Fangbewegung des Blattes von *Dionaea muscipula* vor. Nach den Ausführungen im Beitrag „Der Erregungsvorgang" S. 104 (dort auch Literatur) verlaufen die in der Blattspreite durch Reize ausgelösten Aktionspotentiale nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Oft bleiben mehrere dieser Aktionspotentiale ganz ohne erkennbare Bewegungsreaktion, es können dann sehr geringe, allmählich zunehmende Bewegungsreaktionen folgen, bis schließlich in einem oder in wenigen Schritten die Schließbewegung vollzogen wird. Die plausibelste Erklärung für dieses Verhalten scheint mir die, daß es einer Reihe von Erregungs-

vorgängen bedarf, um eine Reaktion auszulösen, die das Wasserbindungsvermögen der Zellen herabsetzt und so zur Turgorbewegung führt. Möglicherweise sind die ersten kleinen Bewegungsschritte nur durch eine Zunahme der Wasserpermeabilität bedingt.

Vielleicht liegen bei vielen Turgorgelenken, die langsame Bewegungen ausführen, ähnliche Verhältnisse vor. Daraus, daß gewisse durch schwaches Licht ausgelöste Bewegungen unter Wasser in umgekehrtem Sinn verlaufen wie in Luft, schließen L. und M. BRAUNER für die Gelenke der Fiederblättchen von *Robinia pseudacacia* und L. BRAUNER für das Laminargelenk von *Phaseolus*, daß diese Bewegungen durch eine Zunahme der Wasserpermeabilität bedingt sind. Durch stärkere oder länger dauernde Lichtreize werden dann Vorgänge ausgelöst, die in Luft und unter Wasser zu gleichsinnigen Bewegungen führen. Nun hat BÜNNING (3) es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Bewegungsreaktion des Laminargelenkes von *Phaseolus* auf Licht durch Erregungsvorgänge bedingt ist, was im Beitrag „Der Erregungsvorgang" S. 49 ausführlich besprochen wurde. Die Versuchsanordnungen von BRAUNER und von BÜNNING sind verschieden, so daß ihre Ergebnisse schwer zu vergleichen sind. Bis zur weiteren Aufklärung des Sachverhaltes kann man aber mit der Möglichkeit rechnen, daß bei diesen Gelenken Erregungsvorgänge zunächst nur zu Zunahmen der Wasserpermeabilität führen und daß weitere Vorgänge, die mit einer Abnahme des Wasserbindungsvermögens der Zellen verbunden sind, erst nach mehreren Erregungsvorgängen oder vielleicht bei stärkeren Reizen als zweite Stufe des Erregungsvorgangs auftreten.

3. Turgorbewegungen durch Veränderungen des Wasserbindungsvermögens.

Eine Abnahme des Wasserbindungsvermögens führt zu einem Flüssigkeitsaustritt aus den betroffenen Zellen und damit zu einer Turgorbewegung in einem vorgegebenen Richtungssinn. Da Turgorbewegungen oft in einer vorbestimmten Richtung ablaufen, hat man vielfach an eine Abnahme des Wasserbindungsvermögens gedacht.

Die grundlegenden Untersuchungen über diese Turgorbewegungen stammen von PFEFFER. PFEFFER weist darauf hin, daß die Abnahme der Biegungsfestigkeit bei der Reizung, die zuerst von BRÜCKE am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* festgestellt wurde und die dann HOFMEISTER und PFEFFER selbst an den Filamenten von Cynareen nachwiesen, für die mit Flüssigkeitsaustritt aus den Zellen verbundenen Turgorbewegungen charakteristisch ist. Bei jeder Turgorbewegung, die auf einer Abnahme des Wasserbindungsvermögens beruht, werden die Zellwände des Bewegungsgewebes infolge des Flüssigkeitsaustrittes aus den Zellen entspannt und dadurch muß die Biegungsfestigkeit des Organs abnehmen. Bewegungen durch veränderte Wasserpermeabilität oder durch Kontraktilität brauchen nicht mit einer Abnahme der Biegungsfestigkeit verbunden zu sein. Vielleicht könnte in manchen Fällen die Bestimmung der Biegungsfestigkeit einen Hinweis auf die möglichen Bewegungsmechanismen geben.

Das Wasserbindungsvermögen des Zellinhaltes kann sich durch eine Veränderung in der Menge des osmotisch wirksamen Materials oder durch eine Änderung des Wasserbindungsvermögens von Kolloiden verändern. Die Umwandlung osmotisch wirksamer Stoffe erfolgt nach allgemeiner Ansicht zu langsam, um als Ursache für rasch ablaufende Reizbewegungen in Frage zu kommen, sie kann aber bei langsam ablaufenden Bewegungen eine Rolle spielen. BÜNNING

bespricht in diesem Band in seinem Beitrag „Tagesperiodische Bewegungen" in den Abschnitten B, II, 3, d und e ausführlich, daß Schwankungen in der Menge des osmotisch wirksamen Materials zwar nicht Ursache der tagesperiodischen Volumsschwankungen sind, aber Osmoregulationen darstellen, die der Saugkraftabsättigung bei der Wasseraufnahme entgegenwirken, die sonst die Bewegung abbremsen würde.

Das Wasserbindungsvermögen von Kolloiden kann sich sehr rasch verändern und nach den Untersuchungen der letzten Jahre scheinen solche Veränderungen bei Turgorbewegungen eine wichtige Rolle zu spielen. Die diesbezüglichen Befunde sind in diesem Band von Bünning in seinem Beitrag „Die seismonastischen Reaktionen" im Abschnitt 5c und in seinem Beitrag „Tagesperiodische Bewegungen" im Abschnitt B, II, 3, f besprochen.

Das Wasserbindungsvermögen der Zelle kann nicht nur durch die besprochenen Veränderungen im Zellinneren beeinflußt werden, sondern auch durch Veränderungen der semipermeablen Grenzschichten. Ein mehr oder weniger weitgehender Verlust der Semipermeabilität muß zu einem Austritt von Wasser mit einem Teil der gelösten Substanzen aus den Zellen führen. Der Austritt gelöster Substanzen ist in manchen Fällen direkt beobachtet worden. Was über den Semipermeabilitätsverlust als Bewegungsursache zu sagen ist, findet man in diesem Band in den Beiträgen von Bünning „Die seismonastischen Reaktionen" im Abschnitt 5, b und „Tagesperiodische Bewegungen" im Abschnitt B, II, 3, g.

Elektrische Spannungen an den Zellgrenzschichten können einen Anteil an der Wasserbindung der Zellen haben und der Rückgang der elektrischen Spannung am Plasmalemma während der Erregung könnte die Turgorbewegungen unterstützen. Was sich hierüber sagen läßt, ist im Beitrag „Der Erregungsvorgang" S. 98 besprochen. Danach spielen elektrische Kräfte bei den Turgorbewegungen, wenn überhaupt eine, so nur eine untergeordnete Rolle.

4. Variationsbewegungen durch Kontraktion.

Es ist früher vielfach angenommen worden, daß Variationsbewegungen durch Kontraktionen bedingt sind. Besprechungen der älteren Literatur finden sich bei Pfeffer und bei Colla. Seit den grundlegenden Untersuchungen von Pfeffer weiß man, daß eine Anzahl solcher Variationsbewegungen durch Verkürzungen von Zellen mit entsprechenden Volumsabnahmen bedingt ist. Ursprünglich dachte man dabei hauptsächlich an eine Abnahme osmotisch wirksamer Stoffe, und zu dieser Auffassung war die der contractilen Mechanismen in einem starken Gegensatz. Wie schon erwähnt, hat es jetzt den Anschein, als ob die rasch ablaufenden Turgorbewegungen mit Volumsverminderung der Zellen durch Abnahmen des Wasserbindungsvermögens von Zellsaftkolloiden bedingt wären. Dieser Mechanismus hat vielleicht gewisse Ähnlichkeiten mit dem einer Kontraktion. Kenda und Weber haben eine rasche Vacuolenkontraktion in *Cerinthe*-Blütenzellen beschrieben, die bei Säurezusatz blitzartig erfolgt, während sich die Vacuolen bei Alkalizusatz wieder rasch ausdehnen. Kenda und Weber vermuten, daß die Pektinsäuren des Zellsaftes für den Vorgang verantwortlich sind und vergleichen ihn mit muskelähnlichen Kontraktionen und Dilatationen, die Kuhn an künstlichen Netzwerken aus polyvalenten Fadenmolekülen erzielt hat, wenn ihre Ionisation durch Säure oder Alkali verändert wurde.

Wenn man demnach jetzt contractile Mechanismen bei Pflanzenzellen vielleicht nicht mehr für so unwahrscheinlich halten wird, wie in den ersten 50 Jahren nach den Untersuchungen Pfeffers, so ist doch die wichtigste Frage die, ob

es Vorgänge gibt, die sich nur oder doch am besten durch die Annahme von Kontraktionen erklären lassen.

Die Beobachtung von V. GUTTENBERG, daß an *Catasetum*-Blüten nach dem Abspringen der Stipes seine Epidermiszellen immer von der Wand abgehoben sind und wie plasmolysiert aussehen, läßt sich mit V. GUTTENBERG vielleicht am besten durch eine Kontraktion des Protoplasmas erklären, wenn auch andere Erklärungen möglich sind.

COLLA glaubt gezeigt zu haben, daß es sich bei den Bewegungen der Staubfäden von *Berberis*- und von *Centaurea*-Arten um Kontraktionen der Zellen bei konstantem Volumen handelt. Bezüglich *Centaurea* halte ich diese Ansicht deswegen für widerlegt, weil schon PFEFFER (S. 95) durch sehr sorgfältige Messungen an Zellen der Staubfäden von *Centaurea jacea* bei Verkürzungen bis zu 20% keine Zunahme der Breite oder der Dicke gefunden hat, sondern eher eine kleine Verringerung des Durchmessers. Zu demselben Ergebnis kam BÜNNING (4) bei *Centaurea montana*, von der er eine sehr überzeugende Zeichnung einer Zelle aus dem Bewegungsgewebe des Staubfadens vor und nach der Reizung wiedergibt. Schon das läßt auch die Befunde COLLAS an *Berberis* in einem sehr schlechten Licht erscheinen. Zudem gibt COLLA weder Längen noch Breiten der Zellen an und nach ihrer Tabelle scheint im Längsschnitt die Fläche der Zellen konstant zu sein, die doch bei konstantem Volumen bei Abnahme der Zellänge abnehmen müßte. Trotzdem mir die Angaben von COLLA deswegen und aus anderen Gründen unglaubwürdig erscheinen, halte ich eine genauere Untersuchung der Bewegungsmechanik der *Berberis*-Staubfäden aus folgenden Gründen für wünschenswert: 1. Wie schon PFEFFER (S. 158) bekannt war, fehlen ihren reizbaren Teilen Intercellularräume und zwischen den Zellen mit nur mäßig dünnen Membranen findet sich reichlich Intercellularsubstanz. 2. BÜNNING (1) hat die durch Zunahme der Wasserpermeabilität bedingte inverse Bewegung bei *Berberis*-Filamenten, wenn überhaupt, so doch nur schlechter beobachten können als bei allen sonst von ihm untersuchten Pflanzen. 3. Ich habe versucht Veränderungen der Biegungsfestigkeit der Staubblätter von *Berberis thunbergii* zu erfassen, indem ich nach Entfernung der Blütenblätter mit Reizhaaren nach V. FREY einen Druck auf den Staubbeutel nach dem Blütenäußeren hin ausübte. Die Biegungsfestigkeit erschien bei Staubfäden in der Reizstellung eher höher als vorher und nachher in der Ruhelage, im Gegensatz zu den Befunden an allen anderen untersuchten Objekten. 4. Ich habe versucht an Mikrophotographien von Längsschnitten durch *Berberis*-Filamente im ungereizten und im gereizten Zustand die Veränderungen der Zelldimensionen festzustellen. Ich habe an den Zellen der sich bei der Reizbewegung verkürzenden Innenseite Verkürzungen von höchstens 9%, im Mittel von nur 4% und Verbreiterungen von im Mittel 4% gefunden und an Zellen der Außenseite keine Längenänderung und im Mittel eine Verschmälerung von 2%. Vielleicht ließen sich mit einer modernen Aufnahmeapparatur die Aufnahmen früher nach dem Reiz durchführen, wobei man wahrscheinlich größere Längenänderungen erfassen könnte. Auch bei Beobachtung mit einem Ocularmikrometer hatte ich bei der Reizbewegung den Eindruck einer Verbreiterung der Zellen an der Innenseite des Filaments, nicht aber an dessen Außenseite. Da die Veränderungen an der Grenze der Meßgenauigkeit liegen, lege ich diesen Beobachtungen keinen besonderen Wert bei. Ich führe sie nur an um neue Messungen anzuregen.

Zunächst, ehe neue Untersuchungen vorliegen, sehe ich die Kontraktion als einen möglichen (zwar nicht erwiesenen, aber auch nicht ausgeschlossenen) Bewegungsmechanismus an.

5. Nutationsbewegungen.

Der Einfluß des Wuchsstoffes auf das Wachstum, der länger bekannt ist als der anderer Wirkstoffe, ist in Band XIV dieses Handbuches behandelt. Der Einfluß der Erregungssubstanz auf das Wachstum ist in diesem Band im Beitrag „Der Erregungsvorgang" S. 50ff. besprochen. Ob Erregungsvorgänge in wachsenden Zellen das Wachstum außer durch Erregungssubstanz beeinflussen, läßt sich nicht sagen, da Erregungsvorgänge wahrscheinlich immer mit der Bildung von Erregungssubstanz verbunden sind.

Da Wachstumsbewegungen durch eine ungleiche Wachstumsverteilung an dem betreffenden Organ zustande kommen, können sie sowohl durch eine ungleiche Verteilung von Wuchsstoffen als auch durch eine ungleiche Verteilung von Erregungssubstanz bedingt sein; auch eine ungleiche Verteilung von Hemmstoffen kann mitwirken. Vielfach werden Wachstumsbewegungen durch ungleiche Wuchsstoffverteilung erklärt, wobei, wenn es sich um Reizbewegungen handelt, meist daran gedacht wird, daß der Reiz direkt, durch Wuchsstoffumleitung oder durch Wuchsstoffzerstörung, die ungleiche Wuchsstoffverteilung bedingt. Für manche Nutationsbewegungen ist es aber erwiesen, daß sie entweder durch örtliche Neubildung von Wuchsstoff in einem Organ bewirkt werden, das sein Wachstum schon eingestellt hatte, wie die von SCHMITZ untersuchten geotropen Reaktionen der Knoten von Gräsern, oder daß sie durch starke örtliche Wachstumszunahmen in einem nur mehr schwach wachsenden Organ zustande kommen, wie die tigmotropen Bewegungen der Ranken und die Fangbewegungen der *Drosera*-Tentakel. Man sollte aber bei Nutationsbewegungen, insbesondere wenn es sich um Reizbewegungen handelt, immer mit der Möglichkeit rechnen, daß Erregungsvorgänge ausgelöst werden, die zur Bildung von Erregungssubstanz und damit zu einer Wachstumshemmung an der gereizten Seite führen.

Ein schönes Beispiel für eine durch veränderte Wuchsstoffverteilung bedingte Wachstumsbewegung ist die von SCHRANK in diesem Band in seinem Beitrag „Electronasty and electrotropism" im Abschnitt III, 1, c besprochene Erscheinung, daß an *Avena*-Koleoptilen ein transversaler elektrischer Strom eine laterale Wuchsstoffverschiebung und dadurch eine Wachstumskrümmung bedingt. Bei den von BRAUNER in diesem Band im Beitrag „Phototropismus und Photonastie der Laubblätter" im Abschnitt 1, d ausführlich besprochenen lichtbedingten Wachstumsbewegungen der Blätter wird oft aus dem verminderten Wachstum der lichtbeeinflußten Seite auf eine Zerstörung des Wuchsstoffes im Licht geschlossen, man sollte aber auch an durch Licht ausgelöste Erregungsvorgänge mit einer Wachstumshemmung durch Erregungssubstanz denken.

Bei den thigmotropen Krümmungen der Hypokotyle von *Sinapis alba* scheinen Erregungsvorgänge die Hauptrolle zu spielen, denn BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN fanden, daß die durch einseitige mechanische Reizung bewirkten Krümmungen in ähnlicher Weise von der Reizstärke abhängen wie die Wachstumshemmungen bei allseitiger Reizung. Für letztere haben sie durch den Nachweis von Refraktärstadien gezeigt, daß sie durch Erregungsvorgänge bedingt sind.

Auf einem Zusammenwirken von zwei Hormonen, die beide, aber mit verschiedenartiger Geschwindigkeit, durch die Schwerkraft verlagert werden, beruht der Plagiotropismus nach den Untersuchungen von BENNET-CLARK und BALL an Rhizomen. Nach BALL handelt es sich dabei um zwei Hormone, die an der Unterseite angereichert werden, um β-Indolylessigsäure (Heteroauxin) und um einen Hemmstoff, der bei Anwesenheit von β-Indolylessigsäure entsteht, offenbar um den Korrelationshemmstoff, von dem LIBBERT inzwischen gezeigt hat, daß er aus β-Indolylessigsäure und aus Hemmstoffvorstufe entsteht und bei Hydrolyse in diese Komponenten zerfällt.

6. Kombinierte Variations- und Nutationsbewegungen.

Sehr bekannt ist der Befund von ASHIDA, daß die Fangbewegungen der Blätter von *Dionaea muscipula* und von *Aldrovanda vesiculosa* als Turgorbewegungen beginnen und bei längerer Fortdauer der Reize als Wachstumsbewegungen fortgesetzt werden. Wahrscheinlich ist ein ähnliches Verhalten weit verbreitet. An vielen Gelenken dürften Erregungsvorgänge zunächst zu einer Variationsbewegung mit Turgorabnahme führen, die bei längerer Reizdauer in eine Nutationsbewegung übergeht, weil die an der gereizten Seite gebildete Erregungssubstanz das Wachstum hemmt. Ob es dabei regelmäßig zu einer Wachstumszunahme auf der Gegenseite kommt und welcher Mechanismus hierfür verantwortlich ist, ist noch nicht bekannt. Bei nicht mehr oder nur mehr langsam wachsenden Organen kann eine ausgiebige Wachstumsbewegung nur durch eine Wachstumszunahme infolge der Reizung zustande kommen und das ist bei den Fangbewegungen der Droseraceen, also der *Drosera*-Arten, von *Dionaea* und von *Aldrovanda*, bekannt und kommt auch bei geotropisch gereizten Knoten der Gräser vor, bei denen SCHMITZ eine Neubildung von Wuchsstoff nachwies, und bei tigmisch gereizten Ranken, bei denen nach BORESCH eine Neubildung von Wuchsstoff wahrscheinlich ist.

Die vielfachen Parallelen und Ähnlichkeiten zwischen Variations- und Nutationsbewegungen beruhen wahrscheinlich darauf, daß beide durch Erregungsvorgänge ausgelöst werden und daß es dabei bei beiden meistens zu einer Verkürzung der gereizten Seite und zu einer Verlängerung der Gegenseite kommt.

Literatur.

ASHIDA, J.: Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Process and mechanism of the movement. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B **9**, 141—244 (1934).

BALL, N. G.: The effects of certain growth-regulating substances on the rhizomes of *Aegopodium podagraria*. J. exp. Bot. **4**, 349—362 (1953). — BENNET-CLARK, T. A., and N. G. BALL: The diageotropic behaviour of rhizomes. J. exp. Bot. **2**, 169—203 (1951). — BORESCH, K.: Über die Einrollung von Ranken unter dem Einfluß künstlichen Heteroauxins. Jb. wiss. Bot. **86**, 315—343 (1938). — BRAUNER, L.: Untersuchungen über die phototropischen Reaktionen des Primärblattgelenkes von *Phaseolus multiflorus* in weißem und in farbigem Licht. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **13**, 211—267 (1948). — BRAUNER, L., and M. BRAUNER: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropischen Reaktion der Blattfiedern von *Robinia Pseudacacia*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **12**, 35—79 (1947). — BRÜCKE, E.: Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Müllers Arch. **1848**, 434—455. — BÜNNING, E.: (1) Über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Planta (Berl.) **12**, 545—574 (1930). — (2) Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Flora (Jena) **27**, 119—139 (1933). — (3) Über den Erregungsvorgang bei der phototropischen Reizung von *Phaseolus*-Gelenken. Jb. wiss. Bot. **84**, 335—357 (1937). — (4) Zur Kenntnis der „kontraktilen Zelle" der Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **30**, 79—84 (1938). — BÜNNING, E., L. HAAG u. G. TIMMERMANN: Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 178—187 (1948).

COLLA, S.: Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Protoplasma-Monographien, Bd. 10. Berlin: Gebrüder Borntraeger 1937.

GUTTENBERG, H. v.: Die Reizbarkeit der Catasetiden-Blüten. Planta (Berl.) **21**, 292—303 (1933). — GUTTENBERG, H. v., u. L. KRÖPELIN: Über den Einfluß des Heteroauxins auf das Laminargelenk von *Phaseolus coccineus*. Planta (Berl.) **35**, 257—280 (1947).

KENDA, G., u. F. WEBER: Rasche Vakuolen-Kontraktion in *Cerinthe*-Blütenzellen. Protoplasma (Wien) **41**, 458—466 (1952).

LIBBERT, E.: Die Hydrolyse des „Korrelationshemmstoffes" zu Auxin. Planta (Berl.) **46**, 256—271 (1955).

PFEFFER, W.: Physiologische Untersuchungen. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1873.

SCHMITZ, H.: Über Wuchsstoff und Geotropismus bei Gräsern. Planta (Berl.) **19**, 614—635 (1933).

Die Wirkung von Wundreizen.

Von

E. Bünning.

Mit 23 Abbildungen.

A. Traumatotropismus und Traumatonastie.

1. Traumatotropismus.

Beobachtungen über durch Wundreize ausgelöste Krümmungen hat schon DARWIN (1880 und 1881) an Wurzeln vorgenommen und ausführlich beschrieben. Der Name „Traumatropismus" für solche Vorgänge wurde von PFEFFER (1893) eingeführt, später aber meist durch das korrektere „Traumatotropismus" ersetzt.

Für DARWIN waren diese Krümmungen, die bei den Wurzeln negativ traumatotropisch (also von der Wundstelle fort) zu verlaufen pflegen, ein Hinweis auf die sog. Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Die Frage hat gerade darum schon vor längerer Zeit wiederholt Interesse gefunden (vgl. z. B. DETLEFSEN, BURGERSTEIN). DARWIN rief die Krümmungen mit sehr verschiedenen chemischen und physikalischen Agentien hervor. Er faßte die Reaktionen selber als rein „mechanisch" auf, führte sie nämlich auf Änderungen in den Spannungsverhältnissen zurück. Ausführlich hat SPALDING (1894) über weitere Versuche berichtet. Er kennzeichnete die traumatotropischen Krümmungen der Wurzel (z. B. von *Lupinus albus*) etwa folgendermaßen: Hat die Wurzel eine Länge von 2—3 cm erreicht und wird sie dann mit einem heißen Glasstab oder auf andere Weise durch Hitze dicht unterhalb des Scheitels verletzt, so krümmt sich die Wurzel nach 1 Std oder später vom Reizort fort, so daß die gereizte Stelle stark konvex wird. Die Krümmung kann noch 1—2 Tage lang zunehmen. Verwundung durch einen Schnitt, Behandlung durch Silbernitrat und andere Einflüsse wirken ähnlich.

SPALDING fand, daß eine Verletzung der Wurzelhaube nicht zur Auslösung der Krümmungen genügt; außerdem muß ein Einschnitt, um wirken zu können, so tief sein, daß er den Vegetationspunkt selber trifft. Entfernung der Haube verhindert die traumatotropische Reaktionsfähigkeit nicht notwendig.

SPALDING kommt wie PFEFFER zur Ansicht, daß es sich wirklich (im Gegensatz zur Annahme DETLEFSENS) um Reizbewegungen handelt.

Der Krümmungsort ist bei diesen Bewegungen verständlicherweise immer die Wachstumszone; er liegt also oftmals mehrere Millimeter vom Ort der Reizaufnahme entfernt. Nach unseren jetzigen Kenntnissen über die Rolle der Spitzenteile von Wurzeln und anderen Organen bei der Hormonversorgung wird man natürlich in der Interpretation solcher Ergebnisse vorsichtig sein und eventuell auch an gestörte Korrelationen denken. Die Schwierigkeit der Interpretation zeigt sich auch bei den späteren Untersuchungen, d. h. es bleibt oft unklar, ob es sich wirklich um direkte und eigentliche Wundwirkungen handelt.

In einer Untersuchung GÜNTHERS wurde unter anderem gezeigt, daß auch noch in 2—3 mm Entfernung von der Spitze eine gewisse Empfindlichkeit

besteht und daß auch bei schwacher Äthernarkose die Krümmung möglich ist, bei starker aber ausbleibt, obwohl das Wachstum fortdauert.

Über die Möglichkeit einer Reizleitung von weiter entfernt liegenden Teilen zu Nebenwurzeln usw. berichten NORDHAUSEN und SCHÜTZE.

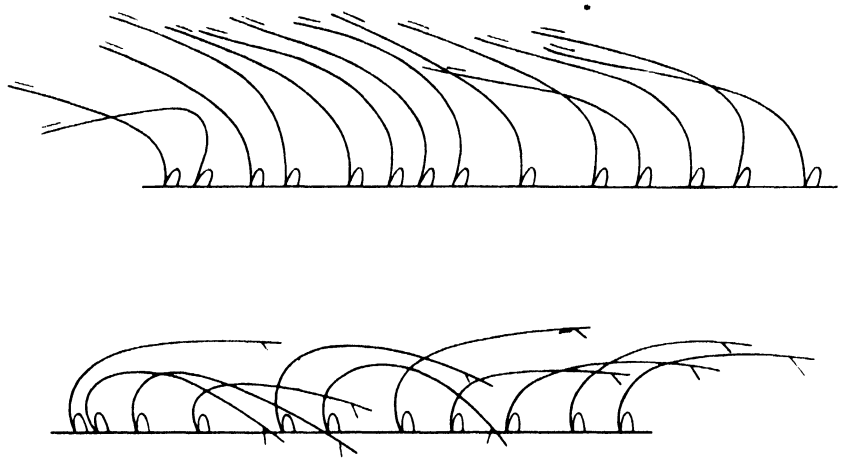


Abb. 1. *Avena*-Koleoptile, oben durch einen Längsschnitt an der Dorsalseite verletzt, unten durch einen Querschnitt an der gleichen Seite. (Nach WEIMANN.)

Ausführlich wurde das Problem der traumatotropischen Reaktionen wieder von STARK (1916) bearbeitet, der seine Untersuchungen an ganz verschiedenen Arten und Organen durchführte. STARK beobachtete bei Keimstengeln positiv traumatotropische Krümmungen z. B. nach Amputation eines Keimblattes, an



Abb. 2. *Lupinus*, positiv-traumatotropische Krümmung durch Längskerben. (Nach STARK.)



Abb. 3. *Lupinus*, positiv-traumatotropische Krümmung infolge Abziehens eines Stückes der Epidermis. (Nach STARK.)



Abb. 4. *Phaseolus vulgaris*, traumatotropische Krümmung nach einmaligem Einstich. (Nach STARK.)

älteren Pflanzenteilen bei der Fortnahme von Blattstücken usw. Ähnliche Erfolge erzielte er durch Quereinschnitte an den verschiedensten Organen, unter anderem auch an Koleoptilen. Gegenüber diesen Ergebnissen werden wir jetzt natürlich sehr skeptisch sein müssen, weil eine Unterbrechung des Wuchsstoffstromes an ihnen mindestens stark beteiligt sein muß. Aber STARK fand Krümmungen auch nach dem Anbringen von Längseinschnitten, Stichen usw. (vgl. Abb. 1—4). Auch z. B. das Abziehen von Epidermisstücken kann nach ihm Wundkrümmungen auslösen. In ähnlicher Weise wirkten Brand- und Ätzwunden, wobei oberflächliches Betupfen ebenso wirksam sein konnte wie tiefe Einschnitte.

Wichtig ist, daß auch noch dekapitierte Keimlinge traumatotropische Krümmungen zeigen können; denn diese Beobachtungen deuten ja ebenso wie die über die Wirkung von Stichen und Längseinschnitten auf die direkten Wundeffekte.

Bei *Avena*-Koleoptilen fand STARK, daß auch die Basis empfindlich ist. Basale Einschnitte konnten sich in Krümmungen bemerkbar machen, die bis zur Spitze reichten. Durch Äthernarkose gelang es STARK, das Reaktionsvermögen aufzuheben. Er wies ferner nach, daß der Wundreiz auch über Einschnitte hinweg geleitet werden kann. Die traumatotropischen Krümmungen sind mit Wachstumsänderungen verknüpft, die aber nur bei starker Reizung Hemmungen sind, bei schwacher Reizung in Förderung bestehen können.

Wegen der genannten Schwierigkeit in der Interpretation der Ergebnisse gehen wir auf die Versuche im einzelnen nicht ein. Auch hinsichtlich der späteren Untersuchung BEYERs können wir uns relativ kurz fassen. BEYER betont im Gegensatz zu STARK sehr die Rolle der Korrelationsstörungen. Vor allem wies er dabei auf die uns jetzt geläufige wachstumsfördernde Wirkung von Keimlingsspitzen hin. Außerdem betont er auch die Rolle einer Unterbrechung des Zuflusses von Nährstoffen aus den Reservespeichern. Er faßte die positiv traumatotropischen Krümmungen allgemein als durch Korrelationsstörungen bedingte Reaktionen auf. Besonders bemerkenswert ist dabei noch sein Hinweis, daß dekapitierte *Avena*-Koleoptilen nicht positiv, sondern negativ traumatotropisch werden.

Tatsächlich lassen sich aber, z. B. in Koleoptilen, auch direkte Wundwirkungen nachweisen. Die Verwundung bedingt in ihrer Nähe eine Wachstumshemmung, die nach einiger Zeit in eine Förderung übergeht. In größerer Entfernung von der Wunde besteht die Wachstumsbeeinflussung nur in einer Förderung, die anfängliche Hemmung unterbleibt (BÜNNING 1927).

Die wundbedingte Wachstumshemmung ist von verschiedenen Autoren gefunden worden. Wie stark sie werden kann, mögen Zahlen von BOSE für *Zephyranthes* zeigen. Wurden die Sprosse durch einen Nadelstich verletzt, so änderte sich die Wachstumsrate folgendermaßen:

Normalrate	0,18 μ/sec
Sofort nach der Reizung	0,05 μ/sec
15 min nach der Reizung	0,07 μ/sec
60 min nach der Reizung	0,12 μ/sec

Nochmals aufgegriffen wurde das Problem von TENDELOO. Er vertritt sehr entschieden die Auffassung, daß alle durch Einschnitte bedingten Krümmungen durch Störung der Wachstumskorrelation möglich werden. Damit schließt er sich einer Auffassung an, die übrigens auch schon PAÁL vertreten hatte. TENDELOO berücksichtigte aber außerdem die sog. Regeneration der physiologischen Spitze nach der Dekapitation. Wurden dekapitierte *Avena*-Koleoptilen durch einen einseitigen Einschnitt verletzt, so trat zunächst eine positive Reaktion (also zur Wundstelle hin) ein. Diese war aber nur schwach; TENDELOO führte sie auf einen Wuchsstoffrest in der Koleoptile zurück. Nach 4 Std waren die positiven Krümmungen verschwunden und einige Pflanzen zeigten negative Krümmungen. Diese negativen Krümmungen erklärte TENDELOO mit der unterhalb der Wunde geförderten Bildung einer physiologischen Spitze.

Etwas später kam WEIMANN auch zu dem Ergebnis, daß die positiven Krümmungen im Sinne der von PAÁL vorgeschlagenen Erklärung der Erfolg einer Korrelationsstörung sei. Die negativen Krümmungen aber, die wir eben schon erwähnten, faßte er als rein traumatotropisch auf. Allerdings fand WEIMANN auch eine eindeutige, durch die Wundwirkung bedingte sog. „primäre positive

Krümmung". Diese bleibt aber auf die Wundstelle beschränkt; WEIMANN betrachtet sie als „rein mechanisch" bedingt. Der gleiche Autor hat wie STARK auch die Wirkung von Längsschnitten festgestellt. Im Gegensatz zu STARK, aber in Übereinstimmung mit PAÁL fand WEIMANN, daß die Längsschnitte in der Regel keine positive Krümmung bedingen, sondern nur die negative Krümmung. Der Vorteil der Versuche WEIMANNS bestand darin, daß er diese negativen Krümmungen sich am Klinostaten entwickeln ließ. Auch bei dekapitierten Koleoptilen konnte er solche negativen Krümmungen beobachten. So kommt WEIMANN zu dem Schluß, daß die Verwundung wachstumsfördernd wirkt.

Will man alle Ergebnisse zu einem einheitlichen Bild zusammenfassen, so wird man sagen dürfen, daß eine Wunde primär und lokal meist eine Wachstumshemmung bedingt, dieser aber bald eine Wachstumsförderung folgt, die sowohl bei Wurzeln als auch bei Koleoptilen und anderen pflanzlichen Organen viel stärker werden kann als die Wachstumshemmung. Die Wachstumshemmung pflegt auf den näheren Wundbereich beschränkt zu sein, während sich die Wachstumsförderung viel weiter ausdehnen kann. Daß die positiv traumatotropischen Krümmungen nicht nur das Ergebnis von Korrelationsstörungen sind, sondern auch, jedenfalls in unmittelbarer Wundnähe, direkte Wachstumshemmungen beteiligt sind, ist fast selbstverständlich. Die beim Studium der Wundwirkung auf Zellen gefundenen Veränderungen müssen ja mit Wachstumshemmungen verknüpft sein. Direkt nachgewiesen wurden diese Hemmungen unter anderem von KEEBLE, NELSON und SNOW sowie von DRAWERT.

2. Traumatonastie.

Traumatonastie ist eine unvermeidliche Reaktion bei allen Organen, die auch auf Berührung Bewegungsreaktionen zeigen. Wir finden sie also, wie lange bekannt ist, z. B. bei den seismonastisch reizbaren Pflanzen und Pflanzenteilen (*Mimosa* usw.) oder bei Ranken (Abb. 5—7).

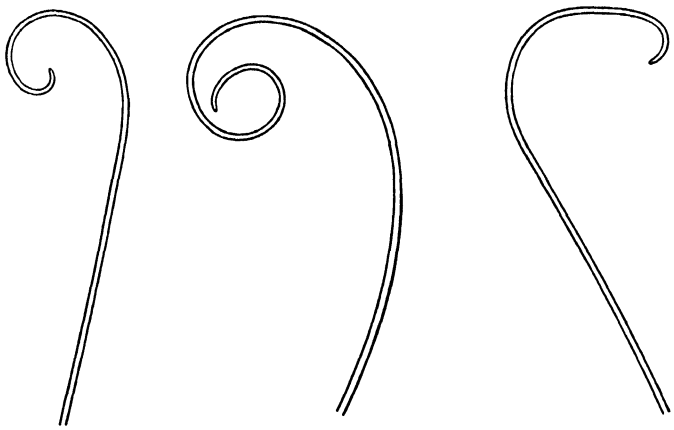


Abb. 5. Traumatonastische Reaktion abgeschnittener Ranken von *Passiflora coerulea*. (Nach FITTING.)

Bei Ranken hat FITTING eine durch Verwundung bedingte Spitzeneinrollung beschrieben. Bei den *Passiflora*-Arten trat die Reaktion sowohl nach Verletzung der Basis als auch nach Verletzung der Spitze (in beiden Fällen im Abschneiden bestehend) ein. FITTING schreibt: „$1^1/_2$—2 min nach dem Abschneiden begannen sie sich von der Spitze her nach der Unterseite hin einzurollen und zwar so schnell, daß die Bewegung deutlich mit den Augen verfolgt werden konnte." Bei den Ranken einiger Arten beobachtete FITTING die Erscheinung nur, wenn die Verletzung im Bereich der haptotropisch empfindlichen Teile vorgenommen wurde. Die Krümmungen waren in einigen Fällen auf die Reiznähe beschränkt, in anderen Fällen aber breitete sich der Impuls weit aus. Nach FITTING beruhen diese Reaktionen auf beschleunigtem Wachstum.

Weitere Beobachtungen über die Traumatonastie der Ranken hat ZELTNER veröffentlicht. Er fand beim Durchschneiden der Ranken von *Momordica*

charantia an der Basis eine Einrollung. Die Einrollung begann 1—2 min nach dem Abschneiden, wobei 3—4 Spiralen erreicht werden konnten. Die Ranken anderer Arten zeigten ähnliche Reaktionen.

Da es sich bei diesen traumatonastischen Reaktionen aber im übrigen um Bewegungen handelt, die in ihrem Verlauf, ihrem Mechanismus usw. den seismo- oder tigmonastischen Bewegungen der gleichen Organe entsprechen, soll hier nicht näher auf sie eingegangen werden. Bemerkenswert ist eben nur, daß auch der Wundreiz die „Erregungssubstanz" oder die „Erregungsvorgänge" entstehen lassen kann, die auch von den anderen Reizarten hervorgerufen werden und jene Reaktionen ja notwendig zur Folge haben.

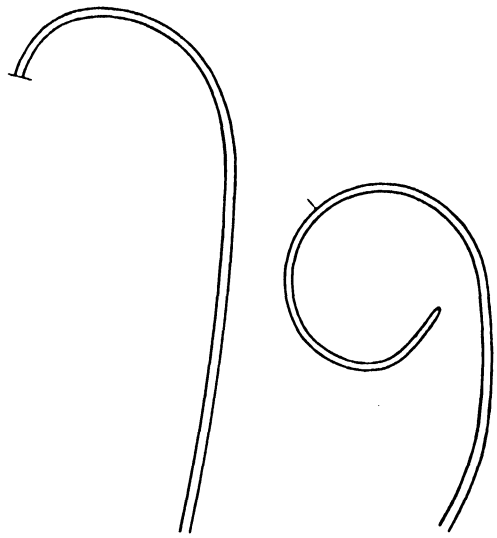


Abb. 6. Abb. 7.

Abb. 6. Dekapitierte Ranke von *Thladiantha dubia*. (Nach FITTING.)

Abb. 7. Ranke von *Thladiantha dubia*, in die an der markierten Stelle von der Oberseite her eine feine Nadel eingestochen war. (Nach FITTING.)

Als traumatonastisch sind auch Öffnungs- oder Schließbewegungen zu bezeichnen, die bei Spaltöffnungen durch Verwundung bedingt werden können. LINSBAUER beobachtete eine Öffnung der Spalten durch Wundwirkung, AHRENDS sowie HEATH eine Schließung. Besonders bemerkenswert ist die weite Ausbreitung der Öffnungsreaktion, die LINSBAUER bei *Chlorophytum sternbergianum* beobachtet hat. Nach dem Anbringen eines Einschnitts zeigte sich wenige Sekunden später zunächst in dem der Wunde zugekehrten Teil des Gesichtsfeldes eine schwache Öffnung einzelner Stomata. Diese Reaktion ergriff schließlich fast alle Stomata bis auf etwa 15 mm Entfernung von der Wunde. Beim Einstechen einer erhitzten Nadel konnte das Fortschreiten der Öffnungsbewegung sogar bis zu 20 cm Wundentfernung beobachtet werden.

B. Traumatotaxis.

Traumatotaxis wurde bei den Zellkernen der Zwiebelschuppenepidermis 1884 von TANGL entdeckt und später wiederholt untersucht. TANGL fand auch schon, daß sich der Effekt oft über mehrere Zellen hinweg ausbreiten kann (das führte ihn zur Entdeckung der Plasmodesmen).

Weiterhin untersuchte NESTLER das Phänomen bei verschiedenen Arten. Er zeigte die weite Verbreitung der Erscheinung und ihre Auslösbarkeit durch verschiedenartige Wundreize.

NĚMEC untersuchte die Ausbreitung der Wundreizwirkung in Wurzelspitzen von *Allium cepa*. Weiterhin brachte dann MIEHE die Traumatotaxis mit der Regeneration der Wundflächen in Zusammenhang. Besonders sah er eine Beziehung zu dem gesteigerten Wachstum. RITTER schließlich wollte feststellen, ob die traumatotaktische Kernverlagerung durch das Eindiffundieren von Stoffen aus den Nachbarzellen bedingt ist, d. h. ob eine Identität mit der Chemotaxis besteht. Zu seinen Ergebnissen an Zwiebeln und einer Reihe anderer Pflanzen gehörte z. B. die Feststellung, daß eine enge Beziehung zur wundbedingten Protoplasmabewegung besteht. Für die Reaktion ist Sauerstoffgegenwart notwendig. Durch Narkotica wird sie gehemmt. Hohe Temperatur beschleunigt die Reaktion. Auch in völlig plasmolysierten Zellen ist die Traumatotaxis noch

möglich. RITTER fand, daß von manchen Pflanzenzellen Stoffe abgegeben werden, die eine Chemotaxis der Zellkerne auslösen können. Er hielt aber doch Traumatotaxis und Chemotaxis nicht für identisch, weil die durch Preßsäfte bedingten Reaktionen langsamer verliefen als die durch Verwundung hervorgerufenen.

Der Reaktionsverlauf wird von RITTER für die Zwiebelepidermis folgendermaßen beschrieben: „Nach einem senkrecht zur Längsachse der Epidermiszellen

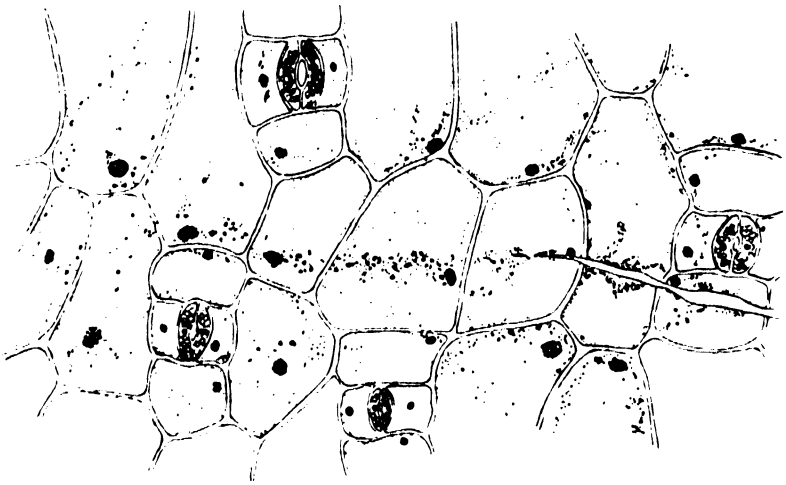


Abb. 8. Wirkung von Druckreiz in der Nähe einer Wunde auf die Epidermis von *Tradescantia zebrina*. Körnchenbildung im Cytoplasma und Kernverlagerung in den gereizten, teilweise auch in den benachbarten Zellen; 18 Std nach der Reizung. (Nach ZIEGLER.)

ausgeführten Querschnitt rückten die Zellkerne in der Mehrzahl der Fälle von der Zellmitte an eine der Seitenwände und dann an dieser entlang gegen die Wunde hin. Nach 18—19 Std waren die Kerne, umgeben von einer starken Plasmaansammlung, der der Wundfläche benachbarten Wand angelagert ... Hierauf wanderten die Kerne in gleicher Richtung weiter, so daß sie nach 3 bis 4 Tagen wieder in ihrer normalen Stellung angelangt waren. Die Protoplasmaansammlung verschwand während dieser Zeit. Von oben gesehen legte der Kern während der traumatotaktischen Verlagerung einen im Uhrzeigersinne verlaufenden ellipsenförmigen Weg zurück."

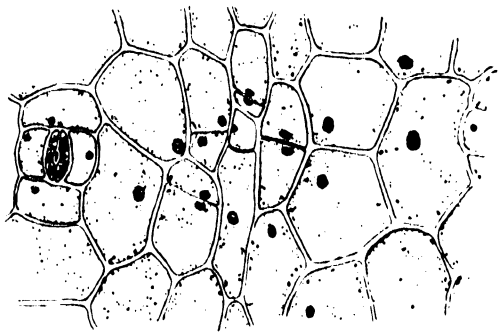


Abb. 9. Wirkung eines reinen Druckreizes auf die Epidermis von *Tradescantia zebrina*. (Nach ZIEGLER.)

Loos arbeitete mit Blättern von *Echeveria metallica*, deren Epidermis deutliche Wundreaktionen der Kerne zeigt. Er wies nach, daß Gewebesäfte und Autolysatextrakte eine charakteristische Verlagerung bedingen, deren Art von der Konzentration abhängt. Bei geringer Konzentration ist die Reaktion positiv, bei hoher negativ. So faßt Loos die Traumatotaxis als Sonderfall der Chemotaxis auf.

Neuerdings wurde das Phänomen sodann von ZIEGLER genauer untersucht, deren Material wieder vorwiegend die Zwiebelepidermis *(Allium cepa)* war. Folgende Wundreaktionen wurden gefunden und in ihrem zeitlichen Verlauf miteinander verglichen: Die vorübergehende Größenabnahme der Kerne, der eine Größenzunahme folgt, Vergrößerung der Nucleoli, Plasmaansammlung an der der Wundstelle zugekehrten Seite, bedingt durch die schon von den älteren Autoren beobachtete Plasmabewegung, sodann die Verlagerung der Zellkerne.

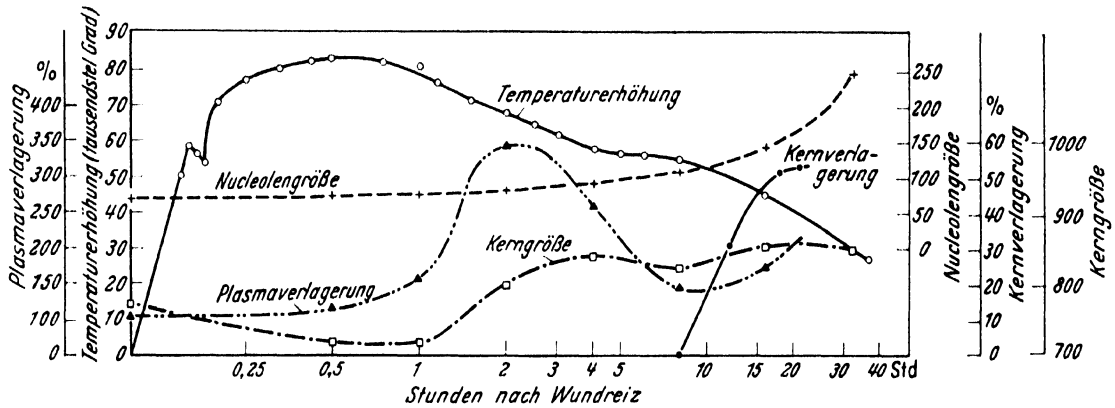


Abb. 10. Darstellung des zeitlichen Zusammenhangs der nach einem Wundreiz bei Epidermen von *Allium cepa* auftretenden Veränderungen. Abszisse: Stunden nach dem Wundreiz. Ordinate: 1. Temperaturerhöhung in 1000stel Grad. 2. Plasmaverlagerung, angegeben ist der Unterschied (%) der Plasmadichte an den Zellpolen und der an den Wundrand angrenzenden unverletzten Zellen. 3. Relative Kerngröße. 4. Relative Größe und der Nucleoli. 5. Prozentsatz der zur Wundstelle verlagerten Kerne. (Nach ZIEGLER.)

Bemerkenswert ist, daß die Kernwanderung erst beginnt, wenn sich die Plasmaverschiebung schon im Abklingen befindet; hierbei kann also der früher vermutete ursächliche Zusammenhang nicht bestehen. Sodann suchte ZIEGLER nach den Stoffen, die für die traumatisch ausgelöste Chemotaxis verantwortlich sein können. Es wurde gezeigt, daß nicht Zerfallsprodukte des Kerns die Wirkung ausüben können; denn die Verlagerung ist nicht stärker, wenn sich in den verletzten Zellen, die den Reiz auf die nächsten Zellen ausüben, der Kern noch befindet. Unwirksam waren auch die geprüften Aminosäuren. Erwähnt werden kann noch, daß nicht nur (wie schon ältere Autoren fanden) die Kerne der Schließzellen, sondern auch die der Nebenzellen viel unempfindlicher sind als die der gewöhnlichen Epidermiszellen.

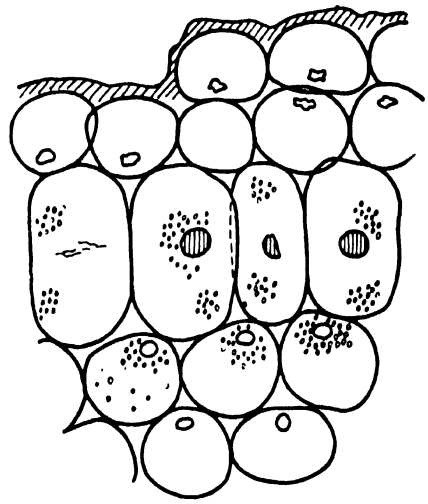


Abb. 11. *Echeveria scheideckeri*, Rißfläche mit unfiltriertem, unverdünntem Gewebesaft bestrichen. Teilweise negative Chemotaxis in den der Wunde näherliegenden Zellen, in der folgenden, sich zur Teilung anschickenden Reihe, Kerne herangewachsen. In tieferen Lagen positive Chemotaxis. (Nach LOOS.)

Schließlich suchte ZIEGLER noch nach Beziehungen zu der bekanntlich nach Verwundung im allgemeinen zu beobachtenden Atmungssteigerung. Diese Atmungssteigerung wurde durch Temperaturmessung verfolgt. Eine Übersicht über die einzelnen Veränderungen geben

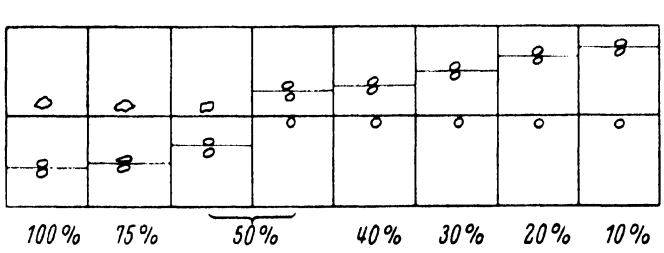


Abb. 12. Schematische Darstellung der Wirkung verschieden konzentrierter Autolysatextrakte (Wunde oben) (Nach LOOS.)

Abb. 8—13. Übrigens genügt in vielen Fällen auch schon ein Druckreiz, um die traumatotaktische Reaktion auszulösen (Abb. 9).

Naheliegend ist die Vermutung, daß das „Traumatin" für die Traumatotaxis wichtig ist. Diese Substanz wurde von ENGLISH und BONNER aus Bohnenhülsen kristallisiert dargestellt und für die Wundreaktionen, speziell für die geförderte

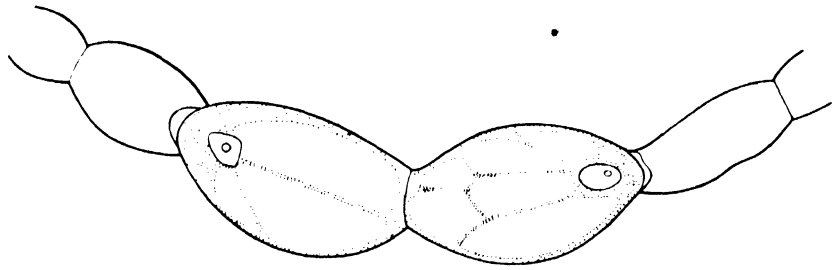


Abb. 13. Traumatotaxis in den Zellen der *Tradescantia*-Haare. Die Kerne wandern zu den Querwänden, die an tote Zellen grenzen. (Nach HABERLANDT.)

Zellteilung als wichtig angesehen. Da das Traumatin aber nicht einmal generell als teilungsauslösendes Wundhormon wirkt und ebenso wenig generell die Kernverlagerung bedingen kann (KELLER), muß man über seine Bedeutung bei der Traumatotaxis doch recht skeptisch denken.

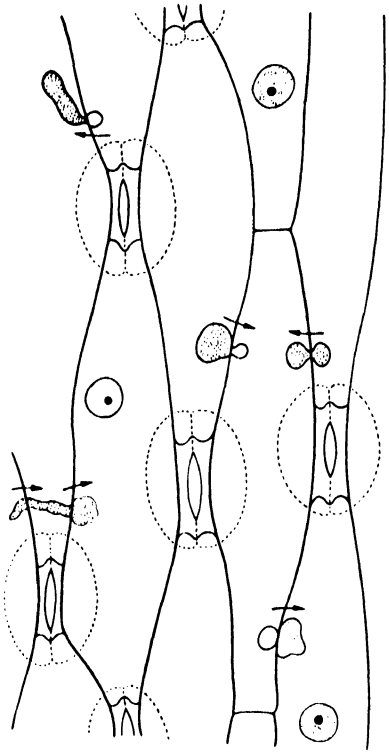


Abb. 14. Kerndurchtritt in Epidermiszellen von *Iris germanica*. Ein Kern ist zu einem langen Strang ausgezogen und durch eine zweite Wand in die übernächste Zelle gepreßt worden. (Nach SCHÜRHOFF aus KÜSTER 1956.)

Man kann also vorläufig nicht mehr sagen, als daß durch den Wundreiz offenbar chemische Umwandlungen, etwa eine Plasmazerstörung, eintreten und irgendwelche der Abbauprodukte eine chemotaktische Kernbewegung bedingen. Die Natur des Stoffes bleibt unbekannt. Aber es ist doch bemerkenswert, daß es sich um eine aktive Bewegung handelt, die Kerne also nicht einfach vom Plasma mitgeschleppt werden.

Die traumatotaktische Verlagerung des Cytoplasmas wurde an verschiedenen Objekten beobachtet. Zum Beispiel fand HANSTEIN, daß sich das Protoplasma während der Wundheilung mit den Chloroplasten von der Wundstelle fortbewegt.

Erwähnt werden müssen hier noch die durch das Abziehen der Epidermis bei einigen Arten erreichbaren Kernverlagerungen. Die Kerne können dabei sogar durch die Zellmembranen hindurch in die Nachbarzellen übertreten (vgl. MIEHE 1901, SCHÜRHOFF 1906, LINSBAUER 1930 sowie KÜSTER 1956, außerdem Abb. 14).

Bei Chloroplasten ist Traumatotaxis mehrfach beobachtet worden (SENN). Es wäre natürlich von Fall zu Fall zu klären, ob es sich um aktive Bewegungen oder nur um eine passive Verlagerung durch das sich bewegende Cytoplasma handelt (vgl. auch KÜSTER).

C. Traumatodinese.

Unter Dinese versteht FITTING eine Auslösung von Plasmaströmung durch Reize. Daß der Wundreiz hierzu geeignet ist, wurde schon vor langer Zeit beschrieben (FRANK, KRETZSCHMAR, KELLER, HAUPTFLEISCH). KRETZSCHMAR stellte fest, daß sich die Reizwirkung besonders in den Leitbündeln leicht ausbreitet

und zwar basalwärts schneller und leichter als spitzenwärts. In transversaler Richtung ist die Ausbreitung langsamer als in longitudinaler. Die Reizwirkung läßt sich mehrere Tage hindurch beobachten.

Für den Eintritt der Reaktionen müssen wir wundbedingte chemische Veränderungen verantwortlich machen. Schon HAUPTFLEISCH dachte dabei an Stoffwechselprodukte, die beim Absterben auftreten.

FITTING hat bei *Vallisneria* demonstriert, daß tatsächlich auch durch Blattextrakt die Rotationsbewegung ausgelöst wird. Nach FITTINGs Untersuchungen breitet sich der Effekt übrigens im Blatt nicht so weit aus, wie es nach den Angaben von HAUPTFLEISCH schien. Der Wundeffekt zeigte sich bei *Vallisneria* vielmehr nur in unmittelbarer Wundnähe. FITTING hält es aber für möglich, daß die im Wundgebiet gebildeten Stoffe aus den Zellen austreten und innerhalb des umgebenden Wassers zu anderen Blattregionen gelangen. Auch Berührungsreiz kann die Strömung übrigens schon auslösen.

Bei Blattextrakten von *Vallisneria* fand FITTING eine Wirksamkeitsgrenze, wenn etwa 1 g Blattfrischsubstanz auf etwa 3—13 Liter Wasser kam. Die Reaktionszeiten betrugen 1,5—3 min. Die Strömung klingt je nach der Konzentration des Blattextraktes in etwa $^1/_2$—3 Tagen ab. FITTING fand weiterhin, daß die Blattexktrakte nicht artspezifisch wirken.

In weiteren Untersuchungen hat FITTING gezeigt, daß vor allem α-Aminosäuren die „Chemodinese" auslösen. Namentlich l-Histidin bedingt sehr starke Effekte, es wirkt nämlich noch in Verdünnungen von 1:260 bis 1:650 Millionen. Diese niedrige Reizschwelle erlaubte die Annahme, daß auch in den verwundeten Zellen l-Histidin die Substanz ist, welche durch die Wundwirkung freigesetzt wird und dann die Traumatodinese hervorruft. Dafür spricht außerdem entscheidend, daß die Wirksamkeit von Blattextrakten durch Vorbehandlung mit Histidin abgestumpft werden kann (und umgekehrt). Auch die übrigen, weniger wirksamen Aminosäuren stumpfen sich zwar mit Blattextrakten gegenseitig ab, aber doch weniger als Histidin.

Somit ist für die Traumatodinese offenbar der entscheidende Stoff gefunden worden; es liegt natürlich die Vermutung nahe, daß er nicht nur für die Auslösung der Plasmaströmung, sondern auch für einige andere Wundwirkungen wichtig ist.

D. Traumatochorismus.

WENT hat den Ausdruck Traumatochorismus für die wundbedingte Abstoßung von Organen, speziell von Blumenkronen eingeführt. Eine solche Abstoßung kann bei einigen Arten durch mechanische, chemische, elektrische und andere Reizarten bedingt werden (Abb. 15). Bei *Stachytarpheta kayennensis* wird die Krone nach einer solchen Reizung innerhalb von 2 min abgestoßen. Die Reaktion folgt dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. WENT nimmt an, daß eine Permeabilitätserhöhung und dadurch bedingte Turgorverringerung die entscheidenden Glieder in der Reizkette sind.

Ein solcher Traumatochorismus ist weiterhin bei *Verbascum* (MARTELLI) und *Stemodia* beobachtet worden (WENT). Die Latenzzeit schwankt nach WENT bei *Stemodia* stärker als bei *Stachytarpheta*, sie beträgt nämlich 30—240 sec. Die Ausstoßung erfolgt so heftig, daß die Krone bis 10 cm von der Pflanze entfernt auf den Boden fallen kann.

Bemerkenswert ist wohl noch, daß (bei *Stachytarpheta* und *Stemodia*) die Reizschwelle im Tagesgang (bzw. mit dem Ablauf der Zeit nach der Öffnung

der Blüten) nach und nach stark herabgesetzt wird, wobei die meteorologischen Faktoren nicht entscheidend sind.

Auch für *Erodium* liegen Angaben vor (Fitting). Jedoch soll es sich nach Went von Fall zu Fall um unterschiedliche Erscheinungen handeln.



Abb. 15. *Stachytarpheta gracilis*, Ausstoßung der Blüte. Links normale Blüte, nach rechts verschiedene Stadien der Auspressung, mit etwa 3 sec Zwischenzeit gezeichnet. (Nach Went.)

Die Angaben von Went für *Stachytarpheta* würden natürlich dafür sprechen, daß hier die Auslösung von Erregungsvorgängen im engeren Sinne für die Entstehung der Reaktion entscheidend ist.

E. Allgemeines über die Wirkungsweise der Wundreize auf die Zelle.

Hier soll nicht ein Gesamtüberblick über die Wirkung von Wundreizen auf pflanzliche Zellen gegeben werden, sondern nur einige der Wirkungen herausgegriffen werden, die die Entstehung der verschiedenartigen wundbedingten Bewegungen vielleicht verständlich machen können. Dabei müssen wir zunächst kurz die Mechanik der Bewegungen erwähnen. Für die Traumatotaxis sind wir dabei ganz auf Vermutungen angewiesen. Die traumatotropischen Bewegungen entstehen meist durch Wachstumsschwankungen, die traumatonastischen ebenfalls (etwa bei den Ranken); in einigen Fällen beruhen traumatonastische Bewegungen (etwa bei *Mimosa*) aber auf Turgorschwankungen.

Die Wachstumsschwankungen können wir allgemein dahingehend kennzeichnen, daß in der Wundnähe Wachstumshemmung besteht, die später in Förderung übergeht. In größerer Entfernung von der Wunde kann die Hemmung fehlen und sofort die Beschleunigung eintreten.

Die Wachstumsbeeinflussungen lassen sich durch die verschiedenartigsten Schädigungen erreichen. Um sie genauer zu studieren, benutzte Drawert die Methode der leicht dosierbaren elektrischen Reizung. So kann man nachweisen, daß bei starker Reizung zunächst die Hemmung, dann die Förderung, bei schwacher Reizung nur die Förderung eintritt.

Die Wachstumshemmung pflegt mit starken Desorganisationen in der Zelle zusammenzuhängen. Man kann oft eine Turgorerniedrigung nachweisen, die nicht selten ein ansehnliches Ausmaß erreicht (Drawert). Die Turgorverringerung ist aus den teilweise schon mikroskopisch beobachtbaren Zellveränderungen verständlich. Man findet oft Koagulationen des Protoplasmas in Wundnähe (Bünning 1926). Solche Veränderungen führen, wie fast alle Schädigungen in den Zellen, zu Permeabilitätserhöhungen, d. h. zu partiellem Semipermeabilitätsverlust. Die Semipermeabilität wird oft so weitgehend beeinträchtigt, daß keine Plasmolyse eintreten kann. Dieser Angriff auf die Plasmolysegrenzschichten

äußert sich auch im erleichterten Eintritt vieler Farbstoffe, besonders aber im sog. Verletzungsstrom, also einer Negativität der verletzten Stelle. Diese Verletzungsströme sind an den verschiedensten Objekten unter dem Einfluß verschiedenartiger mechanischer, chemischer und elektrischer Verwundungen beobachtet worden. Eine solche Negativierung konnten z. B. Bose (1919) und Marsh (1930) feststellen. Sie ist später im Zusammenhang mit den anderen wundbedingten Veränderungen mehrfach studiert worden (Abbildung 16; Amlong und Bünning, Drawert).

Der mit dem Verletzungsstrom verbundene Semipermeabilitätsverlust äußert sich z. B. im Flüssigkeitsaustritt in die Intercellularen. Dieser Effekt kann mehrere Sekunden nach der Verletzung deutlich werden und mehrere Minuten

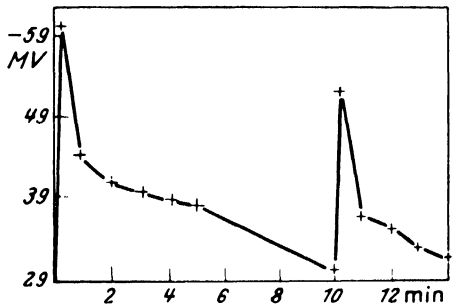


Abb. 16. Elektrische Potentialänderungen an einer gereizten Wurzel von *Helianthus annuus*. Abszisse: Zeit nach der ersten Reizung (10 min nach der ersten Reizung wurde nochmals gereizt). Ordinate: Negativität der gereizten Stelle (gemessen gegen die mehr basal gelegene zweite Ableitungsstelle). (Nach Amlong und Bünning.)

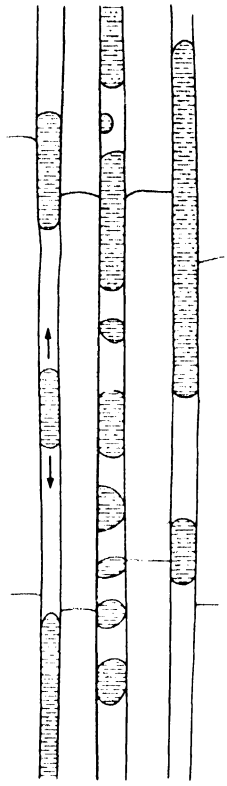


Abb. 17. Wasseraustritt in die Intercellularen der Wurzeln von *Sinapis alba* infolge mechanischer Reizung (Reiben zwischen den Fingern). (Nach Nicolai.)

anhalten. Bei Wurzeln, die genügend lichtdurchlässig sind, kann man den wundbedingten Flüssigkeitsaustritt in den Intercellularen schon nach recht schwacher mechanischer Einwirkung (Reiben zwischen den Fingern) beobachten (Abb. 17; Nicolai). Auch die so bedingte Turgorsenkung ist nachgewiesen worden (Abb. 18). In einigen Fällen jedenfalls ist eine deutliche Parallelität zwischen Semipermeabilitätsverlust, Turgorverlust und Aktionsstrom feststellbar. Auch in Änderungen des elektrischen Widerstandes äußert sich der Semipermeabilitätsverlust. Eine solche Widerstandsänderung ist schon von Ebbecke und Hecht, außerdem unter anderen von Amlong und Bünning gemessen worden. Allerdings können an diesen Widerstandsänderungen noch andere Faktoren als Permeabilitätserhöhung die beteiligt sein.

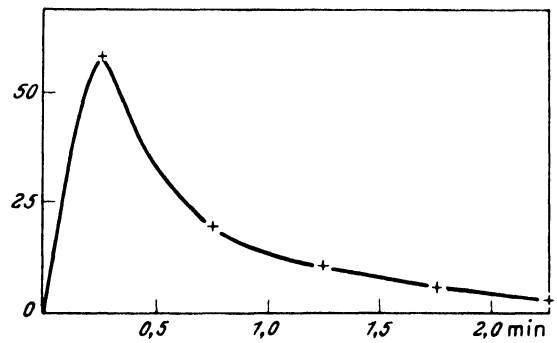


Abb. 18. Verlauf der Turgoränderung nach elektrischer Reizung in der Wurzel von *Helianthus annuus*. Abszisse: Zeitpunkt nach der Reizung. Ordinate: Die während je ½ min (also von 0—0,5; 0,5—1 min nach der Reizung usw.) unter dem Einfluß eines Hebelzuges von der Wurzel zurückgelegte Strecke in Prozent der gesamten Lageänderung (als Maß der Turgoränderung). (Nach Amlong und Bünning.)

Diese Permeabilitätserhöhungen und Verletzungsströme sind zum Teil Ausdruck von Erregungsvorgängen im engeren Sinne, die durch die Reizung zwangs-

läufig ebenso ausgelöst werden wie z. B. durch Erschütterungs- und Berührungsreize. Jedoch sind die Wundwirkungen, obwohl in manchem diesen Erregungsvorgängen ähnlich, doch noch viel tiefgreifender und langdauernder.

Auf die vielen Änderungen der Plasmastruktur, die durch Wundreize hervorgerufen werden, kann hier nicht eingegangen werden (vgl. Abb. 19). Erwähnt sei etwa die Herabsetzung der Strukturviscosität bei *Spirogyra* (UMRATH 1942). Auch Vacuolenkontraktion ist eine häufige Folge der Wundreizung (vgl. KÜSTER);

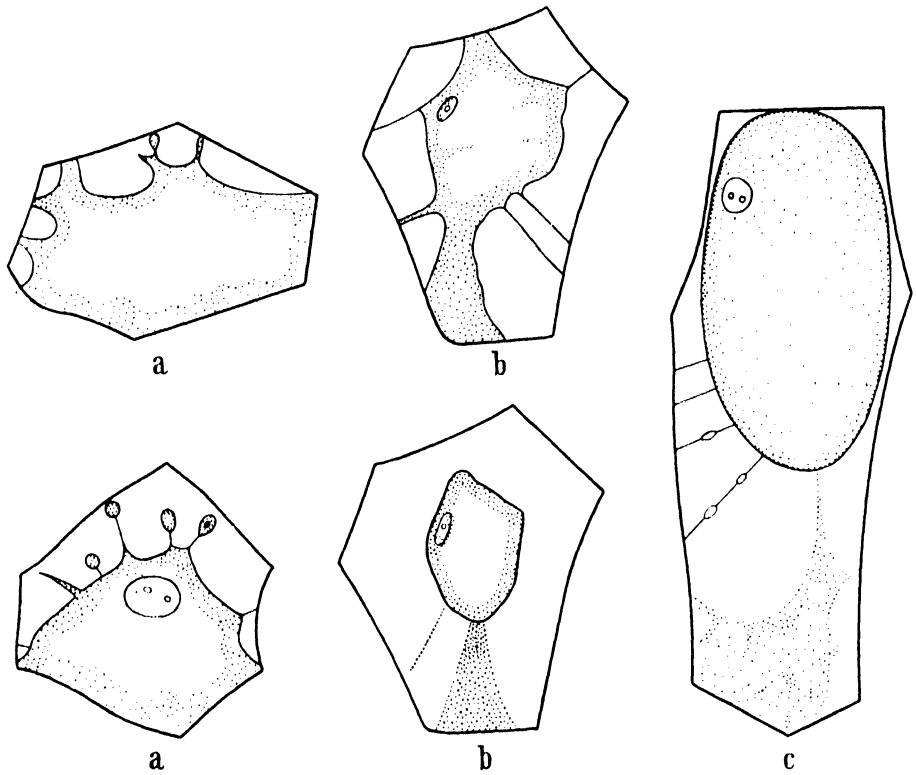


Abb. 19. Unvollkommene Plasmolyse nach traumatischer Schädigung der Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. *a,a* Die Protoplasten haben sich nur an der dem Trauma abgewandten Seite von der Membran abgelöst. *b,b* und *c* Der Protoplast bleibt mit den wundseitigen Teilen der Membran durch einen schleierartigen absterbenden Plasmarest verbunden. (Nach KÜSTER.)

sie deutet entweder auf geänderte Permeabilitätsverhältnisse hin (Verlust der Semipermeabilität im Plasmalemma) oder auf eine Abnahme der Wasserbindungskraft in den Vacuolen.

Auch TREZZI hat Veränderungen im kolloidalen Zustand des Plasmas unter dem Einfluß von Wundreizen beschrieben, nämlich das Auftreten von Verflüssigungen, Vacuolisierungen usw. Die Ausbreitung dieser Wirkung auf Nachbarzellen wurde von ihm ebenfalls beobachtet.

Jedenfalls können wir durch so tiefgreifende Änderungen, von denen mehrere sich auch relativ weit von der Wunde fort ausbreiten, das Auftreten von Wachstumshemmungen erklären. Hinzukommen kann dann noch die Wirkung von Stoffen, die durch den Protoplasmazerfall usw. entstehen. Wie weit hier die Wundhormone beteiligt sein können, ist unbekannt. Jedoch sei noch darauf hingewiesen, daß KEEBLE, NELSON und SNOW die Bildung wachstumshemmender Substanzen durch Wundwirkungen feststellten: Wurden Wurzeln von *Zea mays* oder *Pisum sativum* dekapitiert und dann die Schnittfläche abgespült, so wuchsen sie schneller, als wenn sie nicht gespült worden waren bzw. ein entsprechendes Waschen schon vor der Dekapitation vorgenommen worden war.

Schwieriger als die Wachstumshemmung ist die Wachstumsförderung zu verstehen, die wir als wichtige Komponente des Traumatotropismus erkannten. Man darf wohl davon ausgehen, daß hier die allgemein zu beobachtende Stimulation durch schwache Schädigung beteiligt ist. Als allgemeine Regel können

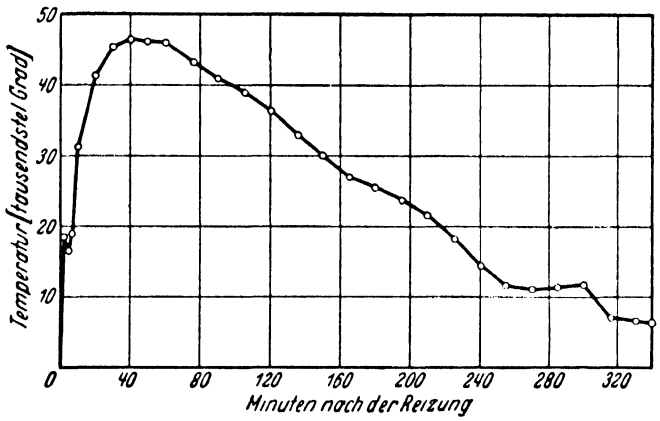


Abb. 20. Erhöhung der Temperatur als Ausdruck der Atmungssteigerung nach mechanischer Verletzung eines Epikotyls von *Vicia faba*. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Temperatur in 0,001°. (Nach DRAWERT.)

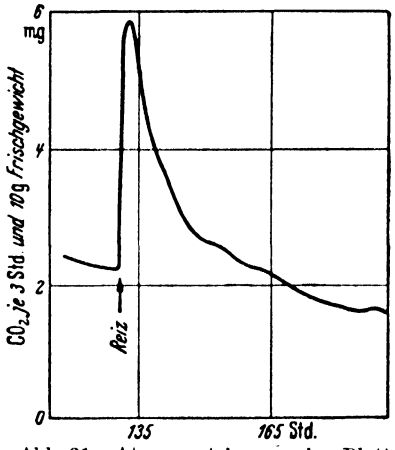


Abb. 21. Atmungssteigerung im Blatt von *Prunus laurocerasus* infolge einer Schädigung durch Biegen des Blattes. Abszisse: Zeit nach dem Abtrennen des Blattes. (Nach AUDUS.)

wir festhalten, daß die Stimulation der Hemmung um so früher erfolgt, je schwächer der schädigende Eingriff war. Bei sehr schwachen Schädigungen kann die Hemmung dann praktisch ganz fehlen. Die Stimulation darf als Ausdruck der bald nach der Verwundung einsetzenden restituierenden Vorgänge aufgefaßt werden. Es zeigt sich eine Atmungsförderung, wodurch erhöhte Energielieferung und dadurch eine intensivere Lebenstätigkeit erreicht wird. Die Atmungssteigerung ist dabei um so ansehnlicher und um so länger dauernd, je stärker die zu beseitigenden Schäden sind. Diese Atmungssteigerung kann weniger als 1 Std dauern, in anderen Fällen aber auch mehrere Stunden oder Tage. Es sei hierzu auf die Untersuchungen von BOEHM, STICH, RICHARDS, SMIRNOFF, JOHNSTONE, LUTMAN, FRIEDRICH und HOPKINS verwiesen. Mehr oder weniger parallel mit dieser gesteigerten Atmung wird das Wachstum beschleunigt (vgl. Abb. 20—23).

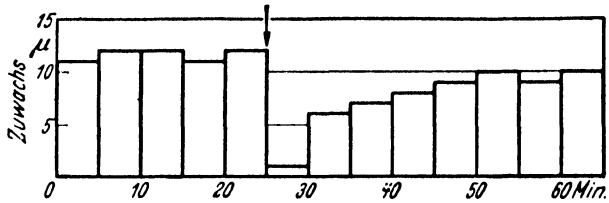


Abb. 22. Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit einer Keimwurzel von *Vicia faba* nach starker elektrischer Reizung. Der Pfeil gibt den Zeitpunkt der Reizung an. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Zuwachs in μ.

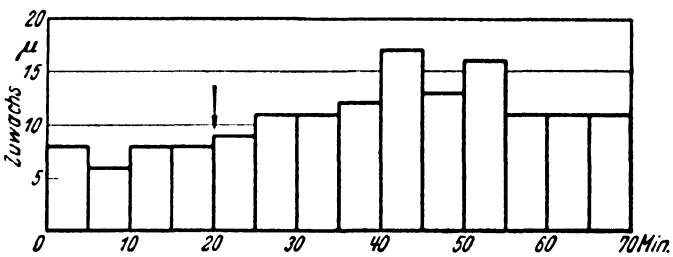


Abb. 23. Wie Abb. 7, jedoch schwache elektrische Reizung. Vorübergehende Wachstumsförderung. (Nach DRAWERT.)

Im einzelnen können wir bis jetzt in die Zusammenhänge nicht eindringen. Es mag nur nebenher noch erwähnt werden, daß nach KAHL die schädigende Einwirkung von Erschütterungen neben der auch hier wieder nachweisbaren Erhöhung der Permeabilität offenbar auf dem Wege der Atmungssteigerung zu einer ansehnlichen Erhöhung der Acidität führt. Auch diese in erster Linie

durch verstärkte CO_2-Produktion bedingte Verringerung des p_H-Wertes kann natürlich ein Faktor der Wachstumsbeschleunigung sein.

Begreiflicherweise führen die strukturellen Veränderungen in den Zellen nicht nur zu quantitativen, sondern oft auch zu qualitativen Veränderungen im Stoffwechsel. Hierfür kann die Aktivitätssteigerung bestimmter Enzyme (etwa der Oxydasen) verantwortlich gemacht werden. Untersucht worden ist das vor allem im Zusammenhang mit der Wundperidermbildung und der stimulierten Zellteilung (Brieger). Baba hat die Aktivitätsänderungen mehrerer Enzyme untersucht. Jedoch muß ein Hinweis auf diese Veränderungen hier genügen; denn der Zusammenhang mit den durch die Wunde bedingten Bewegungserscheinungen läßt sich noch nicht näher aufklären. Aber mögliche Komponenten traumatotropischer Krümmungen sind hiermit natürlich aufgewiesen worden.

Schließlich ist auch noch an die Wirkung der Wundsubstanzen („Wundhormon", „Nekrohormon") zu denken (Haberlandt, Wehnelt sowie die im Abschnitt „Traumatotaxis" zitierte Literatur). An einen Zusammenhang der Nekrohormone mit den traumatotropischen Krümmungen haben z. B. Kisser und Ertl gedacht.

Literatur.

A. Traumatotropismus und Traumatonastie.

Ahrends, J.: Über den Einfluß chemischer Agenzien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschließzellen. Planta (Berl.) **1**, 84—115 (1925).

Beyer, A.: Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zbl. **45**, 683—702, 746—768 (1925). — Bose, J. Ch.: Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. **1**, 200—204 (1918). — Bünning, E.: Untersuchungen über traumatische Reizung von Pflanzen. Z. Bot. **19**, 434—476 (1926). — Burgerstein, A.: Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze. 18. Jber. des Leopoldstätter Communal-Real-Obergymnasiums Wien 1882.

Darwin, Ch.: Power of movement in plants. London 1880. — Das Bewegungsvermögen der Pflanze. Übers. von Carus. Stuttgart 1881. — Detlefsen, E.: Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 627—647 (1882).

Fitting, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jb. wiss. Bot. **38**, 545—634 (1903). — Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken. Jb. wiss. Bot. **39**, 424—524 (1903).

Günther, O.: Über den Traumatotropismus der Wurzel. Diss. Berlin 1913.

Heath, O. V. S.: An experimental investigation of the mechanism of stomatal movement, with some preliminary observations upon the response of the guard cell to "shock". New Phytologist **37**, 385—395 (1938).

Keeble, F., M. G. Nelson and R. Snow: A wound substance retarding growth in roots. New Phytologist **29**, 289—293 (1930).

Linsbauer, K.: Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora (Jena) **109**, 100—143 (1917).

Nordhausen, M.: Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jb. wiss. Bot. **44**, 557—634 (1907).

Paál, A.: Über phototropische Reizleitung. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 499—502 (1914). — Pfeffer, W.: Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. kgl. sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **20**, 235—474 (1893).

Schütze, R.: Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jb. wiss. Bot. **48**, 379—423 (1910). — Spalding, V.: The traumatropic curvature of roots. Ann. of Bot. **8**, 423—451 (1894). — Stark, P.: Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jb. wiss. Bot. **57**, 461—552 (1916).

Tendeloo, N.: On the so-called traumatotropic curvatures of oat seedlings. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **30**, 756—760 (1928).

Weimann, R.: Untersuchungen über den Traumatotropismus der *Avena*-Koleoptile. Jb. wiss. Bot. **71**, 269—323 (1929).

Zeltner, H.: Über Elektronastie und andere Reizbewegungen der Ranken. Z. Bot. **25**, 97—172 (1932).

B. Traumatotaxis.

Bonner, J., and J. English: A chemical and physiological study of traumatin, a plant wound hormone. Plant Physiol. **13**, 331—348 (1938).

English, J., J. Bonner and A. J. Haagen-Smit: The wound hormones of plants. II. The isolation of a cristalline substance. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **25**, 323—329 (1939). — English, J., and A. J. Haagen-Smit: Structure and synthesis of a traumatin. J. Amer. Chem. Soc. **61**, 3434—3436 (1939).

Haberlandt, G.: Culturversuche mit isolirten Pflanzenzellen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **111**, 69—91 (1902). — Hanstein, J.: Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. II. Reproduktion und Reduktion der *Vaucheria*-Zellen. Bot. Abh. **4** (1880).

Keller, M.: Die Wirkung synthetischer Traumatinsäure auf verschiedene Pflanzengewebe. Z. Bot. **45**, 1—38 (1957). — Küster, E.: Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I. Pathologie des Protoplasmas. Protoplasma-Monogr. **3** (1929). — Die Pflanzenzelle, 3. Aufl. Jena 1956.

Linsbauer, K.: Die Epidermis. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Liefg. 27. 1930. — Loos, W.: Zur Kenntnis der Wundreaktionen des pflanzlichen Zellkerns. Protoplasma (Berl.) **14**, 331—340 (1931).

Miehe, H.: Über die Wanderung des pflanzlichen Zellkerns. Flora (Jena) **88**, 103—142 (1901).

Němec, B.: Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901. — Nestler, A.: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **107**, 708—730 (1898).

Ritter, G.: Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Z. Bot. **3**, 1—42 (1911).

Schürhoff, P. N.: Über das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Beitr. bot. Zbl. **19**, Abb. 1, 359 (1906). — Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908. — Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderungen der Chromatophoren. Ber. dtsch. bot. Ges. **27**, 12—27 (1909).

Tangl, E.: Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **90**, 10—38 (1884).

Ziegler, M.: Untersuchungen über Wundreizreaktionen in Pflanzen. Protoplasma (Wien) **44**, 350—362 (1954).

C. Traumatodinese.

Fitting, H.: Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jb. wiss. Bot. **64**, 281—388 (1925). — Untersuchungen über die Empfindlichkeit und das Unterscheidungsvermögen der *Vallisneria*-Protoplasten für verschiedene α-Aminosäuren. Jb. wiss. Bot. **77**, 1—103 (1932). — Untersuchungen über den Plasmaströmung auslösenden Reizstoff in den Blattextrakten von *Vallisneria*. Jb. wiss. Bot. **78**, 319—398 (1933). — Über die Auslösung von Protoplasmaströmung bei *Vallisneria* durch einige Histidin-Verbindungen. Jb. wiss. Bot. **82**, 613—624 (1936). — Frank, B.: Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle, und deren innere und äußere Ursache. Jb. wiss. Bot. **8**, 216—303 (1872).

Hauptfleisch, P.: Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jb. wiss. Bot. **24**, 173—234 (1892).

Keller, J.: Protoplasmaströmung im Pflanzenreiche. Diss. Zürich 1890. — Kretzschmar, P.: Über die Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung infolge von Wundreiz. Jb. wiss. Bot. **39**, 273—304 (1904).

D. Traumatochorismus.

Fitting, H.: Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Jb. wiss. Bot. **49**, 187—263 (1911).

Martelli, K.: On the cause of the fall of the corolla in *Verbascum*. J. Linnean Soc. Bot. **30**, 316 (1893).

Went, F. W.: Durch Reizung hervorgerufene Abstoßung der Blumenkrone einiger *Stachytarpheta*-Arten (Traumatochorismus). Ann. Jard. bot. Buitenzorg **43**, 1—24 (1933).

E. Wundwirkung auf die Zelle.

Amlong, U., u. E. Bünning: Über elektromotorische Kräfte an elektrisch gereizten Wurzeln. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 445—457 (1934).

Baba, S.: A histochemical study of wound periderm formation. II. Changes in activity of nadi-oxidase, dehydrogenase, peroxidase and catalase. Mem. Coll. Sci. Kyoto, Ser. B

22, 67—76 (1955). — BOSE, J. CH.: Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **2** (1919); **4** (1921). — BRIEGER, F.: Untersuchungen über den Wundreiz. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 79—90 (1924).

DRAWERT, H.: Untersuchungen über den Erregungs- und Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta (Berl.) **26**, 391—419 (1936).

EBBECKE, U., u. G. HECHT: Über elektrisch gemessene Membranänderungen an Pflanzen und die Entstehung pflanzlicher Reizbewegungen. Pflügers Arch. **199**, 88—108 (1923).

FRIEDRICH, R.: Über Stoffwechselvorgänge infolge der Verletzung von Pflanzen. Zbl. Bakter. II **21**, 330—349 (1908).

HABERLANDT, G.: Zur Physiologie der Zellteilung. I. Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin **1921**, 221—234. — Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. allg. Bot. **2**, 1—53 (1921). — HOPKINS, E. F.: Variations in sugar content in potato tubers caused by wounding and its possible relation to respiration. Bot. Gaz. **84**, 75—80 (1927).

JOHNSTONE, G. R.: Effect of wounding on respiration and the exchanges of gases. Bot. Gaz. **79**, 339—340 (1925).

KAHL, H.: Über den Einfluß von Schüttelbewegungen auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas. Planta (Berl.) **39**, 346—376 (1951). — KEEBLE, F., M. G. NELSON and R. SNOW: A wound substance retarding growth in roots. New Phytologist **29**, 289—293 (1930). — KÜSTER, E.: Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. Protoplasma (Berl.) **1**, 73—104 (1927). — Über Vakuolenkontraktion und Anthozyanophoren bei *Pulmonaria*. Cytologia (Tokyo) **10**, 44—50 (1939). — Neue Objekte zur Untersuchung der Vakuolenkontraktion. Ber. dtsch. bot. Ges. **58**, 413—416 (1940). — Die Pflanzenzelle, 2. Aufl. Jena 1951. — KISSER, J., u. H. ERTL: Zur Frage der Beteiligung von Wundstoffen bei pflanzlichen Wundkrümmungen. Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **71**, 83—84 (1934).

LUTMAN, B. F.: Respiration of potato tubers after injury. Bull. Torrey Bot. Club **53**, 429—457 (1926).

MARSH, G.: The effect of mechanical stimulation on the inherent E.M.F. of polar tissues. Protoplasma (Berl.) **11**, 497—520 (1930).

NICOLAI, M. F. E.: Over veranderingen van de permeabiliteit in wortelcellen. Diss. Leiden 1929.

RICHARDS, H. M.: The respiration of wounded plants. Ann. of Bot. **10**, 531—582 (1896).

SMIRNOFF, M. S.: Influence des blessures sur la respiration normale et intramoléculaire des bulbes. Rev. gén. Bot. **15**, 26 (1903). — STICH, C.: Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzung. Flora (Jena) **74**, 2—57 (1899).

TREZZI, F.: Osservazioni morfologiche e fisiologichi sui fenomeni necroliolici della cellula vegetale provocati da trauma meccanico. Lavori di Botanica Instituto Botanico dell'Università di Milano. Padova 1947, S. 1—20.

UMRATH, K.: Über die Ausbreitung der durch Verwundung bedingten Viskositätsverminderung bei *Spirogyra*. Protoplasma (Berl.) **36**, 410—413 (1942).

WEHNELT, B.: Untersuchungen über die Wundhormone der Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **66**, 773—813 (1927).

Allgemeines über die Wirkung elektrischer Reize auf Zellen.

Von

Karl Umrath.

Mit 1 Abbildung.

Wir wissen nicht, ob alle Zellen erregbar sind; Zweifel scheinen mir vor allem bei anderweitig stark spezialisierten Zellen, wie bei denen des Festigungsgewebes, berechtigt und in diesen Fällen ist auch eine experimentelle Prüfung der Frage schwierig. Hier sei nur die Frage erörtert, ob es unter den erregbaren Zellen solche gibt, die nicht oder nur schwer elektrisch erregbar sind.

TAUC hat von etiolierten Epikotylen von *Vicia faba* bei elektrischer Reizung keine Aktionspotentiale ableiten können. Um mir selbst ein Urteil bilden zu können, habe ich, da mir etiolierte *Vicia faba*-Keimpflanzen nicht zur Verfügung standen, einige Versuche mit normalen *Phaseolus*-Epikotylen ausgeführt. Die Ableitung erfolgte aus der Erde, in der die Pflanzen keimten und von einer in das Epikotyl eingestochenen feinen Nähnadel. Der Reizstrom, ein Öffnungsinduktionsschlag, wurde durch zwei solche in das Epikotyl eingestochene Nadeln zugeleitet. Wenn sich die ableitende Nadel zwischen den Reizelektroden befand, also in dem vom Reizstrom durchflossenen Teil des Epikotyls, so war bei entsprechender Reizstärke immer ein Aktionspotential zu beobachten, das unabhängig von der Richtung des Reizstromes war. War die ableitende Nadel 1 bis 2 mm unterhalb des vom Reizstrom in 1—2 cm Länge durchflossenen Teils in das Epikotyl eingestochen, so war bei den jüngsten, erst am Untersuchungstag gekeimten Epikotylen oft kein Aktionspotential zu beobachten, bei älteren Epikotylen war es deutlich, aber von geringerem Ausmaß als bei Ableitung zwischen den Reizelektroden. War der vom Reizstrom durchflossene Teil des Epikotyls 1—2 cm von der ableitenden Nadel entfernt, so war das Aktionspotential nur mehr gering oder gar nicht mehr nachweisbar. Die Richtung des Reizstromes hatte keinen erkennbaren Einfluß auf die Aktionspotentiale. Aus den Befunden geht hervor, daß der Reizstrom, wenigstens bei genügender Stärke, die Zellen in der ganzen durchflossenen Strecke erregt. Würde er nur an einer Elektrode, etwa an der Kathode erregen, so wäre das Aktionspotential bei einer Entfernung der Ableitungsstelle von 1 mm von der Anode und 1 cm von der Kathode nur so groß, wie bei einer Entfernung von 1 cm von der Kathode und 2 cm von der Anode und nicht, wie es tatsächlich war, so groß wie bei einer Entfernung von 1 mm von der Kathode und 1 cm von der Anode. Da TAUC von außen abgeleitet hat, habe ich in einigen Versuchen mit einem feuchten, um das Epikotyl gewickelten Stückchen Leinwand abgeleitet. Ich habe dabei sehr deutliche Aktionspotentiale beobachtet, die allerdings etwas kleiner waren, als die bei Ableitung mit einer eingestochenen Nadel.

Die negativen Befunde von TAUC sind schwer zu erklären, soviel ich sehe, kommen zwei Möglichkeiten in Betracht. 1. Die elektrischen Reize von TAUC könnten zu schwach gewesen sein, zumal sie von außen zugeleitet worden sind

und die Cuticula einen großen Widerstand bietet. 2. Wenn bei den etiolierten *Vicia faba*-Epikotylen von TAUC gar keine Erregungsleitung vorkam, was nicht unwahrscheinlich ist, da UMRATH [3] bei sehr jungen und vor allem bei etwas etiolierten Keimlingen das Fehlen der Erregungsleitung nachwies, so könnten TAUC die Aktionspotentiale entgangen sein, weil er sie bei seinen Arten der Ableitung nur hätte nachweisen können, wenn entweder Erregungsleitung stattgefunden hätte oder wenn die Zellen nicht im ganzen vom Reizstrom durchflossenen Gebiet, sondern nur an einem seiner Pole erregt worden wären. Da die von TAUC an den *Vicia faba*-Epikotylen beobachtete photoelektrische Reaktion, die er für ein Aktionspotential von Zellen hält, durch vorausgehende elektrische Reize nicht verändert wurde, müßte man bei der zweiten Alternative noch annehmen, daß in den etiolierten *Vicia faba*-Epikotylen durch Licht und durch elektrische Reize verschiedene Zellen erregt werden.

Diese Besprechung kann einerseits den Botanikern zeigen, welche Lücken in unserer Kenntnis dadurch bestehen, daß sie die Untersuchung der Aktionspotentiale und der Erregungsvorgänge auch bei den sonst in der Pflanzenphysiologie so viel untersuchten Keimpflanzen so weitgehend vernachlässigt haben und sie wirft andererseits die Frage auf, ob sonst erregbare Zellen mit nur sehr geringer elektrischer Erregbarkeit oder ohne eine solche vorkommen.

Die rasche Erregungsleitung der Mimosaceen, die in diesem Band schon auf S. 65f. und 72 besprochen wurde, ist in gewissen rasch leitenden Systemen von *Neptunia plena* und von *Mimosa pudica* durch mechanische Verletzungen und durch Anbrennen leicht auslösbar, nicht aber durch elektrische Reize. In dem rasch leitenden System, das den Stamm und die Blätter von *Mimosa pudica* durchzieht und das mit den Hauptgelenken in Verbindung steht, ist eine Auslösung durch mechanische Verletzungen, durch Verbiegen, durch Kälte und durch starke elektrische Reize möglich.

Bei freibeweglichen Algenzellen ist anzunehmen, daß die Galvanotaxis auf elektrischer Erregung an dem Pol beruht, von dem sich die Zellen wegbewegen. Daß die Galvanotaxis mitunter fehlt, spricht für das Fehlen der elektrischen Erregbarkeit in diesen Fällen.

Die Frage nach der polaren Wirkung des elektrischen Stromes wurde mehrfach untersucht. Da die einzelnen Zellen polar erregt werden, ist bei den kleinzelligen pflanzlichen Geweben keine so deutliche polare Wirkung zu erwarten, wie bei den oft mehrere Zentimeter langen tierischen Nerven- und Muskelfasern. Durchströmt man einen Teil einer sensitiven Pflanze mit einem stärkeren Strom, so reagieren alle zwischen den Polen gelegenen Gelenke gleichzeitig, außerhalb gelegene können nach einer gewissen, durch die Erregungsleitung bedingten Zeit reagieren. Bei schwächeren, eben zur Erregungsauslösung genügenden Strömen kann man erkennen, daß die Erregung in der Regel an der Kathode ausgelöst wird. Für diese äußerlich sichtbare Erregungsauslösung an der Kathode sind zwei Gründe in Betracht zu ziehen: Die große Stromdichte an den kathodisch durchströmten Teilen der Zelloberflächen und die relativ geringe anodische Hemmung. Beides ist dadurch bedingt, daß die Stromlinien von der dem Pflanzenteil anliegenden Kathode auseinanderlaufen, indem sie sich über den ganzen Querschnitt des Pflanzenteils verteilen. So werden die Zellen hier in einem kleineren Teil ihrer Oberfläche mit großer Stromdichte kathodisch durchströmt und in einem größeren Teil ihrer Oberfläche mit geringerer Stromdichte anodisch. Auch stehen den unmittelbar gegen die Kathode gerichteten Zellen keine anodisch durchströmten Zellenden gegenüber. Die mitunter auch schon bei schwachen Strömen an gewissen Stellen zwischen den Elektroden oder in der Nähe der Anode auftretenden Reaktionen können ähnliche Gründe haben und sie haben sie oft nachweislich.

Eine hohe Stromdichte kommt an Stellen vor, an denen der durchströmte Pflanzenteil besonders dünn ist, und an der Anode. Eine geringere anodische Hemmung kommt vor, wo sich anodenwärts von einer dünnen Stelle der Querschnitt des Pflanzenteils wieder verbreitert und die Stromlinien daher gegen die Anode divergieren und an den sog. virtuellen Kathoden, wo das kathodische Ende eines erregbaren Gewebes an unerregbares, eventuell an totes Gewebe grenzt. Ich glaube, daß sich so alle Reaktionen höherer Pflanzen auf schwache elektrische Ströme zwanglos durch kathodische Erregbarkeit ihrer Zellen erklären lassen. Bei stärkeren Strömen kommt vielfach bei der Stromöffnung Erregungsauslösung an der Anode vor. Bei sehr starken Strömen wurde mitunter ein Ausbleiben der Erregung an der Kathode beschrieben. Die Erscheinung ist nicht gut reproduzierbar und dürfte auf einer sehr raschen Schädigung durch den überstarken Strom beruhen. Nähere Angaben über die polaren Wirkungen des elektrischen Stromes an höheren Pflanzen finden sich bei Bose [1] S. 578—579, Bose [2] S. 204, Kôketsu S. 73—89, Stern S. 106—139 und Umrath [1] S. 469—474.

Auch Zellen von *Nitella* werden bei Stromschluß kathodisch und bei stärkeren Strömen bei Stromöffnung auch anodisch erregt. Am deutlichsten kann man das erkennen, wenn man eine in Wasser liegende Internodialzelle durch eine Elektrode im Wasser und durch eine in die Zelle eingestochene Mikroelektrode reizt. Eine Erregung bei Stromschluß, kenntlich am Strömungsstillstand oder am Aktionspotential, kann man nur erhalten, wenn die Elektrode im Wasser Kathode ist, wobei das ganze Plasmalemma kathodisch durchströmt wird, eine Erregung bei Stromöffnung kann man nur erhalten, wenn die Elektrode im Wasser Anode ist.

Die Galvanotaxis ist wahrscheinlich eine Bewegung von dem Pol weg, an dem die Erregung ausgelöst wird, und so ist bei der kathodischen Galvanotaxis der Myxomyceten Erregung an der Anode anzunehmen und bei der oft mit den Außenbedingungen wechselnden Galvanotaxis freibeweglicher Algen Erregung an der Kathode oder an der Anode, je nach den Außenbedingungen. Diese Verhältnisse sind in dem Beitrag „Galvanotaxis" in diesem Band, S. 165, näher besprochen.

Hier ist es von besonderem Interesse, daß es Fälle gibt, bei denen man Erregung an der Anode annehmen muß und daß dazu auch die Myxomyceten gehören, wobei Diannelidis und Umrath für den Myxomyceten *Physarum polycephalum* gezeigt haben, daß das Protoplasma gegenüber dem Außenmedium elektrisch negativ ist, wie bei allen anderen bisher daraufhin untersuchten Zellen.

Die meisten gut untersuchten tierischen und pflanzlichen Objekte werden an der Kathode erregt und man hat vielfach die kathodische Herabsetzung der Spannung am Plasmalemma als wesentlich für die Erregungsauslösung angesehen, vielleicht in Analogie zur Herabsetzung dieser Spannung durch das lokale Potential und durch das Aktionspotential. Dabei kann man als Grund für die Instabilität am Plasmalemma und die damit in Zusammenhang stehende Auslösung der Erregung entweder direkt die kathodische Spannungsabnahme am Plasmalemma annehmen oder eine kathodische Widerstandsabnahme, die eine Veränderung der selektiven Kationenpermeabilität bewirken und unter gewissen Voraussetzungen das Aktionspotential bedingen kann, wenn die Spannung am Plasmalemma als die an einer selektiv kationenpermeablen Membran aufzufassen ist. Diesen Vorstellungen scheint mir die bei manchen Objekten vorkommende Erregungsauslösung an der Anode große Schwierigkeiten zu bereiten.

Der Erregungsauslösung an der Kathode oder an der Anode, je nach Objekt oder je nach den Außenbedingungen, läßt sich, wie ich glaube, eine von Umrath [2, 4, 6] vertretene Vorstellung besser anpassen, nach der die Spannung am Plasmalemma durch elektrisch polare, orientiert in das Plasmalemma eingelagerte Molekeln bedingt ist. Ein elektrischer Strom würde diese elektrisch

polaren Molekeln im Plasmalemma an der Kathode vermindern und an der Anode vermehren. Ich kann mir vorstellen, daß bei den kathodisch erregbaren Objekten eine Verminderung gewisser elektrisch polarer Molekeln im kathodischen Teil des Plasmalemmas dieses auflockert, dadurch instabil macht und vielleicht eine chemische Reaktion ermöglicht, die zum Erregungsvorgang führt; ebenso kann ich mir vorstellen, daß bei anderen Objekten die Vermehrung anderer elektrisch polarer Molekeln im anodischen Plasmalemma dieses instabil macht, vielleicht indem diese Molekeln chemisch reagieren und so zum Erregungsvorgang führen. Da es in einer Zelle verschiedenerlei solcher elektrisch polarer Molekeln im Plasmalemma zu geben scheint, wofür wir noch S. 146 Anhaltspunkte kennenlernen werden, und da in verschiedenen Zellen verschiedenerlei solcher Molekeln anzunehmen sind, kann es nach dieser Vorstellung Zellen mit Erregungsauslösung an der Kathode und Zellen mit Erregungsauslösung an der Anode geben, aber auch solche mit Erregungsauslösung an beiden Polen und schließlich Zellen, die elektrisch nur sehr schwer oder gar nicht erregbar sind. Alle diese Möglichkeiten scheinen vorzukommen.

Wir wollen uns nun der Frage nach dem Zusammenhang der für die Erregungsauslösung notwendigen Spannungen mit den dazugehörigen Reizzeiten zuwenden und kommen dadurch auch zur Theorie der elektrischen Erregung.

Um durch einen elektrischen Strom einen Erregungsvorgang auszulösen, braucht man bei langer Reizzeit für jedes Objekt eine mindeste Spannung, die man Grundschwelle oder Rheobase nennt; die zugehörige Zeit ist die Hauptnutzzeit. Bei höheren Spannungen reichen zur Erregungsauslösung kürzere Reizzeiten oder Nutzzeiten aus. Zur Spannung, die doppelt so hoch ist wie die der Grundschwelle, gehört als Zeit die Kennzeit oder Chronaxie. Für die Beziehung zwischen notwendiger Reizzeit und Spannung gibt es eine sehr einfache, rein empirische Formel von GEORGES WEISS $V = \frac{a}{t} + b$. Dabei bedeuten V die Spannung, t die Zeit, b die Grundschwelle und a eine Konstante, die für jeden Versuch aus einem Wertepaar von V und t berechnet werden kann. $\frac{a}{b}$ ist die Kennzeit oder Chronaxie, die man mitunter zum Vergleich verschiedener erregbarer Zellen oder Gewebe verwendet.

NERNST [1, 2] hat Formeln für die Reizwirkung verschiedener Ströme auf Grund einer physikalisch-chemischen Theorie über die elektrische Erregung entwickelt. Seine Vorstellung war dabei etwa folgende: Durchfließt ein elektrischer Strom ein System mehrerer hintereinandergeschalteter Phasen, wie Außenlösung, Plasmalemma, Protoplasma, Plasmalemma, Außenlösung, so muß die Stromstärke in allen Querschnitten gleich sein, weil sich sonst Ionenstauungen mit starken polarisatorischen Gegenkräften bilden würden, die zu gleicher Stromstärke in allen Querschnitten führen würden. An der Stromleitung können sich aber Anionen und Kationen in verschiedenem Verhältnis beteiligen, je nach ihren relativen Beweglichkeiten in den verschiedenen Phasen. Dadurch kommt es an manchen Phasengrenzen zur Abnahme von Salzn, an anderen zu ihrer Zunahme oder zum Entstehen neuer Salze. Würde z. B. im Plasmalemma die Stromleitung vorwiegend durch Kationen erfolgen, im Außenmedium und im Protoplasma unter größerer Mitwirkung der Anionen, so würde sich an der Kathodenseite des Plasmalemmas Salz bilden, durch Zusammentreffen von Kationen aus dem Plasmalemma und von Anionen aus der wäßrigen Lösung (Außenlösung oder Protoplasma), an der Anodenseite des Plasmalemmas würde die Salzkonzentration abnehmen. Diesen strombedingten Salzkonzentrationsänderungen wirkt die Diffusion entgegen. Die Diffusion könnte durch das Plasmalemma, durch das

Protoplasma und in der Außenlösung erfolgen. NERNST [1, 2] hat angenommen, daß eine gewisse Salzkonzentrationsänderung zur Erregungsauslösung führt und hat unter Zugrundelegung der besprochenen Stromwirkung und der Diffusion berechnet, wann es zu gleich großen Salzkonzentrationsänderungen kommt. Er hat dabei die Längenerstreckung der Phasen, in denen sich die Diffusion abspielt, nicht in Rechnung gesetzt, so daß seine Formeln nur für kurze Stromflußzeiten Gültigkeit haben, bei denen sich die Diffusionen von der Kathoden- und von der Anodenseite her im Phaseninneren noch nicht beeinflussen.

Um auch die längeren Reizzeiten und damit die geringeren Spannungen bis zur Grundschwelle zu erfassen, hat HILL entsprechende Formeln abgeleitet, bei denen die Entfernung, über welche die Diffusion erfolgt, berücksichtigt wird. Dabei wird angenommen, daß sich die Vorgänge in einem zylindrischen oder prismatischen Gebilde abspielen, dessen Achse in der Stromrichtung liegt. Ich gebe die Formel von HILL für konstanten Strom hier in der Form wieder, die sich bei UMRATH [1] findet, mit der konstanten Spannung V an Stelle der Stromstärke, die HILL verwendet. Im folgenden bedeuten x die Stromrichtung, a die Erstreckung der Phase in der Stromrichtung, so daß der Stromeintritt in die Phase und der Stromaustritt aus ihr bei $x=0$ und $x=a$ liegen, t die Zeit, so daß die Stromwirkung bei $t=0$ beginnt, V die zwischen $x=0$ und $x=a$ wirkende Spannung, c die ursprüngliche Salzkonzentration, y die Salzkonzentration zur Zeit t und an der Stelle x, ν ist ein Proportionalitätsfaktor, $e=2{,}718\ldots$ ist die Basis der natürlichen Logarithmen, $\pi=3{,}14\ldots$ und $(2n-1)$ sind die ungeraden Zahlen, wenn n die ganzen Zahlen von 1 bis ∞ durchläuft.

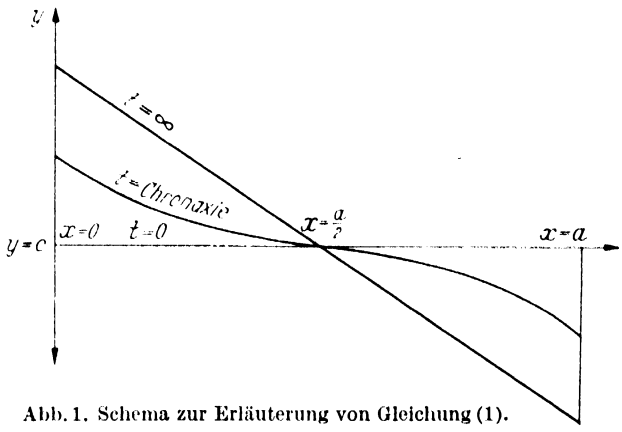


Abb. 1. Schema zur Erläuterung von Gleichung (1).

$$y = c + \frac{\nu}{k}\frac{V}{a}\left(\frac{a}{2} - x\right) - \frac{4\nu}{k}\frac{V}{\pi^2}\sum_{n=1}^{\infty}\frac{1}{(2n-1)^2}\, e^{-k\frac{(2n-1)^2\pi^2}{a^2}t}\cdot\cos\frac{(2n-1)\pi}{a}x. \quad (1)$$

Veranschaulichen wir uns die Formel an Hand der Abb. 1. Für $t=0$ muß $y=c$ sein; für $t=0$ ist jede der e-Potenzen in der Summe über n gleich 1 und die Formel ist so gebaut, daß das Glied $\frac{\nu}{k}\frac{V}{a}\left(\frac{a}{2}-x\right)$ gerade durch das folgende mit der Summe über e-Potenzen und die Cosinusse aufgehoben wird, wenn die e-Potenzen alle gleich 1 sind. Für sehr lange Zeiten sind alle e-Potenzen gleich Null und die Formel stellt eine Gerade dar, die in Abb. 1 mit $t=\infty$ bezeichnet ist. Bei sehr kurzen Zeiten ist y nur in der Nähe von $x=0$ und $x=a$, wo Salz entsteht und wo es verschwindet, wesentlich von c verschieden, die Diffusion geht noch nicht weit ins Innere. In der Formel werden zunächst die e-Potenzen mit höheren Werten von n klein. In Abb. 1 ist y noch für eine Zeit eingetragen, die der Chronaxie gleich ist, wenn die Erregung an der Stelle $x=0$ oder an der $x=a$ erfolgt. Das heißt, y hat zu dieser Zeit an den Stellen $x=0$ und $x=a$ die Hälfte des Wertes, den es nach sehr langer Zeit ($t=\infty$) erreicht; wie man sieht, hat es aber weiter im Inneren noch lange nicht den halben Endwert. Es findet zur Zeit der Chronaxie gerade eine geringe gegenseitige Beeinflussung der von beiden Enden ausgehenden Diffusionsbewegungen statt.

Um seine Theorie mit dem Experiment zu vergleichen, hat HILL seine Formel für konstanten Strom unter Einführung einiger neuer, vereinfachender Bezeichnungen noch etwas umgeformt und wir wollen ihm darin folgen. Wir führen neu ein:

$$\lambda = \frac{(y-c)\,2k}{v}; \qquad \mu_n = \frac{8}{\pi^2}\,\frac{1}{(2n-1)^2}; \qquad \Theta = e^{-k\frac{\pi^2}{a^2}}$$

und erhalten für $x = 0$, wo die zur Erregungsauslösung führende Konzentrationsänderung, $y-c$, maximal ist:

$$V = \frac{\lambda}{1 - \sum_{n=1}^{\infty} \mu_n \Theta^{(2n-1)^2 t}}. \tag{2}$$

λ ist die Reizschwelle bei langen Schließungszeiten, also die Grundschwelle. Die Werte der μ_n kann man zahlenmäßig ausrechnen, man erhält $\mu_1 = 0{,}81\ldots$, $\mu_2 = 0{,}090\ldots$ und die weiteren μ_n werden immer kleiner. Man erhält allerdings etwas abweichende Werte für die μ_n wenn die Annahme der Stromzuführung an den Endflächen eines Zylinders nicht ganz zutrifft, wenn etwa die Form des Gebildes abweichend ist oder der Strom ganz oder teilweise an der Mantelfläche eintritt und die Erregung dann nicht an der Endfläche ausgelöst wird. Es ist daher oft zweckmäßig, auch die Werte der μ_n aus dem Versuch zu berechnen. In Tabelle 3 sind einige Werte von μ_1 aus Versuchen an den Tertiärgelenken von *Mimosa pudica* angegeben.

Das Charakteristische für ein Gewebe ist der Wert von $\frac{k}{a^2}$, denn das zeitliche Verhalten wird durch die Exponenten der e-Potenzen in Formel (1) bestimmt, also im wesentlichen durch $-k\frac{\pi^2}{a^2}$. Da π^2 eine Konstante ist, sind die notwendigen Reizzeiten für ein Gewebe um so kleiner, je größer $\frac{k}{a^2}$ ist. Durch Ausrechnen kann man leicht auf folgende Zusammenhänge kommen: $\frac{k}{a^2} = -\log\Theta$. $0{,}2333 = 0{,}04951 : \text{Chronaxie}$ und $-\log\Theta = 0{,}2122 : \text{Chronaxie}$. Wenn man einen Versuch durch Formel (2) darstellt, so kommt man zu $-\log\Theta$, Θ selbst braucht man gar nicht aufzusuchen.

Wenn man, wie es für Tabelle 1 geschehen ist, die Ergebnisse eines Versuches durch Formel (2) darstellen will, so nimmt man für λ die bei langen Reizzeiten notwendige Spannung, die Grundschwelle oder Rheobase, oder man extrapoliert den Wert aus einer kurvenmäßigen Darstellung. Zur Bestimmung von $\log\Theta$ und von μ_1 verwendet man aus dem Versuch 2 Wertpaare von V und t aus dem Gebiet langer Reizzeiten, die jedenfalls länger sind als die Chronaxie. Für so lange Zeiten genügt es mit dem ersten Glied der Summe, $n = 1$, zu rechnen und man erhält somit die Gleichung $V = \frac{\lambda}{1-\mu_1\Theta^t}$ oder $V - \lambda = V\,\mu_1\,\Theta^t$ oder, logarithmiert, $\log(V-\lambda) = \log V + \log\mu_1 + t\cdot\log\Theta$. Aus zwei solchen Gleichungen mit 2 Wertepaaren von V und t kann man leicht μ_1 und $\log\Theta$ berechnen. Wenn man für μ_1 den theoretischen Wert, 0,81, nimmt, so kann man $\log\Theta$ aus einem Wertepaar von V und t berechnen. Enthält der Versuch noch wesentlich kürzere Reizzeiten als die Chronaxie, so rechnet man aus den Abweichungen im Gebiet der kurzen Reizzeiten den Wert für μ_2 aus, der zu Θ^{9t} gehört.

Aus dem, was oben über die Ableitung der Formeln durch NERNST und durch HILL gesagt wurde, geht hervor, daß die Formel von NERNST für konstanten Strom für kurze Reizzeiten dieselben Werte ergibt, wie die von HILL für diese

Reizzeiten und für $x = 0$. Mit den auch sonst hier angewandten Zeichen lautet die Formel von NERNST [1, 2] für konstanten Strom:

$$V \cdot \sqrt{t} = \frac{\lambda \sqrt{\pi}}{4} \sqrt{\frac{a^2}{k}} . \tag{3}$$

Es ist also nach dieser, im Gebiet kurzer Reizzeiten gültigen Formel, das Produkt $V \cdot \sqrt{t}$ konstant.

In Tabelle 2 ist für zwei Internodialzellen von *Nitella mucronata* das Produkt $V \cdot \sqrt{t}$ angegeben. Man sieht im ersten Versuch, bei dem die Reizzeiten alle kürzer sind als die Chronaxie, daß dieses Produkt tatsächlich konstant ist. Beim zweiten Versuch sieht man, daß bei Reizzeiten, die länger sind als die Chronaxie, das Produkt $V \cdot \sqrt{t}$ um so stärker zunimmt, je länger die Reizzeiten sind; sehr groß sind die Abweichungen aber erst in der Nähe der Hauptnutzzeit. Dieser zweite Versuch ist auch nach der Formel (2) von HILL berechnet. Man sieht, daß diese Formel schon mit dem ersten Summenglied allein, hier mit dem theoretischen μ_1 von 0,81, bis zu Reizzeiten, die etwas kürzer als die Chronaxie sind, gut anwendbar ist. Die Anwendungsbereiche der Formel (2) von HILL mit nur einem Summenglied und der Formel (3) von NERNST überschneiden einander beträchtlich. Man kann also, wenn in einem Versuch viel kürzere Reizzeiten als die Chronaxie vorkommen, statt in der Formel (2) mehrere Summenglieder zu verwenden, auf die Formel (3) übergehen.

Entsprechende Formeln sind für sehr verschiedene Arten von Reizströmen berechnet worden, von NERNST [1, 2], EUCKEN, HILL und UMRATH [1]. Sehr bekannt ist die von NERNST für Wechselstromreizung abgeleitete Konstanz von $\frac{i}{\sqrt{n}}$, d. h. von Stromstärke dividiert durch die Wurzel aus der Frequenz. Die Formeln haben sich an einem großen Versuchsmaterial, hauptsächlich von tierischen Objekten, als gut anwendbar erwiesen. Hier sind in den Tabellen 1 und 2 nur einzelne Beispiele von Pflanzen angeführt.

Tabelle 1. *Mimosa pudica, Gelenke der Fiederblättchen.*

23. 6. 23, 25° C. Berechnet nach Formel (2), $\lambda = 15{,}0 - \log \Theta = 36{,}4$, $\mu_1 = 0{,}578$. Aus UMRATH [1].

Reizzeit in msec	Spannung beobachtet	Spannung berechnet
∞	15	(15,0)
38	15,5	15,4
26	16	16,2
20	17	(17,0)
14	18,5	18,6
11	20	(20,0)
8	22	22,1

Tabelle 2. *Nitella mucronata, Internodialzellen.*

Die rechte Spalte bei jeder Zelle zeigt das Produkt $V \cdot \sqrt{t}$, das nach der Formel (3) von NERNST konstant sein soll und, wie man sieht, bei kurzen Reizzeiten, d. h. bei Spannungen über der $1^1/_2$ oder 2fachen Grundschwelle, auch wirklich ist. Der Versuch vom 6. 2. 32 ist auch nach Formel (2) von HILL berechnet. Aus UMRATH [4].

22. 12. 31, 16,5° C Internodialzelle 1,6 cm lang			6. 2. 32, 18,5° C Internodialzelle 0,42 cm lang $\lambda = 10{,}5$; $\mu = 0{,}81$; $\log \Theta = -4{,}19$			
t in sec	V	$V \cdot \sqrt{t}$	t in sec	V	V berechnet nach HILL	$V \cdot \sqrt{t}$
∞	5	—	∞	10,5	(10,5)	—
0,3	11	6,0	0,3	10,5	11,0	5,75
0,2	13	5,8	0,1	15	15,2	4,74
0,1	19	6,0	0,05	21	(21)	4,70
			0,03	27	26,6	4,68

UMRATH [1] hat sich die Frage gestellt, ob die in die Formel von HILL eingeführte Länge a die Länge der gereizten Zellen ist, und hat sie durch Versuche an tierischen und an pflanzlichen Objekten bejahend beantwortet. Hier werden nur die an Pflanzen ausgeführten Versuche besprochen.

Tabelle 3. (Aus UMRATH [1], Versuche von 1923 und 1924

Species	Gewebe	Lage der Kathode	Versuchsart
Berberis thunbergii	Basis von Staubfaden	Kronblatt	Chronaxie Mittelwert
Berberis canadiensis	Basis von Staubfaden	Kronblatt	
Berberis canadiensis	Basis von Staubfaden	Blütenstiel	
Berberis canadiensis	Basis von Staubbeutel	Staubbeutel	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	konstanter Strom wie in Tabelle 1
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen die Lamina	konstanter Strom
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen die Lamina	
Mimosa pudica	Gelenk der Fiederblattes	gegen die Lamina	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen die Lamina	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen die Lamina	
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen den Blattstiel	Chronaxie
Mimosa pudica	Gelenk des Fiederblattes	gegen die Lamina	
Mimosa pudica	Hauptgelenk	gegen den Stamm	
Mimosa pudica	Lamine des Fiederblattes	gegen das Gelenk	
Mimosa pudica	sekundärer Blattstiel		
Mimosa pudica	primärer Blattstiel		
Mimosa spegazzinii	Hauptgelenk	gegen den Stamm	Chronaxie
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		konstanter Strom wie in Tabelle 2
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle alt		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		konstanter Strom wie in Tabelle 2
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		
Nitella mucronata	Internodialzelle jung		

Zunächst hat UMRATH [1] für verschiedene Gewebe von *Berberis* und von *Mimosa* die Werte von $-\log \Theta$ bestimmt, teils durch Versuche mit konstanter Spannung verschiedener Dauer, wie einer in Tabelle 1 wiedergegeben ist, teils durch Chronaxiebestimmungen, bei denen als Spannungen nur die der Grundschwelle und die doppelte Spannung verwendet werden. In diesen Geweben hat er die Länge der längsten Zellen gemessen, weil diese unter sonst gleichen Verhältnissen nach der Theorie die niedrigsten Reizschwellen haben, da die Spannung zwischen den Zellenden bei ihnen am höchsten ist. Aus $-\log \Theta$ und der als a angenommenen Zellänge hat er den Zahlenwert von k berechnet. Die Tabelle 3, die bezüglich *Berberis* und *Mimosa* ein kleiner Auszug aus Tabelle 46 bei UMRATH [1] ist, zeigt, daß die Zahlenwerte von k sowohl für die verschiedenen Gewebe von *Berberis*, als auch für die von *Mimosa* in sehr engen Grenzen schwanken, während die Werte von $-\log \Theta$ für die verschiedenen Gewebe von *Berberis* und erst recht für die von *Mimosa* sehr verschieden sind. Dieselbe Variationsbreite hat natürlich die den Werten von $-\log \Theta$ umgekehrt proportionale Chronaxie der verschiedenen Gewebe. Bei *Mimosa pudica* verhalten sich die Extremwerte des

und UMRATH [4], Versuche von 1931 und 1932.)

$-\log \Theta$ $\frac{1}{\text{sec}}$	Zellänge in cm	k $\frac{\text{cm}^2}{\text{sec}}$	μ_1	Temperatur °C	Datum
17,5	0,015	0,00092		35	16. 5. 24
13,1	0,018	0,00099		20—30	20.—22. 5. 24
13,1	0,018	0,00099		29	23. 5. 24
41,9	0,011	0,00117		20—30	21.—23. 5. 24
36,4	0,0024	0,000034	0,58	25	23. 6. 23
27,6			0,71	24	14. 6. 23
24,0			0,59	26	15. 6. 23
18,5			0,60	19	3. 7. 23
18,4			0,60	26	28. 6. 23
27,6	0,0030	0,000038	1,04	25	23. 6. 23
26,9			0,62	23	23. 6. 23
12,7			0,55	26	28. 6. 23
11,9			0,64	19	3. 7. 23
10,4			0,54	26	21. 6. 23
35—53	0,0024	0,000047—71		20—27	6.—9. 23
12—27	0,0030	0,000025—52		20—27	6.—9. 23
4,7—12	0,0055	0,000033—85		20—27	6.—9. 23
3,5—4,3	0,0092	0,000069—85		20—27	8. 23 u. 7. 24
0,53—1,1	0,0160	0,000031—66		20—27	6.—9. 23 u. 24
0,53—1,1	0,0180	0,000040—83		20—27	6.—9. 23
19,0	0,0045	0,000090		30	6. u. 7. 7. 24
0,85	1,8	0,64		17	10. 2. 32
1,57	1,7	1,06		13	26. 12. 31
0,59	1,6	0,35		14	21. 12. 31
0,57	1,6	0,34		16,5	22. 12. 31
1,27	1,6	0,76		14,5	24. 12. 31
1,45	1,5	0,91		16	16. 2. 32
1,14	1,3	0,45		17,5	21. 1. 32
1,59	1,0	0,37		18,5	19. 2. 32
6,66	0,45	0,35		17,5	20. 2. 32
4,19	0,42	0,17		18,5	6. 2. 32
2,51	0,40	0,09		18,5	2. 2. 32
8,92	0,40	0,33		18,5	17. 2. 32
42,02	0,35	1,20		20,5	4. 2. 32
4,14	0,35	0,12		18,5	18. 2. 32
3,62	0,34	0,10		17	9. 2. 32

$-\log \Theta$ verschiedener Gewebe wie 1:50 zueinander, beim primären Blattstiel und bei den Gelenken der Fiederblättchen, wo diese an den sekundären Blattstiel ansetzen. Daß diese Unterschiede durch Unterschiede in den Quadraten der Zellängen ausgeglichen werden, spricht dafür, daß die Zellänge die Länge a der Theorie ist.

An *Nitella* hat UMRATH [4] elektrische Reizversuche an verschieden alten und damit auch verschieden langen Internodialzellen angestellt. Auch diese Ergebnisse sind in Tabelle 3 wiedergegeben. Man sieht, daß $-\log \Theta$ bei den alten, langen Zellen von 1,0—1,8 cm Länge immer kleiner ist als bei den jungen, kurzen Zellen von 0,34—0,45 cm. In den Zahlenwerten von k sind diese Unterschiede insofern ausgeglichen, als der größte und der kleinste Wert von k bei den kurzen Zellen zu finden ist. Im Durchschnitt sind die Werte von k allerdings bei den kurzen Zellen kleiner als bei den langen, der Unterschied in den Werten von $-\log \Theta$ ist durch die Multiplikation mit a^2 überkompensiert. Da die Zellen sich auch dem Alter nach unterscheiden, kann es sich um wirkliche Unterschiede in den Zahlenwerten von k handeln. Es kann aber auch sein, daß die angegebenen

Werte für $-\log \Theta$ bei den langen Zellen deshalb etwas zu groß sind, weil sie mit Reizzeiten bestimmt sind, die wenig länger oder kürzer sind als die Chronaxie, wie Tabelle 2 für die 1,6 cm lange Zelle zeigt. (Längere Reizzeiten waren mit dem verwendeten Apparat nicht zu erhalten.) Auch die Zahlenwerte von $-\log \Theta$ für die Tertiärgelenke von *Mimosa* in Tabelle 3 sind aus den Chronaxiebestimmungen etwas größer, als aus den Versuchen mit konstantem Strom bei etwas längeren Reizzeiten. Dies kann zwei Gründe haben. Wenn man aus den experimentellen Bestimmungen bei längeren Reizzeiten für μ_1 einen Wert erhält, der von dem theoretischen, 0,81, abweicht, so wird auch der Wert für $-\log \Theta$ etwas anders, als er mit dem theoretischen μ_1 gewesen wäre. Oft ist die Beziehung zwischen Reizzeit und Spannung keine einheitliche, sondern eine zusammengesetzte Kurve, mit einem Teilstück mit kleinerem $-\log \Theta$ im Gebiet längerer Reizzeiten und mit Teilstücken mit größerem $-\log \Theta$ im Gebiet kürzerer Reizzeiten. Wenn

Tabelle 4. *Nitella mucronata, Internodialzellen.* (Aus UMRATH [6].)

Chronaxiebestimmungen mit der Kathode am apikalen Zellende, bei gerader Zelle und bei geknickter oder gebogener (in den Versuchen vom 27. und 28. 3.) Zelle. Die Umrechnung der Chronaxie der gebogenen bzw. geknickten Zelle auf die gerade erfolgte durch Multiplikation mit dem Quadrat der Länge der gestreckten Zelle und Division durch das Quadrat der Länge des apikalen Teiles der geknickten Zelle in der Stromrichtung.

Chronaxie der Internodialzelle in sec.			Zellänge in cm	Länge des apikalen Teiles der Zelle in cm	Chronaxie der gebogenen Zelle, umgerechnet auf die gerade	Mittlere Chronaxie der geraden Zelle	Temperatur. °C	Datum
gerade	geknickt oder gebogen	gerade						
0,39	0,02	0,08	1,9	0,6	0,200	0,235	16	25. u. 26. 3. 42
0,10	0,01	—	1,1	0,4	0,076	0,100	15	27. 3. 42
0,06	0,02	0,15	1,3	0,5	0,135	0,105	16	28. 3. 42
0,25	0,03	0,20	1,3	0,6	0,141	0,225	15	30. 3. 42
0,06	0,03	—	1,15	0,55	0,131	0,060	14	30. 3. 42
0,10	0,012	0,10	1,4	0,6	0,067	0,100	13	31. 3. 42

man nur aus der Grundschwelle und aus Bestimmungen im Gebiet kurzer Reizzeiten so rechnet, als ob die ganze Beziehung zwischen Reizzeit und Spannung einheitlich wäre, so erhält man einen höheren Wert für $-\log \Theta$, als wenn man ihn nur aus dem einheitlichen Teilstück mit langen Reizzeiten berechnen würde. Wenn hier auch eine weitere Untersuchung zur vollen Aufklärung der angedeuteten Fragen erwünscht wäre, halte ich doch die Versuche an verschieden alten Internodialzellen von *Nitella*, ebenso wie entsprechende an tierischen Muskeln, für einen Hinweis darauf, daß die Länge der Zellen die Länge a der Theorie ist.

Schließlich hat UMRATH [6] Internodialzellen von *Nitella mucronata* gebogen oder geknickt und elektrisch gereizt. Bei der Längsdurchströmung beeinflussen die beiden Zellhälften einander nicht und verhalten sich wie halb so lange Zellen. Die in Tabelle 4 wiedergegebenen Resultate zeigen, daß sich durch diese künstliche, zeitweilige Verkürzung der wirksamen Zellänge die Chronaxie in dem von der Theorie vorausgesagten Ausmaß verkürzt. Ich halte dieses Versuchsresultat für den besten Beweis dafür, daß die Zellängen die Längen a der Theorie sind.

In der Theorie von NERNST und von HILL ist k der Diffusionskoeffizient eines Salzes. Einer der größten Diffusionskoeffizienten von Salzen ist der von Natriumchlorid, er ist 0,000014 $\frac{cm^2}{sec}$, etwas größer sind die Diffusionskoeffizienten von Säuren und Basen, hier ist der der Salzsäure einer der größten, er ist 0,000027 $\frac{cm^2}{sec}$. Demgegenüber ist der Zahlenwert von k nach Tabelle 3 bei *Mimosa*

0,000025—90, bei *Berberis* 0,00092—0,00117, bei *Nitella* 0,09—1,20 $\frac{cm^2}{sec}$. Bei tierischen Muskeln kommen nach UMRATH [1] Werte bis 150 vor. Man sieht aus diesen Vergleichen, daß k eine andere Bedeutung als die des Diffusionskoeffizienten eines Elektrolyten haben muß und daß somit die ganze Theorie verändert werden muß. Eine neue Theorie ist nicht an dieselben Formeln gebunden, denn wahrscheinlich lassen sich die Versuchsergebnisse durch andere Formeln ähnlich gut darstellen, sie muß aber dem Ergebnis Rechnung tragen, daß in den verschiedenen Geweben eines Objektes die Chronaxien den Quadraten der Zellängen proportional sind.

UMRATH [1, 6] war immer der Ansicht, daß die bei elektrischer Reizung in den Zellen so rasch ablaufenden, zur Erregungsauslösung führenden Vorgänge diejenigen sind, welche erst zu der von NERNST in seiner Theorie postulierten Gleichheit der Stromstärke in allen Querschnitten führen. Legt man an eine Reihe hintereinandergeschalteter Phasen verschiedener Leitfähigkeit eine konstante Spannung an, so besteht im ersten Zeitmoment ein linearer Spannungsabfall, es entstehen aber sehr rasch Polarisationsspannungen, die den Spannungsabfall in den Phasen geringer Leitfähigkeit so groß und in den Phasen hoher Leitfähigkeit so klein machen, daß die Stromstärke in allen Querschnitten gleich wird. In dem sehr bald eintretenden stationären Zustand ist die Polarisation durch Flächenladungen an den Phasengrenzen bedingt.

Bei den lebenden Zellen liegen insoferne besondere Verhältnisse vor, als eine Phase sehr geringer Leitfähigkeit und sehr geringer Dicke, das Plasmalemma, eine Phase höherer Leitfähigkeit, das Protoplasma, vollständig umschließt. UMRATH [2, 4, 6] hat sich, ausgehend von der raschen Ausbreitungsbewegung oberflächenaktiver Substanzen in Oberflächen und Grenzflächen folgende Vorstellung gebildet. Die elektrische Spannung am Plasmalemma, welche das Protoplasma gegenüber dem Außenmedium elektrisch negativ macht, sei, wenigstens teilweise, durch im Plasmalemma orientiert eingelagerte, elektrisch polare, grenzflächenaktive Molekeln bedingt. Ein elektrischer Strom soll an der Anode neue derartige elektrisch polare Molekeln ausgerichtet in das Plasmalemma hineinbringen, an der Kathode sie entfernen. Dieses Hineindrehen elektrisch polarer Molekeln an der Anodenseite des Plasmalemmas und ihr Herausdrehen an der Kathodenseite ist ein Teil der obengenannten ersten Stromwirkung, welche die von außen angelegte Spannung in den Phasen geringer Leitfähigkeit, im Plasmalemma, erhöht und in denen höherer Leitfähigkeit, im Protoplasma, herabsetzt. Die so entstehenden Konzentrationsänderungen der elektrisch polaren, grenzflächenaktiven Molekeln sollen deren Ausgleichsbewegung im Plasmalemma von der Anode zur Kathode bedingen. Es übernehmen also in der Theorie von UMRATH die grenzflächenaktiven, elektrisch polaren Molekeln die Rolle des Salzes in der Theorie von NERNST. Die sehr langsame Diffusion das Salzes bei NERNST wird bei UMRATH durch eine viel raschere Ausgleichsbewegung der grenzflächenaktiven Molekeln im flächenhaften Plasmalemma ersetzt. Man kann wohl annehmen, daß diese Bewegung wenigstens näherungsweise formal mathematisch ähnlich behandelt werden kann wie die Diffusion, so daß die von NERNST und von HILL abgeleiteten Formeln, wenigstens näherungsweise, formal gelten, aber mit einer anderen Bedeutung von k, das jetzt die Beweglichkeit der grenzflächenaktiven Molekeln im Plasmalemma charakterisiert.

Es bestehen gewisse gegenseitige Zusammenhänge zwischen elektrischer Erregbarkeit und elektrischer Polarisation am Plasmalemma. Es ist einerseits anzunehmen, daß die Vorgänge, die zur elektrischen Erregung führen, auch an der Polarisation am Plasmalemma beteiligt sind und es ist andererseits anzunehmen,

daß Polarisationsvorgänge, besonders solche, die sich langsam einstellen, eine Rückwirkung auf die Vorgänge haben, die zur Erregungsauslösung führen, d. h., daß sie die meist relativ geringe Wirksamkeit eines langsam ansteigenden Reizstromes bedingen und bei Stromöffnung die Erregungsauslösung an dem anderen Pol als bei Stromschließung, also bei *Nitella* und bei höheren Pflanzen an der Anode. Man kann sich vorstellen, daß bei Stromöffnung die zunächst noch vorhandene und erst mit der Zeit zurückgehende Polarisation ähnlich auf die zur Erregungsauslösung führenden, grenzflächenaktiven Molekeln wirkt, wie eine von außen angelegte, der ursprünglichen entgegengerichtete Spannung.

Die Polarisation durch Gleichstromstöße wechselnder Richtung wurde von UMRATH [5] an *Nitella* experimentell und theoretisch untersucht, für die Polarisation durch Wechselstrom hat UMRATH [6] eine Theorie entwickelt und an den experimentellen Befunden aus der Literatur geprüft. In beiden Fällen ist er zu der Auffassung gekommen, daß es zweierlei Polarisationskomponenten am Plasmalemma gibt, eine kondensatorartige, durch Ionenstauung am Plasmalemma bedingte, deren Zeitkonstante, wie die der Auf- und Entladung eines Kondensators, von den Vorschalt- und Übergangswiderständen am Kondensator abhängig ist, und eine widerstandsunabhängige Komponente, die durch elektrisch polare, grenzflächenaktive Molekeln im Plasmalemma bedingt ist.

Bei der Polarisation durch Gleichstromstöße wechselnder Richtung, die durch ebensolange Strompausen getrennt waren, erfolgte die Stromzuleitung auf zweierlei Art, erstens durch eine in die Zelle eingestochene Elektrode und durch eine im Außenmedium, zweitens durch zwei Elektroden im Außenmedium. Wie es in Band II dieses Handbuches S. 756 besprochen und durch Abb. 7, S. 765 veranschaulicht ist, hat die kondensatorartige Komponente der Polarisation im ersten Fall eine viel größere Zeitkonstante ihres Entstehens und Vergehens als im zweiten. Der Grund ist, daß im ersten Fall die Kapazität des Plasmalemmas nur durch den großen Widerstand des Plasmalemmas überbrückt ist und daß auch der Zuleitungswiderstand groß ist, während im zweiten Fall die Kapazitäten des Plasmalemmas an den Zellenden hintereinander geschaltet sind, durch den kleinen Widerstand des Zellinneren verbunden und durch den kleinen Widerstand des Außenmediums überbrückt sind. Der zeitliche Verlauf der durch die polaren, grenzflächenaktiven Molekeln bedingten Polarisation wird durch die verschiedene Art der Zuleitung nicht beeinflußt. Chronaxiebestimmungen, die UMRATH [5] an *Nitella* bei diesen zwei verschiedenen Arten der Stromzuführung gemacht hat, ergaben in beiden Fällen dieselbe Chronaxie. Daraus geht hervor, daß bei der elektrischen Erregung nur die elektrisch polaren, grenzflächenaktiven Molekeln im Plasmalemma wirksam sind und kondensatorartige Vorgänge am Plasmalemma keine Rolle spielen.

Schon die Befunde über die Polarisation durch Gleichstrom machen es wahrscheinlich, daß es in einer Zelle mehrere Arten von grenzflächenaktiven Molekeln mit verschiedener Beweglichkeit im Plasmalemma gibt. Die Beziehung zwischen Reizzeit und Spannung ist oft nicht einheitlich, sondern aus mehreren Teilstücken zusammengesetzt. Sollte das auch für einzelne Zellen gelten, so müßte man verschiedenerlei grenzflächenaktive Molekeln für die elektrische Erregungsauslösung annehmen, von denen jede Art für sich erregungsauslösend wirkt, ohne daß sich ihre Wirkungen gegenseitig stark summieren. Die erregungsauslösende Wirkung scheint der Polarisationswirkung vielfach nicht parallel zu gehen. Bei *Nitella mucronata* ist der Hauptanteil der Polarisation durch eine viel kleinere Zeitkonstante charakterisiert als die elektrische Erregbarkeit.

Jedenfalls spricht alles, was man bisher über elektrische Erregbarkeit und über elektrische Polarisierbarkeit von Zellen weiß, für die Annahme, daß es im

Plasmalemma einer Zelle verschiedene Arten grenzflächenaktiver, elektrisch polarer Molekeln gibt, die sich durch ihre Beweglichkeit im Plasmalemma unterscheiden.

Betrachtet man die Tabelle 3 noch einmal und vergleicht für *Nitella*, *Berberis* und *Mimosa* den Bereich, in dem $-\log \Theta$ liegt, so ist er immer zwischen 0,5 und 53, so daß die Chronaxien immer zwischen 0,4 und 0,004 sec sind, die Zahlenwerte von k schwanken aber zwischen 0,000025 und 1,2. Beim Vergleich dieser verschiedenen Gattungen mit sehr verschieden langen Zellen liegen die Werte von k sehr weit auseinander, die von $-\log \Theta$ liegen für alle drei in demselben Bereich, den sie schon bei den verschieden langen Zellen von *Mimosa* überdecken. Wenn alles Bisherige richtig ist, so läßt sich dieser Befund nur so erklären, daß die Zugehörigkeit von $-\log \Theta$ zu einem gewissen Wertebereich einen Selektionswert für die Pflanze hat. Wenn die grenzflächenaktiven Molekeln, für deren Beweglichkeit k ein Maß ist, für alle Zellen einer Pflanze dieselben sind und wenn es für die Pflanze Selektionswert hat, daß $-\log \Theta$ auch für die größten Zellen über einem gewissen Mindestwert liegt, so wirkt die Selektion darauf hin, daß bei einer Zunahme der Länge der größten Zellen k wie das Quadrat dieser Zellänge zunimmt. Dies würde die aus Tabelle 3 ersichtlichen Verhältnisse erklären. Ich glaube, daß, insbesondere bei *Nitella*, nicht die elektrische Erregbarkeit und auch nicht die Erregungsvorgänge mit ihren Aktionspotentialen Selektionswert haben, sondern daß dieselben elektrisch polaren, grenzflächenaktiven Molekeln, die bei der elektrischen Erregbarkeit eine Rolle spielen, auch sonst im Stoffwechsel von Bedeutung sind und daß es hier von Selektionswert ist, wenn sie große Zellängen durch entsprechend hohe Beweglichkeit kompensieren.

Literatur.

Bose, J. Ch.: [1] Comparative Electro-Physiology. New York, Bombay and Calcutta: Longmans, Green & Co. 1907. — [2] Researches on irritability of plants. New York, Bombay and Calcutta: Longmans, Green & Co. 1913.

Diannelidis, Th., u. K. Umrath: Über das elektrische Potential und über den Erregungsvorgang bei dem Myxomyceten *Physarum polycephalum*. Protoplasma (Wien) **42**, 312—323 (1953).

Eucken, A.: Über den Verlauf der galvanischen Polarisation durch Kondensatorenladung; Anwendung auf die Nervenreizung. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. **1908**, 1. Halbbd., 524—537.

Hill, A. V.: A new mathem. treatment of changes of ionic concentration in muscle and nerve under the action of electric currents, with a theory as to their mode of excitation. J. of Physiol. **40**, 190—224 (1910).

Kôketsu, R.: Über die Wirkung der elektrischen Reizung an den pflanzlichen Zellgebilden. J. Dep. Agricult. Kyushu **1**, Nr 1, 1—133 (1923).

Nernst, W.: [1] Zur Theorie der elektrischen Reizung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. **1899**, 104—108. — [2] Zur Theorie des elektrischen Reizes. Pflügers Arch. **122**, 275—314 (1908).

Stern, K.: Elektrophysiologie der Pflanzen. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, Bd. 4. Berlin: Springer 1924.

Tauc, L.: Recherches sur l'origine de l'effet photoélectrique observé dans l'épicotyle de Vicia faba L. Arch. Sci. physiol. **7**, 3—17 (1953).

Umrath, K.: Zur Theorie der elektrischen Erregung. Biol. generalis (Wien) **1**, 396—481 (1925). — [2] Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im allgemeinen. Planta (Berl.) **5**, 274—324 (1928). — [3] Über Erregungsleitung bei Keimlingen und jungen Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **73**, 759—769 (1930). — [4] Der Erregungsvorgang bei *Nitella mucronata*. Protoplasma (Wien) **17**, 258—300 (1932). — [5] Über die Art der elektrischen Polarisierbarkeit und der elektrischen Erregbarkeit bei *Nitella*. Protoplasma (Wien) **34**, 469–483 (1940). — [6] Zur Theorie der Polarisation an lebenden Zellen. Protoplasma (Wien) **36**, 584—606 (1942).

Weiss, G.: Sur la possibilité de rendre comparables entre eux les appareils servant à l'excitation électrique. Arch. ital. Biol. **35**, 413—446 (1901).

Electronasty and electrotropism.

By

A. R. Schrank.

With 6 figures.

I. Introduction.

Curvatures and movements of plant structures in response to electrical stimulation have been observed in frequent instances by a number of different investigators. If such responses are not oriented with respect to the polarity of the externally applied electrical field, they are designated as electronastic responses. Electrotropisms are the curvature responses which are dependent on the polarity of the electrical stimulation. Most, if not all, curvatures of this kind are accomplished by differential growth rates, which are dependent on the unequal distribution of auxin in the responding structure. Much of the experimental work that has been reported has been directed toward elucidating the mechanisms that may be involved in bringing about the unequal distribution of auxin. Early evidence indicates that the nature of the electrotropic responses of shoots differ from those of roots. For this reason the two will here be considered separately.

II. Electronasty.

Nastic movements are defined as movements caused by external forces, but whose direction is determined by the internal structure. Electronastic movements or curvatures would be those that are induced by externally applied electrical fields in which the direction of the response is independent of the polarity of the stimulation. Electronastic curvatures, involving growth mechanisms, are not commonly known. *Avena* coleoptile curvatures (DUBUY and OLSON 1938; SCHRANK 1949; WIEGAND and SCHRANK 1955) in response to direct current applied longitudinally to one side could conceivably be classified as electronastic curvatures, but these responses are included with the electrotropisms in this paper.

Although the literature is sparse, most of the electronastic studies have been concerned with turgor variations of the pulvinus of special plants such as *Mimosa* (STERN 1924). (Other plants such as *Neptunia*, *Biophytum*, *Averrhoa* and *Desmodium* also have been used.) The major aspect of consideration seems to have been the activity of the cathode as compared to the anode and the accompanying changes in electrical conductivity of the tissue. According to STERN (1924), with weak electrical stimulation, a unipolar response occurs in most instances at the cathode. In a small percentage of the cases stimulation is indicated at the anode or at both electrical poles. When weak stimulation results in a unipolar response, subsequent stronger stimulation induces bipolar responses or a simultaneous reaction of the entire tissue between the contacts. Still stronger stimulation, under certain circumstances, induces unipolar responses again, but at the opposite electrical pole. Thus STERN maintains that the cathode and anode are able to increase or decrease the excitability, that either pole can bring

about an increase or decrease in turgor and that a decrease in electrical conductivity is induced by stimulation at the anode.

Explanations of the cause of polar stimulation in electronasty are incomplete and uncertain. STERN (1924) presented the following theoretical explanation. Electrical stimulation causes changes in the hydrogen, hydroxyl and neutral ion concentrations in the cell membranes, which leads to changes in permeability. This in turn brings about changes in turgor. Experimental support for this concept comes, to some extent, from the work of BLACKMAN and PAINE (1918), although these investigators interpreted their results somewhat differently.

BLACKMAN and PAINE (1918) found that an excised pulvinus of *Mimosa*, when placed in warm water with its internal tissues freely exposed, could be stimulated to repeated contractions during a period of many hours. This fact led these workers to conclude that the loss of turgor of the cells in the lower half of the pulvinus, which is associated with contraction, could not be due to a sudden increase in permeability of the tissues to allow a loss of osmotically active substances. When a petiole with attached pulvinus was placed in a very small quantity of water in a specially constructed conductivity cell, it was possible to measure the loss of electrolytes in terms of changes in the electrical conductivity of the external fluid. By this means it was demonstrated that contraction was associated with an increase in the rate of loss of electrolytes from the pulvinus. The nature of this increase remains obscure, but these authors maintained that the increase in loss of electrolytes was far too small to account for the sudden loss of turgor by the cells. BLACKMAN and PAINE speculated that the loss of turgor was probably due to the disappearance or inactivation of a major fraction of the osmotically active substances within the cells.

III. Electrotropism.

1. Shoot responses.

a) Longitudinally applied current.

Elongation responses.

Since changes in the rates of growth are implicated in electrically induced curvatures, it is logical first to examine the effects of externally applied electrical fields on elongation. CHOLODNY and SANKEWITSCH (1937) applied 0.1 to 1.0 microamperes of direct current to *Avena* coleoptiles and observed inhibition of growth when the current was directed from the apex toward the base. Flow of current in the opposite direction caused a small transient "acceleration of growth", which in most instances was followed by a retardation of the rate. In these experiments the current was left on continuously for a period of one hour. The experiments of CHOLODNY and SANKEWITSCH have been repeated (WILKS and LUND 1947) with essentially the same results. WILKS and LUND did not report any acceleration of growth induced by applied current, but they found that current of the order of 1.0 microampere applied for one hour reversibly inhibited elongation when it flowed through the coleoptile from the apex toward the base. The extent of inhibition was dependent on the strength of the current and on the duration of its application. Current flow from the base toward the apex was slightly less effective in the inhibition of elongation. Assuming that inhibition of elongation in these instances was caused by the alteration of the longitudinal transport of auxin, the results apparently indicate that auxin transport is brought about indirectly by the living system, and not directly as an electrolyte by the current.

In the light of these results it becomes pertinent to inquire whether externally applied current influences the longitudinal transport of auxin. It has been demonstrated that auxin is electrically transported to the anode in agar (KOCH 1934; CLARK 1937), but in living cells the results are not so decisive. CLARK (1937) placed agar blocks containing 3-indoleacetic acid (IAA) on one end of 3 mm *Avena* coleoptile sections and collected the IAA in agar blocks from the other ends of the sections. CLARK found that externally applied E.M.F.'s would reverse the inherent electrical polarity of the sections, but he interpreted his data to indicate that the longitudinal transport of IAA was not affected by the electrical stimulation. The procedure used in these experiments is subject to criticism. Twenty 3 mm coleoptile sections were palced in a moist atmosphere between the agar blocks. The sections, in effect, represent parallel circuits between the blocks so there is no way of knowing what fraction of the total current was carried by the individual section and what fraction of the current was carried by the films of water on the sections. Although the electrodes used in these experiments were not polarized by the applied current, it is not clear whether or not the agar blocks were polarized. DUBUY and OLSON (1938) disagree with CLARK'S interpretation and maintain that the data indicate that the applied current inhibited the longitudinal transport of IAA. Because the available data are limited, the techniques used have been adversely criticized and there is disagreement regarding the interpretation of the results, it is not known whether or not longitudinally applied current affects longitudinal transport of IAA.

Curvature responses.

Intact seedlings. When direct current of the order of 30 microamperes is applied longitudinally to one side of the *Avena* coleoptile it responds by bending toward the side on which the contacts were placed. This observation was reported by DUBUY and OLSON (1938). They placed the stimulating contacts 5 mm apart on the apical end of the coleoptile and applied 30 microamperes of direct current for a period of one minute. The curvature they observed proceeded basically in a manner similar to phototropic curvature and apparently was independent of the direction of flow of the applied current. It was assumed that the observed bending was the result of growth curvatures. SCHRANK (1949) confirmed the observation that direct current applied longitudinally to one side of the apical 5 mm of the *Avena* coleoptile induced bending toward the contacts. His results show that 30 microamperes applied for two minutes cause more extensive bending than 10 microamperes applied for the same duration. From 13^0 to 19^0 of curvature were observed 120 minutes after electrical stimulation. These experiments revealed that the rate and final magnitude of the electrically induced curvatures were dependent not only on the strength of the applied current but also on its polarity. Current flowing from the base toward the apex induced curvature more effectively than flow in the opposite direction. When directed from the base toward the apex 30 microamperes for two minutes will incite an average curvature of 19^0 two hours after stimulation. Only 13^0 of curvature result from a corresponding current applied basipetally. Thus the direction of curvature does not depend on the polarity of the applied current, but the rate of bending is a function of the polarity of the stimulation.

Although it is evident that direct current applied longitudinally to the apical 5 mm of the *Avena* coleoptile will induce bending, it has not been established that such bending is mediated by growth curvatures. It is generally accepted that tropic curvatures in response to unilateral illumination are brought about

by auxin requiring growth processes. Evidence has been presented to show that positive phototropism can be inhibited by longitudinally applied current (SCHRANK 1950). Direct current of 10 microamperes applied for two minutes to the apical 5 mm of the lighted or shaded side of the coleoptile will inhibit curvatures toward 200 meter-candle-seconds of unilateral white light; stimulation of the shaded side is the most effective. When applied to the lighted side, current flowing from the base toward the apex inhibits phototrophic curvature more efficiently than current flowing in the opposite direction. On the shaded side the reverse is true; current flowing from the apex toward the base is more effective. A current of 10 microamperes for two minutes flowing basipetally on the shaded side will cause the coleoptile to bend away from unilateral light (200 metercandle-seconds) for a period of 10 to 20 minutes before positive phototropic bending is initiated. These results substantiate the observation that the magnitude of the curvature induced by longitudinally applied current is dependent on the polarity of the current flow, and reveal that phototropism, a growth curvature response, can be inhibited by electrical stimulation.

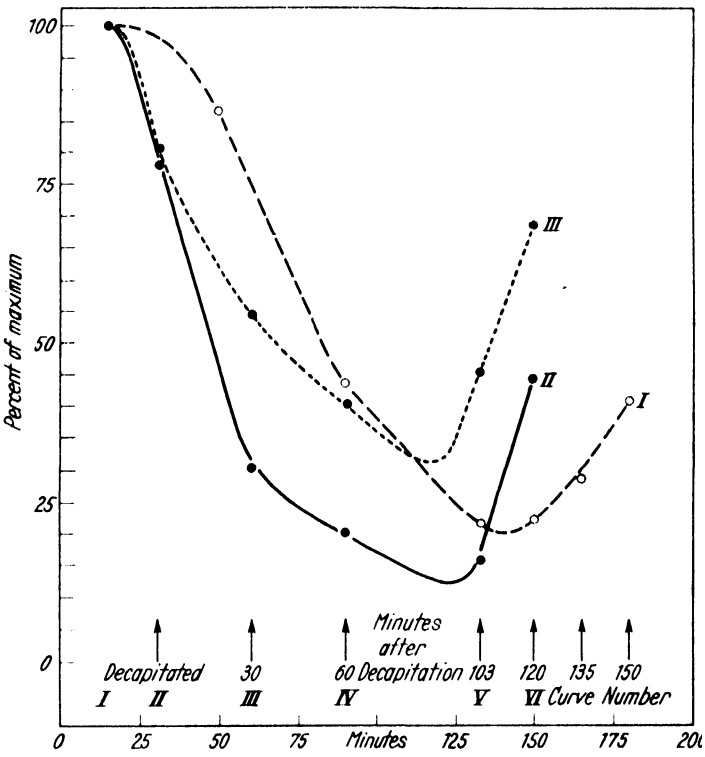


Fig. 1. Comparison of rates of elongation on a percentage basis to curvatures of *Avena* coleoptiles induced by direct current applied at various times after decapitation.

The relationship of auxin to electrically induced growth responses in intact *Avena* coleoptiles was studied by SCHRANK and BACKUS (1951). In these experiments the stimulating contacts were placed on the same side of the coleoptile, 4 and 9 mm below the apex. A direct current of 30 microamperes was applied, with the basal contact always connected to the positive pole of the current applying circuit. Current was applied before, and at various times after removal of the apical 1.5 mm. Electrical stimulation presented to intact coleoptiles in this way (apices not removed) produced an average curvature of 18° at 90 minutes after stimulation. The same amount of current applied 1 minute after decapitation caused only 14° of bending. Similarly, current applied 30, 60, 103 and 120 minutes after decapitation incited curvatures of 10°, 7°, 8° and 12°, respectively. Curve III in Fig. 1 represents a summary of these results. Interpolation of this curve indicates that the minimum curvature due to longitudinally applied current would be observed if the current were applied about 90 minutes after decapitation.

Curve I in Fig. 1 was obtained from measurements of the average rate of elongation of 7 coleoptiles. After the first 30 minutes of growth, the apical 1.5 mm were removed. Curve I represents the change in average rate of elongation of decapitated coleoptiles. When curve III is compared to curve I, it becomes

apparent that curvatures induced by longitudinally applied current go through the same cycle of events as elongation after decapitation. The curvature responses precede the elongation changes by about 30 minutes. This apparently is a reflection of the fact that the current affects only a limited apical region, while the entire length of the coleoptile contributes to the observed elongation. This is interpreted to mean that the effective auxin disappears from the apical cells before it does from the basal section, and the more apical cells are the first to receive the newly produced auxin after a functional apex reappears. The basal cells are evidently sustaining the elongation before the minimum elongation rate is reached, and the apical cells are the first to start lengthening again after the slowest rate had been attained.

It has been demonstrated that elongation in the *Avena* coleoptile is directly dependent on auxin, and WENT (1942) reported that geotropic sensitivity, after decapitation, goes through a cycle of changes similar to the sequence indicated by Curve I. This fact led WENT (1942) to maintain that the diffusible auxin is correlated with the tropisms. These observations, along with the data in Fig. 1, permit the conclusion that the bending responses of intact *Avena* coleoptiles caused by longitudinally applied direct current are auxin requiring growth processes.

Isolated coleoptiles. Since *Avena* coleoptiles that have been cut from the seed and have their primary leaves removed continue to grow and manifest tropic curvatures, they are amenable to use in experiments in which external sources of auxin are supplied. WIEGAND and SCHRANK (1955) have reported results from experiments of this kind. They removed the apical 2 mm from isolated coleoptiles, and 90 minutes later an additional 3 mm were cut off and the primary leaf pulled out. Agar cubes 6.5 cu mm in volume, which had been saturated in known concentrations of 3-indoleacetic acid (IAA), were placed symmetrically on the cut surface of the coleoptiles 30 minutes after electrical stimulation. Twenty microamperes were applied longitudinally to one side for 2 minutes. The contacts of the current applying circuit were placed 3 and 13 mm below the cut apical surface. "U stimulation" indicates that the positive pole of the current applying circuit was connected to the apical contact and "L stimulation" represents the reversed condition.

The effects of various concentrations of IAA on electrically induced curvatures, measured 60 minutes after exposure to the auxin, are summarized in Fig. 2. Curvatures resulting from electrical stimulation applied in the manner described are toward the side on which the contacts were placed for most IAA concentrations. As shown in Fig. 2, for any given concentration, the final positive curvatures (toward the contacts) resulting from U stimulation are always greater then from the corresponding L stimulation. The maximum positive curvatures were obtained for both U and L stimulation when 0.4 mg/l of IAA was applied, although 1.2 mg/l yielded practically the same magnitude of curvature for U-stimulation. Coleoptiles in the control experiments, in which the applied agar blocks were free of IAA, always remained straight.

Positive curvatures resulted from L stimulation for concentrations below 0.8 mg/l. The location of this curvature is between the contacts, but closer to the basal, electropositive, one and the radius of curvature is not as sharp as obtained from U stimulation. At 1.2 mg/l of IAA a negative bend appears in the coleoptiles. This negative curvature develops prior to the subsequent positive bend, and it appears apical to the zone of the delayed positive curvature. Negative curvatures of this sort occur only with high IAA concentrations and have not been observed in coleoptiles with intact tips.

Several facts are related to both positive and negative curvatures. Since only those twice-decapitated coleoptiles receiving IAA responded by bending, it is apparent that these curvature phonemena are auxin-requiring processes. A similar relationship for intact coleoptiles previously has been indicated. The longitudinally applied current must bring about its effects in an indirect manner. Since the IAA was applied 30 minutes after the electrical stimulation, it is evident that the current accomplishes its effects in the absence of IAA. Another general feature of these responses is that once the locus of curvature activity is established by the position of the stimulating contacts, it does not migrate for a period of at least two hours.

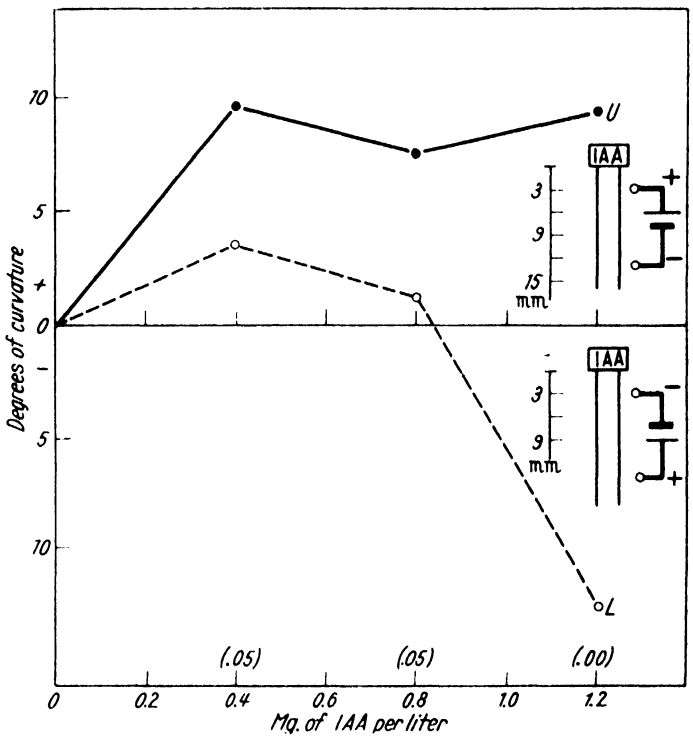


Fig. 2. Curvature response sof twice-decapitated *Avena* coleoptiles exposed to various concentrations of IAA for 60 min. IAA was applied 30 min. after stimulation by unilateral direct current (20 μa. for 2 min.). For curve *U*, the positive pole of the current-applying circuit was connected to the apical contact. For curve *L*, the positive pole was connected to the basal contact.

When only the positive curvatures are considered, several additional factors become relevant. The fact that larger curvatures develop for a given concentration of IAA, when the electropositive pole of the current applying circuit is connected to the apical contact, has further implications. When this contact is placed 3 mm below the cut apical end of the coleoptiles of this age (25 mm in length), it lies in the region of cells which retain the greatest ability to elongate. These cells apparently are more sensitive to IAA and thus respond with greater curvatures. For low concentrations of IAA applied to decapitated coleoptiles and in intact seedlings, the direction of bending is independent of the polarity of stimulation.

This combination of facts makes it apparent that the stimulating current establishes some intermediate condition which remains in the contact region for more than two hours and mediates the curvature when IAA becomes available. The postulation of an inhibitory effect on the growth process, which is not reversed by IAA, in the proximity of the positive contact would be adequate to account for the curvatures induced by longitudinally applied direct current. The composition or additional characteristics of this intermediate condition have not been determined.

Protoplasmic streaming.

Dubuy and Olson (1938) reported that direct current of the order of 15 microamperes applied longitudinally to *Avena* coleoptile sections caused a reversible inhibition of protoplasmic streaming. They maintained that the degree of inhibition was independent of the polarity of the stimulating current, and suggested that auxin is transported from one end of a cell to the other by streaming.

These investigators proposed that the auxins pass through the cross walls into the neighboring cells by diffusion because of differences in concentrations of auxin and because of the specific properties of the cell walls.

Later these investigators (DUBUY and OLSON 1940) found that KCN and 2-4-dinitrophenol limited the rate of respiration. They concluded that these results were compatable with their concept of auxin transport. Direct current applied longitudinally to one side causes *Avena* coleoptiles to bend toward the stimulating contacts. According to DUBUY and OLSON (1938, 1940) the direction of bending is brought about by the more effective inhibition of streaming and hence the longitudinal auxin transport on the stimulated side.

The inhibition of streaming conceivably can be involved in electrically induced curvatures, but the concept is inadequate to account for several of the observed facts. The rate and magnitude of the response to longitudinally applied current have been demonstrated to be dependent on the polarity of the applied current (SCHRANK 1949, 1950), while protoplasmic streaming is reported to be independent of the polarity of stimulation (DUBUY and OLSON 1938). Current applied longitudinally either to the illuminated or to the shaded side of the *Avena* coleoptile always inhibits phototropic curvature and the extent of this inhibition also is dependent on the polarity of the applied current (SCHRANK 1950). CLARK (1938) reported that protoplasmic streaming is inhibited by saponine (0.05 saturated) without affecting auxin transport and that sodium glycocholate (1:50,000) completely stops auxin transport without changing protoplasmic streaming.

b) Transversely applied electrical fields.

One of the theories that has been advanced to explain the mechanism of auxin distribution depends on the elcetrical properties of the plants. It has been suggested that the transverse movement of auxin is mediated by potential differences which are known to exist. In this connection the question of whether plants can be caused to bend by an electrical field arose, but the early work did not yield consistent results. BRAUNER and BÜNNING (1930) placed coleoptiles in a moist chamber between two aluminium plates so that the lines of force passed through the plants. In fields of continuous current with a maximum of 640 volts per centimeter the coleoptiles curved weakly toward the positive plate. Similar observations were also made by other investigators (AMLONG 1933). HARTMANN (1932), using 3,000 volts per centimeter observed that *Avena* coleoptiles first showed a slight bending toward the negative pole and later exhibited a weak curvature toward the positive plate.

c) Transversely applied direct current.

Helianthus hypocotyls.

KOCH (1934) used another technique and obtained different results with respect to the direction of the curvature. This investigator inserted contacts on opposite sides of *Helianthus* hypocotyls and applied 4 volts for a period of one hour. The plants curved toward the negative pole. The hypocotyls were split into longitudinal halves and each half applied unilaterally to *Pisum* roots. The convex side of the hypocotyl induced more curvature in the roots than the concave side indicating that more auxin was present. The evidence which has been considered to this point is indicative that electrotropisms occur in response to transversely imposed fields or current, but the data so far are not adequate to formulate an explanation of the mechanism involved.

Intact *Avena* coleoptiles.

Evidence is available to show that inherent bioelectrical fields are distorted in several ways by electrical stimulation. The experiments of BERRY and LUND (1947) have demonstrated that at least two distinct mechanisms are involved in the electrical responses to electrical stimulation in the onion root. First, there is a system which is easily polarized. Such polarization is considered to be due to the accumulation of ions at cell surfaces, and is largely independent of the effects of cyanide and oxygen tension. Secondly, there is an electrochemical mechanism which generates current continuously. Such mechanism is responsible for the inherent electrical polarity and thus determines the size, form, and orientation of the bioelectrical fields. This system is reported to be sensitive to cyanide, alternating current, and oxygen tension, and exhibits the rebound phenomenon after exposure to low oxygen tension. This second mechanism also is not readily polarizable by small currents of short duration. It is well known that the *Avena* coleoptile, when stimulated by direct current, responds by changing its own electrical pattern (SCHRANK 1949, 1957). In the light of this information, it becomes important to evaluate the curvature responses which result from electrical stimulation of *Avena* coleoptiles.

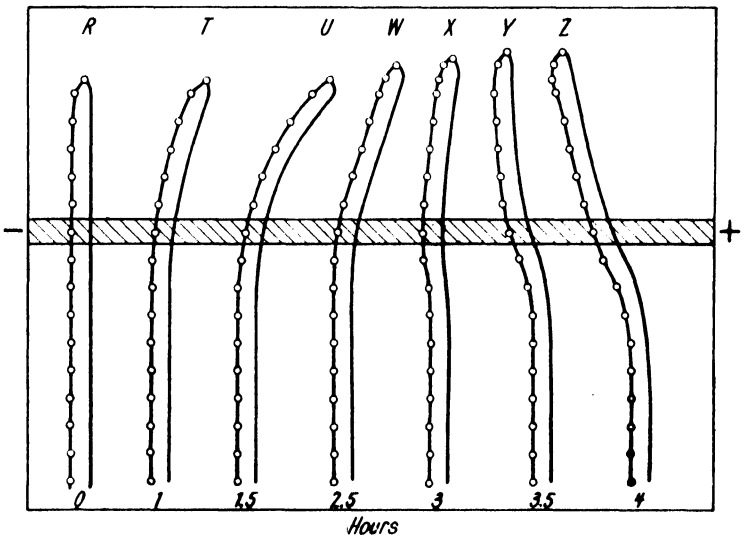


Fig. 3. Successive stages of *Avena* coleoptile curvature after transverse application of 10 μ amperes for 10 minutes. Current applied 10 millimeters below the apex.

When 5 to 30 microamperes of direct current are applied transversely for 2 to 10 minutes directly to the coleoptile by means of liquid contacts, the coleoptile always responds by bending. Fig. 3 presents a diagrammatic account of this response when 10 microamperes were applied for 10 minutes at a level 10 mm basal to the apex. The initial bending, in and above the contact region, is always toward the positive pole of the current applying circuit. Subsequent bending, basal to the contact region, is in the opposite direction (SCHRANK 1948). Additional experiments of this type have been reported which show that the rate and magnitude of the curvature manifested in the initial direction is dependent on the intensity of the current applied. The maximum rate of curvature was obtained when a current of 30 microamperes was used. If a second dose of current, oriented in the direction opposite to the first, is applied

Table 1. *Curvature expressed in degrees induced in the Avena coleoptile by applying 10 μ amperes for 10 minutes at various distances below the apex. Five experiments selected at random.*

Contacts, mm. below apex	5	10	15	20	Exp. No
Curvature in degrees	15	8	4	2	1
	10	6	6	5	2
	13	12	6	3	3
	10	6	3	2	4
	11	9	7	4	5
Average	11.8	8.2	5.2	3.2	

30 minutes after the first electrical stimulation, curvature in the initial direction is stopped immediately (SCHRANK 1947). The results given in Fig. 3 as well as others (SCHRANK 1957), show that consistent bending can be induced in the *Avena* coleoptile by transversely applied current. It was next demonstrated that these electrically induced curvatures are growth responses which require auxin. There are several experimental facts which verify this conclusion.

THIMANN (1934) reported a gradient of auxin distribution along the longitudinal axis of the intact *Avena* coleoptile. The highest concentration appears in the apical 2 mm, and the lowest concentration is found in the most basal cells. If a given current (10 microamperes for 10 minutes) is applied transversely at various levels below the apex of the coleoptile, the magnitude of the induced curvature decreases as the current applying contacts are moved further below the apex (SCHRANK 1948). These observations are summarized in Table 1. This indirect evidence indicates that bending induced by transversely applied current is dependent on the quantity of available auxin.

Decapitated *Avena* coleoptiles.

There is additional information which more specifically indicates that electrically induced curvatures of *Avena* coleoptiles are dependent on auxin requiring processes (SCHRANK and BACKUS 1951). Fig. 4 shows the average curvature responses of coleoptiles which have been electrically stimulated. The general experimental arrangement is shown in the inset of the figure. Contacts were placed on opposite sides of the coleoptile 7 mm below the apex, and 10 microamperes were applied for 2 minutes. The current was applied at various times after the removal of the apical 1.5 mm. Rates of horizontal movement of the India ink spot toward the electropositive contact are shown in the figure. The curvatures shown by curve I were obtained from seedlings which were electrically stimulated 79 minutes prior to decapitation. For curve II the current was applied 1 minute after decapitation. Seedlings which had the apical cells intact (Curve I) during the course of bending develop a slightly greater angular curvature. (Final angular curvatures are inserted at the end of each curve.) This discrepancy most likely is a reflection of the bending which is apical to the India ink spot. For Curves III, IV, V, and VI the current was applied 30, 60, 103, and 120 minutes after decapitation.

Curve II in Fig. 1 was obtained from the curves in Fig. 4. When curves II and I in Fig. 1 are compared, it becomes evident that curvature induced by transversely applied direct current goes through the same cycle of events as elongation after decapitation. This again is an indication that the curvature responses induced by transversely applied current are mediated by auxin requiring growth processes. The curvature responses precede the elongation changes by 20 to 30 minutes. This apparently indicates that current as applied in these experiments affects only a limited apical region, while the entire length of the coleoptile contributes to the measured elongation. The implications of this relationship have been discussed previously. Curve II in Fig. 1 is very similar to the geotropic sensitivity curve published by WENT (1942). This permits the suggestion that curvatures resulting from transversely applied direct current may be dependent on the diffusable fractions of auxin.

Since this last conclusion was made on the basis of the comparison between the electrically induced curvatures and straight elongation, it becomes significant to consider how electrically induced curvatures would compare to other tropic

curvatures in this respect. Electrotropic curvatures of this type have been studied in combination with phototropic curvature (SCHRANK 1948). One hundred meter-candle-seconds of unilaterally applied incandescent white light produces an average positive phototropic curvature of 10° in 90 minutes after illumination. Application of direct current (10 microamperes applied transversely for 1 minute at a level 5 millimeters basal to the apex) with the positive contact of the current applying circuit placed on the lighted side of the coleoptile, increases the resultant curvature. In this instance the combination of light and current produce bending more effectively than light alone. Positive phototropic curvature is delayed and inhibited when the electropositive contact is placed on the shaded side. These facts indicate that the two stimuli are to some extent additive. Results from additional experiments of this kind, in which stronger stimuli were used, indicate that both electrically and light induced bending are restricted by a common factor and that the current and illumination appear to influence the same curvature mechanism.

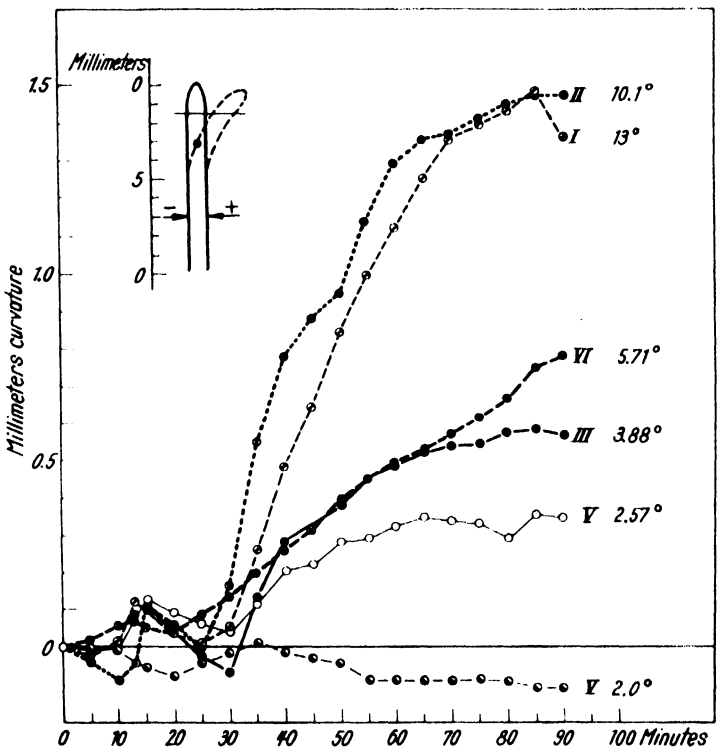


Fig. 4. Curvature responses of *Avena* coleoptiles to 10 microamperes of direct current applied transversely for two minutes at a level of 7 mm below the apex. Each curve is an average of 6 or more experiments. Current was applied at the indicated times: Curve I, 79 minutes before decapitation; Curve II, 1 minute after decapitation; Curve III, 30 minutes after decapitation; Curve IV, 60 minutes after decapitation; Curve V, 103 minutes after decapitation; Curve VI, 120 minutes after decapitation.

One final line of experimental evidence, which relates electrically induced curvature to growth mechanisms, should be included. When coleoptile sections are floated on media containing canavanine or ethionine the elongation is thereby inhibited (BONNER 1949; SCHRANK 1956). Arginine reverses the canavanine inhibition while methionine effectively reverses the inhibition caused by ethionine. Both geotropism and electrically induced curvature are also inhibited by canavanine and ethionine (SCHRANK 1956). These curvature inhibitions, as in the case of the elongation experiments, can also be reversed by arginine and ethionine. Here again it appears to be clearly indicated that the curvature responses incited by electrical stimulation are growth curvature responses.

The combination of all the points in the evidence just reviewed, demands the conclusion that electrically induced curvatures are growth responses which require auxin. It would now appear valid to add electrotropism to the tropism category.

On the basis of this background it now becomes important to raise two other questions: (a) Will 3-indoleacetic acid (IAA) function in electrically induced bending responses? (b) Can the transport of auxin be induced in the coleoptile by transversely applied direct current?

Lateral transport of IAA.

As previously indicated, the use of 3-indoleacetic acid (IAA) makes possible experimental situations that could not be approached with intact coleoptiles. This procedure permits variation of the IAA concentration and also the position at which the IAA is applied. Fig. 5 (WEBSTER and SCHRANK 1953) presents curvature responses of *Avena* coleoptiles to various concentrations of IAA. These coleoptiles were prepared as in the *Avena* test. After the second decapitation, the primary leaf was completely removed and the agar blocks containing IAA were placed symmetrically on the cut apical end (see inset for Curve II in Fig. 5). The agar blocks were left on the coleoptiles for 60 minutes prior to the application of current, thus permitting the coleoptiles to recover from the stimulation caused by the decapitation and allowing time for the IAA to reach the cells to be stimulated by the current. The contacts were placed 5 mm below the cut apex. Direct current of 20 microamperes was applied for 2 minutes. The curvatures shown by Curve II in Fig. 5 were measured 60 minutes after electrical stimulation. Curve I represents *Avena* test curvatures obtained in 90 minutes from the indicated concentrations of IAA. These data show that curvature responses to transversely applied direct current are mediated by IAA-requiring processes and that the magnitude of the induced curvatures are dependent on the concentration of IAA.

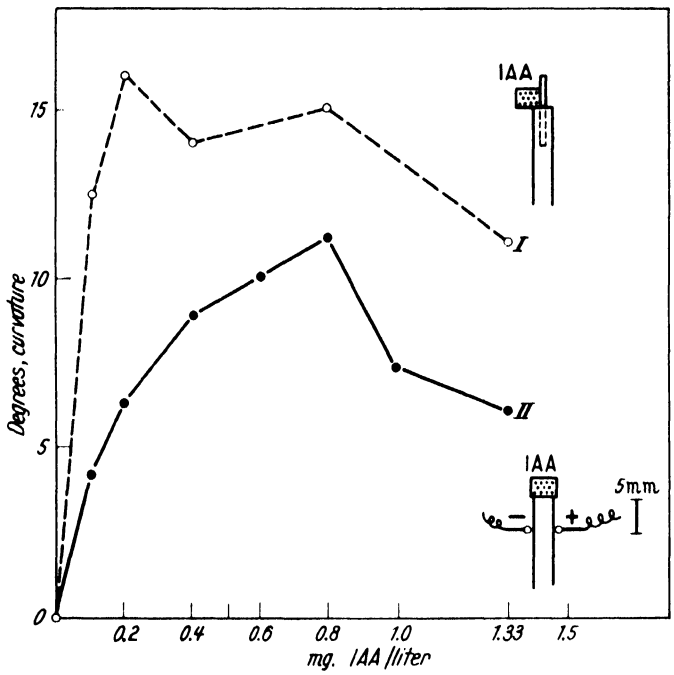


Fig. 5. Curvature responses of *Avena* coleoptiles to various concentrations of IAA. Each point on the curves represents an average of 12–20 coleoptiles. Curve I, *Avena* test curvatures obtained in 90 min. from the indicated concentrations of IAA. Curve II, curvatures produced by symmetrical application of various concentrations of IAA 60 min. prior to stimulation by transversely applied direct current (20 μa. for 2 min.) 5 mm. below the cut apex. Curvatures were measured 60 min. after electrical stimulation.

Additional results are shown in Fig. 6. As indicated by the inset, the IAA was applied symmetrically for Curve III. For Curve IV, the curvatures were produced by unilateral application of the indicated concentrations of IAA to the negative side of the coleoptile immediately after electrical stimulation. Comparison of Curves III and IV shows that symmetrically placed blocks at concentrations of 0.1 mg/l and 0.2 mg/l of IAA produced approximately the same curvature responses as unilaterally placed blocks at 0.2 mg/l and 0.4 mg/l, respectively. These data indicate that with symmetrically placed IAA of 0.1 mg/l or 0.2 mg/l lateral transport effectively doubles the concentrations on the electronegative side of the coleoptile as indicated by the bending responses promoted by 0.2 mg/l and 0.4 mg/l applied unilaterally to the electronegative side. Experiments with IAA applied unilaterally and symmetrically at any given concentration were run simultaneously; therefore the observed differences in curvature responses between the two groups cannot be attributed to daily or hourly variations in sensitivity.

Comparison of Curve IV in this figure with Curve I in the previous figure, for which coleoptiles were treated identically except for electrical stimulation, reveals that the application of current in the direction indicated inhibits *Avena* test curvatures for concentrations up to 1.0 mg/l. Since the IAA containing agar blocks (Curve IV) were placed on the electronegative side of the coleoptile, lateral transport would force the IAA to remain on the side of the plant to which it was applied. It is difficult to explain how lateral transport in this direction could bring about inhibition of curvature caused by the unilaterally applied IAA. This indicates that some factor in addition to lateral transport must also be involved in electrotropism. Though other explanations are possible, this additional factor could be due to the effects of applied current on protoplasmic streaming. DUBUY and OLSON (1938) have shown that direct current inhibits protoplasmic streaming in the *Avena* coleoptile regardless of the polarity of its application. A depressed rate of streaming would apparently slow downthe translocation of growth substances within the cells and thereby reduce the effective utilization of it.

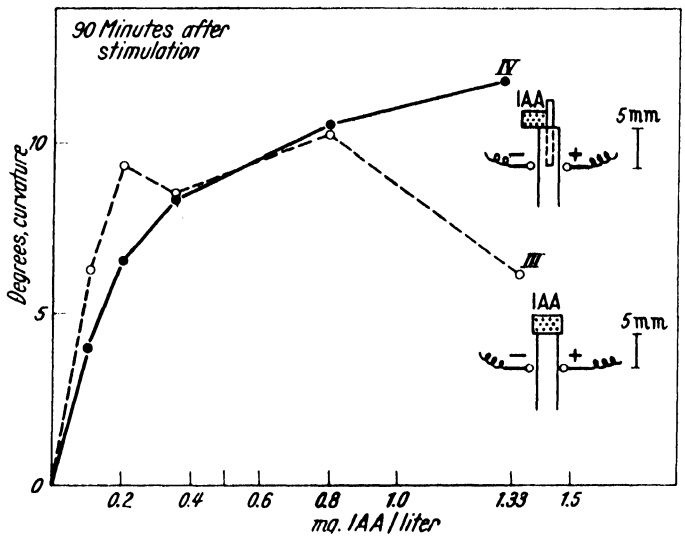


Fig. 6. Curvature responses of *Avena* coleoptiles to various concentrations of IAA. Curvatures were measured 90 min. after electrical stimulation. Each point on the curves represents an average of 8–12 coleoptiles. Curve III, curvatures produced by symmetrical application of various concentrations of IAA immediately after stimulation by transversely applied direct current (20 μa. for 2 min.) 5 mm. below the cut apex. Curve IV, curvatures produced by unilateral application of various concentrations of IAA to the negative side of the coleoptil immediately after electrical stimulation as indicated for curve III.

Further attention should also be directed to the fact that the magnitude of curvature responses of the *Avena* test as shown by Curve I and electrically stimulated coleoptiles with symmetrically placed blocks (Curves II and III) decreases with concentrations of IAA above 0.8 mg/l. Similar decreases in curvature responses of electrically stimulated coleoptiles with unilaterally placed blocks (Curves IV) were not observed with concentrations up to 1.33 mg/l. Since the decreased effectiveness of higher concentrations of IAA in *Avena* test curvatures is thought to be caused by diffusion of some of the unilaterally applied IAA to the opposite side of the coleoptile, the phenomenon indicated by Curve IV may be explained by lateral transport, which would retard diffusion from the side of the unilaterally placed block to the opposite side by reconcentrating the IAA on the side to which it was applied.

One other point should be emphasized. Curves III and IV, in which the IAA was applied after electrical stimulation, show that the presence of IAA at the time of current application is not essential for the curvature response and indicates that the IAA distribution must occur after application of the current.

If transversely applied direct current is capable of causing the lateral transport of IAA, then it should be possible to cause reversal of the *Avena* test curvatures by its application. This has been accomplished by the following procedure. First a 1 mm section was removed from the apex of the coleoptile. This was followed by a second decapitation 120 minutes later, after which agar blocks

containing distilled water were placed on the apical cells to retard the regeneration of auxin. Sixty minutes after the second decapitation a third segment 3 mm long was removed and the primary leaves pulled up as in the *Avena* test. Current was then applied to the coleoptile in the manner previously described. Agar blocks containing 0.8 mg/l of IAA were placed on the side of the coleoptile to which the positive pole of the current applying circuit was connected. Ninety minutes after application of the IAA the average curvature toward the applied blocks was 3.8^0 with a standard deviation of 3.2^0. None of the coleoptiles bent away from the blocks.

Three lines of evidence have been presented which indicate that redistribution of IAA induced by transversely applied current is brought about by lateral transport: (1) The IAA entering the plant from symmetrically placed agar blocks was apparently concentrated on the electronegative side of the coleoptile. (2) Inhibition of *Avena* test curvatures at high concentrations was retarded by applied current, indicating that IAA was prevented from diffusing toward the electropositive side of the plant. (3) The passage of current through an auxin depleted coleoptile produced bending toward unilaterally applied IAA containing blocks, indicating that IAA must have been transported from the side to which the block was applied to the other side of the plant. Taken together these data offer convincing evidence that transversely applied direct current produces growth curvatures in the decapitated *Avena* coleoptile by effecting transport of IAA from the "electropositive" to the "electronegative" side of the coleoptile.

2. Root responses.

a) Elfving's curvatures.

Very likely ELFVING (1822) was the first investigator to observe that roots responded to electrical stimulation. He grew seedlings with the tips of their radicles dipping into water, between two electrodes, and noted that the roots curved toward the positive electrode. Seedlings of *Lepidium*, *Sinapis* and *Raphanus* gave constant positive curvatures, but the roots of *Brassica* always curved toward the negative electrode. It should be noted that the currents used by ELFVING were so strong that the roots usually died within a short time. Although additional experimental work that was published before 1906 indicated that roots of higher plants would respond electrotropically, many of the pertinent facts were incomplete and contradictory (STERN 1924). There was disagreement as to whether the roots bent toward the positive or negative pole. It was not known whether the electrotropic irritability resided solely in the root tip, and the differences in effects induced by strong and weak currents were not recognized. In many instances the current densities, which were used, were not well defined.

In 1906 and 1907 some of the contradictory points were cleared up. GASSNER (1906) fixed seedlings in a vessel of specified size and allowed the roots to dip into water or gelatin. He used carbon electrodes, and a current of known density was passed through the medium and the root from periods varying from 15 seconds to more than 15 hours. GASSNER concluded that the observed curvatures were due to unilateral injury of the roots, and he considered electrotropism as a special form of traumatropism. Traumatic curvatures of roots toward the positive electrode in response to high densities or long exposures of current came to be known as Elfving's curvatures. Curvature responses to lower densities or short exposures of current were designated as genuine electrotropic curvatures.

b) Genuine electrotropic curvatures.

Genuine electrotropic curvature may be defined as growth curvature of roots which is located in the region of maximum growth. It requires the presence of the apex and it is not reversible by plasmolysis.

EWART and BAYLISS (1906) and BAYLISS (1907) were among the first to appreciate the distinction between responses to weak and strong currents. BAYLISS (1907), using seedlings of *Vicia*, *Phaseolus*, *Zea*, *Pisum*, *Helianthus*, *Cucurbita* and *Ricinus*, and polarizable platinum electrodes in contact with the roots found that currents less than 28 microamperes applied continuously for periods varying from 5 hours to 2 days would cause the development of curvatures without sign of injury to the roots. Curvatures without injury could also be produced by the use of non-polarizable electrodes. When the current was applied transversely, curvature generally was toward the positive electrode. BAYLISS (1907) reported that sensitive portion of the root was localized in the apical 4 or 5 mm, and that decapitated roots did not respond in the normal manner.

When BAYLISS checked the cell sap of the roots in the vicinity of the electrodes with litmus, she observed a distinct acid reaction in the region of the positive contact and weak alkaline reaction in the region of the negative electrode. She further observed that most roots would bend toward a small piece of blotting paper soaked in 0.1 normal acid or alkaline solution and then placed on the root. These acid and alkaline induced curvatures could be obtained without injury to the root. When the acid and alkaline soaked paper squares were placed on the opposite sides of the sensitive zone of the root, the curvature was toward the acid. If a piece of root tissue was cut from under a positive or negative electrode of one root and applied to a second root, the second root could be induced to bend toward the applied tissue.

BAYLISS (1907) explained her results on the basis of effects of electric current on the accumulation of ions near the electrodes and the movement of ions on route between the electrodes. Thus if a current passes transversely across a root, four possible factors could be involved. She postulated that the accumulated acid ions and the moving alkaline ions could act in a given direction, while the accumulated alkaline ions and the moving acid ions would function in the opposite direction. The direction of the curvature response would then depend on the predominating combination of stimuli. Similar theories were proposed by other investigators (STERN 1924).

NAVEZ (1927) repeated some of the electrotropic experiments on roots of *Vicia faba* and *Phaseolus vulgaris* in the attempt to reduce the polarization products by the use of non-polarizable electrodes and to prevent the products of electrolysis from diffusing to the roots. This investigator used troughs carved out of paraffin blocks such that the chamber containing the solution to which the roots were exposed was separated from the electrode containing chambers either by layers of agar or by porous plates. Eight to 10 mm of the roots were dipped into Knop's solution and current densities of 0.058 to 1.0 milliamperes per cm^2 were applied. According to NAVEZ, when agar separated the electrode chambers from the root chamber, current of the specified density, when applied for periods varying from 15 to 360 minutes, produced no curvature. When porous plates and carbon electrodes were used, the induced curvature was always toward the cathode. From these experiments, NAVEZ concluded that electrotropic curvature is produced by the products of electrolysis. This conclusion was substantiated by the fact that it was possible to obtain a slight but definite curvature of root tips that were dipped into the trough after the current had

been passed through it for 24 hours. Curvature obtained in this manner was less than when current was acting directly on the roots and it was not directed toward one pole or another. NAVEZ maintained that electrotropic curvature of roots involves a double effect. The first, a condition of injury, was produced by the electrolysis products. The second was an extended increase of the first caused by the persistence of the electric current. Thus, if the roots were first injured by placing them in a 0.01 N solution of copper nitrate and then subjected to current in the trough containing the agar barriers, curvature toward the cathode was induced.

There is one other line of evidence that is consistent with the concept that charged particles or ions are responsible for electrotropic curvature of roots. AMLONG (1933) was able to induce curvatures of bean roots by applying electrolytes of different concentrations to the opposite sides of the root. (These responses also have been called chemotropic curvatures.) These curvatures required the presence of the apex and the direction of the bending was dependent on the magnitude of the concentration difference.

In summary it can be stated that the analysis of electrotropisms of roots has made only meager progress. The electrotropically sensitive regions appear to be limited to the apical portions of the root, the presence of the apex is conceded to be essential and the curvatures are purported to be mediated by electrically charged particles, electrolytically produced or otherwise.

Literature.

AMLONG, H. U.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen geoelektrischem Effekt und Geotropismus. Planta (Berl.) **21**, 211–250 (1933).

BAYLISS, JESSIE S.: On galvanotropism of roots. Ann. of Bot. **21**, 387–405 (1907). — BERRY, L. J., and R. C. HOYT: Polarization and stimulation of the onion root by direct current. Plant Physiol. **18**, 372–396 (1943). — BLACKMAN, V. H., and S. G. PAINE: Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Bot. **32**, 69–85 (1918). — BONNER, J.: Relations of respiration and growth in the *Avena* coleoptile. Amer. J. Bot. **36**, 429–436 (1949). — BRAUNER, L., u. E. BÜNNING: Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 470–476 (1930).

CHOLODNY, N. G., and E. G. SANKEWITSCH: Influence of weak electric currents upon the growth of coleoptile. Plant Physiol. **12**, 385–408 (1937). — CLARK, W. G.: Polar transport of auxin and electrical polarity in coleoptile of *Avena*. Plant Physiol. **12**, 737–754 (1937). — Electrical polarity and auxin transport. Plant Physiol. **13**, 529–552 (1938).

DUBUY, H. G., and R. A. OLSON: Protoplasmic streaming and dynamics of transport through living cells. Biodynamica **36**, 1–18 (1938). — The relation between respiration, protoplasmic streaming and auxin transport in the *Avena* coleoptile using a polarographic microrespirometer. Amer. J. Bot. **27**, 401–413 (1940).

ELFVING, F.: Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Bot. Ztg **40**, 257–273 (1882). — EWART, ALFRED J., and JESSIE S. BAYLISS: On the nature of galvanotropic irritability of roots. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **77**, 63–66 (1906).

HARTMANN, H.: Reaktionen von Koleoptilen und Wurzeln im elektrischen Feld. Beitr. Biol. Pflanz. **19**, 287–333 (1932).

KOCH, K.: Untersuchungen über den Quer- und Längstransport des Wuchsstoffes in Pflanzenorganen. Planta (Berl.) **22**, 190–220 (1934).

NAVEZ, A. E.: Galvanotropism of roots. J. Gen. Physiol. **10**, 551–558 (1927).

SCHRANK, A. R.: Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to transversely applied direct current. In E. J. LUND (Ed.), Bioelectric Fields and Growth-Austin: The University of Texas Press 1947. — Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to transversely applied direct current. Plant Physiol. **23**, 188–200 (1948). — Influence of longitudinally applied current on the electrical polarity and curvature of the *Avena* coleoptile. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **33**, 1–16 (1949). — Control of phototropic bending of the *Avena* coleoptile by longitudinally applied direct

current. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **35**, 353–370 (1950). — Ethionine inhibition of elongation and geotropic curvature of *Avena* coleoptiles. Arch. of Biochem. a. Biophysics **61**, 348–355 (1956). — Bioelectrical implications in plant tropisms. Symposia Soc. Exper. Biol. **11**, 95–117 (1957). — SCHRANK, A. R., and G. E. BACKUS: The relationship of auxin to electrically induced growth responses in the *Avena* coleoptile. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **38**, 361–376 (1951). — STERN, KURT: Elektrophysiologie der Pflanzen. Berlin: Springer 1924.

THIMANN, K. V.: Studies on the growth of plants. II. The distribution of growth substances in plant tissue. J. Gen. Physiol. **18**, 23–34 (1934).

WEBSTER jr., W. W., and A. R. SCHRANK: Electrical induction of lateral transport of 3-indoleacetic acid in the *Avena* coleoptile. Arch. of Biochem. a. Biophysics **47**, 107–118 (1953). — WENT, F. W.: Growth, auxin and tropisms in decapitated *Avena* coleoptiles. Plant Physiol. **17**, 236–249 (1942). — WIEGAND, OSCAR F., and A. R. SCHRANK: Curvature responses of electrically stimulated *Avena* coleoptiles to 3-indoleacetic acid. Arch. of Biochem. a. Biophysics **56**, 459–468 (1955). — WILKS, S. S., and E. J. LUND: The electric correlation field and its variation in the coleoptile of *Avena sativa*. In E. J. LUND (Ed.), Bioelectric Fields and Growth. Austin: University of Texas Press 1947.

Galvanotaxis.

Von

Karl Umrath.

Die Galvanotaxis ist eine durch den elektrischen Strom orientierte, aktive Bewegung. Es kann ihr eine elektrophoretische Bewegung überlagert sein, die sich um so stärker bemerkbar macht, je höher die Stromstärke ist, da ihre Geschwindigkeit der Stromstärke proportional ist. So beobachtete PEARL bei dem Flagellaten *Chilomonas paramecium* bei schwachen Strömen ein aktives, galvanotaktisches Schwimmen zur Kathode, bei stärkeren Strömen eine elektrophoretische Bewegung zur Anode, wobei in beiden Fällen das Vorderende mit den Geißeln zur Kathode gerichtet war. Die elektrophoretische Bewegung von Zellen und von Zellbestandteilen im elektrischen Strom ist schon in Band II dieses Handbuches, S. 747—749, besprochen.

Die Galvanotaxis ist eine negative, kathodische, wenn die aktive Bewegung zum negativen Pol, zur Kathode erfolgt und eine positive, anodische, wenn die aktive Bewegung zur Anode erfolgt.

Die sich amöboid bewegenden Myxomyceten sind kathodisch galvanotaktisch, wie die Rhizopoden (VERWORN; WATANABE, KODATI und KINOSITA). Die kathodische Galvanotaxis der Myxomyceten kommt wahrscheinlich ähnlich zustande wie die besser untersuchte der Amöben. Bei diesen führt der elektrische Strom an der Anodenseite, wie die meisten anderen Reize, zur Hemmung der Pseudopodienbildung und bei höherer Reizstärke zu Kontraktionen und zum Einziehen der Pseudopodien und schließlich zum Plasmazerfall. An der Kathodenseite kommt es zum Vorfließen von Pseudopodien gegen die Kathode.

Bei freischwimmenden Pflanzenzellen kommt kathodische und anodische Galvanotaxis vor, oft beides bei einer Art, je nach den sonstigen Versuchsbedingungen oder der Vorbehandlung der Zellen. Die Einstellung zu einem Pol kann bei den verschiedenen Species auf verschiedene Weise erfolgen.

Viele freischwimmende Einzeller, von denen die Ciliaten am besten untersucht sind, beantworten die meisten stärkeren Reize mit einer stereotypen, für die betreffende Species charakteristischen Reaktion, die man Fluchtreaktion nennen kann. Oft lösen auch elektrische Reize diese Fluchtreaktion aus, wenn der empfindlichere Teil der Zelle, meist das Mundfeld am Vorderende, dem Pol zugewandt ist, an dem die Zelle erregt wird. Bei Ciliaten führen elektrische Reize sowohl zu dieser Fluchtreaktion, als auch zu direkteren Wirkungen auf die Cilien, indem sie die Schlagrichtung der Cilien auf dem einem Pol näheren Körperabschnitt umkehren. PEARL hat verschiedene Arten auf ihr diesbezügliches Verhalten untersucht und hat die Galvanotaxis bei den verschiedenen Species der Ciliaten in sehr verschiedenen Verhältnissen durch die Fluchtreaktion und durch die direktere Wirkung auf die Cilien bedingt gefunden. Die Galvanotaxis des einzigen von ihm untersuchten Flagellaten, *Chilomonas paramecium*, führt PEARL auf eine Fluchtreaktion zurück, die er aber nicht näher untersucht hat. Bei den gut untersuchten Ciliaten ist die Richtung der Fluchtreaktion nicht durch die Richtung des Reizes bestimmt. Das Tier schwimmt ein Stück

zurück und dann in einer neuen Richtung weiter; wird es dabei neuerlich gereizt, so kommt es wieder zu der beschriebenen Fluchtreaktion mit dem Richtungswechsel und das setzt sich so lange fort, bis das Tier in einer reizlosen Richtung fortschwimmt. Bei den eingehender untersuchten Flagellaten erfolgt die galvanotaktische Einstellung nicht nach diesem Zufallsprinzip.

Bei der kathodischen Galvanotaxis von *Euglena* erfolgt nach BANCROFT [2] die Einstellung zur Kathode dadurch, daß die Zelle gereizt wird, wenn der die Geißeln tragende ventral vordere Teil der Zelle der Anode zugekehrt ist, und daß dann eine Geißelbewegung erfolgt, welche die Zelle nach der Dorsalseite und damit gegen die Kathode dreht. Bei *Gonium pectorale* fanden MOORE und GOODSPEED an isolierten Zellen, die in Spiralen schwammen, daß sie Richtungsänderungen in einem weiten Kreisbogen vollführten, wobei die beiden Geißeln immer vorangetragen wurden. Die Kreisbewegungen kamen dabei entweder dadurch zustande, daß eine Geißel in Ruhe blieb, während die andere normal weiterschlug, oder dadurch, daß der wirksame Schlag beider Geißeln nach derselben Seite erfolgte. Auch ganze Kolonien bewegten sich bei Einschalten des Stromes in einem Bogen zur Kathode. CARLGREN, BANCROFT [1] und MAST fanden, daß die Galvanotaxis von *Volvox* durch ein Aufhören oder durch eine Verringerung der Geißelbewegungen auf derjenigen Seite der Kolonie bedingt ist, nach der sie sich bewegt. Nach MAST ist die Orientierung gegen Licht eine andere, indem sie vorwiegend oder ganz durch Veränderungen der Schlagrichtungen der Geißeln zustande kommt. Es handelt sich also bei *Volvox* nicht um eine durch alle Reize in gleicher Weise ausgelöste Reaktion.

Schon VERWORN hat bei Untersuchung verschiedener, nicht näher bestimmter Spirillen- und Bacillenformen bei einem Teil kathodische, bei einem anderen Teil anodische Galvanotaxis beobachtet. ABBOTT und LIFE fanden bei *Bacillus typhii*, *Bacillus prodigiosus*, *Bacillus subtilis* und *Bacterium termo* kathodische Galvanotaxis im normalen Medium und verstärkt in schwach saurem Medium, in $n/_{100}$ HCl, und anodische Galvanotaxis in schwach alkalischem Medium, in $n/_{100}$ NaOH.

Ich bespreche nun von den Flagellaten und Algen zunächst die Formen, bei denen die Umstimmbarkeit im galvanotaktischen Verhalten genauer bekannt ist. GEBAUER hat bei *Polytoma uvella*, *Chlamydomonas variabilis* und *Carteria ovata* gefunden, daß die Galvanotaxis bei hoher Sauerstoffspannung anodisch, bei niedriger kathodisch ist. In einem Bereich kritischer Sauerstoffspannungen ist die Galvanotaxis dieser Algen bei niederem p_H kathodisch, bei höherem p_H anodisch. Der Umschlagspunkt verschiebt sich mit abnehmender Sauerstoffspannung von der sauren zur alkalischen Seite, also zu höherem p_H. Bei *Eudorina elegans* beobachtete GEBAUER ein umgekehrtes Verhalten, also kathodische Galvanotaxis bei hoher Sauerstoffspannung und hohen p_H-Werten, anodische Galvanotaxis bei niederer Sauerstoffspannung und niederen p_H-Werten.

Bei *Gonium pectorale* fanden MOORE und GOODSPEED im normalen Medium kathodische Galvanotaxis, die bei Stromeinwirkung durch mehrere Minuten abnahm oder verschwand. In schwach sauren und in schwach alkalischen Lösungen ($n/_{500}$ bis $n/_{3000}$ HCl, H_2SO_4, CH_3COOH, NaOH und KOH) waren die Kolonien anodisch galvanotaktisch.

Die Galvanotaxis von *Volvox* ist nach CARLGREN kathodisch und wird nach längerer Stromeinwirkung anodisch. Nach TERRY und nach BANCROFT [1] bedingt längerer Aufenthalt im Dunkeln oder bei schwachem Licht anodische Galvanotaxis, Aufenthalt in direktem Sonnenlicht kathodische. Nach MAST sind die positiv phototaktischen Kolonien kathodisch, die negativ phototaktischen anodisch galvanotaktisch. MAST fand bei kathodisch galvanotaktischen

Kolonien meist eine elektrophoretische Wanderung zur Anode, bei anodisch galvanotaktischen meist eine elektrophoretische Wanderung zur Kathode. Die der Galvanotaxis zugrunde liegende Reaktion, die Verminderung des Geißelschlages an dem Pol, gegen den die Kolonie schwimmt, fand MAST beim Einzelindividuum nur kurzzeitig, der Dauereffekt bei der Kolonie kommt durch ihre Rotation zustande, die immer wieder andere Einzelindividuen in die Reizlage bringt. Bei Stromöffnung reagieren die Individuen am entgegengesetzten Pol der Kolonie durch Verminderung ihres Geißelschlages.

Bei *Chilomonas paramecium* fand VERWORN anodische und kathodische Galvanotaxis, PEARL kathodische und dabei elektrophoretische Bewegung zur Anode. Bei *Euglena* fand VERWORN keine Galvanotaxis, BANCROFT [2] mitunter kathodische Galvanotaxis und nur selten und kurz anodische.

Sonst wurde noch kathodische Galvanotaxis von VERWORN bei *Trachelomonas hispida* und *Peridinium tabulatum* und von KÔKETSU bei Schwärmsporen von *Saprolegnia* und bei Spermatozoiden von *Chara* und von *Funaria* beobachtet, anodische Galvanotaxis von VERWORN bei *Cryptomonas ovata*, von PFEFFER bei *Pandorina morum*, von BRUCK bei *Chromulina Rosanoffii* und von KÔKETSU bei Spermatozoiden von *Isoetes*.

Es wird wohl in vielen Fällen mit Recht angenommen, daß die galvanotaktische Bewegung von dem Pol wegführt, an dem die Zelle erregt wird und soweit das für kathodische Galvanotaxis zutrifft, muß man eine Erregung der Zellen an der Anode annehmen. Tatsächlich hat BANCROFT [2] bei kathodisch galvanotaktischer *Euglena* gefunden, daß sie sich stark kontrahiert, wenn sie bei Einstellung gegen die Anode durchströmt wird. Aber auch in anderen Fällen, in denen man, wie etwa bei *Volvox*, die Galvanotaxis umkehren kann, muß man wohl für die eine Art der Galvanotaxis Erregung an der Anode annehmen, denn der Bewegungsmechanismus ist für beide Arten der Galvanotaxis derselbe, nur mit umgekehrter Beziehung zur Stromrichtung.

Die reizphysiologisch gut bekannten und viel untersuchten Zellen, wie tierische Nerven- und Muskelzellen, die erregungsleitenden Zellen sensitiver Pflanzen und die Characeenzellen werden an der Kathode erregt. Ihr Protoplasma ist gegenüber dem Außenmedium 60—150 mV negativ und man nimmt heutzutage vielfach an, daß die Herabsetzung dieser Spannung am Plasmalemma, wie sie an der Kathode eintritt, zur Erregungsauslösung führt. Auch bei Zellen mit Erregungsauslösung an der Anode ist das Protoplasma elektrisch negativ gegenüber dem Außenmedium anzunehmen, denn eine umgekehrte Spannung wurde an keiner Zelle festgestellt und bei zwei Objekten mit Erregungsauslösung an der Anode liegen Messungen vor: bei *Physarum polycephalum* fanden DIANNELIDIS und UMRATH das Protoplasma während der Bewegung auf Agarnährboden etwa 26 mV negativ, während der Bewegung auf Glas etwa 69 mV negativ gegenüber dem Außenmedium und bei *Amoeba proteus* fand UMRATH das Protoplasma etwa 18 mV negativ gegenüber dem umgebenden Wasser. Vielleicht handelt es sich bei den Zellen mit Erregungsauslösung an der Anode um solche, bei denen die Spannung am Plasmalemma relativ gering ist. Es wäre dann die Vorstellung zu prüfen, daß es bei der Erregungsauslösung auf die Erreichung einer gewissen labilen Spannung am Plasmalemma ankommt. Dies könnte bei Zellen mit einer hohen Spannung am Plasmalemma durch ihre Herabsetzung an der Kathodenseite, bei Zellen mit einer niedrigen Spannung am Plasmalemma durch ihre Erhöhung an der Anodenseite geschehen. Bei solchen Zellen müßte die Spannung zwischen Protoplasma und Außenmedium bei Reizen zunächst ansteigen, ehe das Aktionspotential mit seinem Spannungsrückgang oder seiner Spannungsumkehr eintritt. Ein solches Verhalten hat UMRATH bei

Amoeba proteus auch in einzelnen Fällen bei schwachen Reizen beobachtet. Vielleicht dauert der Spannungsanstieg nach stärkeren Reizen kürzer und wurde deshalb bisher übersehen.

Literatur.

Abbott, J. F., and A. C. Life: Galvanotropism in bacteria. Amer. J. Physiol. **22**, 202—206 (1908).

Bancroft, F. W.: [1] The mechanism of the galvanotropic orientation in *Volvox*. J. of Exper. Zool. **4**, 157—163 (1907). — [2] Heliotropism, differential sensibility, and galvanotropism in *Euglena*. J. of Exper. Zool. **15**, 383—428 (1915). — Bruck, E.: Experimentelle Untersuchungen an den Schwärmern von *Chromulina Rosanoffii*. Diss. Breslau 1921.

Carlgren, O.: Über die Einwirkung des constanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen. Arch. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. **1900**, 49—76.

Diannelidis, Th., u. K. Umrath: Über das elektrische Potential und über den Erregungsvorgang bei dem Myxomyceten *Physarum polycephalum*. Protoplasma **42**, 312—323 (1953).

Gebauer, H.: Zur Kenntnis der Galvanotaxis von *Polytoma uvella* und einigen anderen Volvocineen. Beitr. Biol. Pflanz. **18**, 463—498 (1930).

Kôketsu, R.: Über die Wirkungen der elektrischen Reizung an den pflanzlichen Zellgebilden. J. Dep. Agricult., Kyushu Imp. Univ. **1**, 1—133 (1923).

Mast, S. O.: Response to electricity in *Volvox* and the nature of galvanic stimulation. Z. vergl. Physiol. **5**, 739—761 (1927). — Moore, A. R., and T. H. Goodspeed: Galvanotropic orientation in *Gonium pectorale*. Univ. California Publ. Physiol. **4**, 17—23 (1911).

Pearl, R.: Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain infusoria to the electric current. Amer. J. Physiol. **4**, 96—123 (1901). — Pfeffer, W.: Die Anwendung des Projectionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen. Jb. wiss. Bot. **35**, 711—745 (1900).

Terry, O. P.: Galvanotropism of *Volvox*. Amer. J. Physiol. **15**, 235—243 (1906).

Umrath, K.: Elektrische Messungen und Reizversuche an *Amoeba proteus*. Protoplasma **47**, 347—358 (1956).

Verworn, M.: Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Arch. **46**, 267—303 (1890).

Watanabe, A., M. Kodati u. S. Kinosita: Über die Beziehungen zwischen der Protoplasmaströmung und den elektrischen Potentialveränderungen bei Myxomyceten. Bot. Mag. **51**, 337—348, Japanisch u. dtsch. Zus.fass. 348—349 (1937).

Die physiologische Anatomie seismonastisch reaktionsfähiger Organe.

Von

Hermann v. Guttenberg.

Mit 19 Abbildungen.

Als seismonastisch bezeichnen wir nach PFEFFER, dessen Definition bis heute ihre Gültigkeit bewahrt hat, diejenigen Pflanzen, die auf Erschütterung, Stoß oder Zerrung mit nastischer Bewegung reagieren. Sie können auch durch einen Wasserstrahl oder durch Wind gereizt werden. Darin unterscheiden sie sich wesentlich von thigmotropen oder thigmonastischen Objekten, für die das letzte nicht zutrifft, die vielmehr nur durch Berührung oder Reibung seitens eines festen Körpers gereizt werden, also eine Art „Kitzelreizbarkeit" besitzen.

Dieser Abgrenzung nach wären hier folgende Objekte zu behandeln:

1. Die Filamente einer Anzahl von Pflanzen, so die der Cynareen, mancher Cactaceen, Berberidaceen, Portulacaceen sowie die von *Sparmannia* und *Abutilon*.
2. Die reizbaren Narben, wie sie z. B. *Mimulus* besitzt.
3. Eine Anzahl von Orchidaceen, die an ihren Blüten seismonastische Einrichtungen besitzen, die bei Insektenbesuch der Bestäubung dienen.
4. Die sog. „Klappenfallen" einzelner carnivorer Pflanzen.
5. Jene Leguminosen und Oxalideen, die mit ihren Blattgelenken seismonastisch reagieren.

Mit der physiologischen Anatomie seismonastisch reagierender Organe hat sich vor allem HABERLANDT (1901 und 1909) in grundlegenden Studien beschäftigt. In diesen Untersuchungen lag der Schwerpunkt bei den Einrichtungen, die der Reizaufnahme dienen, und die HABERLANDT als „Sinnesorgane der Pflanzen" bezeichnete. Auch wurde einiges über die Bewegungsgewebe mitgeteilt, doch blieben hier noch viele Fragen offen, die spätere Bearbeiter zu klären versuchten. Da Reizung und Reaktion nicht immer am gleichen Orte stattfinden, ergab sich auch die Frage, ob für die Reiz- oder Erregungsleitung besondere Strukturen oder Leitungsbahnen bestehen. In dieser Hinsicht war die Erkenntnis wichtig, daß es sich dabei wohl stets um den Transport spezifischer Stoffe handelt, deren Mobilisierung für das Eintreten der Reaktionen maßgeblich ist.

Es wäre also im folgenden über dreierlei Einrichtungen zu berichten, doch empfiehlt es sich nicht, nach einer solchen Einteilung zu verfahren. Überall handelt es sich um ein in den Einzelfällen sehr spezifisches Zusammenwirken aller der Seismonastie dienenden Faktoren, das nur verständlich ist, wenn vom ganzen Objekt ausgegangen wird. Daher soll die Beschreibung der eingangs gewählten Übersicht folgen.

1. Die reizbaren Staubblätter und Narben.

Die Filamente der Cynareen befinden sich in der reifen Blüte in turgescenter Hochspannung. Sie wölben sich dabei zwischen ihren beiden Befestigungsstellen, nämlich dem Blütengrund und den miteinander verwachsenen Antheren etwas

nach außen, besonders dann, wenn sie, aus der Blüte herauspräpariert, in Wasser gelegt werden. Es müssen also entweder die nunmehr konvexen Seiten ausgiebigere elastische Dehnbarkeit oder höheren Turgordruck besitzen, eine Frage, die bisher noch nicht studiert wurde. Das auffälligste an den Filamenten sind eigenartige Doppelhaare, die dadurch zustande kommen, daß benachbarte Epidermiszellen da, wo sie mit ihren Kurzwänden zusammentreffen, eine gemeinsame Papille vorwölben, die bei einigen Arten zu kürzeren, bei anderen aber recht langen Haaren auswachsen. Daß nicht das ganze Filament gereizt werden muß, vielmehr die Reaktion schon bei bloßer Berührung der Haare eintritt, hat wohl als erster H. MÜLLER (1881) festgestellt und später HABERLANDT (1909) und ZIEGENSPECK (1928) durch weitere Versuche erwiesen. Die Bewegung besteht bekanntlich in einer ausgiebigen Kontraktion der Filamente unter Geradestreckung; sie betrug in Versuchen PFEFFERS (1909) bei *Centaurea jacea* 10—30%. Künstlich lassen sich die Filamente sogar bis 100% dehnen, ohne daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird. Sämtliche Haare sind lebend, mit mäßig starken Protoplasten, also großem Zellsaftraum versehen. Die Wandbeschaffenheit ist wechselnd. Bei *Centaurea jacea* sind die Wände der Haare sehr dünn, diese selbst bis 0,35 mm lang. Gegen das obere Filamentende zu treten kürzere Haare und Doppelpapillen auf, bei denen eine Wandverdünnung am Scheitel besonders auffällt; sie erinnern an die „Fühlpapillen" anderer Filamente. *Centaurea montana* zeigt stark verdickte Haare, die indessen an der Basis gelenkartige Verdünnung aufweisen (Abb. 1). Bei *Centaurea cyanus* treten Haare lediglich an einem in der Mitte des Filamentes inserierten Haarkragen auf. Dünnwandigkeit scheint im ganzen vorzuherrschen, doch sind auch steife, derbe Haare bekannt geworden, so bei *Centaurea americana* durch LINSBAUER (1905).

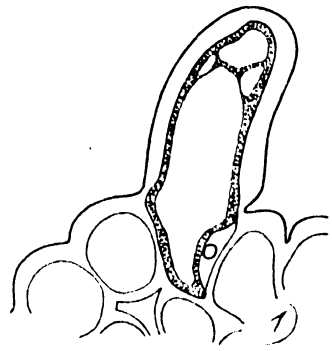


Abb. 1. *Centaurea montana*. Fühlhaar eines Filamentes; das Filament ist quer durchschnitten, man sieht daher nur eine Zelle des Fühlhaares. (Nach HABERLANDT.)

Die Filamente sind nicht nur durch Berührung der Haare, sondern auch durch Verbiegung reizbar. So können auch Filamente in den wenigen Fällen, wo Haare fehlen, auf diesem Wege gereizt werden, z. B. bei *Xeranthemum annuum* und *Echinops*-Arten. Hier liegen indessen auch abweichende Verhältnisse im ganzen Bau der Blüte vor.

Derbe Haare dürften im wesentlichen nur als Stimulatoren dienen, die bei Berührung den Reiz auf die Ansatzstelle übertragen. Das Auftreten der beschriebenen Papillen und Hautgelenke sowie die verbreitete Dünnwandigkeit der Haare machen es indessen sehr wahrscheinlich, daß sie selbst die Perzeptionsorgane darstellen.

Das Bewegungsgewebe von *Centaurea jacea* hat HABERLANDT in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie" beschrieben. Die Filamente besitzen zwischen einer derben, vorgewölbten Epidermis und einem zarten Zentralgefäßbündel ein derbwandiges „Parenchymgewebe", das im Querschnitt fast an ein Lückenkollenchym erinnert (Abb. 2). Der Längsschnitt lehrt, daß nur die Längswände verdickt, die Querwände aber besonders zart sind. Man sieht deutlich, daß es sich um eine Kammerung ursprünglich langgestreckter Elemente handelt. Auffällig sind sehr zahlreiche Tüpfel, die querspaltenförmig sich an allen Längswänden befinden. Ihre quere Lage, zu der noch eine Querstreifung in der Epidermis kommt, verraten auf das deutlichste eine gleichgerichtete Micellarstruktur; eine solche ist Voraussetzung für die leichte und ausgiebige Dehnbarkeit in der Organlängsrichtung. Der Chemismus der Wände wurde besonders von ZIEGENSPECK

(1928) untersucht. Die Längswände besitzen ein derbes Innenhäutchen, das aus Cellulose besteht. Die Dicke der Membran indessen wird durch die Mittellamelle bedingt. Diese färbt sich mit Jodjodkalium-Salzsäure blau und ist sehr stark quellbar. ZIEGENSPECK hat für diese Art von Membransubstanz den Namen Collose eingeführt. Die dünnen Querwände bestehen aus Cellulose und stehen mit den Innenlamellen in Verbindung. Auch die Verbindungswand der beiden Haarzellen zeigt, wie die ganzen Epidermiszellen, ein Innenhäutchen

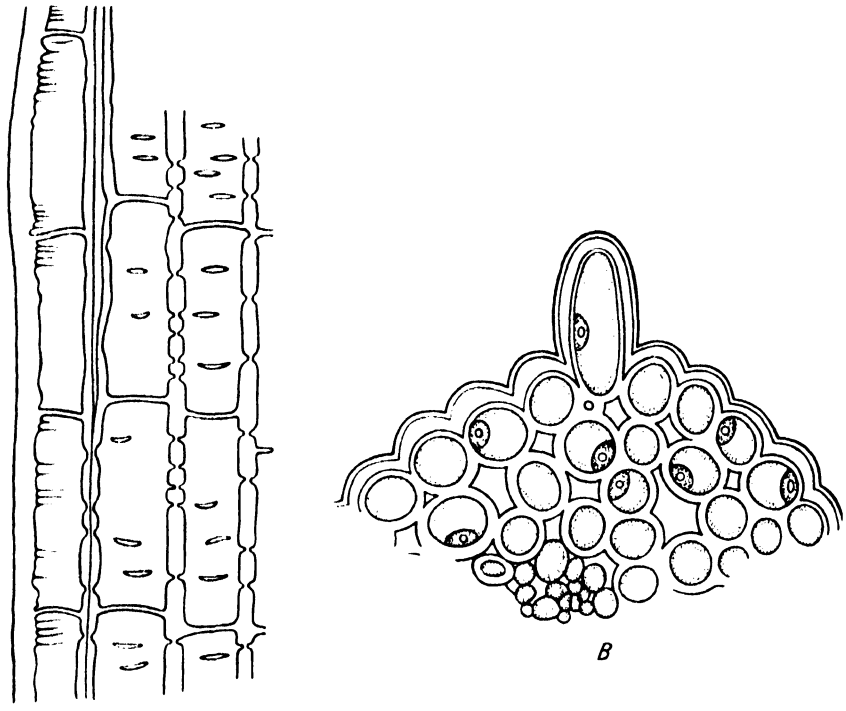


Abb. 2 A u. B. *Centaurea jacea*. A Peripherer Teil eines Längsschnittes durch das Filament. B Teil eines Querschnittes durch dieses. (Nach HABERLANDT.)

und dazwischen unmittelbar mit Jodjodkalium färbbares Amyloid. Dementsprechend sind auch die Haare kontraktil. Die Tüpfelung dürfte dem leichteren Austritt des Zellsaftes bei der Kontraktion dienlich sein, aber auch der „Reizleitung" dienen, über die nichts Näheres bekannt ist. Indessen enthalten die Schließhäute Plasmodesmen, die zweifellos bei der Membranverbiegung oder -kontraktion deformiert werden. Da schon die Berührung weniger Haare die Gesamtbewegung auslöst, muß sich der Reiz im Gewebe ausbreiten können; andererseits pflanzt er sich nicht von einem Filament auf das andere fort, wenn diese von den Antheren befreit sind, somit keine Zerrung der restlichen bewirken können. Die Verdrängung der Intercellularluft bei der Reizung wird nach COLLA (1937) dadurch bewirkt, daß sich die Zellen des Bewegungsgewebes bei der Kontraktion verbreitern und ihre Längswände sich unter Wasseraufnahme verdicken.

Die Filamente der *Berberis*-Blüten sind nur bei Berührung der konkaven Wölbung ihrer Innenseite reizbar. Diese Stelle zeichnet sich nach HABERLANDT (1906) durch den Besitz besonderer papillöser Epidermiszellen aus. Die Papillen fehlen der nicht reizbaren Ansatzstelle und nehmen gegen das obere Ende an Höhe ab. Ihrer Lage nach befinden sie sich also in der reizbaren Zone, auch läßt sich zeigen, daß hier eine leichte Berührung zur Auslösung der Bewegung führt, während sonst nur durch derbes Verbiegen des ganzen Filamentes eine Bewegung ausgelöst werden kann. Die papillösen Zellen sind reich an Plasma. Die vorgewölbte Außenwand ist mäßig dick, und es tritt in ihr knapp über

der Ansatzstelle der Papille eine auffällige gelenkartige Einschnürung auf; an den Zellecken vertieft sie sich zu einem zarten Tüpfelkanal (Abb. 3). Die gelenkartige Verdünnung der Außenwand erleichtert die Deformation des Plasmas bei Berührung.

Das kontraktile Bewegungsgewebe (Schwellgewebe) liegt nach eigener Betrachtung (v. GUTTENBERG 1926) sowie nach BÜNNING (1929) und COLLA (1937) ausschließlich auf der Innenseite des basalen Filamentstückes. Am Querschnitt sieht man Zellen von rundlichem Umriß mit collenchymähnlicher Verdickung, dazwischen Intercellularen. Der Längsschnitt lehrt, daß es sich um langgestreckte Schläuche handelt. Nach BÜNNING (1929) sind die Zellen der Innenseite der Filamentbasis mit Wänden versehen, die in Säuren und Laugen sehr stark aufquellen; sie sind dann gallertartig und unterscheiden sich damit völlig von der angrenzenden Oberseite.

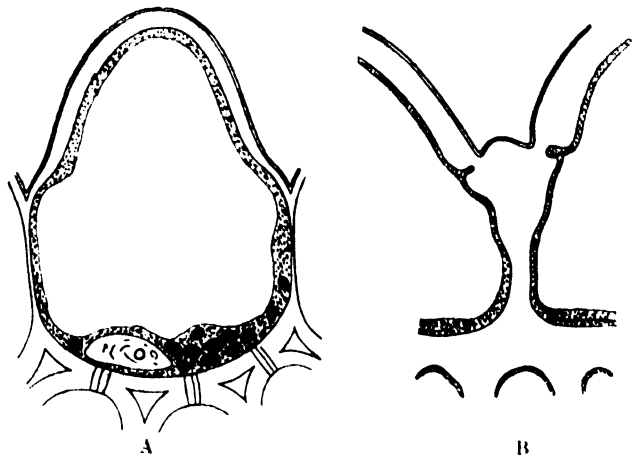


Abb. 3 A u. B. *Berberis vulgaris*. A Sinneszelle mit Fühlpapille auf der Oberseite des Filamentes. B Tüpfelartige Membranverdünnung der Papillenwand in den Zellecken. (Nach HABERLANDT.)

Cactaceen und Portulacaceen können insofern gemeinsam besprochen werden, als HABERLANDT bei ihnen gleichartige Einrichtungen für die Reizaufnahme vorfand. Die zahlreichen Filamente der *Opuntia*-Blüte sind ringsum reizbar, trotzdem erfolgt die Bewegung stets gegen den Griffel zu. Sämtliche Epidermiszellen besitzen in der Mitte eine papillöse Vorwölbung, an der sich Außenwand und Cuticula erheblich verdünnen, so daß das Protoplasma an dieser Stelle leicht durch Druck deformiert werden kann (Abb. 4). Dies veranlaßte HABERLANDT, hier von Fühlpapillen zu sprechen, oder wenn diese niedrig bleiben, auch von Fühltüpfeln. In der Tat ist die Ähnlichkeit mit den Fühltüpfeln mancher Cucurbitaceen-Ranken überraschend. *Cereus speciosus* zeigt ganz ähnliche Verhältnisse. Für *Opuntia* bildet HABERLANDT auch das Bewegungsgewebe im Querschnitt ab. Es entspricht hier weitgehend dem der *Centaurea*-Filamente, da zwischen derb-dickwandigen Elementen reichlich Intercellularräume auftreten. *Portulaca grandiflora* verhält sich in der Reizbarkeit der Filamente wie die Cacteen, fast alle Epidermiszellen besitzen Fühlpapillen.

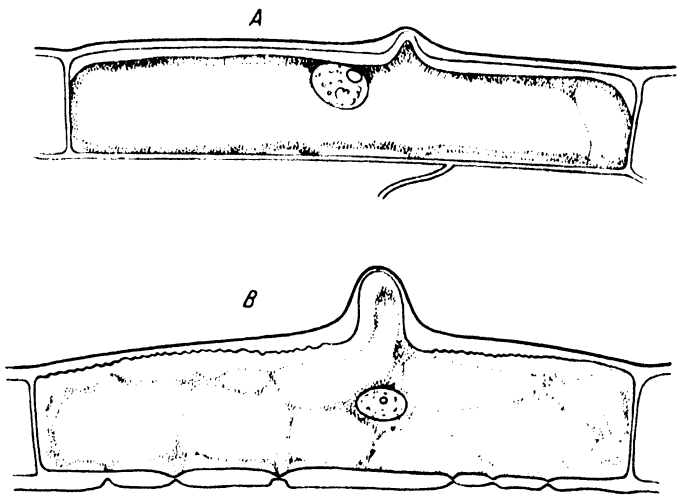


Abb. 4 A u. B. A Plasmolysierte Epidermiszelle eines Filamentes von *Portulaca grandiflora* mit einer Fühlpapille (Längsschnittansicht). B Desgleichen von *Opuntia vulgaris* (Alkoholmaterial). (Nach HABERLANDT.)

Von Malvaceen wurde nur *Abutilon striatum* näher untersucht. Die ringsum reizbaren freien Oberteile der Filamente zeigen eine auffällige Einrichtung in

ihrer Epidermis. Zunächst erscheint diese für Reizung ungeeignet, da die schalenförmig gewölbte Außenwand einen derben Cuticulabelag besitzt. Am Grunde der Wölbung aber, nahe den sehr zarten Radialwänden, verjüngt sich die Cuticula bis auf einen hauchdünnen Saum, und da auch der Celluloseanteil der Außenwand sehr dünn ist, entsteht hier ein auffälliges Hautgelenk (Abb. 5). In der Tat knickt diese Stelle beim Anfertigen von Handschnitten regelmäßig ein; auf diese Weise kann Druck von außen zur Plasmadeformierung führen.

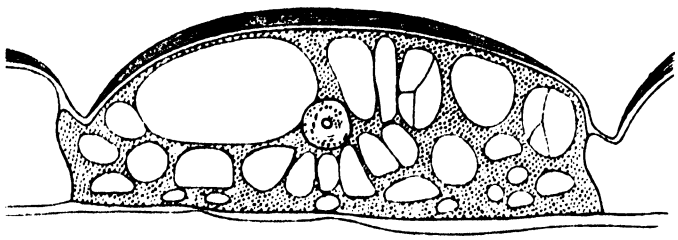


Abb. 5. *Abutilon striatum*. Sinneszelle eines Filamentes; Außenwand eingedrückt; die verdünnte Stelle rechts hat eine Einknickung, die links eine Ausbuchtung erfahren. (Nach HABERLANDT.)

Bei *Sparmannia africana* ist vorwiegend die Rückenseite der Filamente reizbar. Dies trifft nicht nur für die fertilen inneren Staubblätter, sondern auch für die peripheren Staminodien zu. Daß diese auch reizbar sind, steht offenbar im Zusammenhang mit der Tatsache, daß hier eine sehr deutliche Reizleitung von Filament zu Filament erfolgt; Berührung eines Staminodiums veranlaßt also auch fertile Staubblätter zur Bewegung nach innen zu. Die Filamente besitzen in größerem Abstand voneinander einige nach unten gekehrte zahnartige Vorsprünge, die schon mit freiem Auge erkennbar sind. Daß diese zur Reizbarkeit in Beziehung stehen, ergibt sich daraus, daß die Reizung sofort

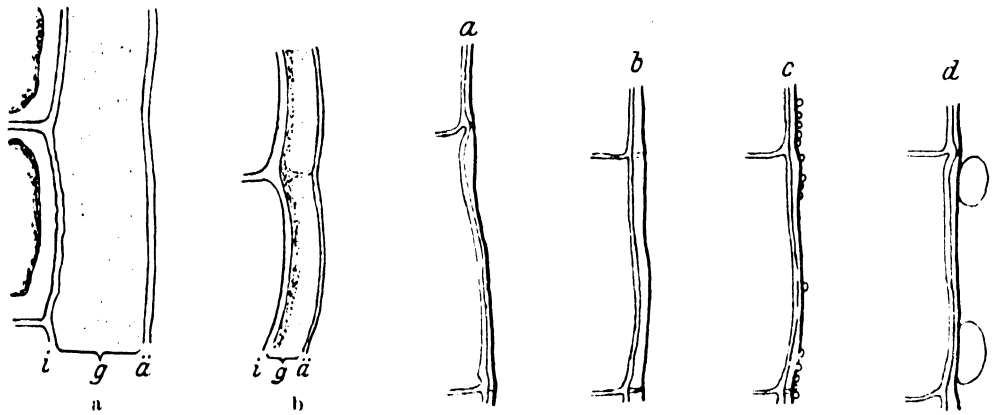


Abb. 6a u. b. Abb. 7a—d.

Abb. 6a u. b. *Sparmannia africana*. a Äußere Zellmembran einer reizbaren Epidermiszelle in verdünnter Schwefelsäure gequollen; *i* innere; *ä* äußere; *g* gequollene Lamelle. b Wie a, aber aus einer Blütenknospe. (Nach BÜNNING.)

Abb. 7a—d. *Sparmannia africana*. Wie Abb. 6, aber nicht gequollen; das Staubgefäß befindet sich in Luft a Vor der Reizung; b während der Reaktion; c etwas später als b; d nach mehrfacher Reizung. (Nach BÜNNING.)

eintritt, wenn man mit einem Haar entlang des Staubfadens von unten nach oben streift, indessen die umgekehrte Richtung die Bewegung erst nach mehrmaligem Streifen auslöst. Die Vorsprünge sind Epidermisfalten, die unter sich einen Luftraum freilassen, den einige schwammparenchymatische Elemente durchziehen. Die Zähne dürften im wesentlichen als Stimulatoren dienen, in dem sie bei Reibung eine Zerrung des Filamentgrundes bewirken. Diese führt dann zur Bewegung.

Zur Ausführung der Bewegung besitzt *Sparmannia* nach BÜNNING (1929, 1930a, b) ein besonderes Kontraktionsgewebe. Es handelt sich um eine größere Anzahl von Epidermiszellen an der Basis der Filamentinnenseite, die eine besondere Membranbeschaffenheit zeigen. Unter einer zarten Cuticula liegt eine Zwischenlamelle, auf die eine Innenlamelle folgt. Diese besteht aus Cellulose,

ist sehr dehnsam und offenbar der Träger der Kontraktilität. Die Zwischenlamelle dagegen ist außerordentlich quellbar (Abb. 6). Nach der Reizung erscheint sie verdickt; sie dürfte chemisch der sog. „Collose" ZIEGENSPECKs entsprechen. BÜNNING spricht von „Amyloid, Hemicellulose oder ähnlichen Stoffen". Die Verdickung erfolgt unter Wasseraufnahme. Das ergibt sich daraus, daß bei erneuter Streckung der Filamente Wassertropfen nach außen abgeschieden werden (Abb. 7).

Die büschelartig angeordneten Filamente von *Helianthemum vulgare* können sich bei Berührung an der Basis nach außen krümmen. Empfindlich ist die untere Epidermis des Filamentes, doch zeigt sie keinerlei besondere Einrichtung für diese Aufgabe. Auch KNOLL (1914) fand bei seiner Untersuchung von *Cistus salvifolius* keine besonderen Strukturen. Das ist insofern nicht verwunderlich, als bei den Cistaceen offenbar im wesentlichen die Verbiegung der Filamente als Reizanlaß dient; sie kommt infolge der dichten Anordnung der Staubblätter praktisch bei jeder Reizung zustande. Das Bewegungsgewebe ist hier zart zeigt aber wieder reichliche Intercellularen (Abb. 8). Die Aizoaceen schließen sich in ihrem Verhalten dem der Cistaceen an, doch fehlen für beide Familien genauere Untersuchungen.

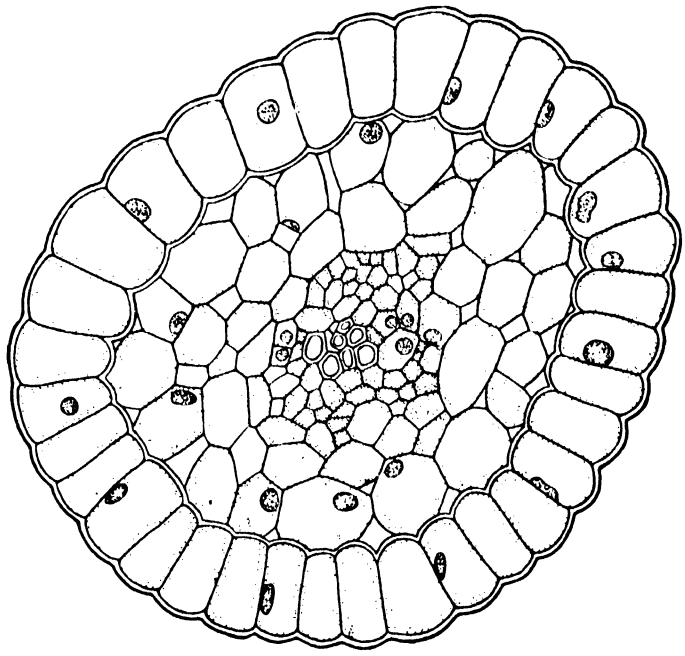


Abb. 8. Querschnitt durch das Filament von *Cistus*. (Nach KNOLL.)

Für manche Pflanzen (besonders Arten von *Mimulus*, *Martynia* und *Goldfussia*) wurde eine Reizbarkeit von Narben bekannt, wobei es zu einem Bewegungsvorgang kommt, der meist in einem Zusammenklappen vorher gereizter Narbenlappen besteht. Reizanlaß scheint allgemein die Verbiegung der Narben zu sein, besonders eine solche nach rückwärts. Indessen ist anzunehmen (LUTZ 1911), daß auch größere Narbenpapillen als Stimulatoren wirksam sind. Das Bewegungsgewebe liegt nach LUTZ (1911), BÜNNING (1929) und COLLA (1937) auf der Innenseite und besteht aus langgestreckten „collenchymatischen" Zellen. Es wurden hier Verkürzungen bis etwa 20% beobachtet. In Wirklichkeit handelt es sich indessen nicht um Collenchym, sondern nach BÜNNING (1928/29) wieder um äußerst quellbare Membranen von „Collose"- oder „Amyloid"-Natur (Abb. 9). BÜNNING vertritt die Ansicht, daß alle diese Zellen längere Zeit ihren Jugendcharakter und damit hohe Membranquellbarkeit behalten. Über die Anatomie des reizbaren Gynostemiums von *Stylidium*-Arten machte GOEBEL (1924) einige Angaben. Das Gynostemium (zwei mit dem Griffel verwachsene Filamente)

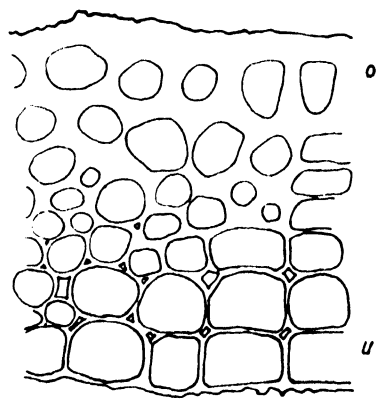


Abb. 9. *Martynia proboscidea*. Teil eines Querschnittes aus einem Narbenlappen in verdünntem Eau de Javelle gequollen. *u* Unter-; *o* Oberseite. (Nach BÜNNING.)

krümmt sich erst gegen das gegenüber liegende kleine „Labellum" der Blüte und zwar besonders in einem basalen Gelenk. In diesem tritt außen ein Schwellparenchym auf, das bei Berührung seinen Turgor verliert, worauf die plötzliche Expansion der komprimierten Konkavseite zum Zurückschnellen führt. Das Schwellgewebe besitzt stark quellbare Wände und kann sich neuerlich spannen. Bei *Stylidium graminifolium* fand HABERLANDT (1906) an der Gelenkaußenseite epidermale Fühlpapillen.

2. Orchideenblüten.

In Orchideenblüten wurden mehrfach seismonastisch funktionierende Einrichtungen beobachtet. So beschrieb HABERLANDT (1906) ein aktives Bewegungsgewebe am „Nagel" des Labellums von *Pterostylis curta* (Abb. 10). Bei leisem Druck auf dieses Organ klappt es gegen die Säule. Der gelenkartige Nagel weist ein „collenchymatisches" Binnengewebe auf, das sehr an das der *Centaurea*-Filamente erinnert. Das Labellum besitzt auf der Lippenplatte ein Anhängsel mit Pinselhaaren, die vermutlich der Reizperzeption dienen. Auch *Masdevallia muscosa* zeigt ein Bewegungsgelenk unter der Lippenplatte, doch ist dessen Anatomie nicht beschrieben worden. Eine „Fühlleiste" am Labellum mit zarter papillöser Epidermis dient der Reizaufnahme.

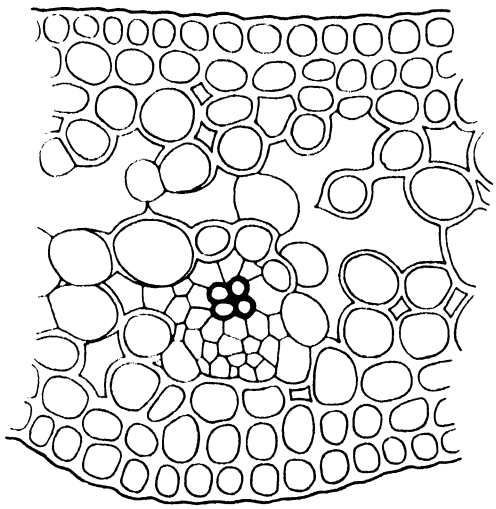


Abb. 10. *Pterostylis curta*. Teil eines Querschnittes durch den Nagel. (Nach HABERLANDT.)

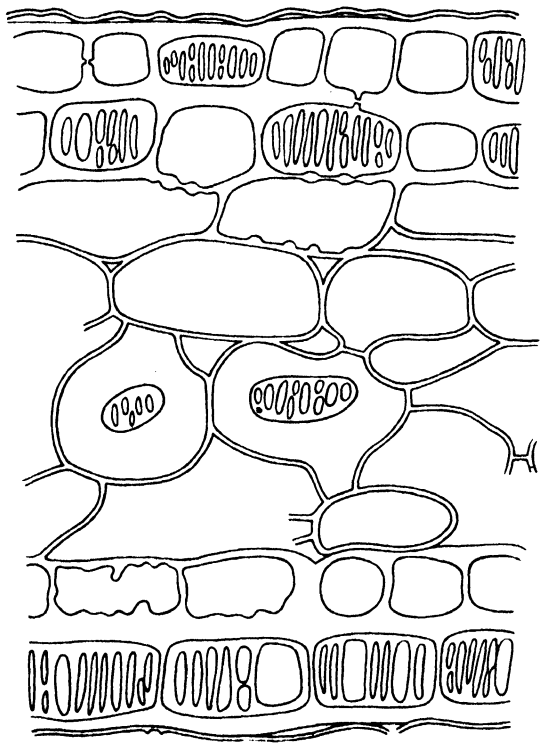


Abb. 11. *Ploccoglottis quadrifolia*. Medianer Längsschnitt durch das Labellum etwas über dem Ansatz der Säule. Die Oberseite des Bildes entspricht der Oberseite der Lippe. (Nach V. GUTTENBERG.)

In allen Einzelheiten wurde vom Verfasser (1933) die Bewegung der Lippe von *Plocoglottis quadrifolia* studiert. Das Labellum ist im ungereizten Zustand vorgestreckt und bildet dabei mit der Säule einen Winkel von etwa 90°; nach der Berührung klappt es hoch und preßt sich der Säule an, die sich der Lippe entgegenbewegt. Als Bewegungsgewebe funktionieren die verdickten Epidermen des Labellums, die von ein bis zwei collenchymähnlichen Zellenreihen unterlagert sind. Alle diese derben Wände sind sehr stark quellbar und dehnsam und geben „Collenchymreaktionen". Zahlreiche Tüpfel verlaufen quer zur Kontraktionsrichtung (Abb. 11). Zunächst erfolgt, noch in der Knospe, eine autonome Entfaltungsbewegung, die das Labellum durch Wasseraufnahme wie

eine Feder spannt; bei Berührung tritt ein plötzlicher Verlust der Semipermeabilität und dabei die Kontraktion ein. Der rasche Wasseraustritt wird durch eine Fülle von spaltenförmigen Tüpfeln erleichtert, die quer zur Bewegungsrichtung liegen. Sie weisen damit auf die für die Dehnung notwendige Querstruktur hin.

Die Abschleuderung des Pollinariums der Catasetiden erfolgt bei antennenführenden Cataseten nach Berührung oder Verbiegung dieser Organe, bei dem antennenlosen *Catasetum discolor* var. *roseo-album (Catasetum ciliatum)* bei leisem Druck auf die Lippe. Es liegt hier also ein Grenzfall zwischen Seismo- und Thigmonastie vor. Zum Verständnis des ganzen Vorgangs muß bemerkt werden, daß der um das Rostellum gewölbte Stipes einen Teil dieses Organes darstellt, sich aber allmählich durch ein zartes Trennungsgewebe von diesem löst. Die konvexe Außenseite des Stipes besitzt eine ganz ungewöhnliche Epidermis, von deren Bau die Abbildung eine Vorstellung gibt (Abb. 12); ihr folgen langgestreckte, stark verdickte Zellen, deren Ausdehnung durch den Verband unmöglich gemacht wird; sie befinden sich also in Druckspannung. Ihre quere Tüpfelung zeigt die für eine ausgiebige Dehnung notwendige Querstruktur an. Eine Reihe von Versuchen, die der Verfasser an reichlichem Material durchgeführt hat (v. Guttenberg 1908, 1915, 1928, 1930, 1933), ergab, daß die explosive Abschleuderung durch zwei Faktoren bewirkt wird: einmal durch eine Turgorsenkung im Trennungsgewebe, die durch Zellkontraktion hier die letzten Verbände löst und zweitens durch den Spannungsausgleich in dem nunmehr befreiten Stipes. Der erste Vorgang ist ein typischer Reizvorgang, der zweite eine Explosionserscheinung, bewirkt durch den nunmehr möglichen Ausgleich der hohen Gewebespannung. Die Antennen, zwei seitlich der Säule entspringende, hohle, hornartige Gebilde, dienen entweder als Stimulatoren oder sind selbst reizbar, wobei papillöse Vorwölbungen von Epidermiszellen mitwirken dürfen. Auch im ersten Falle liegt eine Reizerscheinung vor, da der Ort der Deformation vom Orte der Ablösung weit entfernt ist.

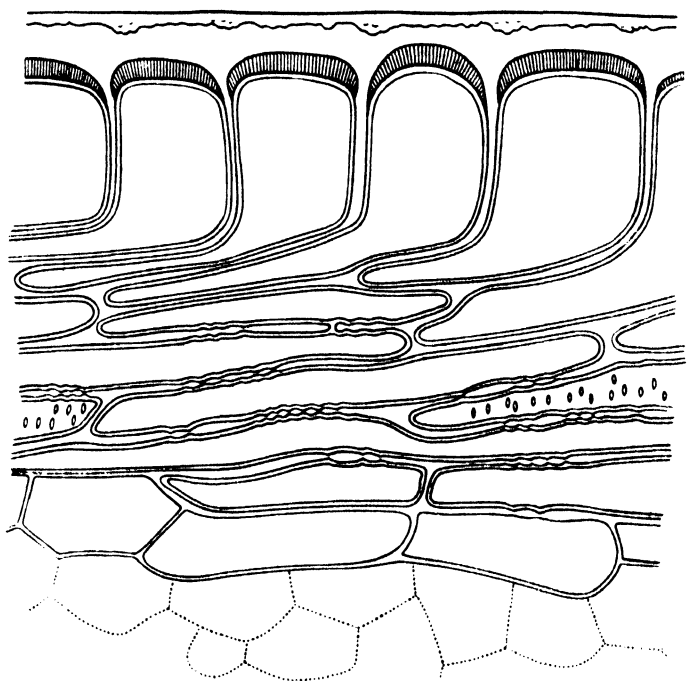


Abb. 12. *Catasetum fimbriatum*. Längsschnitt durch den Stipes, die punktierten Zellen sind das Trennungsgewebe. (Nach v. Guttenberg.)

3. *Dionaea muscipula* und *Aldrovanda vesiculosa*.

Über die physiologische Anatomie der Klappenfallen von *Aldrovanda vesiculosa* und *Dionaea muscipula* haben Ashida (1934), Haberlandt (1906) und v. Guttenberg (1925) gearbeitet. Wir wollen zuerst *Aldrovanda* betrachten, da hier die Verhältnisse in manchem einfacher liegen. Die Fühlborsten dieser Pflanze hat Haberlandt (1906) beschrieben. Sie treten in großer Anzahl,

30—40, auf der ganzen Spreite, in Mehrzahl dem Medianus genähert, auf. Die 0,45—0,60 mm langen Borsten bestehen in ihrem unteren Teil aus vier, in ihrem oberen aus zwei nebeneinanderverlaufenden Zellreihen, die in 5—7 Etagen angeordnet sind (Abb. 13). Zu unterst liegt ein kurzes Fußstück, es folgen eine, selten mehr Etagen derbwandiger schmaler Zellen und nun eine kurze zartwandige. Diese stellt ein Gelenk dar, da die Membran sich hier außerordentlich verdünnt. Auch ist diese von besonderer chemischer Beschaffenheit, da sie sehr leicht aufquillt und sich nicht mit Chlorzinkjod färbt. Die starke Dehnbarkeit dieser Stelle läßt sich leicht experimentell erweisen. Als Inhalt tritt reichliches Plasma mit spindelförmigen Kernen auf. Die inneren Längswände sind reichlich getüpfelt, Plasmodesmen führen zu den Langzellen der Borsten. Solche bilden dann in zwei Etagen das obere Borstenende. Wird dieses seitlich gestoßen, so knickt die Gelenkstelle ein. Der obere Teil wirkt also als Stimulator, das Gelenk dient der Deformierung des Plasmas.

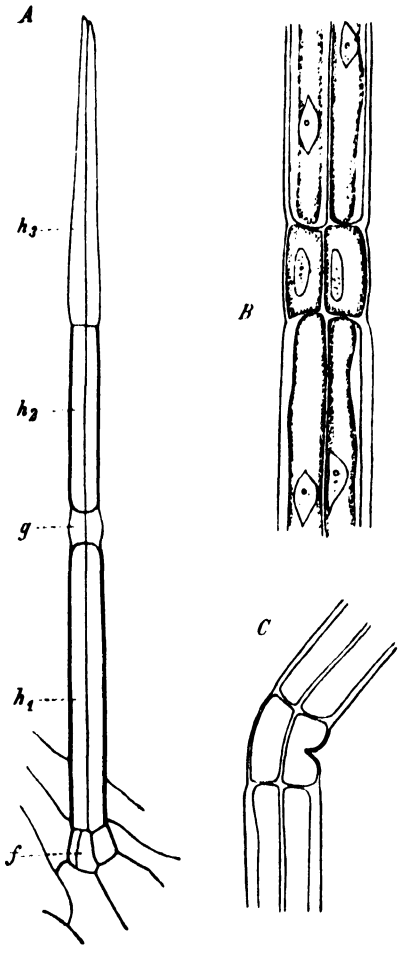


Abb. 13 A—C. *Aldrovanda vesiculosa*. A Ein Fühlhaar (schwach vergrößert); *f* Fußstück; h_1, h_2, h_3 die langzelligen Etagen mit dickeren Außenwänden; *g* reizperzipierendes Gelenk. B Gelenk mit den angrenzenden Teilen des Haares. C Gelenk im gebogenen Zustande. (Nach HABERLANDT.)

Die Blattspreite besteht, abgesehen von der Mittelrippe, bloß aus drei Zellenlagen. Ihre Form kann als bekannt vorausgesetzt werden, auch braucht auf die verschiedenartigen Drüsen nicht näher eingegangen zu werden. Wichtig war der Befund ASHIDAS, daß die Mittelrippe und ein beiderseits anschließender Streifen sich an der Bewegung nicht beteiligen, ebensowenig die Randpartien. Kontraktil ist lediglich eine Mittelzone, an der sich auch Änderungen im Bau und Anordnung der Zellen erkennen lassen. Die beiden Epidermen sind hier in *querer* Richtung zum Organ gestreckt, zwischen ihnen treten erheblich derbere Schlauchzellen auf. Die Elastizität der Wandungen nimmt von der Oberseite zur Unterseite erheblich zu. Bei Vollturgescenz des Blattes haben also die zweite und dritte Lage das Bestreben, die Spreite zu krümmen. Dem leistet die erste Schicht (obere Epidermis) Widerstand, woraus ein unstabiles Gleichgewicht entsteht. Die Reizung führt zu einer starken Turgorsenkung in der inneren Epidermis; diese ist also die reizbare Schicht. Die beiden Außenlagen können sich nunmehr verlängern, woraus der Bewegungsvorgang resultiert. Ich schließe mich dieser Erklärung durchaus an, glaube nur, daß die eigentliche Schwellschicht die Mittelschicht ist, da sie, anatomisch gesehen, ein typisches Schwellgewebe darstellt. Die nötige Wasseraufnahme kann durch das Bündelsystem erfolgen, die Wasserabgabe seitens der inneren Epidermis dürfte weniger in Frage kommen, da sich diese infolge der geringen Wandelastizität nur schwach verkürzt.

Die Fühlborsten von *Dionaea* wurden von HABERLANDT (1906) sehr exakt untersucht. Ihr Bauprinzip entspricht durchaus dem von *Aldrovanda*. Auf einen breiten parenchymatischen Sockel folgt das Gelenk. Dieses besitzt einen Außenkranz, großer sehr plasmareicher Zellen, die in ihrer derben Außenwand eine gemeinsame, tief einschneidende kreisrunde Rinne aufweisen, also eine

typische präformierte Gelenkstelle (Abb. 14 und 15). Der äußere Zellenkranz umgibt eine wenige Zellen breite Binnenpartie, die nach allen Seiten hin reichlich getüpfelte Wände zeigt. Der folgende Stachel besteht aus fast bastförmigen, aber lebenden Zellen. Seine Rolle als Stimulator ist klar.

Eine genaue Untersuchung des Blattbaues wurde vom Verfasser vorgenommen (Abb. 16). Der Spreitenteil des Blattes besitzt Epidermen, die aus langgestreckten Elementen bestehen; diese verlaufen *senkrecht* zur Mittelrippe, liegen also parallel zur Krümmungsebene. Sie haben den Charakter mechanischer Zellen, die der Unterseite sind sogar prosenchymatisch geformt. Die Außenwand ist oberseits derber als auf der Unterseite. Es folgen parallel dazu liegende schmale Assimilationszellen in 1—2 Lagen, und das ganze Innere wird von zartwandigen langen Schlauchzellen erfüllt, die wieder in gleicher Richtung liegen. Ihre Wände geben Amyloidreaktionen. Das anatomische Bild lehrt also, daß ein typisches Schwellgewebe die Hauptmasse des Blattes bildet. Daß es sich um ein solches handelt, ist leicht zu erweisen. In Wasser gelegte Flächenschnitte beider Blattseiten rollen sich sofort so ein, daß die Epidermen konkav werden, Plasmolyse führt wieder zur Abflachung. Die elastische Dehnbarkeit der Schlauchzellen ist sehr beträchtlich, die Verkürzung bei Plasmolyse beträgt 16—20%. Im Verbande verhindern die Epidermen die Absättigung und Verlängerung der Schlauchzellen, in denen ein Druck von etwa 14 Atmosphären herrscht. Zwischen den beiden Epidermen besteht ein großer Unterschied in der Dehnbarkeit: die der Unterseite ist außerordentlich dehnsam, die der Oberseite sehr gering; selbst in

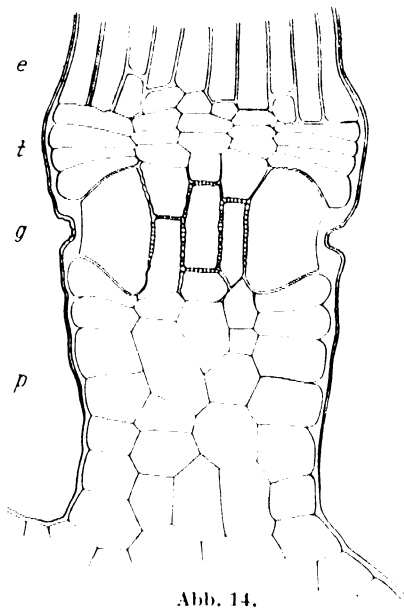


Abb. 14.

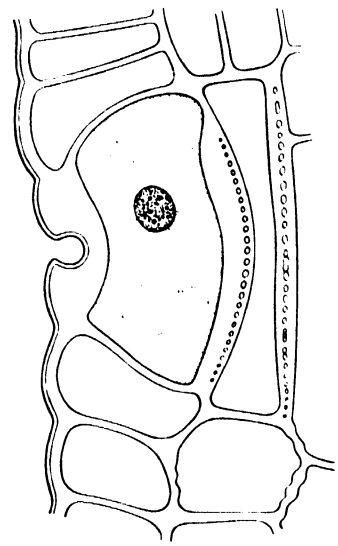


Abb. 15.

Abb. 14. *Dionaea muscipula*. Längsschnitt durch den unteren Teil einer Fühlborste. *p* parenchymatisches Postament der Borste; *g* reizperzipierendes Gelenk; *t* tafelförmige Zellen über dem Gelenk; *e* gestreckte Endzellen der Borste. (Nach HABERLANDT.)

Abb. 15. *Dionaea muscipula*. Eine Sinneszelle der Fühlborste mit ihrem Protoplasten. (Nach HABERLANDT.)

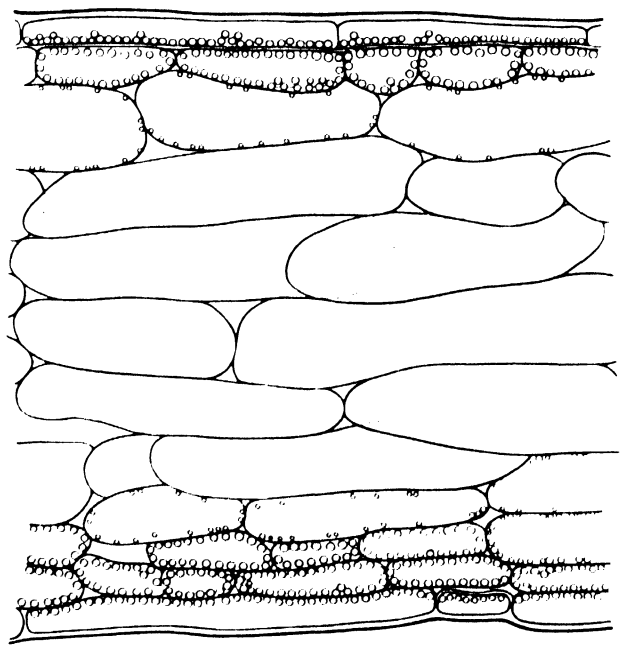


Abb. 16. *Dionaea muscipula*. Querschnitt durch den mittleren Teil einer Blattspreitenhälfte. (Nach v. GUTTENBERG.)

plasmolysierten Oberflächenschnitten erscheint sie gegenüber dem Schwellgewebe etwas verkürzt. An herausgeschnittenen Blattstücken, die durch den Eingriff stärker gereizt sind, läßt sich die innere Epidermis durch 3—5% KNO_3 eben plasmolysieren, ihre Protoplasten haben also die Semipermeabilität durch die Reizung nicht verloren. Andererseits ist ihre Saugkraft gegenüber der äußeren Epidermis herabgesetzt, denn diese wird durch die angegebene Konzentration noch nicht plasmolysiert, was wohl daran liegt, daß sich die elastischen Wände erst stark verkürzen. Nach dem Verschluß beginnen die Zellen der Außenseite ihre Verlängerung durch Membranwachstum zu fixieren, was zu einer Abflachung der Spreitenhälfte führt. Der Medianus ist an der Bewegung nur indirekt beteiligt. Seine Epidermiszellen sind kurz und längsorientiert, also zu denen der Flächen gekreuzt. Zwischen ihnen liegt gleichfalls ein Schwellgewebe. Dieses funktioniert indessen nur derart, daß sich die leichte Krümmung des Medianus verstärkt, seine Konkavität auf der Unterseite also zunimmt. Das preßt aus einfachen mechanischen Gründen die Spreitenhälften noch fester aneinander.

Verschiedene Versuche führten mich in meiner Arbeit, die der von ASHIDA vorausging, zu der Auffassung, daß die Bewegung auf folgende Weise zustande käme: das Schwellgewebe nimmt aus den Leitungsbahnen Wasser auf, die obere Epidermis ist eine Sperrschicht, die untere gibt nach; das müßte zur Einkrümmung führen. Ein Vergleich zu allen anderen Bewegungsmechanismen dieser Art hätte zwar zu der naheliegenden Annahme führen müssen, daß als Reizeffekt eine Turgorsenkung der inneren Epidermis anzunehmen sei und nicht bloß ihr Widerstand gegen Dehnung. Verschiedene Versuche sprachen indessen dagegen. Ich will davon nur zwei anführen. Erstens ist eine Verkürzung der Epidermiszellen der Innenseite nicht festzustellen. Diesen Einwand möchte ich nunmehr zurücknehmen. Bei nicht elastischen Zellen, wie es die der inneren Epidermis sind, hebt nämlich schon ein geringer Wasserverlust die Wandspannung auf, und das genügt, um den Widerstand bei einer Gewebespannung stark herabzusetzen. Schwerer wiegt eine zweite Beobachtung. Ich brachte auf die Innenfläche 50% Glycerin und erwartete daraufhin Plasmolyse der oberen Epidermiszellen und sofortigen Verschluß des Blattes. Ein solcher trat indessen nicht ein, Berührung der Borsten führte zu langsamem Verschluß. Dieser Versuch schien mir gegen die Annahme, daß sich das Blatt infolge Turgorverlustes der inneren Epidermis schließe, zu sprechen. Dem hält ASHIDA entgegen, daß der Wasserentzug infolge der Cutinisierung der Epidermis nur ein geringer sei und daß so verlorenes Wasser sofort von der Innenseite her aus dem Schwellgewebe wieder aufgenommen werde. Ich halte dies aus dem Grunde für möglich, weil die oberen Epidermiszellen eine sehr hohe Inhaltssaugkraft besitzen; das ist auch erforderlich, da sie sonst den Gegendruck des Schwellgewebes im ungereizten Blatt nicht kompensieren könnten. Auch ich hatte an die Cutinisierung gedacht, aber darauf hingewiesen, daß ein leichter Wasserentzug durch die Drüsen möglich wäre. Indessen muß zugegeben werden, daß diese innen an das Schwellgewebe grenzen, also eher diesem Wasser entziehen dürften als der Epidermis. Ich habe darauf seinerzeit hingewiesen, indem ich schrieb: „... und schließlich führt alleinige Plasmolyse der Oberseite nicht zum Verschluß, was nur so zu erklären ist, daß die dadurch ihres Wassers beraubten Zellen auf der anderen Seite solches den Nachbarzellen der Unterseite entnehmen, so daß es wohl zu einer Gesamtwasserabgabe kommt, nicht aber zu einseitiger Herabsetzung des Turgors. Der Gesamtabgabe entspricht die Verlangsamung der Bewegung". So legt der Vergleich mit *Aldrovanda* und anderen ähnlichen Bewegungsmechanismen es doch sehr nahe, anzunehmen, daß auch bei *Dionaea*

eine Turgorsenkung im Sperrgewebe — der inneren Epidermis — die Ausdehnung des Schwellgewebes ermöglicht. Diese muß auf der Außenseite am höchsten sein, weil die untere Epidermis im Gegensatz zur oberen stark elastisch und plastisch dehnbar ist. Für die Wiederöffnung eines durch längere Zeit gereizten Blattes ist Membranwachstum der Innenseite erforderlich.

4. Die Bewegungseinrichtungen von *Mimosa* und *Biophytum*.

Neben ihrer allgemeinen seismonastischen Reizbarkeit besitzt *Mimosa pudica* noch eine besondere, die bei Berührung der sensiblen unteren Polsterhälften in Erscheinung tritt. HABERLANDT fand an primären Hautgelenken hier eine größere Anzahl steil aufgerichteter Borsten. Es ergab sich, daß schon eine leichte Verbiegung einer dieser Borsten, etwa mit einem Barthaar, genügt, um eine sofortige Reaktion des Blattpolsters auszulösen. Die genauere Untersuchung dieser Trichome ergab, daß sie etwa 1—2,5 mm lang sind und aus einem Bündel prosenchymatischer Zellen bestehen, das gegen die Spitze zu sich konisch verjüngt (Abb. 17). Sämtliche Wände sind derb und verholzt. Dieser Teil der Borsten stellt einen Stimulator dar. Er sitzt nämlich einem Parenchymsockel auf, der bei Berührung der Borsten gezerrt oder gepreßt wird. Die Insertion des Stimulators in das Polstergewebe ist nicht überall gleich. Häufig sind Fälle, wo die derben Zellen auf einer Seite in die Erhebung hineinragen, so daß die Parenchymzellen einseitig dem Borstengrunde anliegen (Abb. 17). *Mimosa spegazzinii* besitzt ähnliche Borsten.

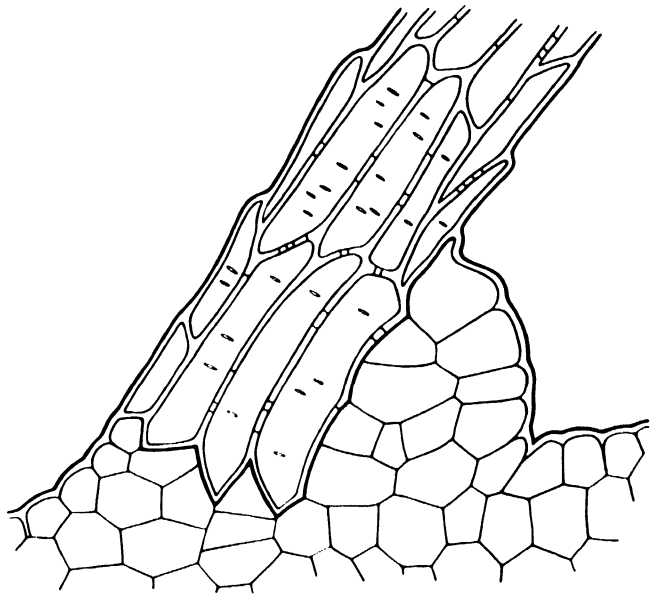


Abb. 17. *Mimosa pudica*. Unterer Teil einer Fühlborste des primären Gelenkpolsters. (Nach HABERLANDT.)

Bedeutungsvoll ist, daß analoge Einrichtungen sich auch auf den reizbaren Blättern von *Biophytum* befinden. *Biophytum sensitivum* besitzt besonders auf der Blattspindel 0,9—1,2 mm lange Haare, die aus einer einzigen zugespitzten, sehr derbwandigen Zelle bestehen. Diesen schräg geneigten Borsten liegt an der konkaven Seite der Basis ein Polster von Parenchymzellen an (Abb. 18). Genau wie bei *Mimosa* muß hier ein Stoß auf den Stimulator das Gewebe des Polsters zerren oder pressen. Der gleiche Borstentyp findet sich bei *Biophytum proliferum*.

Das Gelenkpolster von *Mimosa* ist mehrfach studiert worden. Auf eine Epidermis mit verdickter Außenwand folgt ein Schwellgewebe. Es besteht aus isodiametrisch-kugeligen Zellen, deren Horizontalwände besonders gegen die Peripherie zu deutlich abgeplattet sind. Für die Funktion ist ein wesentlicher Unterschied im Bau der Zellen der Ober- und Unterseite wichtig. Die unteren Zellen sind sehr dünnwandig, die oberen und auch die seitliche dagegen haben erheblich verdickte Wände. Diese geben nicht, wie die unteren, normale Cellulosereaktion, vielmehr eine Blaufärbung mit Jodjodkalium-Salzsäure. Es handelt sich hier

wieder um das Kohlenhydrat, dem ZIEGENSPECK (1925) den Namen „Collose" gegeben hat. Diese in Bewegungsgeweben häufige Wandsubstanz wurde oft mit Pektin verwechselt, da sie mit diesem verschiedene Farb- und Lösungsreaktionen gemeinsam hat. Solche Wände besitzen hohe Dehnbarkeit bei großer Festigkeit. SCHWENDENER (1897) stellte für die obere Polsterhälfte eine Tragfähigkeit von 198 g, für die untere von nur 92 g fest. Das breite Bewegungsgewebe schließt, wie bei allen Gelenken der Leguminosen, eine zentrale Bündelmasse ein, die von einem Gürtel „collenchymatischer" Zellen eingeschlossen ist; damit wird die Biegungsfähigkeit des Organs ermöglicht. Bei der Reizung erschlafft bekanntlich das Schwellparenchym der Unterseite unter Ausstoßen von „Zellsaft". Intercelluläre Aufnahmeräume für diesen fehlen. Das ganze Schwellparenchym besitzt nämlich nur winzige Intercellularräume, gegen das Bündel zu sind peripher Eckzwickel entwickelt, deren Inhalt noch unklar ist, aber nicht Luft sein kann. Es sind indessen auch keine solchen Räume nötig, da Wasser von den angrenzenden Zellen des Expansionsgewebes aufgenommen werden kann.

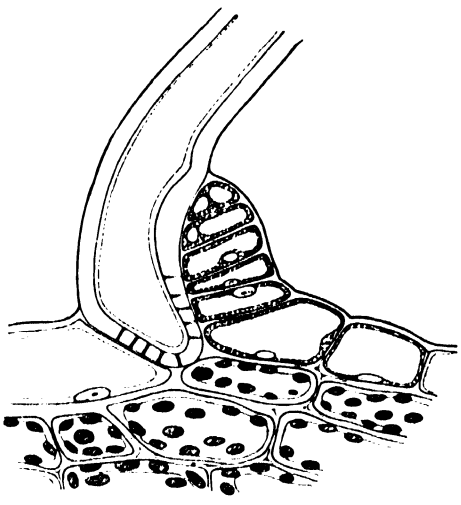


Abb. 18. *Biophytum sensitivum*. Medianer Längsschnitt durch ein Fühlhaar der Blattspindel; von der als Stimulator fungierenden Haarzelle ist nur der untere Teil dargestellt. (Nach HABERLANDT.)

Die geringe Elastizität der unteren Zellen und die hohe der oberen ist es, die den Bewegungsvorgang nach erfolgter Reizung ermöglicht. Ich habe zusammen mit meinem Schüler WEIDLICH (v. GUTTENBERG 1928, WEIDLICH 1930) folgendes feststellen können. Im ungereizten Zustand sind die oberen Zellen weitgehend entspannt, die unteren gespannt. Dabei sind die *Inhalts*saugkräfte auf beiden Seiten etwa gleich. Daraus folgt, daß die Oberseite eine hohe *Zell*saugkraft besitzt, die untere nur eine geringe. Nach der Reizung dehnen sich die oberen Zellen infolge des aufgehobenen Widerstandes und ihrer hohen Wandelastizität sehr stark aus. Ihre starke Spannung bedingt, daß das ganze Gelenk trotz der Erschlaffung der Unterseite eine gewisse Festigkeit beibehält. Die unteren Zellen sind nunmehr entspannt. Oben sind die Zellen also abgesättigt, die unteren haben maximale Saugkraft. Dies ermöglicht ihre neue Füllung. Die Kompression der Oberseite wird dabei dadurch erleichtert, daß deren gespannte Membranen im gleichen Sinne wirken. Im ganzen ist zu bedenken, daß die geringe Dehnbarkeit der unteren Zellen, die wir auch in Plasmolyseversuchen feststellten, dazu führt, daß schon ein geringer Wasseraustritt zur Erschlaffung führt. Das hohe Ausmaß der Bewegung andererseits wird durch die erhebliche Dehnsamkeit der oberseitigen Zellen erreicht. Die Bildung von Hautfalten auf der Unterseite wirkt zusätzlich fördernd. Ihr Auftreten beweist auch, daß die Unterseite durch die obere aktiv zusammengepreßt wird und ihre Zellen dem Drucke noch Widerstand leisten. Es muß hier indessen noch auf eine weitere Möglichkeit eingegangen werden, für die sich COLLA (1937) einsetzte. Schon SCHWENDENER (1897) hatte gefunden, daß sich die tagesrhythmische Bewegung an Gelenken auch dann abspielt, wenn man die beiden Polsterhälften entfernt. Es bleibt dann als Bewegungsgewebe nur noch das „Collenchym" des Gefäßbündels übrig. COLLA gibt nun an, daß ein derart operiertes Gelenk auch noch auf künstliche Reizung stark reagiert. Daher kommt sie zu der Auffassung, daß das sog. Collenchym (oder collenchymähnliche

Parenchym), welches das Gefäßbündel umgibt, wesentlich an der Bewegung beteiligt sei, und daß das Rindenparenchym des Polsters die Kontraktion nur regle. Dafür spricht auch der Befund SCHWENDENERS, daß die Tertiärgelenke ihre Drehung dadurch ausführen können, daß das „Collenchym" hier bandförmig und im Gelenk leicht gedreht ist. Es würde freilich auch ein solcher Widerstand für die Bewegungsrichtung genügen. Jedenfalls ergibt sich aus dem eben Gesagten, daß die Bewegungsmechanik von *Mimosa* noch nicht als völlig geklärt angesehen werden kann.

Über den Inhalt der Gelenkzellen von *Mimosa* hat TORIYAMA (1953) genaue Angaben gemacht und damit solche der älteren Literatur ergänzt. Bedauerlich ist nur, daß er das gesamte Gelenkparenchym als "motor tissue" bezeichnet, also das kontraktile Parenchym der Unterseite nicht vom Expansionsgewebe der Oberseite trennt. Es ist schon lange bekannt, daß die Parenchymzellen des Blattgelenkes Gerbstoffvacuolen besitzen. Der Autor zeigt nun, daß sie zwar in die Hauptvacuole hineinragen, aber selbst im Plasma liegen, das sie ringsum umgibt. Bei der Reizung werden die Vacuolen kleiner und lassen etwas Gerbstoff in die Hauptvacuole und das Plasma austreten. AIMI (1944, 1947) hatte angenommen, daß der Wasseraustritt aus den Gerbstoffvacuolen das Plasma aus dem Gel- in den Solzustand überführe und darin die Ursache des Spannungsabfalls liege. Diesen Gedanken lehnt TORIYAMA ab, da der Plasmaschlauch sehr dünn ist, was AIMI übersah. Die Tertiärgelenke enthalten im oberseitigen Kontraktionsgewebe viel mehr Gerbstoff als auf der Gelenkunterseite.

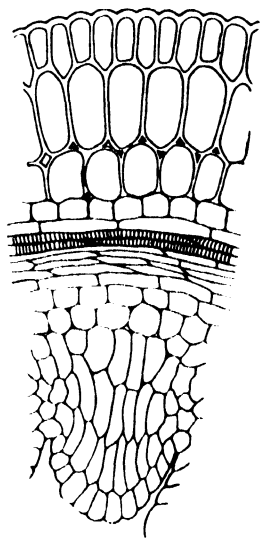


Abb. 19. *Biophytum sensitivum*. Teil eines radialen Längsschnittes durch das Gelenkpolster. (Nach HABERLANDT.)

Gelenkfalten treten in noch viel auffallenderer Weise bei den Oxalideengelenken (SCHWENDENER 1898) und somit auch bei *Biophytum* auf. HABERLANDT hat eine Abbildung dafür gegeben (Abb. 19). Die Zellen der Oberseite sind derbwandig, die der unteren Polsterhälfte sehr zart, wieder fehlen größere Intercellularen. Das zentrale Gefäßbündel ist ohne nennenswerte mechanische Aussteifung. Ich selbst (1926) habe bei näherer Untersuchung des Bewegungsgewebes feststellen können, daß es in seiner Bauart dem mancher Explosionsmechanismen gleicht. Die Zellen haben nämlich die Gestalt radial orientierter Prismen mit pyramidenförmigen Enden. Somit verkeilen sich die Elemente mit ihren Tangentialwänden, bilden hier also Zickzacklinien. Diese werden bei steigendem Turgor ausgeglichen, woraus eine Verlängerung des Organs resultiert, Einfaltung führt zur Verkürzung. Es ist klar, daß ein solcher Entfaltungsorganismus den Bewegungsvorgang erleichtert.

Schlußbemerkung.

Überblicken wir die anatomischen Grundlagen seismonastisch reagierender Organe, so ergeben sich weitgehende Gemeinsamkeiten. Die für Reizperzeption notwendige lokale Deformation des Protoplasmas wird in einer Reihe von Fällen durch besondere Einrichtungen erleichtert oder erst bewirkt. Es handelt sich einerseits um starre Stimulatoren, die als Hebelarme einen empfangenen Stoß auf reizempfindliche Stellen übertragen, indem sie diese deformieren. In anderen Fällen treten Tüpfel oder Papillen auf, die sich infolge ihrer zarten Außenmembran zur Reizperzeption eignen. Solche Einrichtungen führen zu thigmischer Reizbarkeit über.

Der Reaktion dienen typische Bewegungsgewebe. Dabei sind zwei durch Übergänge verbundene Fälle zu unterscheiden. Es gibt Einrichtungen, bei welchen die Bewegung lediglich durch die Kontraktion des gereizten Gewebes eintritt. Das typische Beispiel dafür sind die Cynareen-Filamente. Hier ist das Perzeptions- auch das Bewegungsgewebe. Auch beim Typus *Berberis* trifft dies noch zu, doch ist noch unentschieden, inwieweit die Gegenseite bei der Krümmung mitwirkt. In anderen Fällen hat eine Arbeitsteilung stattgefunden, die vor allem für sich krümmende Organe zutrifft. Zwar bildet auch hier der Turgorverlust oder die Turgorabnahme eines Gewebes die Bewegungsursache. Realisiert aber wird die Krümmung durch ein gegensinnig arbeitendes Schwellgewebe. Typische Beispiele dafür sind *Dionaea* und *Aldrovanda* einerseits und die reizbaren Blattgelenke andererseits. Hier ist nicht das perzipierende, sondern das antagonistische Gewebe mit hoher Wandelastizität ausgestattet. Diese beruht überall auf einer besonderen und offenbar gleichartigen chemischen Beschaffenheit der Membranen. Zum mindesten die Mittellamelle besteht aus einer stark quellbaren Substanz („Amyloid" oder „Collose"), deren Aufgabe es vielleicht nur ist, aus dem Zellsaft stammende Flüssigkeit zu speichern. Vermutlich sind in Einzelfällen beschriebene, hochelastische Innenhäutchen von Cellulosenatur allgemein verbreitet; ihre Aufgabe wäre es, bei Spannung den Wanddruck zu liefern. Die Frage, ob bei reizbedingter Gewebeverkürzung nur Wasser oder auch gelöste Stoffe des Zellsaftes austreten, steht an dieser Stelle nicht zur Diskussion. Doch ist die Kontraktion z. B. bei der oberen *Aldrovanda*- oder *Dionaea*-Epidermis, ebenso die der Polsterunterseite von *Mimosa* eine so geringe, daß nur sehr wenig Flüssigkeit austritt. Die Wasseraufnahme kann durch die Gefäßbündel erfolgen, da solche in allen Fällen die Bewegungsgewebe begleiten. Für die Reizleitung stehen wohl überall Plasmodesmen zur Verfügung, wenn sie auch nicht in allen Fällen festgestellt wurden. Sie durchsetzen die Schließhäute der oft sehr zahlreichen Tüpfel, die wohl auch die Wasserbewegung erleichtern. Die Reizleitungsbahnen bei *Mimosa*- und *Biophytum*-Blättern müssen im Zusammenhange mit der Bewegungsphysiologie dieser Organe besprochen werden.

Literatur.

AIMI, R.: Studies on the mechanism of seismonastic movement of the petiole of *Mimosa pudica*. III. On the instaneons contraction and destruction of the vacuole by the electric stimulation. Kagaken (Science) **17** (1944). — ASHIDA, J.: Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa*. I. Mem. Coll. Science, Kyoto Imp. Univ., Ser. B **9** (1934).

BÜNNING, E.: Über die Untersuchungen der Seismoreaktion von Staubgefäßen und Narben. Z. Bot. **21** (1928/29). — Über die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **33** (1930a). — Die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Protoplasma (Berl.) **11** (1930b). — Zur Kenntnis der „Kontraktilen Zelle" der Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **30** (1938).

COLLA, S.: Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Protoplasma-Monogr. **10** (1937).

GOEBEL, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1924. — GUTTENBERG, H. v.: Über den Bau der Antennen bei einigen *Catasetum*-Arten. Sitzgsber. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **117** (1908). — Die Bewegungsmechanik des Laubblattes von *Dionaea muscipula*. Flora (Jena) **118/119** (1925), (Goebel-Festschrift). — Die Bewegungsgewebe. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 5, 1. Abt., Teil 2. Berlin 1926. — Zur Kenntnis lebender Bewegungsmechanismen. Planta (Berl.) **1** (1926). — Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattung *Mormodes*. Jb. wiss. Bot. **68** (1928). — WEIDLICHS Versuche über die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Planta (Berl.) **6** (1928). — Studien an Pflanzen der Sunda-Inseln. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **43** (1933).

HABERLANDT, G.: Sinnesorgane im Pflanzenreich, 2. Aufl. Leipzig 1906 (1. Aufl. 1901). — Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924.

KNOLL, FR.: Zur Ökologie und Reizphysiologie des Androeceums von *Cistus salvifolius*. Jb. wiss. Bot. **54** (1914).

LINSBAUER, K.: Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*-Filamente. Sitzgsber. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **114** (1905). — LUTZ, C.: Untersuchungen über reizbare Narben. Z. Bot. **3** (1911).

MÜLLER, H.: Alpenblumen, ihre Befruchtung, deren Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881.

PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1904.

SCHWENDENER, S.: Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin **1898**.

TORYJAMA, H.: Observational and experimental studies of sensitive plants. I. The structur of parenchymatous cells of *Pulvinus*. Cytologia (Tokyo) **18** (1953).

WEIDLICH, H.: Die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Bot. Archiv **28** (1930).

ZIEGENSPECK, H.: Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlenhydrat-Zellwänden und deren mechanische Eigenschaften. Bot. Archiv **9** (1925). — Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumserscheinungen bei Pflanzen. Bot. Archiv **21** (1928).

Die seismonastischen Reaktionen.

Von

E. Bünning.

Mit 70 Abbildungen.

1. Historisches.

Die seismonastischen Reizbewegungen gehören, namentlich auch durch die Beobachtungen an der Mimose, zu den physiologischen Vorgängen, deren Erforschung schon sehr früh begonnen hat. Ausführliche Hinweise auf die ältere Literatur würden hier zu viel Raum beanspruchen. Daher sei auf die Zusammenstellungen bei GOEBEL (1924) und bei PFEFFER (1904) verwiesen. Zur modernen Analyse hat besonders PFEFFER den Anstoß gegeben. Nur auf einige Autoren kann hier eingegangen werden.

Die ältesten Beschreibungen an der Mimose und über ihr Verhalten stammen wohl von THEOPHRAST (etwa 300 v. Chr.). In der Folgezeit ist dann mehrfach wieder auf die Pflanze aufmerksam gemacht worden, z. B. von PLINIUS. Aber erst mit HOOKE (1667) begann die genauere Beschreibung und experimentelle Erforschung. BURNETT und MAYO (1827) sowie DUTROCHET (1837) fanden schon, daß die untere Gelenkhälfte noch reaktionsfähig ist, wenn die obere fortgeschnitten worden ist. DE CANDOLLE (1832) hat sich ebenfalls ausführlich mit der Mimose beschäftigt.

BRÜCKE (1848) hat gezeigt, daß bei der Reaktion die Festigkeit der Gelenke, also, in moderner Terminologie, die Turgescenz abnimmt. Damit war die Vorarbeit für die Untersuchungen PFEFFERS geleistet.

Mit protoplasmatischen Kontraktionen bei der Reaktion rechnete GARDINER (1883, 1888).

Auch *Biophytum* ist schon von den älteren Autoren, zum Teil ohne Unterscheidung von *Mimosa*, berücksichtigt worden.

Seismonastische Reizbewegungen mancher Staubfäden sind ebenfalls schon lange bekannt. Die der Cistineen wurden z. B. von VAILLANT (1717) und von KOELREUTER (1766) erwähnt. Über die reizbaren Staubfäden und Narben hat unter anderem MORREN (1839, 1841) schon recht wertvolle Beobachtungen veröffentlicht, etwa hinsichtlich der Reizleitung zu benachbarten Staubfäden bei *Sparmannia*. Die Reizbarkeit der *Opuntia*-Staubfäden hat DUHAMEL DU MONCEAU (1755) beschrieben. Über Reaktionen der *Berberis*-Staubfäden berichtete ferner KOELREUTER (1790). Außerdem finden sich bei MEDICUS (1803) und KOELREUTER (1766) Angaben, nach denen zu urteilen bei diesen Objekten, aber auch bei Compositen, die Reizbarkeit schon sehr lange vor diesen Autoren bekannt war. Die seismische Reizbarkeit von Narben hat wohl KOELREUTER (1766) selber entdeckt und zwar bei *Martynia annua* und *Bignonia radicans*.

2. Allgemeine Kennzeichnung der seismonastischen Reaktionsfähigkeit.

Die seismische Reizbarkeit ist mit der thigmischen nahe verwandt. Eine Unterscheidung beider Reizarten hat PFEFFER (1885) zu begründen versucht: Bei den seismisch empfindlichen Objekten führt jede Art der Erschütterung,

auch z. B. durch einen Wasserstrahl, zur Erregung und damit zur Reaktion. Bei der Tastreizbarkeit hingegen sei die Einwirkung ungleichen Druckes durch feste Körper auf benachbarte Punkte erforderlich. Wir gehen auf diese Frage bei der Besprechung der Thigmoreaktionen näher ein und werden zu zeigen versuchen, daß der Unterschied nicht so tiefgreifend ist. Mindestens in vielen Fällen sind jedenfalls die ausgelösten Erregungsvorgänge bei Thigmo- und Seismoreaktionen physiologisch übereinstimmend. Verschieden ist wohl nur die erste rein physikalische Komponente der Reizaufnahme. Es kann von dem Vorhandensein bestimmter anatomischer Voraussetzungen abhängen, ob Berührungsreiz oder Erschütterungsreiz leichter zu der Deformation im Protoplasten führt, die die weitere Kette von Erregungsvorgängen auslöst. So können etwa Fühltüpfel, Borsten usw. wichtig werden.

Wie wenig ein tiefgreifender Unterschied zwischen Thigmo- und Seismoreaktionen besteht, können wir nicht nur am Auftreten der für Erregungsvorgänge im engeren Sinne charakteristischen Begleiterscheinungen (Aktionsströme, Refraktärstadien) erkennen, sondern z. B. auch daran, daß bei manchen Objekten beide Reizarten mehr oder weniger wirksam sind. Beispielsweise scheinen die seismisch reizbaren Blätter von *Dionaea* auch thigmisch reizbar zu sein, während umgekehrt an Ranken, die ja die schönsten Beispiele für thigmische Reizbarkeit liefern, auch Seismonastie vorkommt.

Die bekanntesten thigmisch reizbaren Pflanzen führen ihre Reaktionen meist mit Wachstumsvorgängen durch, die bekanntesten seismisch reizbaren Pflanzen mit Turgorschwankungen. Es handelt sich also in jenem Falle meist um sog. Nutationsbewegungen, in diesem um Variationsbewegungen. Aber auch Seismoreaktionen können Nutationsbewegungen sein. Schon bei den seismonastischen Bewegungen von *Dionaea* und *Aldrovanda* sind Wachstumsvorgänge mitbeteiligt. Auch ist zu erwähnen, daß bei manchen seismisch reizbaren Objekten neben der Turgorabnahme eine Turgorzunahme beteiligt ist; und zwischen Turgorzunahme und Wachstumssteigerung können sehr wohl gleitende Übergänge bestehen.

Es ist auch nicht entscheidend, daß die Reaktionen in einigen Fällen Nastien, in anderen Tropismen sind. Bei thigmisch reizbaren Objekten kommen tropistische und nastische Reaktionen vor. Die typischen Seismoreaktionen sind meistens Nastien, jedoch gibt es auch hier tropistische Reaktionen. Man kann sogar durch gewisse Veränderungen der Außenbedingungen aus einem nastisch reagierenden Objekt ein tropistisch reagierendes werden lassen. Eine notwendige Voraussetzung für die nastische Reaktionsweise ist nämlich die Möglichkeit einer guten Reizleitung. Ist die Reizleitung schlecht oder fehlt sie ganz, so bleibt die Reaktion auf den Reizort beschränkt und wird demgemäß bei lokalisierter Reizung, etwa durch Berührung, tropistisch; sie kann dann aber auch erst tropistisch sein und allmählich, während die Leitung mehr und mehr fortschreitet, nastisch werden.

Auch die Gültigkeit oder Nichtgültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes ist kein Kriterium für das Vorliegen von Thigmo- oder Seismoreaktionen. Zwar folgen die meisten Thigmoreaktionen dem Gesetz nicht, während es für die Seismoreaktionen in der Regel gültig ist. Es hängt aber wiederum von der Reizleitung ab, ob bei einer Reizung notwendigerweise alle Zellen des Organs reagieren und die Reaktion dann vom Alles-oder-Nichts-Typ sein kann.

Aus unseren Darlegungen ergibt sich, daß es in gewisser Weise willkürlich ist, ob wir einen Reaktionstyp zu den Seismo- oder Thigmoreaktionen rechnen. Zum Beispiel sollte man die Bewegungen mancher Staubgefäße und Narben eigentlich zu den Thigmoreaktionen rechnen, da sie viel leichter durch Berührung als durch Erschütterung ausgelöst werden können, manchmal sogar die Aus-

lösbarkeit durch Erschütterung ganz fehlt. Andererseits haben diese Objekte in ihrem Verhalten aber so viel mit den typischen Seismoreaktionen, etwa denen der Mimose, gemeinsam, daß wir sie in diesem Zusammenhang behandeln. Dazu berechtigt uns auch die Beobachtung Pfeffers (1885), daß nach dem Schlagen oder Reiben mit 14%iger Gelatine (auf die Ranken und *Drosera*-Drüsenhaare nicht reagieren) bei folgenden Objekten Bewegungen eintreten: Blätter von *Mimosa*, *Dionaea*, *Biophytum*, *Oxalis*; Staubgefäße von *Centaurea*, *Berberis*, *Helianthemum*, *Sparmannia*; Narben von *Martynia*, *Mimulus* und *Goldfussia*. Von diesen Pflanzen reagierten auf Erschütterung ohne Kontakt sowie beim Aufschlagen von Quecksilbertropfen oder auch auf einen Wasserstrahl folgende: *Mimosa*, *Biophytum*, *Oxalis*, *Centaurea*, *Berberis*, *Sparmannia*, *Martynia*, *Goldfussia*.

3. Die Phänomene der Seismoreaktionen.

Typische Seismoreaktionen finden wir etwa bei *Mimosa* (Bewegungsreaktion der Blätter infolge von Turgoränderungen der verschiedenartigen Gelenke), bei *Dionaea* und *Aldrovanda* (Zusammenklappen der Blatthälften), bei manchen „reizbaren" Staubfäden (Bewegung zum Inneren der Blüte, in anderen Fällen nach außen oder auch nur eine Verkürzungsreaktion), bei manchen Narben (Zusammenklappen der Narbenhälften), sowie bei den Kronenblättern einiger Arten.

Zur allgemeinen Charakterisierung typischer Seismoreaktionen läßt sich anführen:

1. Der Reiz kann in Erschütterung oder Berührung bestehen. Auch elektrische Reizung führt bei geeigneter Dosierung regelmäßig zum Ziel. Ebenso können die Bewegungen durch bestimmte Chemikalien (z. B. Dämpfe von Essigsäure, Ammoniak, Alkohol, Äther) hervorgerufen werden.

2. Unterschwellige Reize sind in der Regel nicht summierbar. Zwar ist in einigen Fällen eine Summierbarkeit behauptet worden, jedoch ist bei solchen Untersuchungen eine Täuschung leicht möglich, weil manchmal submaximale Reaktionen eintreten, indem nur einige Zellen des Organs reagieren; bei verstärkter Reizung werden dann weitere Zellen erregt. Bei der Anwendung der nichtadäquaten Reizung, z. B. bei elektrischer Reizung, ist eine Summation unterschwelliger Reize aber sehr wohl möglich. Hier ist eben der Aufnahmevorgang anderer Natur.

3. Die Reaktion erfolgt nicht sofort nach der Reizung, sondern es verstreicht eine gewisse *Reaktionszeit*, die bei diesem Bewegungstyp in der Regel als *Latenzzeit* bezeichnet wird. Die Latenzzeit beträgt in den meisten Fällen weniger als 1 sec, sie kann aber auch merklich länger sein. Die Dauer der Latenzzeit ist ganz oder doch sehr weitgehend von der Reizstärke unabhängig.

4. Überhaupt folgt die ganze Reaktion sehr oft dem *Alles-oder-Nichts-Gesetz*. Das kann für ganze Organe zutreffen, wenigstens aber (wohl immer) für die Einzelzelle. Gewöhnlich ist die Reizleitung innerhalb eines Organs (etwa in einem Mimosengelenk, einem Staubfaden usw.) so gut, daß die Alles-oder-Nichts-Reaktionsweise des ganzen Organs gewährleistet ist. Nicht nur die eigentliche Erregungsleitung begünstigt dieses Verhalten, sondern auch die Tatsache, daß die Reaktion einer Zelle fast zwangsläufig einen mechanischen Reiz für die benachbarten Zellen darstellt.

5. Die Reaktion kann in Bruchteilen einer Sekunde beendet sein, bei einigen Objekten aber auch mehrere Minuten dauern. Die Rückkrümmung beginnt meist sofort nach der Erreichung der maximalen Reaktionslage.

6. Unmittelbar nach der Reizung besteht ein *absolutes Refraktärstadium*, welches bis zu einigen Minuten andauern kann; in ihm ist eine zweite Reaktion, auch bei stärkerer Reizung, nicht möglich.

7. Dem absoluten Refraktärstadium schließt sich ein relatives an. In ihm ist die Reizschwelle erhöht. Die jetzt (bei stärkerer Reizung) wieder mögliche Reaktion ist geringer als die erste, auch die Latenzzeit ist verlängert. Allmählich (z. B. in 15—30 min) klingt das relative Refraktärstadium ab, die Reizschwelle wird wieder niedriger, die mögliche Reaktion stärker. Das relative Refraktärstadium kann beendet sein, bevor die Rückkrümmung beendet ist; d. h. eine zweite Reizung führt dann eventuell zu einer extremeren Reaktionslage als die erste (Abb. 1).

8. Oft ist „Reizleitung" nachweisbar. In einigen Fällen erstreckt sich diese nur über kurze Strecken, in anderen *(Mimosa)* bei geeigneten Bedingungen durch die ganze Pflanze.

9. Reaktion und „Reizleitung" sind von typischen Erregungsvorgängen begleitet, die sich etwa in Aktionsströmen äußern.

An einigen der meist untersuchten Objekte seien die Verhältnisse etwas näher erläutert.

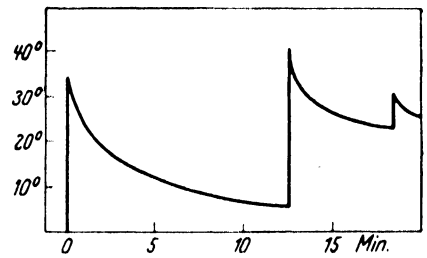


Abb. 1. Mehrfache Reizung eines *Berberis*-Staubfadens. Abszisse: Zeit nach der ersten Reizung. Ordinate: Bewegungsreaktion (Krümmungswinkel). Der zweite Reiz (12,5 min nach dem ersten) liegt schon außerhalb des Refraktärstadiums, daher ist die Reaktion, obwohl die Rückkrümmung noch nicht beendet ist, ebenso groß wie nach dem ersten Reiz. Der dritte Reiz (6 min nach dem ersten Reiz) fällt noch in das relative Refraktärstadium, er bedingt daher nur eine geringe Reaktion. (Nach BÜNNING.)

Mimosa (Abb. 2). Der primäre Blattstiel ist durch ein basales Gelenk mit dem Stamm verbunden. Bei einer Reizung senkt sich der primäre Blattstiel, weil sich das Gelenk auf der Unterseite verkürzt, auf der Oberseite verlängert. Vom primären Blattstiel gehen bei *Mimosa pudica* 4 sekundäre aus; jeder dieser trägt zahlreiche Blättchen. Nach einer Reizung nähern sich diese 4 Sekundärstiele einander, weil auch in ihren Gelenken Reaktionen mit antagonistischen Längenänderungen ablaufen. Das trifft ferner für die Blättchengelenke zu, bei denen die Längenänderungen aber so sind, daß die Blättchen infolge einer Reizung nach oben zusammenklappen.

Wirksame mechanische Reize für die Mimose sind Erschütterung der ganzen Pflanze, Berührung der reaktionsfähigen Gelenkteile (also beim Hauptgelenk der Unterseite. Berührung der Oberseite führt hier meist nur zum Ziel, wenn sich die dadurch bedingte Erschütterung auf die Unterseite überträgt; nach BOSE ist allerdings auch die Oberseite direkt reizbar.). Außerdem wirkt hier wie bei anderen Sensitiven elektrischer Reiz, chemischer Reiz, Anbrennen und jede Art von Verwundung.

Die Reaktionen beginnen bei *Mimosa* mit Latenzzeiten, die meist erheblich unter 1 sec (um 0,1 sec, aber bis herunter zu 0,05 sec) liegen. Das Maximum der Reaktion wird im Verlauf einiger Sekunden erreicht (Abb. 3). Gleich nach dieser Bewegung beginnt die Rückkrümmung, die etwa $^1/_2$ Std später beendet ist, bei günstigen Bedingungen schon nach etwa 15 min.

Für *Mimosa* ist eine sehr starke „Reizleitung" charakteristisch. Unter günstigen Bedingungen geht die Leitung durch die ganze Pflanze hindurch und zwar mit Geschwindigkeiten bis 3 cm/sec. Bei ungünstigen Bedingungen ist die Leitung nicht nur langsamer, sondern sie beschränkt sich auch auf kürzere Strecken. Bei sehr schlechten Bedingungen kann die Leitung unter Umständen innerhalb eines und desselben Gelenks nicht alle Zellen erreichen. Oft ist dann zudem die Schwelle so sehr erhöht, daß der durch die Kontraktion der direkt gereizten

Partien auf die Nachbarschaft ausgeübte Reiz unterschwellig bleibt. Dann folgt auch die Reaktion des einzelnen Gelenks nicht mehr dem Alles-oder-Nichts-



Abb. 2. *Mimosa pudica*. Links ungereizt, rechts gereizt. (Nach PFEFFER.)

Gesetz. In der Regel gilt dieses Gesetz aber für das ganze Gelenk, bei günstigen Bedingungen auch für größere Einheiten der Pflanze oder die ganze Pflanze.

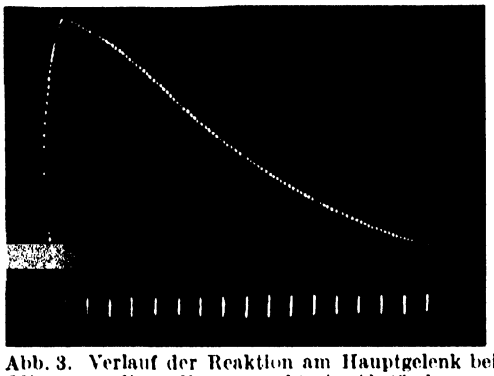


Abb. 3. Verlauf der Reaktion am Hauptgelenk bei *Mimosa pudica*. Kurvenpunkte in Abständen von $^1/_{10}$ sec, während der Rückkrümmung in Abständen von 10 sec. Maßstab an der Abszisse: Intervalle von 1 min. (Nach BOSE.)

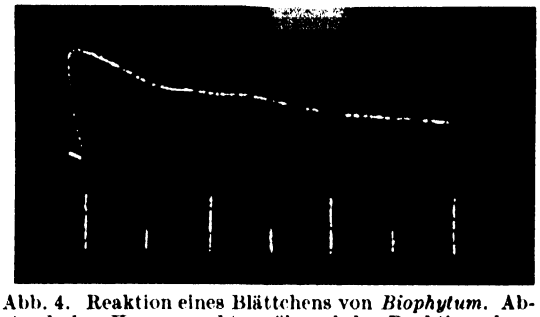


Abb. 4. Reaktion eines Blättchens von *Biophytum*. Abstand der Kurvenpunkte während der Reaktionsphase $^1/_{10}$ sec. Marken an der Abszisse in 0,5 min Abstand. (Nach BOSE.)

Die angegebenen zeitlichen Verhältnisse sind bei *Mimosa spegazzinii* und *Mimosa pudica* ähnlich

Wichtige Beiträge zur Analyse der Mimosenbewegung haben etwa BRÜCKE (1848), PFEFFER (1873, 1874), RICCA (1916), LINSBAUER (1923), SNOW (1925), UMRATH (1929), FITTING (1936) geliefert. Jedoch ist die Nennung dieser Autoren und der zitierten Arbeiten einigermaßen willkürlich und ganz unvollständig.

Biophytum sensitivum. Die Reaktionen verlaufen schneller und können schon nach 1 sec beendet sein, die Rückkrümmung nach 3 min (Abb. 4). Literatur über *Biophytum* vgl. Bose (1913, 1923), Haberlandt (1898).

Neptunia oleracea. Die Bewegungen sind relativ langsam, die Latenzzeit beträgt 0,6 sec oder mehr, die Reaktionsdauer mehrere Minuten, die Dauer der Rückkrümmung 60 min (Abb. 5).

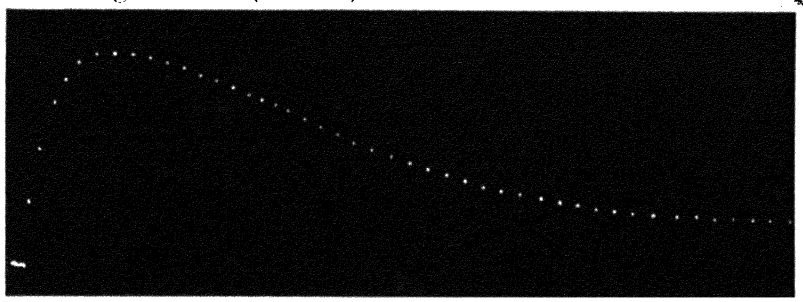
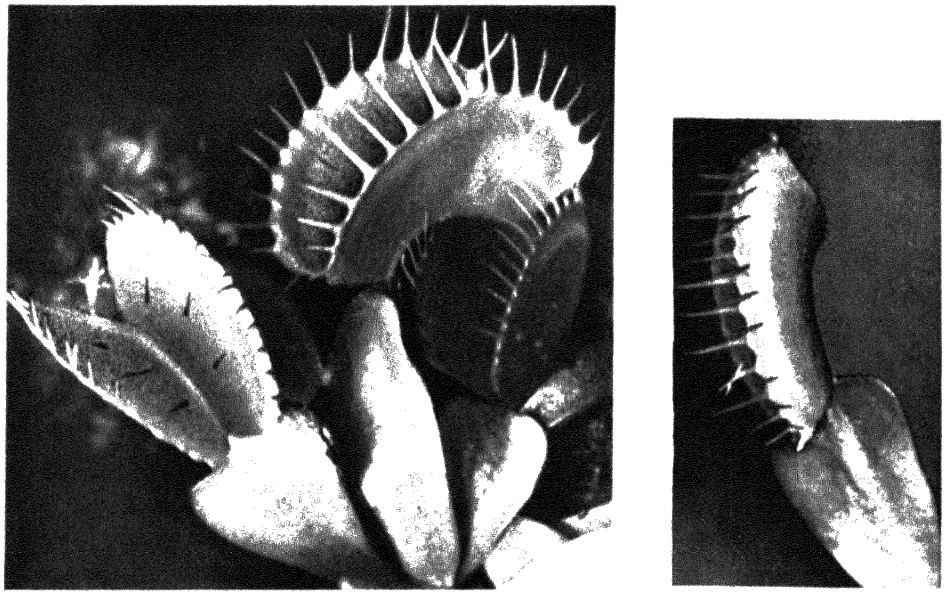


Abb. 5. Reaktion eines Blattes von *Neptunia oleracea*. Punkte während der Reaktion in Abständen von 0,5 min, während der Rückkrümmung in Abständen von 1 min. (Nach Bose.)

Dionaea und Aldrovanda. Bei *Dionaea muscipula* (Abb. 6) und *Aldrovanda vesiculosa* darf man wohl mit Recht außer von seismischer auch von thigmischer Reizbarkeit sprechen.

Die Reaktionen verlaufen wesentlich schneller als bei *Mimosa*. Wirksam ist bei *Dionaea* vor allem die Berührung der auf der Blattinnenfläche stehenden



a b

Abb. 6a u. b. a *Dionaea muscipula*, geöffnete Blätter. b *Dionaea muscipula*, infolge Reizung geschlossenes Blatt.

steifen Borsten, wodurch das schnelle Zusammenklappen der Blatteile erreicht wird. Bei *Aldrovanda* stehen auf dem Blatt 30—40 Haare, deren Berührung für die Auslösung der Reaktion entscheidend ist. Die Dauer der Krümmungsbewegung beträgt ebenso wie die Latenzzeit in beiden Fällen nur Bruchteile einer Sekunde. Für *Aldrovanda* sind z. B. Latenzzeiten bis herunter zu 0,03 sec angegeben worden. Unter ungünstigen Bedingungen kann die Latenzzeit bis fast 0,5 sec ansteigen. Die Reaktionsdauer kann bei beiden Objekten etwa die gleichen niedrigen Werte erreichen wie die Latenzzeit, unter ungünstigen

Bedingungen kann sie aber auch über 1 sec steigen (vgl. ASHIDA). Die Rückkrümmung kann zwischen $^1/_2$ und mehreren Minuten beanspruchen.

Bei *Dionaea* und *Aldrovanda* kann eine deutliche Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Reizintensität bestehen. Nur bei günstigen Bedingungen folgen die Reaktionen dem Alles-oder-Nichts-Gesetz.

Die Bewegung verläuft bei beiden Objekten in zwei deutlich voneinander getrennten Phasen, nämlich der schnellen Schließbewegung und der viel langsameren Verengerungsbewegung (Abb. 7—10). Nach schwacher Reizung erfolgt nur die erste Bewegungsphase, die dann bald wieder durch die Blattöffnung rückgängig gemacht wird. Nach

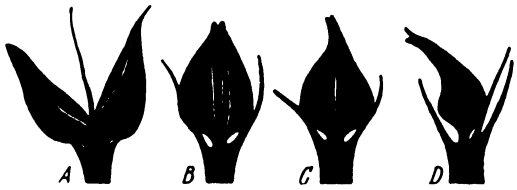


Abb. 7. *Aldrovanda vesiculosa*. *A* offene Blattflächen; *B* unmittelbar nach der Schließbewegung; *C* und *D* nach verschieden starker Verengerungsbewegung. (Nach ASHIDA, schematisiert nach COLLA.)

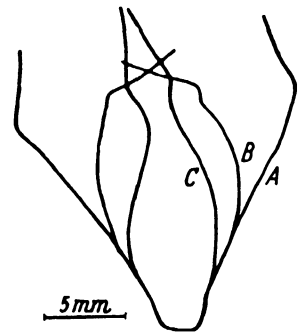


Abb. 8. Blatt von *Dionaea*, Querschnitt. *A* offen; *B* geschlossen; *C* verengert. (Nach ASHIDA.)

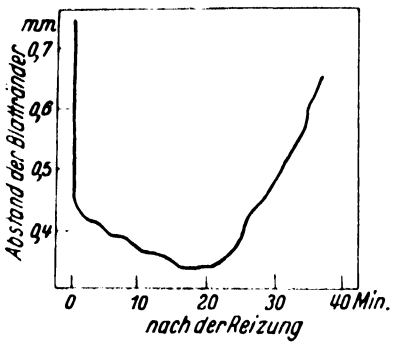


Abb. 9.

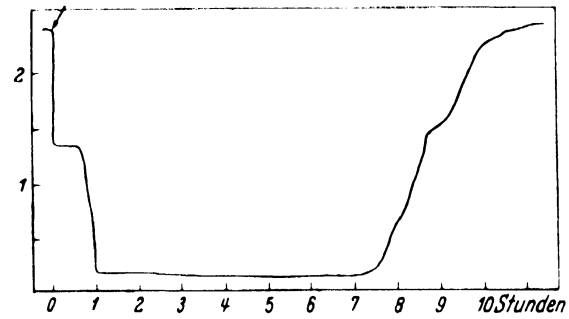


Abb. 10.

Abb. 9. *Aldrovanda vesiculosa*. Schließbewegung und anschließende Wiederöffnung. (Nach ASHIDA.)

Abb. 10. *Aldrovanda vesiculosa*. Gesamter Bewegungsverlauf. Nach dem Reiz (Pfeil) zunächst die Schließbewegung, mehr als $^1/_4$ Std später Beginn der Verengerungsbewegung, nach 7 Std Wiederausbauchung und endlich die von dieser deutlich abgesetzte Wiederöffnung. (Nach ASHIDA.)

starker Reizung, also wenn auch die „Verengerung" stattfindet, muß als erster Schritt der rückläufigen Bewegung zunächst die „Wiederausbauchung" erfolgen.

Literatur über *Dionaea* und *Aldrovanda* kann aus den Arbeiten folgender Autoren entnommen werden: COHN (1850, 1875), CASPARY (1859, 1862), DARWIN (1875), DE CANDOLLE (1876), MUNK (1876), BATALIN (1877), BURDON-SANDERSON (1882), BROWN (1916), BROWN und SHARP (1910), CZAJA (1924), v. GUTTENBERG (1925), LLOYD (1933), ASHIDA (1934, 1935), ASIDA (später geänderte Schreibweise von ASHIDA, 1939).

„Reizbare" Staubgefäße kommen bei mehreren Pflanzen vor.

Bei *Berberis* (Abb. 1, 11 und 12) und *Mahonia* krümmen sich die Staubgefäße nach einer Reizung (etwa durch leichtes Verbiegen der Filamente) zum Blüteninneren. Auf direkte Berührung reagiert nur die Innenseite der Filamentbasis, in der auch die Reaktion lokalisiert ist. Die Reaktion erfolgt relativ schnell: sie ist meist in weniger als $^1/_{10}$ sec beendet. Die Latenzzeit kann unter günstigen Bedingungen noch kürzer sein. Reizleitung von einem Staubgefäß zum benachbarten findet nicht statt. Das einzelne Staubgefäß reagiert aber fast immer

nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Hinsichtlich der Literatur über *Berberis*- und *Mahonia*-Staubfäden sei auf folgende Arbeiten verwiesen: KOELREUTER (1790), HECKEL (1874), CHAUVEAUD (1894), DOP (1905), STERN (1912), ZIEGENSPECK (1928), BÜNNING (1929, 1930, 1933, 1935, vgl. die Literaturliste BÜNNING 1936), COLLA (1931—1935, Literaturverzeichnis bei COLLA 1937), UMRATH (1943).

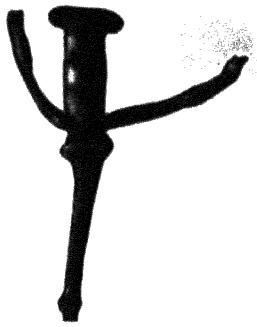


Abb. 11. *Berberis*-Blüte. Die Blütenhülle sowie vier der Staubgefäße wurden entfernt. Von den beiden verbliebenen Staubgefäßen wurde eines (im Bild links) durch Berührung einer empfindlichen Zone der Basisoberseite gereizt. Etwa dreifach vergrößert.

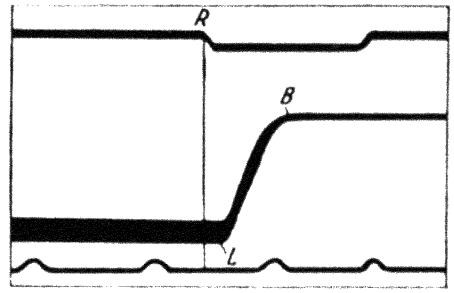


Abb. 12. *Berberis vulgaris*. Darstellung des Bewegungsverlaufs nach einer photographischen Registrierung. *R* Reizbeginn; *L* Ende der Latenzzeit (0,04 sec); *B* Ende der Reaktion (0,15 sec nach dem Reiz). Unten 4 Zeitmarken in $^1/_8$ sec Abstand. (Nach BÜNNING 1933.)

Bei *Sparmannia* (Abb. 13) und *Helianthemum* (Abb. 14) ist nur die Basis der Außenseite von Filamenten und Staminodien für direkte Berührung empfindlich. Auch hier kann man aber durch Verbiegen der Filamente ebenfalls die Reaktion erreichen. An der Basis der Filamentaußenseite liegt auch der Reaktionsort. Die Krümmung erfolgt nach außen. Latenzzeit und Reaktionsdauer entsprechen ungefähr denen von *Mimosa*. Bei *Sparmannia* ist, allerdings nur innerhalb eines Staubfadenbüschels, Reizleitung von einem Staubfaden zu den benachbarten möglich.

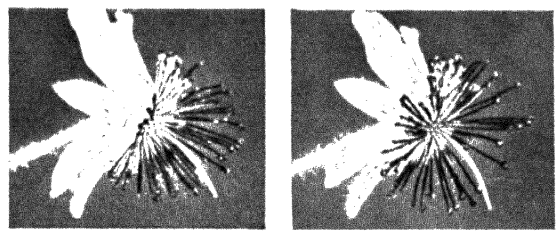


Abb. 13. *Sparmannia africana*. Staubgefäße (bzw. Staminodien), links ungereizt, rechts seismisch gereizt. Natürliche Größe.

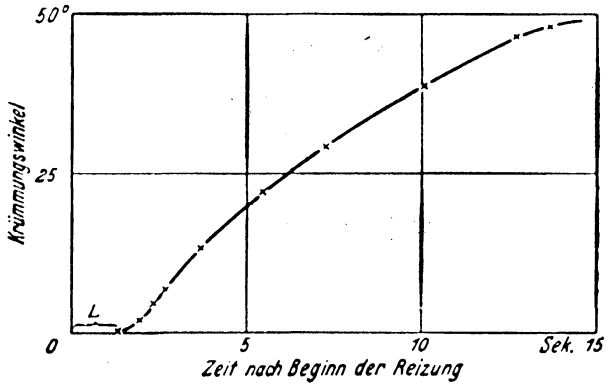


Abb. 14. *Helianthemum vulgare*. Verlauf der seismonastischen Reaktion eines Staubfadens. Nach der 1 sec oder etwa mehr als 1 sec betragenden Latenzzeit (*L*) beginnt die Krümmung, die etwa 2—3 sec nach der Reizung die maximale Geschwindigkeit zeigt, aber erst nach 15—20 sec beendet ist. (Nach BÜNNING 1929.)

Literatur über *Sparmannia*-, *Helianthemum*- und *Cistus*-Staubfäden: HECKEL (1864), SCOTT (1906), KNOLL (1914), BÜNNING (1929), 1930), DIJKMAN (1931), Literaturlisten bei BÜNNING (1936) und COLLA (1937).

Viele Compositen haben reaktionsfähige Staubfäden. Besonders häufig untersucht worden sind die großen Staubfäden der *Centaurea*-Arten. Die Staubblätter sind hier wie bei den anderen Compositen zu einer Röhre verwachsen, innerhalb der der Griffel steht. Die Filamente aber sind frei und vor einer Reizung stark nach außen gewölbt. Durch den Reiz werden die

Filamente zur Kontraktion veranlaßt (Abb. 15). Die Wölbung geht dabei zurück. Die Latenzzeit beträgt weniger als 1 sec, die Dauer der Reaktion einige Sekunden, die Rückkrümmung mehrere Minuten. Die Reizleitung geht nie von einem Staubfaden zum benachbarten (jedoch kann ein Staubfaden durch die Reaktion eines anderen eine Reizung erfahren). Schon innerhalb des Fadens ist die Leitung oft schlecht, so daß auch der einzelne Faden nicht notwendig nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert.



Abb. 15. Staubblätter von *Centaurea ruthenica*. Links ungereizt, rechts durch Berührung gereizt.

Reizbare Staubfäden finden sich weiter z. B. bei *Abutilon* und *Opuntia*.

Literatur über Compositen-Staubfäden: Müller (1853), Cohn (1857), Unger (1863), Pfeffer (1873, 1904), Schenkemeyer (1877), Linsbauer (1905, 1906), Juel (1906), Brunn (1908).

Narben. Bei mehreren Pflanzen mit zweilappigen Narben legen sich diese Lappen auf eine Berührung mit ihren Innenflächen zusammen. Der Vorgang erfordert mehrere Sekunden, die Rückkrümmung bis zu $^3/_4$ Std. Beispiele bieten mehrere Arten von *Mimulus* (Abb. 16), *Martynia*, *Incarvillea*, *Torenia*, *Bignonia*.

Literatur vgl.: Morren (1839), Heckel (1874), Oliver (1887), Miyoshi (1891), Lutz (1911), Brown (1913), Christalle (1931).

Blütenkronen. Bei einigen *Gentiana*-Arten (z. B. *G. quadrifaria*, *G. prostata* und *G. utriculosa*) ist die Blütenkrone seismonastisch reizbar. Die Reizung führt zu einem Verschluß der Blüten. Die Bewegungen verlaufen relativ langsam.

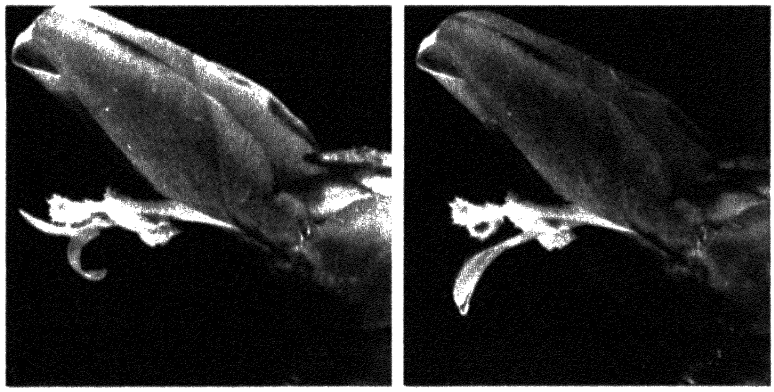


Abb. 16. *Mimulus cardinalis*. Narbe links ungereizt, rechts durch Berührung gereizt.

Bei *Gentiana utriculosa* z. B. beginnt die Krümmung erst nach etwa 3 min und sie erreicht nach weiteren etwa 5—30 min ihr Maximum. — Auch bei den Blütenkronen einiger anderer Pflanzen kommen seismonastische Reaktionen ähnlicher Art vor, die aber meist noch schwächer und langsamer sind als die von *Gentiana*.

Literatur über reizbare Blütenkronen: Seeger (1912), Bremekamp (1915), Weber (1924), Goebel (1924), Claus (1926), Kishinani (1929).

Weitere Fälle, Nichtsensitive. Eine vollständige Übersicht der seismonastisch reizbaren Objekte ist hier weder beabsichtigt noch möglich. Unmöglich ist eine solche Übersicht, weil es alle Übergänge zwischen „seismonastisch reizbaren" und „nicht reizbaren" Objekten gibt. Die Fähigkeit, nach Stoß-, Erschütterungs-

oder Berührungsreizen mit Turgoränderungen zu reagieren, die, sofern sie einseitig sind, auch zu Bewegungen führen, ist im Pflanzenreich allgemein verbreitet. Deutliche Seismonastie findet sich bei vielen Mimoseen, Papilionaceen und Oxalideen (vgl. die Aufstellungen bei HANSGIRG, DASSEN und MEYEN). Erwähnt seien etwa *Oxalis acetosella*, *O. sensitiva*, *Robinia pseudacacia*, *R. viscosa*, *R. hispida*, *Acacia lophanta*, *Gleditschia triacantha*, *Cassia*-Arten. Sodann möge noch auf gewisse „reizbare" Griffel hingewiesen werden (z. B. bei *Arctotis*, vgl. MINDEN) und schließlich auf reizbare Organe an Orchideen-Blüten, die aber physiologisch weniger untersucht worden sind und bei unseren weiteren Betrachtungen nicht berücksichtigt werden sollen (vgl. v. GUTTENBERG).

Es hängt unter anderem von den anatomischen Verhältnissen ab, ob die bei den verschiedensten Arten möglichen reizbedingten cellulären Vorgänge auch zu Bewegungen führen. Entscheidend wichtig ist dabei vor allem der anatomische Bau. Bei „gewöhnlichen" Pflanzen verbietet schon das Vorhandensein von Festigungsgewebe den Eintritt deutlich sichtbarer Bewegungen nach seismischer Reizung. Höchstens bei Keimpflanzen mit weniger ausgebildetem Festigungsgewebe läßt sich die seismische Reaktionsfähigkeit noch relativ leicht feststellen. Es sei etwa darauf hingewiesen, daß schon HOFMEISTER, PRILLIEUX, SACHS und KRAUS über Bewegungen und Dickenänderungen verschiedener Pflanzenorgane durch Erschütterung berichtet haben. Weiterhin sei erwähnt, daß DAS und PALIT an Gelenken der Blätter von *Vicia faba* ganz ähnliche Reaktionen erzeugen konnten wie an Mimosengelenken, lediglich die Reaktionsgeschwindigkeit war viel geringer.

Ferner kann hier auf das allgemeine Vorkommen von Erregungsvorgängen im engeren Sinne bei den verschiedensten Pflanzen (praktisch bei allen geprüften Arten) hingewiesen werden. Wir wissen, daß solche Erregungsvorgänge die entscheidende Basis für seismonastische Reaktionen darstellen. Schließlich müssen wir auch daran denken, daß es alle Übergänge zwischen seismischer und thigmischer Reizbarkeit gibt. Aber namentlich die thigmische Reizung kann bei den verschiedenartigsten Pflanzen (vgl. den Abschnitt Thigmoreaktionen) zu Bewegungen führen. Auch die für Seismoreaktionen typischen Begleiterscheinungen (Refraktärstadien, Permeabilitätserhöhungen usw.) sind unter dem Einfluß verschiedenartiger mechanischer Reizung bei überaus unterschiedlichen pflanzlichen Objekten gefunden worden. Es sei hier etwa auf die Untersuchungen von KAHL, STIEFEL sowie von BÜNNING, HAAG und TIMMERMANN hingewiesen.

4. Die Turgor- und Wachstumsänderungen.

a) Form- bzw. Volumenänderung.

Es ist selbstverständlich, daß den Bewegungen eine Längenänderung einzelner Organseiten zugrunde liegen muß. Die Längenänderung kann auf Wachstum oder auf einer Turgoränderung beruhen. Beide Möglichkeiten sind bei Seismoreaktionen verwirklicht. Wenn eine Längenänderung stattfindet, so folgt daraus nicht notwendig, daß auch eine Volumenänderung erfolgt. Bloße Formänderung der Zellen würde auch genügen. Tatsächlich ist bis in die neuere Zeit hinein mehrfach mit dieser Möglichkeit gerechnet worden. Zu den älteren Vertretern dieser Anschauung gehört COHN (1861) hinsichtlich *Centaurea*. Er meint nämlich, die Verkürzung der Fäden geschähe ohne Wasserabgabe, also durch bloße Formänderung. OLIVER und GARDINER sowie UNGER teilten diese Ansicht. Ganz entschieden hat hingegen PFEFFER (1873 und 1904), nachdem schon BRÜCKE auf den Wasseraustritt hingewiesen hatte, betont, daß eine Form- und Volumenänderung besteht, nämlich Wasser abgegeben wird. PFEFFERS Angaben beziehen

sich vor allem auf die Staubfäden der Cynareen. Die Verkürzung der Filamente bei der Reaktion beträgt 10—30%. PFEFFER fand, daß der Durchmesser der Zellen dabei ungefähr unverändert bleibt. So schloß er, daß eine Volumenabnahme um etwa 20% eintritt, also Wasser abgegeben wird. Die Wasserabgabe erfolgt in die Intercellularräume. Die Luft in den Intercellularen erfahre dabei keine nennenswerte Kompression, vielmehr werde diese Luft zu anderen Stellen des kommunizierenden intercellularen Systems gedrängt. Werden die Staubfäden mit Wasser injiziert, so tritt nach den Beobachtungen PFEFFERS an den Schnittflächen der Filamente bei der Reaktion ein Wassertropfen aus. Dieser Tropfen komme offensichtlich aus den Intercellularräumen.

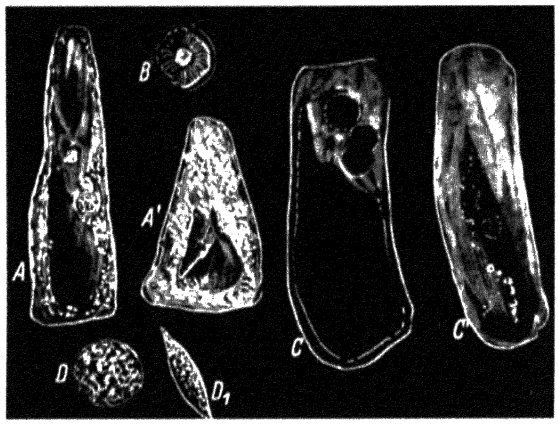


Abb. 17.

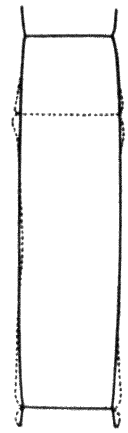


Abb. 18.

Abb. 17. *Berberis vulgaris*. *A*—*C* Zwei Zellen vor; *A'*—*C'* nach der Kontraktion; *D* Zellkern aus ruhender; D_1 aus kontrahierter Zelle; *B* endoplasmatische Aggregation. (Nach COLLA.)

Abb. 18. *Centaurea montana*. Eine Zelle aus der unter der Epidermis liegenden Schicht vor (ausgezogene Linie) und nach der Kontraktion (punktierte Linie). Von den Längswänden ist nur deren äußere Begrenzung, von den Querwänden deren Mittellamelle gezeichnet. (Nach BÜNNING 1938.)

Ähnliche Versuche sind an anderen Objekten später wiederholt durchgeführt worden. Der Wasseraustritt in die Intercellularen ist auch sonst zu beobachten (vgl. unter b). PFEFFER gibt auch für die Mimose an, daß aus den reagierenden Zellen Wasser in die Intercellularräume übertritt. Er konnte feststellen, daß aus abgeschnittenen Blattstielen nach dem Aufenthalt in dampfgesättigter Luft Wasser aus der Schnittfläche hervorschießt, welches aus der unteren Gelenkhälfte kommt. Aus der oberen Gelenkhälfte komme höchstens weniger Wasser.

Dagegen hat COLLA in neuerer Zeit entschieden die Auffassung vertreten, daß es sich um Formänderungen handele. An der Volumenänderung des ganzen Organs zweifelt COLLA nicht, sie meint aber, die Verkürzung der Zellen werde von einer Zunahme der Breite (auf Kosten der Intercellularen) begleitet, die es verhindere, daß die Verkürzung zur Volumenverringerung führt (Abb. 17). Natürlich kann an der Möglichkeit einer Breitenzunahme nicht gezweifelt werden. Eine solche pflegt ja auch sonst bei bestimmten Zellen während einer Turgorherabsetzung einzutreten. Jedenfalls gibt es Objekte, bei denen sich die Volumenänderung leicht feststellen läßt. Zum Beispiel fand BÜNNING (1938) bei Zellen von *Centaurea montana* eine Abnahme der Zellänge um 10—20%, aber keine Breitenzunahme (Abb. 18).

Für die Narben von *Mimulus cardinalis* gab LUTZ folgende Werte der Volumenabnahme an: Oberlippe außen 6,1%; Oberlippe innen 11,4%; Unterlippe außen 10,7%; Unterlippe innen 19,8%.

Wir dürfen heute wohl die Annahme PFEFFERS als völlig berechtigt gelten lassen.

Die Volumenänderungen bewegen sich, soweit Messungen oder indirekte Anhaltspunkte vorliegen, immer in der für *Centaurea* angegebenen Größenordnung.

b) Flüssigkeitsausscheidung.

Wir sahen, daß es Fälle seismonastischer Reaktionen gibt (und das sind die verbreitetsten), in denen die Reaktion von einer Volumenverringerung der Zellen begleitet ist. In diesen Fällen liegt also eine Flüssigkeitsausscheidung vor. Direkt beobachten kann man den Flüssigkeitsübertritt in die Intercellularen z. B. bei den Blättchengelenken von *Mimosa pudica*. Diese Gelenke sind vor der Reizung infolge des Luftgehaltes hellgrün. Reizt man nun die Blättchen und hält sie gleichzeitig fest, so daß sie nicht zusammenklappen können, so sieht man die Flüssigkeit in die Intercellularen hineinschießen; man beobachtet nämlich, wie

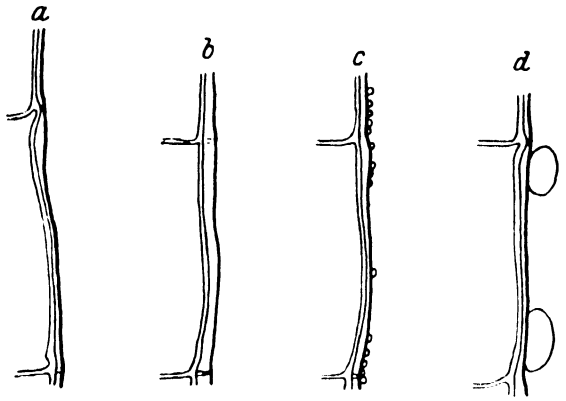


Abb. 19. *Sparmannia africana*. *a* vor der Reizung; *b*, *c* und *d* nach der Reizung. Austritt von Flüssigkeit durch die Zellwand hindurch. (Nach BÜNNING 1929.)

die Gelenke plötzlich dunkelgrün werden. Weniger gut läßt sich diese Verfärbung auf der Unterseite der Hauptgelenke beobachten.

In anderen Fällen kann man diesen Flüssigkeitsaustritt in die Intercellularen mikroskopisch beobachten. Entsprechende Angaben liegen für die Staubfäden von *Sparmannia* (Abb. 19) (BÜNNING 1930) und für die Narben von *Mimulus* (CHRISTALLE) vor. Der Flüssigkeitsübertritt läßt sich bei diesen Objekten unter dem Mikroskop direkt beobachten. Sehr oft wird die Flüssigkeit nicht, oder nicht nur, in die Intercellularen ausgeschieden, sondern zum Teil auch in die Zellwände. Die Zellwände können sich dabei dann merklich verdicken. Durch die Zellwände hindurch kann die ausgeschiedene Flüssigkeit bei *Sparmannia*-Staubfäden sogar nach außen gelangen. In dieser Flüssigkeit können dann Zellsaftbestandteile wie z. B. Gerbstoffe oder Chlorionen, in einzelnen Fällen sogar Anthocyanfarbstoffe nachgewiesen werden (BÜNNING 1929). Bei *Mimosa pudica* hat TORIYAMA (1954, 1957) den Austritt von Gerbstoffen und anderen Substanzen (namentlich Salze) in die Intercellularen nach der Reizung nachweisen können (Abb. 20a). Durch das Studium von Aschebildern hat TORIYAMA (1955) auch die Diffusion von Salzen aus den Zellen der gereizten Gewebe bewiesen. Durch Anwendung von Macallum's Kobaltnitratmethode konnten in ungereizten Gelenkzellen der Mimose (die mit Äther oder Urethan narkotisiert worden war) Kristalle erzeugt werden. Nach der Reizung erschienen solche Kristalle in den Intercellularen (Abb. 20b). Dieses während der Reizung ausgetretene Kalium wandert, wie die Versuche weiterhin zeigten, von den Intercellularen des Bewegungsgewebes ins Übergangsgewebe zum Gelenkblattstiel (Abb. 32d).

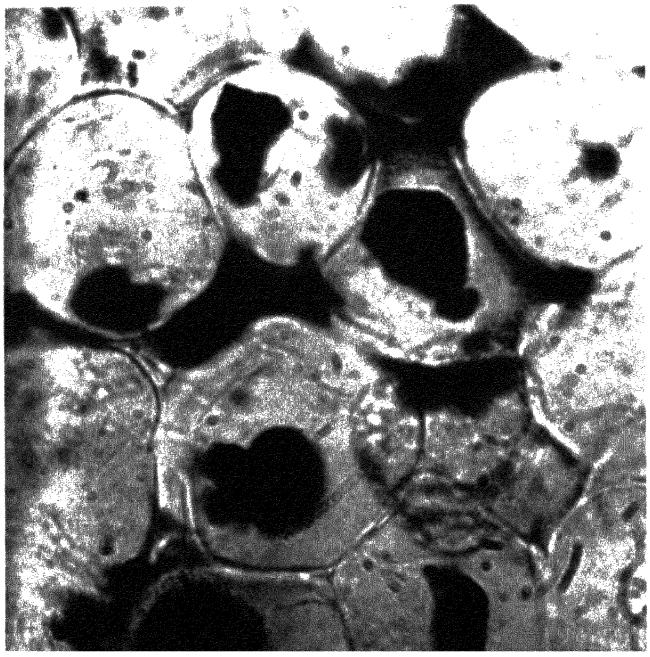


Abb. 20a. *Mimosa pudica*. Ausscheidung von Gerbstoff in die Intercellularen nach der Reizung. (Nach TORIYAMA.)

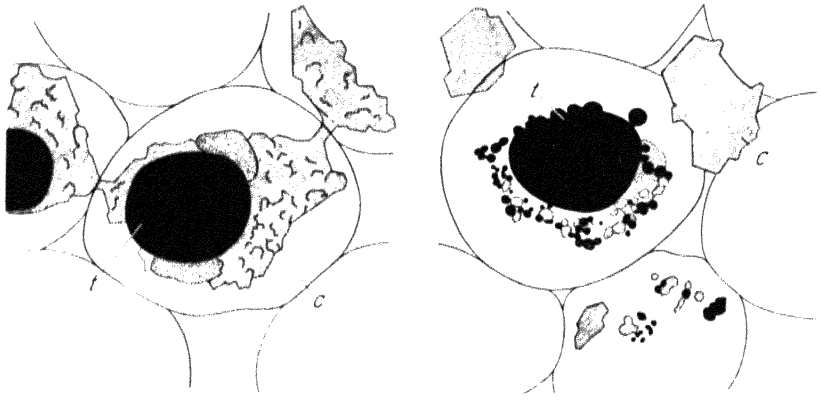


Abb. 20b. *Mimosa pudica*. Nachweis von Kristallen in den Intercellularen des Bewegungsgewebes nach Anwendung von Macallums Lösung. Links ungereizt, rechts gereizt; *t* Gerbstoffvacuolen; *c* Kristalle. (Nach TORIYAMA 1955.)

c) Die Turgorabnahme.

Die mit der Flüssigkeitsausscheidung (sofern eine solche vorliegt) verbundene Turgorabnahme ist mehrfach nachgewiesen worden. Schon BRÜCKE (1848) hat die Erschlaffung der reizbaren Gelenkhälften von *Mimosa pudica* nachgewiesen. Die Erschlaffung kann in einfacher Weise dadurch gemessen werden, daß das Blatt belastet und die dadurch bedingte Verbiegung gemessen wird. Das Ergebnis einer solchen Messung (nach BRUNN) zeigt Abb. 21. Die Biegungsfestigkeit kann beim *Mimosa*-Gelenk während der Reaktion um das 2—3fache zunehmen. PFEFFER errechnete eine Turgorsenkung um 2—5 Atm. So ist also schon von PFEFFER die Schlußfolgerung gezogen worden, daß die Bewegung in mehreren Fällen (*Mimosa*, Staubgefäße der Cynareen) von einer ansehnlichen Abnahme der Wandspannung begleitet ist. Für andere Fälle (andere Staubfäden, Narben, Blätter von *Aldrovanda* und *Dionaea*) haben wir Grund, eine solche Beteiligung ebenfalls anzunehmen. Jedoch muß ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß auch Turgorzunahme und Wachstumsänderung beteiligt sein können.

Die Turgorabnahme führt fast nie zu einer völligen Aufhebung der Wandspannung. Die Zellwände bleiben immer noch ziemlich stark gespannt, so daß durch Plasmolyse oder auch schon durch eine erneute, vor Beendigung der Rückkrümmung vorgenommene Reizung eine noch stärkere Kontraktion erreicht werden kann. (Es wurde ja schon erwähnt, daß das Refraktärstadium beendet sein kann, bevor eine völlige Rückkrümmung erfolgt ist.) Hiermit wird aber nicht ausgeschlossen, daß es in einzelnen Fällen doch zu einer völligen Entspannung der Wand kommt. Beobachtungen von v. GUTTENBERG (1934) an den reizbaren *Catasetum*-Blüten sowie auch manche Erscheinungen der Reizplasmolyse an ganz verschiedenen Pflanzen zeigen, daß durch Berührungsreiz unter Umständen sogar eine völlige Ablösung des Protoplasten von der Zellwand erfolgen kann.

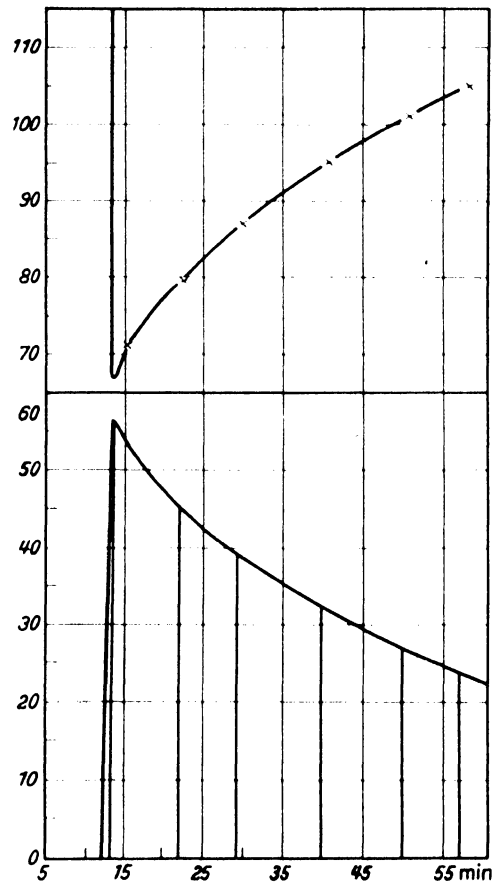


Abb. 21. *Mimosa spegazzinii*. Reaktion und Biegungsfestigkeit. Die obere Kurve zeigt den Bewegungsverlauf (Winkelgrad), die untere den Winkel der Verbiegung durch jeweils gleiche Belastung in den entsprechenden Abschnitten der Reaktion. (Nach BRUNN, vereinfacht.)

d) Turgorzunahme und Wachstumssteigerung.

In vielen Fällen sind an den Bewegungen auch Turgorsteigerungen beteiligt. Das trifft z. B. schon für die Mimose zu. Bekanntlich ist der Sitz der Empfindlichkeit und der Kontraktion die Gelenkunterhälfte. Wird von einem Gelenk entweder die obere oder die untere Hälfte fortgeschnitten, so bleibt die Beweglichkeit nur dann erhalten, wenn die untere Hälfte noch vorhanden ist. Das Primäre ist bei *Mimosa* also zweifellos die Turgorsenkung der Unterhälfte. Die Bewegung selber wird aber zum großen Teil durch die Ausdehnung der oberseitigen Zellen bewirkt (WEIDLICH). Das muß als ein indirekter, also nicht unmittelbar durch die Reizung bedingter Erfolg betrachtet werden. An dieser Ausdehnung ist primär ein Effekt beteiligt, auf den schon PFEFFER (1873) hingewiesen hat. Das Gelenk befindet sich in einem komprimierten Zustand (bereits BRÜCKE hatte das ermittelt). Die nicht dehnbaren Gefäßbündel verhindern den Ausgleich dieser Kompression. Kontrahiert sich nun die Unterseite, so kann sich die Kompression der Oberseite natürlich leicht durch bloße Formänderung der Zellen, also schon ohne Wasseraufnahme, ausgleichen. Es kommt aber noch folgendes hinzu: Bei der Reaktion der Unterhälfte hört der Gegendruck auf, den diese normalerweise auf die Oberhälfte ausübt und der im Ruhezustand die Saugkraft der Oberseite verringert. Für die Saugkraft dürfen wir ja gerade bei Gelenken nicht einfach die Formel $S_Z = S_I - W$ (Saugkraft der Zelle = Saugkraft des Inhalts minus Wanddruck) benutzen. Vielmehr müssen wir berücksichtigen, daß zu dem Wanddruck noch ein zusätzlicher Außendruck hinzukommt. Dieser fällt bei der Kontraktion der Unterseite fort und dadurch wird automatisch eine Saugkraftsteigerung der Oberseite bedingt. Wieweit diese dabei zusätzlich Wasser aus den Gefäßbündeln oder aber aus den infolge der

Kontraktion mit Wasser gefüllten Intercellularen aufnimmt, läßt sich nicht leicht entscheiden.

Ähnlich sind auch bei *Aldrovanda* und *Dionaea* Turgorzunahmen beteiligt. Auch hier erfolgt offenbar primär eine Turgorabnahme der Innenseite, gleichzeitig aber eine die Reaktion verstärkende Turgorzunahme der Außenseite. Ebenso findet hier auch eine unmittelbare Längenzunahme wegen des Ausgleichs einer Gewebespannung statt. Daß hier vor der Reizung eine Gewebespannung besteht, zeigt sich deutlich in einer Querfaltung der Epidermiszellen auf der Außenseite des ungereizten Blattes. Vor allem *Aldrovanda* wurde von ASHIDA (1934) eingehend untersucht. *Aldrovanda* hat den Vorteil, viel einfacher gebaut zu sein als *Dionaea*. Die durch einen Reiz bedingte Blattbewegung verläuft in zwei deutlich voneinander getrennten Phasen, nämlich der schnellen Schließbewegung und der viel langsameren Verengerungsbewegung. Die entsprechenden Phasen können auch bei *Dionaea* beobachtet werden. Nach schwacher Reizung erfolgt nur die erste Bewegungsphase, die dann bald wieder durch die Blattöffnung rückgängig gemacht wird. Nach starker Reizung, d. h. wenn auch die „Verengerung" eintritt, muß als erster Schritt der rückläufigen Bewegung zunächst die „Wiederausbauchung" erfolgen.

Die nach schwacher Reizung eintretende Schließ- und Öffnungsbewegung darf in jeder Hinsicht mit den Reaktionen am Mimosengelenk oder an reizbaren Staubfäden verglichen werden. Sitz der Turgorabnahme auf der Innenseite ist bei *Aldrovanda* nach ASHIDA die Innenepidermis. Entsprechend dem eben für *Mimosa* dargelegten Verhalten führt auch bei *Aldrovanda* die Turgorverringerung der einen Seite zu einer Abnahme des auf der Gegenseite lastenden Außendrucks. Auch hier also wird sich wieder deren Saugkraft zwangsläufig erhöhen, so daß die Turgescenz zunehmen kann. Die zweite Bewegungsphase bei *Dionaea* und *Aldrovanda*, also die Verengerungsbewegung, beruht auf einer Ausdehnung der Außenseite. Das erforderliche Wasser wird dabei von außen aufgenommen. Man kann nämlich zeigen, daß diese Phase unterbleibt, wenn die Wasseraufnahme aus der Umgebung osmotisch verhindert wird. Diese Verengerungsbewegung ist eine Wachstumsreaktion; sie ist in hypertonischen Lösungen nicht umkehrbar. Im ganzen liegen bei *Dionaea* die Dinge etwas komplizierter als bei *Aldrovanda*, da wir es nicht nur mit den beiden Epidermen und einer mittleren Parenchymschicht zu tun haben, sondern auch ein mächtiges Schwellgewebe vorliegt (v. GUTTENBERG 1925). Die rückläufige Bewegung entsteht bei *Aldrovanda* und *Dionaea* wohl vor allem durch Wachstum (ASHIDA).

Wir können noch nicht übersehen, wie es bei diesen Bewegungen zu Wachstumsbeschleunigungen kommt. Es liegt natürlich nahe, an Mechanismen zu denken, wie sie etwa bei thigmonastischen Bewegungen von *Drosera*-Tentakeln oder von Ranken vorliegen. Es ist aber immerhin bemerkenswert, daß anscheinend alle Übergänge zwischen Variations- und Nutationsmechanismen bestehen. Auch bei den seismonastisch reizbaren Blütenblättern von *Gentiana* scheinen solche Übergänge zu bestehen (CLAUS 1926, BREMEKAMP 1915, WEBER 1924).

5. Strukturelle Veränderungen im Cytoplasma und in den Vacuolen bei der Kontraktion.

a) Erörterung der Möglichkeiten.

Als Ursache einer Wasserabscheidung aus den gereizten Zellen könnte man an folgende Möglichkeiten denken, die tatsächlich auch schon alle seit Jahrzehnten diskutiert worden sind: 1. Zunahme des Wanddrucks, 2. Abnahme der Wasserbindungskraft des Zellinhalts, 3. Verlust der Semipermeabilität.

Die ursprünglich diskutierte Möglichkeit einer Wasserabscheidung durch aktive Kontraktion des Protoplasten dürfen wir, wie schon PFEFFER dargelegt hat, ausschließen. Allerdings ist diese Möglichkeit trotzdem in der einen oder anderen Form später doch wieder diskutiert worden (vgl. z. B. WEIDLICH). Mit der eben getroffenen Feststellung soll die Möglichkeit einer aktiven Kontraktion des Protoplasten nicht ausgeschlossen werden. Aber nur, wo nicht Vacuolen der Hauptanteil des Zellvolumens zukommt, kann das zu einer nennenswerten Volumenänderung der Zelle führen. Ein sich kontrahierender Protoplast kann ohne Verlust der Semipermeabilität kein Wasser aus der Vacuole auspressen. PFEFFER (1890, 1904) hat errechnet, daß die Kontraktionsenergie mindestens 1—3 Atm. beträgt; denn ein entsprechendes Gewicht war notwendig, um die angestrebte Reizbewegung auszugleichen. Gerade daraus hat er geschlossen, daß die bewegende Kraft unmöglich durch die aktive Kontraktion des zähflüssigen Protoplasmas gewonnen werden kann. Gleichzeitig hat PFEFFER nachgewiesen, daß sich die Elastizität der Zellmembran während der Reizbewegung nicht verändert. Bei den Cynareen ist die Elastizität nach PFEFFERs Messungen im eben kontrahierten Gelenk genau so groß wie im ausgedehnten, welches zur Vermeidung einer Reaktion durch Zugreizung vorher mit Chloroform narkotisiert worden war. (Als ganz beweiskräftig wird man diesen Versuch jetzt nicht mehr ansehen, da Chloroform ebenfalls eine Erregung auslösen kann. Andererseits ist dieser Beweis jetzt wohl überflüssig, da eine plötzliche Änderung der Wandeigenschaften mit unseren jetzigen Kenntnissen über die Zellwand kaum zu vereinbaren wäre.)

So bleiben also von den obengenannten Möglichkeiten nur zwei, entweder es handelt sich um eine Abnahme der Wasserbindungskraft des Zellinhalts oder um einen Verlust der Semipermeabilität. Wir werden sehen, daß beide Möglichkeiten verwirklicht sind. Beide sind auch schon von PFEFFER diskutiert worden. Lange Zeit neigten PFEFFER und auch die späteren Untersucher zur Annahme, das einzig Entscheidende sei ein Verlust der Semipermeabilität. Diese Annahme lag ja mindestens für die Fälle nahe, in denen die Bewegung sehr rasch erfolgt; denn mit einer sehr schnellen Umwandlung osmotisch wirksamen Materials in osmotisch unwirksames innerhalb der Vacuole kann man nach der „klassischen" Vorstellung über den Bau der Vacuole nicht rechnen. Wir werden aber sehen, daß die Vorstellung, nach der die Vacuole im wesentlichen nur Substanzen wie Zucker, organische Säuren und anorganische Salze enthalte, gerade für die seismonastisch reizbaren Organe nicht anwendbar ist und tatsächlich auch Abnahmen der Wasserbindungskraft rasch eintreten können.

b) Permeabilitätsänderungen.

Bereits aus den mitgeteilten Tatsachen über die Ausscheidung von Zellinhaltsbestandteilen folgt das Stattfinden einer Permeabilitätserhöhung. Wir erwähnten, daß eindeutig nicht nur Wasser abgegeben wird. Nach den Untersuchungen PFEFFERs ist mehrfach versucht worden, die Permeabilitätserhöhung mehr oder weniger direkt nachzuweisen. BLACKMAN und PAINE haben versucht, die Permeabilitätserhöhung durch Messung des elektrischen Widerstandes in dem ein Mimosengelenk umgebenden Wasser quantitativ zu erfassen. Sie fanden tatsächlich die auf der reizbedingten Exosmose beruhende Leitfähigkeitszunahme, meinten aber, die so erschließbare Permeabilitätserhöhung sei nicht groß genug, um die Bewegung erklären zu können. Später haben dann z. B. SEN sowie EBBECKE und HECHT bei pflanzlichen Reizerscheinungen Permeabilitätserhöhungen nachgewiesen. Diese Versuche sind aber nicht unbedingt beweisend, weil sie sich einerseits nicht speziell auf die Sensitiven beziehen, andererseits die

Versuchsdurchführung auch die Möglichkeit einer Schädigung offen läßt, die immer mit einem Verlust der Semipermeabilität verknüpft ist.

Weniger beweiskräftig als die früher schon erwähnte Abscheidung verschiedener Inhaltsstoffe sind Versuche über ein beschleunigtes Eindringen von Farbstoffen in die gereizte Zelle (BÜNNING 1929, COLLA 1934, 1938); denn die Schlußfolgerungen aus Vitalfärbungsversuchen sind immer mit der Fehlerquelle behaftet, daß nicht nur die Permeabilität für den Farbstoff, sondern auch die Adsorptionsfähigkeit von Zellsaftkolloiden, die Acidität des Zellsaftes und andere Faktoren den Erfolg der Färbung mit Vitalfarbstoffen beeinflussen können. Mit einer größeren Sicherheit darf auf eine Erhöhung der Permeabilität wohl aus der Beobachtung WEBERs (1924) über die schnellere Verfärbung der Gentianaceen-Blüten in Essigsäuredämpfen nach einer Reizung geschlossen werden.

Hinsichtlich der Narben kann noch eine Beobachtung CHRISTALLES erwähnt werden: Gereizte Narben von *Mimulus*, die in Glycerin und nachher in Wasser gelegt wurden, öffnen sich dort schneller und weiter als ohne die Vorbehandlung; es muß also Glycerin in die Zellen der gereizten Narben eingedrungen sein. Auch für *Aldrovanda* bestehen nach ASHIDA Anhaltspunkte für das Stattfinden einer Permeabilitätserhöhung.

Wir müssen, wie schon angedeutet, sehr wohl auch mit Änderungen der Wasserbindungskraft des Zellinhalts rechnen. Darauf kommen wir zurück. Es muß aber doch von vornherein als unwahrscheinlich gelten, daß solche Änderungen allein für die Wasserabgabe verantwortlich sind. Zwar kann sich die Wasserbindungskraft von Kolloiden rasch ändern; aber der Filtrationswiderstand des Plasmaschlauchs ist doch so groß, daß kaum innerhalb von Sekunden oder gar Bruchteilen einer Sekunde ein wesentlicher Teil des Wassers aus dem Zellinnern ausgepreßt werden könnte, wenn die normale Permeabilität erhalten bleibt. Mindestens eine wesentliche Erhöhung der Wasserpermeabilität wäre erforderlich.

Als einen teils direkten, teils indirekten Hinweis für das Eintreten einer Permeabilitätserhöhung kann man die Aktionsströme betrachten. Bekanntlich werden solche Aktionsströme, die bei allen Arten der seismonastischen Bewegungen auftreten, oft aus Permeabilitätserhöhungen erklärt. Vor allem kann hierzu auf die grundlegenden Arbeiten und Überlegungen von BERNSTEIN und HÖBER hingewiesen werden. Gerade für seismonastisch reizbare Organe gibt es mehrere Beispiele dafür, daß die Aktionsströme mehr der Reaktion als der eigentlichen Erregung parallell aufen. Das heißt, die elektrische Negativität nimmt in einigen Fällen genau so lange zu, wie die Kontraktion sich verstärkt. Das wird besonders deutlich, wenn man Objekte mit unterschiedlich schnellen Bewegungen vergleicht (Abb. 22—24). Danach könnte man vermuten, daß die Aktionsströme weitgehend eine Folge des Substanzaustritts, also indirekt eine Folge der Permeabilitätserhöhung sind. Auch die Tatsache, daß die Aktionsströme oft deutlich von einer Widerstandsherabsetzung des betreffenden Gewebes begleitet sind, deutet auf einen ursächlichen Zusammenhang mit Permeabilitätsänderungen. Auf die umfangreiche Literatur zum Nachweis solcher Permeabilitätserhöhungen als Begleiterscheinung von Erregungen und Aktionsströmen soll hier nicht eingegangen werden. Es gibt zur Erklärung der Aktionsströme sehr wohl auch andere Annahmen (vgl. die Darstellung von UMRATH in diesem Band), so daß das Auftreten von Aktionsströmen kein eindeutiger Beweis für das Stattfinden einer Permeabilitätserhöhung ist.

Beweiskräftiger ist wohl eine andere Versuchsart, die zugleich auch einen quantitativen Einblick in den Ablauf der Permeabilitätserhöhung gestattet. Diese Versuchsart beruht auf folgenden Tatsachen. Eine Permeabilitätserhöhung

muß nicht unbedingt einen Flüssigkeitsaustritt zur Folge haben. Bei nur mäßiger Zunahme der Permeabilität kann der Turgor der Zelle unverändert bleiben. Das trifft namentlich dann zu, wenn im wesentlichen nur die Wasserpermeabilität erhöht ist. Es ist bekannt, daß Erhöhung der Permeabilität für gelöste Substanzen und für Wasser oft parallel gehen. Die verschiedensten Faktoren, die

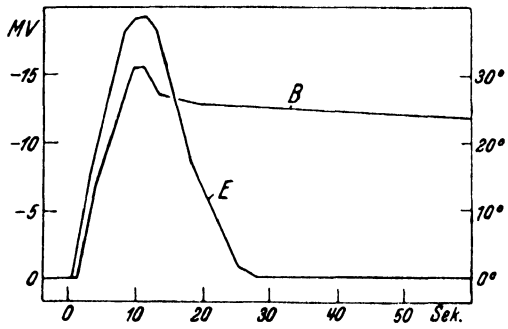


Abb. 22.

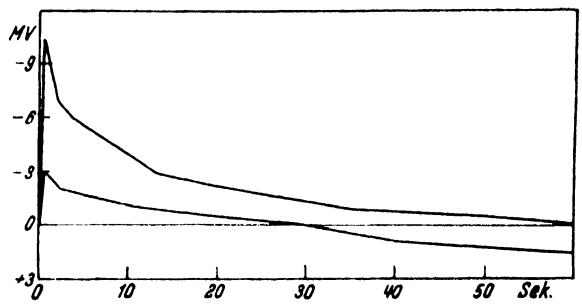


Abb. 23.

Abb. 22. Staubfaden von *Sparmannia africana*. Vergleich der Bewegungsreaktion (*B*) mit dem Verlauf der elektrischen Potentialänderung (*E*) bei zwei unter übereinstimmenden Außenbedingungen gereizten Filamenten. Die Ordinatenbezeichnung auf der linken Seite bezieht sich auf die Potentialänderung, die der rechten Seite auf die Bewegungsreaktion (Krümmungswinkel). (Nach BÜNNING 1934.)

Abb. 23. Staubfaden von *Berberis vulgaris*. Verlauf des Aktionsstroms. Obere Kurve: Reizung in voll empfindlichem Zustand. Untere Kurve: Reizung desselben Staubfadens 7 min nach dem ersten Reiz (vgl. mit dem Verlauf der Bewegungsreaktion Abb. 12.)

in stärkeren Dosierungen oder nach längerer Einwirkung zu einem partiellen Verlust der Semipermeabilität führen, pflegen bei schwächerer Einwirkung nur eine Erhöhung der Wasserpermeabilität zur Folge zu haben. Eine nur mäßige Permeabilitätserhöhung, die eben nur eine Erhöhung der Wasserpermeabilität bedeutet, läßt sich nachweisen. Notwendig ist dazu aber das Vorhandensein eines ausreichenden osmotischen Potentials. Wenn eine Zelle sich hinsichtlich des Wasserzustandes im Gleichgewicht mit ihrer Umgebung befindet, kann eine Erhöhung der Wasserpermeabilität natürlich keine Folgen für das Zellvolumen haben. Für den Nachweis einer Erhöhung der Permeabilität müssen wir also das Objekt, je nachdem, in welcher Richtung der Potentialabfall bestehen soll, entweder in sehr trockene oder sehr feuchte Luft übertragen. Eine analoge Möglichkeit ist die Übertragung in hyper- bzw. hypotonische Lösungen. Zeigt sich bei der Anwendung dieser Methode in einem bestimmten Zeitpunkt der Erregung, verglichen mit dem ruhenden Organ, eine Förderung der Wasserabgabe bzw. -aufnahme, so dürfen wir auf eine Zunahme der Wasserpermeabilität schließen. Diese Methode entspricht durchaus den auch bei der Untersuchung der Wasserpermeabilität isolierter Zellen oder Gewebeteilen üblichen Verfahren.

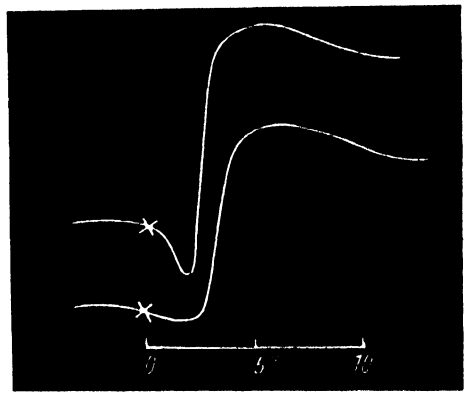


Abb. 24. Kurve der mechanischen (obere) und elektrischen (untere) Reaktion eines *Biophytum*-Gelenks nach Reizung (Kreuz). Der Abwärtsbewegung der Kurve entspricht Hebung des Blättchens und galvanometrische Positivität. (Nach BOSE.)

Durch die Anwendung dieser Versuchsanordnung kann die seismonastische Reizbewegung durch Übertragung in feuchte Luft ganz umgekehrt werden; d. h. statt einer Flüssigkeitsauspressung bedingt der Reiz dann eine schnelle Flüssigkeitsaufnahme und daher eine Bewegungsreaktion, die der normalen entgegengesetzt ist (BÜNNING 1930). Die vollständige Umkehr der Bewegungsreaktion

gelingt allerdings nur an schwach erregbaren Objekten, da in der Regel eine so starke Zunahme der Permeabilität für den Zellsaft erfolgt, daß selbst in wassergesättigter Luft oder im Wasser die Auspressung überwiegt. Die gewünschte Herabsetzung der Erregbarkeit läßt sich leicht durch Zugabe bestimmter Salze oder schon durch wiederholte Reizung erreichen. Das genannte Verhalten der reizbaren Staubfäden bei herabgesetzter Erregbarkeit wird am besten mit einem Schema (Abb. 26) und mit den experimentell gefundenen Bewegungskurven (Abb. 25) erläutert. Aus dem Schema ergibt sich, daß bei herabgesetzter Erregbarkeit die Latenzzeit ansteigen, die Reaktionsdauer aber sinken muß. Bei sehr schwacher Erregbarkeit erfolgt überhaupt nur noch eine Permeabilitätsänderung, die normalerweise keine Flüssigkeitsausscheidung, sondern lediglich eine verstärkte Wasseraufnahme, also eine der normalen entgegengesetzte Bewegung bedingt. Diese Umkehr der Bewegungsrichtung bei herabgesetzter Erregbarkeit wurde übrigens auch von DIJKMAN gefunden. Diese Versuche DIJKMANS zeigen

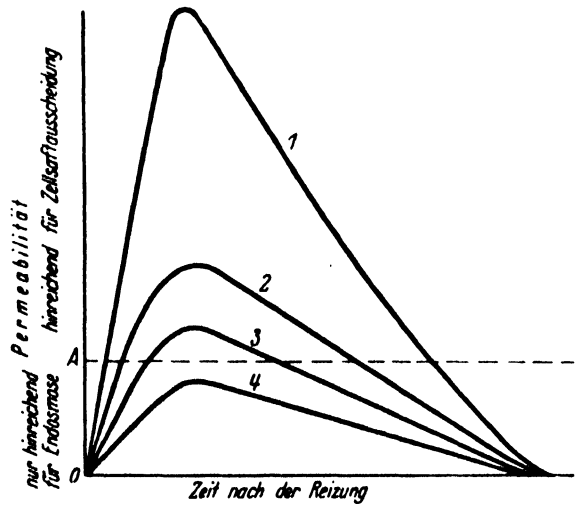


Abb. 25.

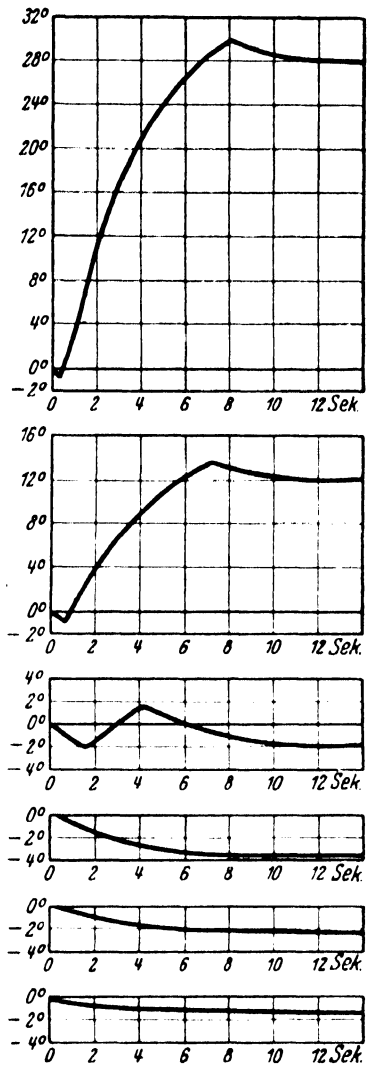


Abb. 26.

Abb. 25. Verlauf der Permeabilitätserhöhung gereizter *Sparmannia*-Staubfäden bei (von *1*—*4*) abnehmender Erregbarkeit. (Schema nach BÜNNING 1930.)

Abb. 26. Bewegungsverlauf gereizter *Sparmannia*-Staubfäden bei verschieden starker (von oben nach unten zunehmender) Herabsetzung der Erregbarkeit durch Einwirkung von NaCl-Lösungen. Abszisse: Zeit nach der Reizung. Positive Ordinate: Krümmung nach außen (normal); negative Ordinate: Krümmung nach innen (inverse Bewegungsrichtung). (Nach BÜNNING 1930.)

zudem auch wieder das Fehlen der Latenzzeit bei der inversen Reaktion (Abb. 30). Aus diesem Fehlen der Latenzzeit folgt, daß diese Zeitspanne normalerweise eintritt, weil die Permeabilitätserhöhung zunächst nur eine Erhöhung der Wasserpermeabilität ist; erst langsam wird die Permeabilitätserhöhung so stark, daß es zu einem partiellen Verlust der Semipermeabilität kommt, und erst dann kann die Flüssigkeitsabgabe, also die Reaktion, beginnen.

Anders verhält es sich natürlich, wenn in der Umgebung der reizbaren Zellen eine sehr hohe Saugkraft besteht, die Objekte sich also etwa in hypertonischer Lösung oder in trockener Luft befinden. Ist jetzt zugleich die Wasserzufuhr

vom Hauptteil der Pflanze durch Abschneiden der Objekte verhindert, so verschiebt sich gleichsam die in dem Schema (Abb. 25, 27) eingezeichnete Horizontale nach unten. Die Grenze zwischen der Permeabilitätserhöhung, die zur Zellsaftauspressung führt und der, die nur die Endosmose fördert, liegt jetzt niedriger. Dann wird zwangsläufig die Latenzzeit

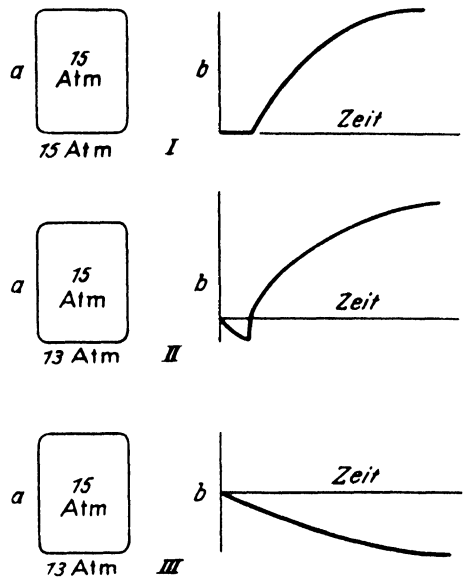


Abb. 27.

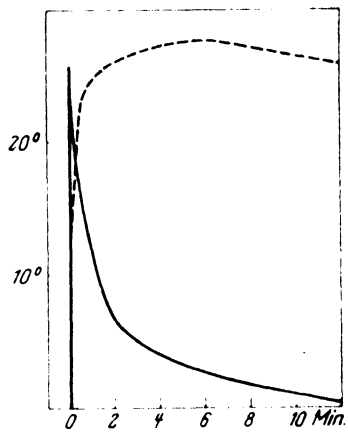


Abb. 28.

Abb. 27. Schema zur Erläuterung der Reaktionsumkehr bei der Seismonastie. Die Figuren *Ia*, *IIa* und *IIIa* sollen je eine Zelle darstellen, die hineingeschriebene Zahl die Saugkraft dieser Zellen, die darunterstehende Zahl die Saugkraft in der unmittelbaren Umgebung der Zellen. In *Ib*, *IIb* und *IIIb* bedeutet positive Ordinate Bewegung der reizbaren Organe in der normalen Bewegungsrichtung, negative Ordinate Bewegung in entgegengesetzter Richtung. (Nach BÜNNING 1930.)

Abb. 28. *Berberis*-Staubfaden. Reizung unter normalen Bedingungen (ausgezogene Kurve) und bei einem welkenden Staubfaden in trockener Luft (gestrichelte Kurve). (Nach BÜNNING 1930.)

verkürzt und die Dauer der Reaktion erheblich verlängert (Abb. 28). Dabei kann z. B. an den *Berberis*-Staubfäden eine Verlängerung der Reaktionsdauer von $^1/_{10}$ sec auf mehrere Sekunden oder sogar mehrere Minuten erreicht werden. Prüfen wir nun, bis zu welchem Zeitpunkt diese Verlängerung der Reaktionsdauer maximal möglich ist, so finden wir damit die Zeit, bis zu der die Permeabilität erhöht ist. Solche Versuche zeigten, daß die Zeitdauer der Permeabilitätserhöhung etwa der Dauer des gesamten Refraktärstadiums entspricht.

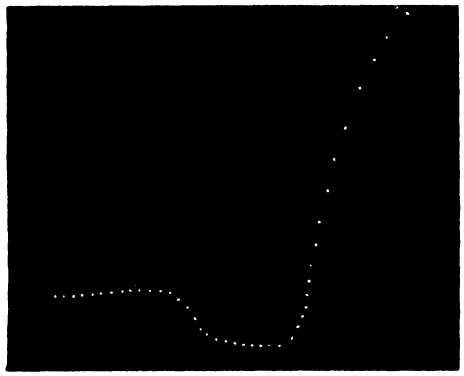


Abb. 29. *Mimosa pudica*. Der Bewegung in der normalen Richtung geht eine Reaktion in entgegengesetzter Richtung voraus, weil die elektrische Reizung in 3 cm Entfernung vom Gelenk erfolgte. Zeitmarken in Abständen von 0,2 sec. (Nach BOSE.)

Mit solchen Versuchen läßt sich nicht nur die Gesamtdauer der Permeabilitätserhöhung, sondern auch die Höhe der Permeabilität während der einzelnen Phasen des Erregungsprozesses ungefähr bestimmen. Obwohl dabei entschieden Fehlerquellen bestehen und auch andere Faktoren natürlich einen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Flüssigkeitsaufnahme bzw. -abgabe haben, läßt sich doch mit einiger Sicherheit folgendes aussagen: Das Permeabilitsätmaximum wird schon zu Anfang der Reaktion erreicht; selbst bei den langsam reagierenden *Sparmannia*-Staubfäden in 3—4 sec, bei *Berberis* nach Bruchteilen einer Sekunde. Jedoch ist die Permeabilität auch gleich nach Beendigung der Reaktion noch überaus hoch. Geschätzt worden ist, daß die Wasserpermeabilität zu Beginn der Rückkrümmung noch etwa 100mal so hoch

ist wie einige Sekunden später. Diese große Höhe der Wasserpermeabilität äußert sich im Verlauf der Rückkrümmung darin, daß die erste Phase der Rückkrümmung unvergleichlich viel schneller abläuft als die spätere.

Es sei noch betont, daß die oben genannten Resultate nicht nur für die gereizten Staubfäden gültig sind. Auch z. B. mit Mimosengelenken wurden Versuche ausgeführt, die prinzipiell gleichartige Resultate lieferten (BÜNNING 1930). Auch BOSE (1907, 1913, 1918, 1919, 1923) hat gefunden, daß sich

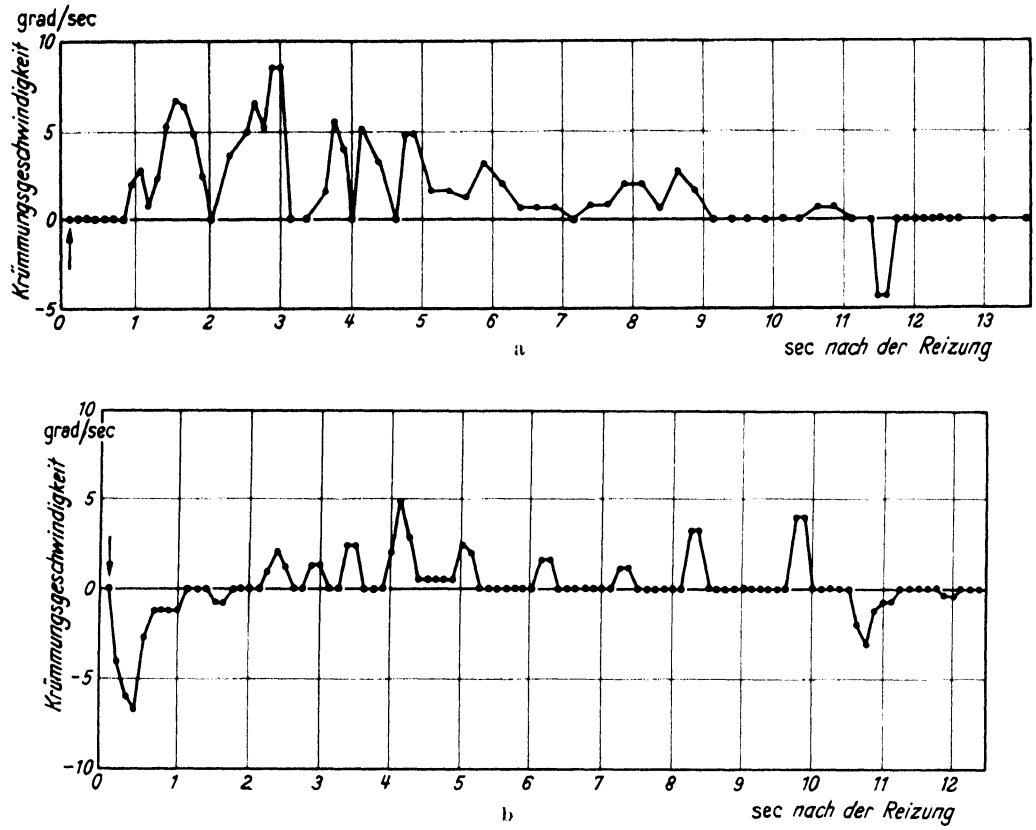


Abb. 30 a u. b. *Sparmannia africana*. Verlauf der Bewegung bei herabgesetzter Reizbarkeit. Abszisse: Zeit in Sekunden nach der Reizung. Ordinate: Bewegungsgeschwindigkeit. Bei der Kurve *a* sieht man deutlich die Latenzzeit, bei der Kurve *b* ist die Erregbarkeit so stark herabgesetzt, daß der Reaktion eine Bewegung in entgegengesetzter Richtung vorangeht. Diese ist deutlich ohne Latenzzeit. (Nach DIJKMAN.)

die Bewegungsrichtung bei *Mimosa* unter bestimmten Bedingungen umkehren kann und zwar gerade bei Bedingungen, die einigermaßen denen entsprechen, unter denen diese Bewegungsumkehr an reizbaren Staubfäden gefunden worden ist (Abb. 29). Freilich ist diese Beobachtung an der Mimose von keinem anderen Autor reproduziert worden.

c) Mikroskopisch sichtbare kolloidale Umwandlungen.

Bei den älteren Untersuchungen und Überlegungen zum Mechanismus der seismonastischen Bewegung rechnete man meist mit dem „Lehrbuchschema" der Zelle; d. h. mit dem Vorhandensein einer turgescent gespannten Zellwand, eines relativ dünnen Plasmaschlauchs und einer großen Vacuole, die im wesentlichen echt gelöste Substanz enthält. Erst jetzt sehen wir immer deutlicher, daß dieses Schema durchaus nicht immer anwendbar ist und die Tatsachen sich von ihm oft sehr weit entfernen. Zellsaftkolloiden kann ein großer Anteil an der Wasserbindungskraft der Zellen zukommen und diese Kolloide können ihren Zustand recht schnell ändern, wobei sich auch die Wasserbindungskraft,

oft in einem erstaunlich hohen Maße, verändert. Solche Zustandsänderungen können etwa durch geringfügige Veränderungen im Ionenmilieu der Zelle bedingt sein. Es wird hierzu auf die Ausführungen in anderen Teilen dieses Handbuchs (Band II) verwiesen.

Unter bestimmten Versuchsbedingungen können die Reaktionen der seismisch reizbaren Organe auch noch an nicht zu dünnen mikroskopischen Schnitten erzielt werden. Das ist sowohl bei Staubgefäßen von *Berberis* (MANGENOT, COLLA), als auch an Gelenken von *Mimosa* (TORIYAMA) gelungen. Aber auch Beobachtungen an fixierten Zellen haben Aufschlüsse gegeben. Ganz befriedigend sind die Ergebnisse am lebenden Material nicht, weil die Schnitte eben immer

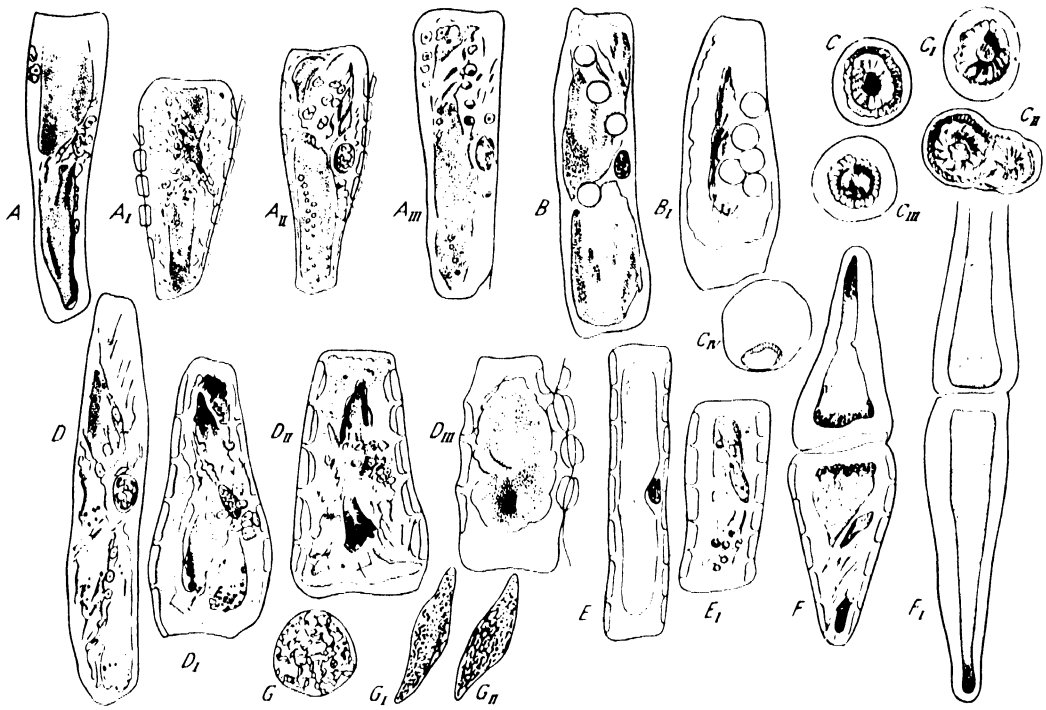


Abb. 31. Plasmazustandsänderungen in den Zellen des reizbaren Gewebes von *Berberis vulgaris*. *A* Erwachsene erschlaffte (d. h. nicht erregte) Zelle; A_I kontrahiert; A_{II} und A_{III} wieder erschlafft. *B* Alte erschlaffte Zelle; B_I Reizplasmolyse bei elektrischer Reizung. *C*—C_{IV} Umwandlung der protoplasmatischen Einschlüsse während mehr oder weniger lang andauernder Kontraktionen. *D*—D_{III} erwachsene Zelle, erschlafft (*D*), dann kontrahiert (D_I) und schließlich in vollkommener Plasmolyse bei elektrischer Reizung. *E* und E_I *Centaurea montana*: Zellen des Staubfadens erschlafft und in Kontraktur. *F* *Berberis vulgaris*, kontrahierte Zelle; Lagerung der „Flocken" während der Reizung. *G* Kern der Zelle in Ruhe; G_I in der kontrahierten Zelle; G_{II} in der erschlafften und fixierten Zelle. (Nach COLLA.)

noch relativ dick sein mußten und die Feststellung von Einzelheiten, selbst die klare Unterscheidung von Bestandteilen der Vacuole und des Cytoplasmas, dann nicht mehr gut möglich ist. Leider sind die besonders umfangreichen Angaben von COLLA über *Berberis*-Staubfäden in cytomorphologischer und cytochemischer Hinsicht nicht ganz eindeutig, so daß sie zumindest jetzt als unbefriedigend bezeichnet werden müssen und eine Wiederaufnahme der Untersuchungen dringend erwünscht wäre.

Folgende Punkte der Ergebnisse COLLAs seien erwähnt (Abb. 31): Das „Ektoplasma" ist (bei *Berberis*) dünn und homogen. Ihm schließt sich nach innen die Hauptmasse des Cytoplasmas an; dieses ist grob granuliert und voller Einschlüsse, es ist leicht gelblich. Die großen Einschlüsse sind ungefärbt und stark lichtbrechend. Bei der Kontraktion verringert die Zentralvacuole ihr Volumen stark; ihre Form ändert sich. Die Vacuolenhöhle kann sich, vor allem bei andauernden Reizen, teilen. Kleinere „Spezialvacuolen" scheinen demgegenüber

ihr Volumen nicht zu ändern, aber sie füllen sich mit einer Substanz, die in ihrem Innern ausfällt. Die Spezialvacuolen können sich bei starker Reizung dem Kern anlegen. Der Kern wird spindelförmig. Die ganze Cytoplasmamasse wird opalisierend. Die Membran wird dicker. Bei *Centaurea* sollen die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei *Berberis*.

Während der rückläufigen Bewegung wird der Kern wieder rund, die Cytoplasmaballung lockert sich, das trübe Aussehen des Cytoplasmas verschwindet wieder und die cytoplasmatischen Granulationen nehmen ab. Die Vacuole vergrößert sich wieder.

Im ganzen deuten diese Befunde sehr stark auf eine plötzliche Herabsetzung der Wasserbindungskraft von Zellsaftkolloiden, wie sie bei anderen, der mikroskopischen Untersuchung leichter zugänglicheren (nicht „reizbaren") Objekten mehrfach gefunden worden sind. Die Kontraktion der Vacuolen führt zu einer Wasseraufnahme des Cytoplasmas und, so müssen wir schließen, auch zu einer Wasserabgabe an die Umgebung. (COLLA selber rechnete mit dieser Möglichkeit einer Wasserabgabe aus den Zellen nicht, behauptete vielmehr, wie gesagt, eine Volumenkonstanz. Das ist um so überraschender, als sie gelegentlich sogar von einer Ablösung des Protoplasten spricht. Irgendeine Andeutung, wie eine Formänderung ohne Volumenänderung mit unseren Kenntnissen vom Zellmechanismus vereinbar sei, findet sich bei COLLA nicht. Im übrigen müssen wir natürlich auch die Quellung der Membranen im Sinne unserer vorhergehenden Darlegungen als Flüssigkeitsabscheidung aus den Zellen ansehen.)

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen von TORIYAMA müssen wir wohl annehmen, daß es sich bei den von COLLA untersuchten kolloidalen Einschlüssen hauptsächlich um Gerbstoffe handelt; auch MANGENOT hatte solche Gerbstoffeinschlüsse für *Berberis*-Staubfäden schon angegeben.

Weiterhin sei hier auf eine neuere Untersuchung von WEINTRAUB hingewiesen, die wertvolle Beobachtungen enthält, obwohl sie von der irrigen Annahme ausgeht, seit PFEFFER habe sich kaum mehr jemand mit Sensitiven beschäftigt. WEINTRAUB arbeitete mit den Gelenken von *Mimosa pudica*. Unter geeigneten Bedingungen konnte an Schnitten von 130 μ Dicke noch der Zustand vor und nach der Reizung an der lebenden Zelle verfolgt werden. WEINTRAUB findet im Cytoplasma des Bewegungsgewebes kleine Vacuolen, die bei der Reizbewegung verschwinden. Gleichzeitig mit dem Verschwinden der kleinen Vacuolen, deren Durchmesser etwa 1 μ beträgt, können die Hauptvacuolen ihr Volumen verringern. Zugleich aber treten neue kleine Vacuolen auf.

Schließlich hat TORIYAMA, ebenfalls für *Mimosa*, interessante Beobachtungen veröffentlicht. Er führte den Nachweis, daß in den Gelenkzellen Gerbstoffvacuolen vorkommen (die von ihm angegebenen Dimensionen für diese Vacuolen sind etwas anders als die von WEINTRAUB genannten. Aber schon aus den Untersuchungen TORIYAMAs geht hervor, daß in den einzelnen Regionen des Gelenks unterschiedliche Verhältnisse bestehen). Vor der Reizung sind die Vacuolen mit Toluidinblau leicht färbbar; ihre Konturen sind deutlich (Abb. 32a). Nach der Reizung werden die Umrisse der Vacuolen undeutlich; Gerbstoff scheint in das Cytoplasma hineinzudiffundieren. TORIYAMA kommt dadurch und durch weitere Untersuchungen zu folgenden Anschauungen: Bei der Reaktion wird Flüssigkeit ausgeschieden. Diese Flüssigkeit enthält (wie schon erwähnt) auch Gerbstoff und andere gelöste Substanzen. Die Reaktion ist also mit einer Permeabilitätserhöhung verknüpft. TORIYAMA rechnet damit, daß von dem Einfluß des in das Cytoplasma eindringenden Gerbstoffs eine Umwandlung vom Sol zum Gel erfolgt und dadurch die Freisetzung gebundenen Wassers möglich werde.

Toriyama ist bei seinen Untersuchungen von vorhergehenden Arbeiten Yamamotos und Aimis ausgegangen. Aimi sah eine Änderung vom Gel- zum Solzustand im Cytoplasma als entscheidende Hauptursache der Reaktion an, die Erholung sollte nach ihm in einer Umwandlung vom Sol zum Gel bestehen. Toriyama dagegen meint, Aimi habe die äußere Vacuole als Cytoplasma angesehen.

Die Veränderungen in den Vacuolen sind offenbar erst eine Folge anderer plasmatischer Vorgänge, jedenfalls sind sie nicht notwendig an jeder Erregung beteiligt. In sehr jungen Gelenken kann durchaus schon die Reaktion stattfinden, obwohl die Gerbstoffvacuolen noch gar nicht ausgebildet sind. Die

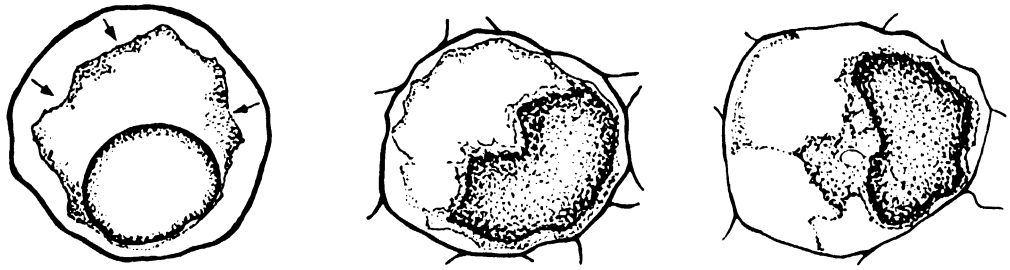


Abb. 32a. *Mimosa pudica.* Schematische Darstellung des Aussehens der Gerbstoffvacuolen vor und nach der Reizung. Links vor der Reizung, Mitte und rechts nach der Reizung. (Nach Toriyama.)

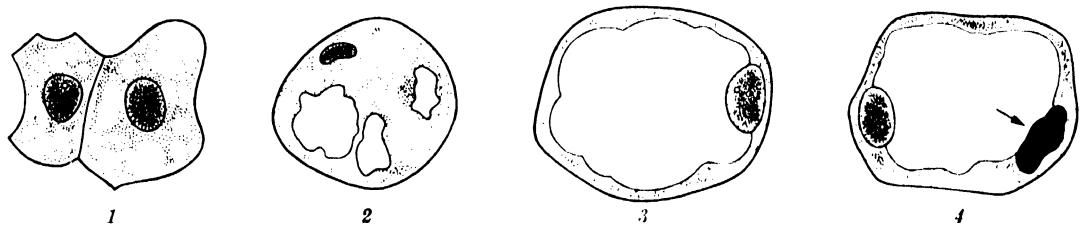


Abb. 32b. Entwicklung der Gerbstoffvacuolen in den Gelenken von *Mimosa pudica*. *1—4* Aussehen der Zellen in verschiedenaltrigen Pflanzen. Der Pfeil in *4* zeigt auf die junge Gerbstoffvacuole. (Nach Toriyama 1955.)

Entwicklung dieser Vacuolen und ihr Aussehen in jungen, aber schon reaktionsfähigen Gelenken ist in Abb. 32b dargestellt.

Endgültig läßt sich noch keine Entscheidung treffen, ob die primären kolloidalen Änderungen im Cytoplasma oder in der Vacuole ablaufen. Jedenfalls aber steht wohl fest, daß solchen kolloidalen Änderungen und den durch sie bedingten Herabsetzungen der Wasserbindungskraft eine große Bedeutung für die Kontraktionsbewegung zukommt. In Verbindung mit den Beobachtungen von Colla dürfen wir sagen, daß solche Vacuolen weit verbreitet sind. Bei den verschiedensten Gelenken von Sensitiven und Nichtsensitiven sind entsprechende Beobachtungen gemacht worden (Eckmann, Kaestner, Molisch, Sperlich, Sieburg). Auch auf die Phänomene der sog. Aggregation im *Drosera*-Tentakel sei hingewiesen. Und schließlich darf noch ergänzt werden, daß auch bei den Turgorbewegungen der Schließzellen kolloidale Umwandlungen eine sehr große Rolle spielen (Harmorak, Imamura). Die Rolle der Gerbstoffe für das Wasserbindungsvermögen von Vacuolen ist auch in Untersuchungen von Guillermond und von Suessenguth angedeutet.

Weitere Beschreibungen der Vacuolensysteme, zum Teil mit etwas abweichenden Deutungen, finden sich bei Datta und Dutt (Abb. 32c).

Nachdem so die Bedeutung kolloidaler Veränderungen nachgewiesen worden ist, scheidet eine Schwierigkeit, die schon von Pfeffer betont worden ist, aus: Wenn nur eine Permeabilitätserhöhung, also ein Semipermeabilitätsverlust eintritt, kann zwar eine Zellsaftausscheidung erfolgen; aber man kann nicht erklären,

wie während der Restitutionsphase diese Flüssigkeit wieder aufgenommen wird. Natürlich könnte mit einer Umwandlung dieses osmotisch wirksamen Materials in den Intercellularen, mit adsorptiven Bindungen an die Zellwand usw. gerechnet werden. Die Geschwindigkeit der Rückkrümmung machte eine solche Deutung jedoch schwierig. Jetzt wird es klar, daß offenbar sowohl eine Herabsetzung der Wasserbindungskraft als auch ein partieller Verlust der Semipermeabilität besteht. Es ist also leicht verständlich, daß nur verdünnter Zellsaft abgeschieden wird. Aus diesem in die Intercellularen abgesonderten verdünnten Zellsaft kann die Zelle nach dem Wiederansteigen der kolloidalen Wasserbindungskraft ohne Schwierigkeit Wasser aufnehmen und somit ihre Turgescenz wieder steigern. Außerdem ist der schon erwähnte

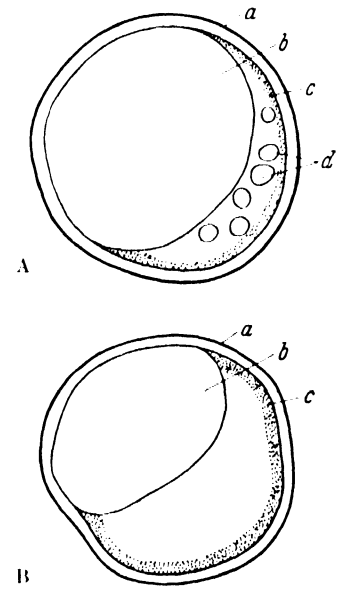


Abb. 32c.

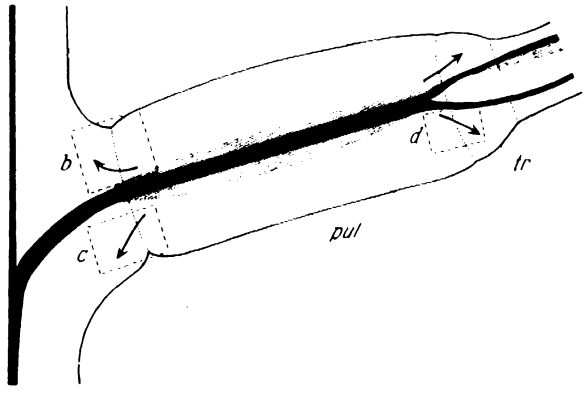


Abb. 32d.

Abb. 32c. *Mimosa pudica*, Zellen aus dem Bewegungsgewebe des Hauptgelenks. A vor der Reizung; B nach der Reizung; *a* Zellwand; *b* Tanninvacuole; *c* Cytoplasma; *d* kleinere Vacuole. (Nach Dutt.)

Abb. 32d. Schematische Darstellung der Abwanderung von Kalium aus den Gelenken von *Mimosa pudica*. (Nach Toriyama 1955.)

Befund Toriyamas zu erwähnen, daß das aus dem Gelenk ausgeschiedene Material allmählich in das angrenzende Gewebe abwandern kann (Abb. 32d).

Schließlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß eine Abnahme der „Wasserbindungskraft" sehr wohl auch infolge der Aktionsströme auftreten könnte, nämlich infolge der bei diesen Potentialänderungen verringerten elektroosmotischen Fähigkeit der Zelle.

6. Die Reizkette.

a) Einleitung.

Unsere weitere Frage lautet nun, wie es zu den im vorigen Abschnitt beschriebenen strukturellen Veränderungen in der Plasmamembran, im übrigen Cytoplasma und in den Vacuolen kommt. Für das Eintreten dieser Veränderung könnten sowohl physikalische als auch chemische Prozesse verantwortlich sein. Es sind Prozesse, die man generell als „Erregung" bezeichnen kann. Wir werden aber sehen, daß hier sogar die Anwendung des Begriffs „Erregungsvorgang" im engeren Sinne zulässig ist. Solche Erregungsvorgänge sind an anderer Stelle dieses Bandes beschrieben worden. Trotzdem kann uns der bloße Hinweis auf diese Erregungsvorgänge nicht genügen, weil sie natürlich bei den uns interessierenden Objekten Hand in Hand gehen mit anderen Vorgängen, die zwischen Erregung und Reaktion vermitteln.

Eine weitere Frage, die wir diskutieren müssen, ist die nach den Zellvorgängen, die den alten Zustand wieder herstellen. Wir haben also generell zu unterscheiden zwischen „Zerfallsvorgängen" und „Restitutionsvorgängen". Schließlich bleibt

noch die Frage, wie es kommt, daß die Restitutionsvorgänge gerade dann und in der Intensität auftreten, wie es für eine Beseitigung der reizbedingten Zellveränderungen notwendig ist.

b) Reizschwelle und Reizaufnahme.

Die eigentlichen Erregungsvorgänge an seismonastisch reizbaren Organen sind zweifellos unabhängig von der Reizart immer die gleichen. Am leichtesten ist das erkennbar einerseits aus der völligen Identität im Verlauf der Bewegungen und ihrer Begleiterscheinungen (Aktionsströme, Refraktärstadien usw.), andererseits aus der Tatsache, daß ein durch eine Reizart bedingtes Refraktärstadium zugleich auch ein Refraktärstadium für jede andere Reizart darstellt. Die Vorgänge der Reizaufnahme aber müssen natürlich bei den einzelnen Reizarten unterschiedlich sein.

α) Mechanische Reize.

Die Schwelle für mechanische Reize liegt sehr niedrig. Beispielsweise hat LINSBAUER (1906) für *Centaurea jacea* angegeben, daß unter günstigen Bedingungen bei einer Stoßkraft von 208×10^{-4} cm/g die Reaktion eintritt. Geschlossen wurde das daraus, daß ein Reiter aus feinem Platindraht, der 1,04 mg wog, bei einer Fallhöhe von 2,0 mm noch zur Reaktion führen kann.

Die Höhe der Reizschwelle ändert sich mit dem physiologischen Zustand des Objektes. Es pflegt ein Stadium maximaler Empfindlichkeit erreicht zu werden, dem mit zunehmendem Alter eine Phase abnehmender Empfindlichkeit und völligen Verlustes der Reaktionsfähigkeit folgt. Die Schwelle hängt aber auch stark von äußeren Faktoren ab, namentlich von der Temperatur (Abb. 33). Bei einigen Objekten ist eine Reaktion noch bei Temperaturen in der Nähe des Gefrierpunktes möglich, so z. B. bei Blättern von *Aldrovanda* (ASHIDA 1939) und bei Staubgefäßen von *Berberis* und *Mahonia* (BÜNNING 1929). Die Schwelle ist dann aber sehr stark erhöht und kann schätzungsweise das 10—100fache der bei optimalen Temperaturen bestehenden Reizschwelle erreichen. In anderen Fällen steigt die Schwelle schon bei Temperaturen zwischen 10 und 15° so stark, daß keine erfolgreiche Reizung mehr möglich ist. Bei *Sparmannia*-Staubfäden (BÜNNING 1929) ist die Schwelle bei 11°, bei *Mimosa pudica* (WALLACE) bei 14° nicht mehr überschreitbar. Bei sehr hohen Temperaturen kann die Schwelle wieder ansteigen.

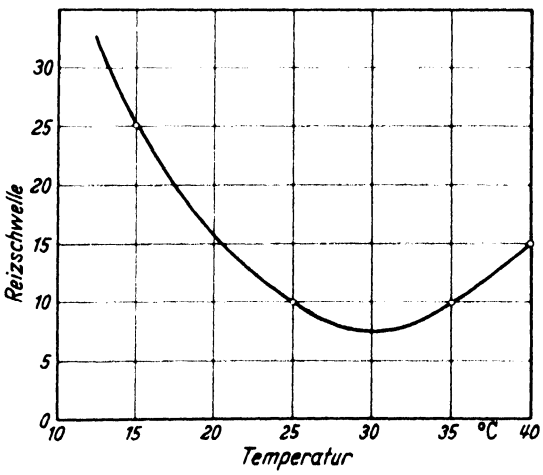


Abb. 33. Beziehung zwischen Reizschwelle und Temperatur bei Staubfäden von *Helianthemum vulgare*. Als Maß der Reizschwelle diente die zur Auslösung der Erregung erforderliche Biegung des Filaments in Winkelgraden. (Nach Zahlen bei BÜNNING 1929.)

Wie die mechanischen Reize primär wirken, ist unbekannt. Zweifellos muß es zu einer Deformation kommen, die den eigentlichen Reizaufnahmevorgang darstellt und die die weiteren Erregungsvorgänge auslöst. In manchen Fällen finden sich Einrichtungen, die solche Deformationen erleichtern (vgl. v. GUTTENBERG in diesem Band). Es können unverdickte Membranpartien, also Fühltüpfel vorhanden sein. Oder es finden sich Borstenhaare, die als Stimulatoren wirksam sind, indem ihre Berührung leichter als die direkte Einwirkung auf die

reizbaren Zellen zu einer Deformation im Plasma führen kann. Eine größere Empfindlichkeit des Plasmas der mit Fühltüpfeln ausgerüsteten Zellen oder der den Stimulatoren benachbarten Zellen ist nie nachgewiesen worden. Zum Beispiel hat LINSBAUER durch sorgfältige Studien zeigen können, daß die Staubfadenhaare von *Centaurea* keine Perzeptionsorgane im Sinne HABERLANDTs sein können, sondern höchstens Reizüberträger, also Stimulatoren. Etwas anders steht es möglicherweise bei den Borsten bzw. Haaren der Blätter von *Dionaea* bzw. *Aldrovanda*. Hier findet sich offenbar erregbares Plasma an der basalen Region. Die Borsten oder Haare können eine Berührungsreizung leicht auf dieses Plasma übertragen. Aber auch in diesem Fall ist das Plasma der genannten Zellen wohl nicht empfindlicher als das Plasma in den die Reaktion ausführenden Zellen; es ist eben nur leichter durch einen Reiz erreichbar. Für eine solche Deutung spricht, daß das Plasma in den Haaren von *Aldrovanda* für elektrische Reize sogar weniger empfindlich ist als das der anderen Zellen des Blattes (ASHIDA 1934). Auch sonst sprechen alle Versuche, z. B. die bei der Anwendung elektrischer Reize gewonnenen Erfahrungen, dafür, daß Zellen mit besonders empfindlichem, reizaufnehmendem Plasma nicht vorkommen. Es fragt sich nun, auf welchem Wege die reizbedingten Deformationen zur Auslösung der Erregung führen. Deformationen von Pflanzenzellen könnten zu Zerreißungen innerhalb des Protoplasten oder einzelner seiner Teile führen. Es gibt mehrere Beobachtungen

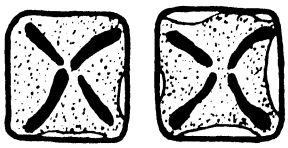


Abb. 34a. *Striatella*; auf Reizung durch Druck erfolgt eine Reizplasmolyse. Die Figur links stellt die Zelle unmittelbar nach der Reizung dar; rechts 1/2 Std später. Die Reizplasmolyse ist schon teilweise zurückgegangen. (Nach PRÁT, verändert.)

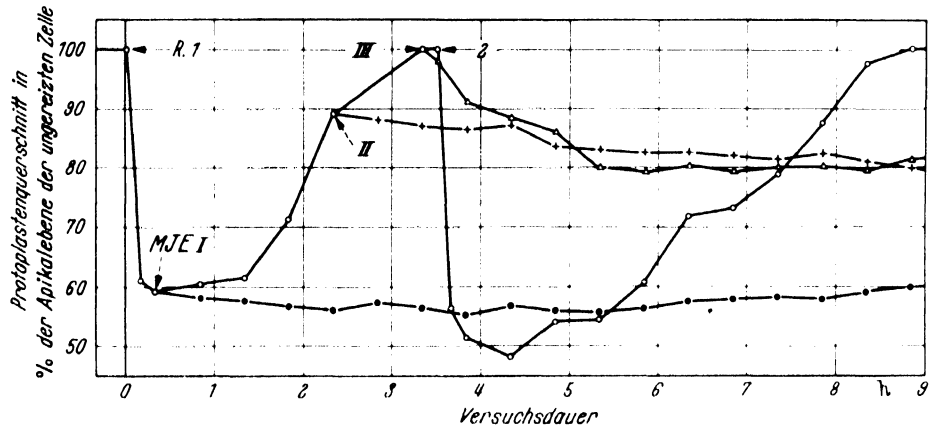


Abb. 34b. Verlauf der Thigmo- und Reizplasmolyse bei *Chaetoceras daday*. *R 1, 2* Zeitpunkt der mechanischen Reize; ● Monojodessigsäurezusatz nach der ersten Kontraktion; + Monojodessigsäurezusatz nach begonnener Deplasmolyse; △ Monojodessigsäurezusatz nach beendeter Deplasmolyse. Die Anfangsäste der MJE-Kurven laufen mit den Kurven für die unvergiftete Zelle weitgehend parallel und wurden daher nicht mitgezeichnet. (Nach FOLLMANN.)

an nichtsensitiven Pflanzen, die uns derartige Erscheinungen vor Augen führen. Nur einige Beispiele dafür seien erwähnt. KÜSTER beobachtete bei *Codium* nach mechanischer Einwirkung eine Durchlöcherung des Protoplasten. Auch bei anderen Algen sind nach mechanischer Reizung solche oder verwandte Vorgänge beobachtet worden (vgl. BÜNNING 1934). In anderen Fällen zerreißt nicht der ganze Protoplast, aber doch offensichtlich einzelne Teile von ihm, so daß es zu einem Austritt von Zellsaft und damit zur sog. Reizplasmolyse kommt (BENECKE, PRÁT) (Abb. 34a). Freilich lassen solche Reizplasmolysen eine andere Deutung zu, die aber auch wiederum für die Lösung der Seismonastieprobleme Hinweise gibt. FOLLMANN erzielte eine „Thigmo-Reizplasmolyse" bei *Chaetoceras daday* durch Schwingungen mit einer Stimmgabel. Bei dieser Reiz-

plasmolyse tritt ein plötzlicher Volumenverlust um 40% ein. Die Restitution erfordert mehrere Stunden (Abb. 34b). Der Vorgang kann mehrfach wiederholt werden. Die Zellsaftviscosität nahm hierbei um 25% etwa oder mehr ab. Es kommt hier also offenbar nicht eine Permeabilitätserhöhung zur Erklärung in Frage, sondern, wenigstens als primäre Veränderung, eine Abnahme des Wasserbindungsvermögens. Infolge des Reizes wird nichtosmotisch gebundenes Vacuolenwasser freigesetzt. Das heißt, der Reiz muß den Zusammenbruch eines labilen Vacuolen-Kolloidsystems bedingen. Dabei muß aber angenommen werden, daß das reizaufnehmende System nicht in den Vacuolen, sondern im Cytoplasma liegt; denn jener Zusammenbruch kann auch durch andersartige Reize (chemisch, thermisch, photisch) bedingt werden. Die Parallele dieser Phänomene zu den seismonastischen Erscheinungen wird noch auffälliger, wenn wir beachten, daß die Restitution in beiden Fällen an energieliefernde Prozesse gebunden ist. Für die Seismonastie kommen wir darauf weiter unten zu sprechen. Für die Reizplasmolyse zeigt es die Verhinderung der Restitution durch Monojodessigsäure (Abb. 34b).

Übrigens ist gerade der Tonoplast besonders empfindlich. CHAMBERS und HÖFLER fanden bei ihren Untersuchungen an Tonoplasten von *Allium*, daß der von einer Nadel durchbohrte Tonoplast zerreißt, sobald die Nadel in Fibration versetzt wird. Hier ist wohl die Analogie mit der seismischen Reizbarkeit so groß, daß wir geradezu von einer seismischen Empfindlichkeit des Tonoplasten sprechen dürfen. Aber auch mit andersartigen Beeinflussungen der Plasmastruktur muß gerechnet werden. Bei KAHL finden sich viele Hinweise auf Beobachtungen über die durch Schütteln bedingten Strukturveränderungen im Protoplasma von Pflanzenzellen (die Untersuchungen KAHLS zeigen übrigens ganz analog wie die Erfahrungen an seismonastisch reizbaren Objekten, daß die Schütteleffekte mit Permeabilitätserhöhungen verknüpft sind).

Dafür, daß auch bei der normalen Seismonastie die Reizaufnahme in einer Zerreißung von Plasmagrenzschichten besteht, spricht, daß jede starke und schnell genug verlaufende Dehnung zur Reizaufnahme führt. Man kann etwa die seismisch empfindlichen Staubfäden ohne weiteres dadurch zur Reaktion veranlassen, daß man den Staubfaden durchbiegt. Hat diese Durchbiegung ein bestimmtes Ausmaß erreicht, so tritt plötzlich die Erregung ein. Das gleiche gilt auch für *Aldrovanda* und *Dionaea*. Diese Streckung des Plasmaschlauchs braucht gar nicht durch Berührung hervorgerufen zu werden. Man kann sie etwa auch dadurch erreichen, daß die Objekte in Wasser übertragen werden, die so bedingte Zellstreckung führt ebenfalls zur Auflösung der Erregung (Abb. 35; BÜNNING 1930). Auch bei *Aldrovanda* ist durch eine schnelle Änderung des osmotischen Druckes im umgebenden Medium die Erregung auslösbar (ASHIDA 1934). In diesen Fällen ist nicht etwa das Wasser selber der auslösende Reiz; denn wenn die Objekte vorher durch Aufenthalt in wasserdampfgesättigter Luft ihre Saugkraft absättigen können, führt die Übertragung in Wasser, welches jetzt eben keine Dehnung mehr verursachen kann, nicht zur Auslösung der Erregung.

In dem Zusammenhang sollte noch einmal die Reizplasmolyse bei Diatomeen erwähnt werden. Diese ist nämlich, nach Versuchen von FOLLMANN an *Asterolampra marylandica*, auch durch Übertragung in hypotonische Lösung erreichbar. FOLLMANN bringt zur Deutung die vorsichtige Formulierung, „daß der Protoplast dem sehr starken Angriff des wesentliche Plasmabestandteile entziehenden destillierten Wassers auf die Dauer nicht wiederstehen kann." Solche „Hypotonie-Reizplasmolyse" haben vorher schon BROCKMANN (1906) und OSTERHOUT (1913) beschrieben.

Für die Schlußfolgerung, daß es bei der Aufnahme der seismischen Reize auf eine Zerreißung von semipermeablen Membranen, etwa eine Zerreißung des

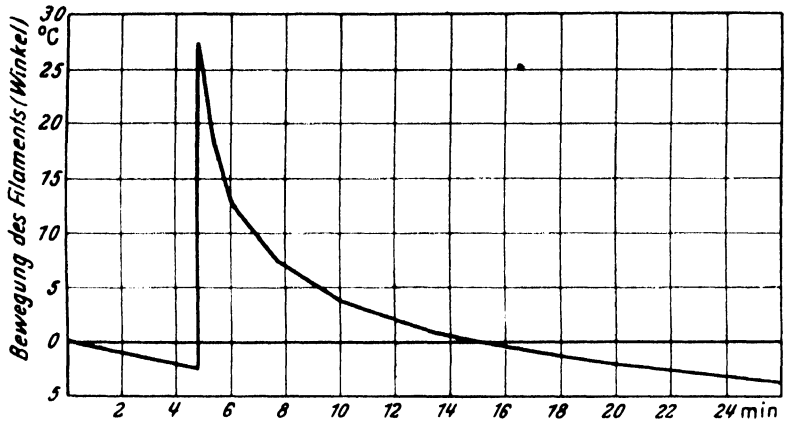


Abb. 35. *Berberis vulgaris*. Auslösung der Bewegung eines Filaments durch Übertragung in Wasser. Positive Ordinate: Bewegung nach innen; negative Ordinate: Bewegung nach außen. Die durch die Wasseraufnahme bedingte Streckung (welche als Ursache der Reizauslösung anzusehen ist) kommt in der der Reaktion vorhergehenden Krümmung nach außen zum Ausdruck. (Nach BÜNNING.)

Tonoplasten, ankommt, sprechen noch andere Tatsachen. Einerseits läßt sich zeigen, daß auch während des Aufnahmevorgangs, also schon vor Eintritt der Reaktion, Flüssigkeit aus den Zellen austreten kann. Bei starker Reizung ist nämlich an *Sparmannia*-Staubfäden zu beobachten, daß der eigentlichen Reizbewegung eine kurze Vorreaktion vorangeht, die keine meßbare Latenzzeit besitzt und von der Hauptreaktion deutlich getrennt ist (Abb. 36; DIJKMAN). Diese Tatsache läßt sich am einfachsten als direkter Erfolg einer Zerstörung in den semipermeablen Grenzschichten deuten, welche sich bei dieser sehr starken Reizung eben auf viele Zellen gleichzeitig erstreckt, so daß der derart bedingte Semipermeabilitätsverlust auch direkt zu einer merklichen Volumenabnahme führt. Bei der Reizaufnahme in nur wenigen Zellen ist das nicht möglich.

Mit der Auffassung, daß die Rezeption der Stoßreize in einer Zerreißung des Tonoplasten besteht, ist natürlich auch die Nichtsummierbarkeit unterschwelliger mechanischer Reize leicht vereinbar; ein Reiz führt eben entweder zur Zerreißung oder nicht und im letzteren Falle hinterläßt er keine erkennbare Wirkung. So verhalten sich jedenfalls die meisten Objekte.

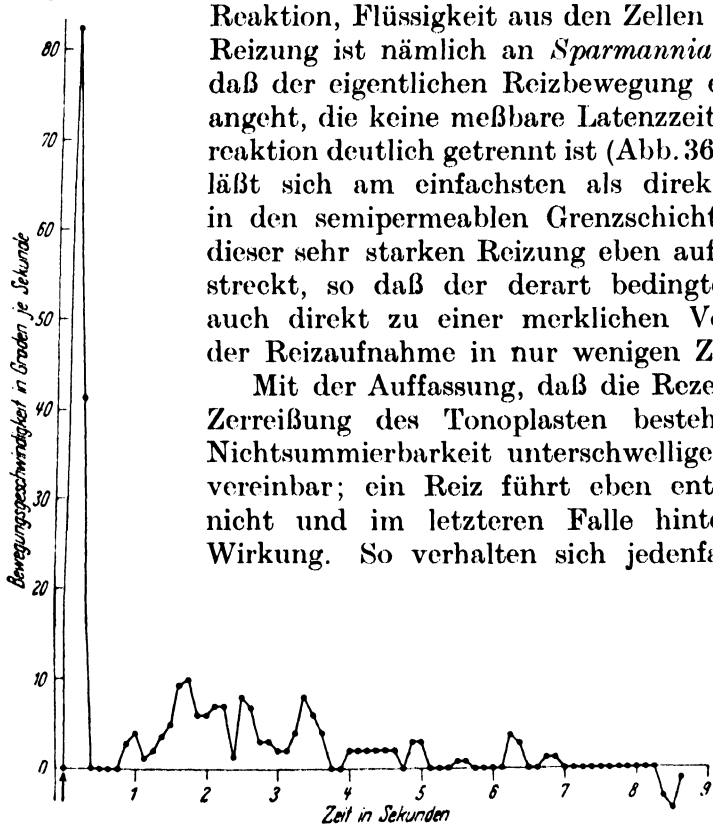


Abb. 36. Seismonastische Reaktion eines Staubfadens von *Sparmannia*. Nach einer kinematographischen Aufnahme. Abszisse: Zeit nach der Reizung; Ordinate: Bewegungsgeschwindigkeit in Grad je Sekunde. Die mit großer Geschwindigkeit erfolgende (insgesamt aber geringe) Vorkrümmung ist als „Latenzvorgang" deutlich von der eigentlichen, erst nach einer Latenzzeit von 1 sec einsetzenden Reaktion abgesetzt. (Nach DIJKMAN).

Der Vorgang der Reizaufnahme kann auch in elektrischen Potentialänderungen zum Ausdruck kommen, die sich deutlich vom späteren Aktionsstrom unterscheiden. UMRATH (1934) spricht dabei von „Latenzvorgängen" und sagt, daß die verschiedenartigsten Reize zunächst eine primäre Veränderung an der Zellgrenzfläche bedingen, die dann ihrerseits erst den eigentlichen, dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgenden Erregungsvorgang auslösen. Auch während des Refraktärstadiums, wenn noch

gar keine Reaktionen wieder möglich sind, lassen sich solche Latenzvorgänge unter Umständen nachweisen.

Auf die eine oder andere Weise muß es also bei der Reizaufnahme zu einer lokalen Zerstörung im Protoplasma kommen. Wenn die nötige Erregbarkeit besteht, genügt diese Veränderung zur Auslösung der eigentlichen Erregung. Worin diese Auslösung besteht, werden wir später erörtern.

Bemerkenswert ist hier aber noch, daß in manchen Fällen mehrere Aufnahmevorgänge zur Auslösung einer Reaktion notwendig sind. Die Blätter von *Aldrovanda* z. B. reagieren nach ASHIDA (1935) nach einem einzelnen Reiz auf ein einzelnes Haar noch nicht mit einer Bewegung, sondern es ist notwendig, entweder ein Haar mehrfach zu reizen oder verschiedene Haare je einmal zu reizen. Die Anzahl dieser notwendigen Einzelreize ist von dem physiologischen Zustand der Blätter abhängig, bei älteren Blättern ist sie größer. Offenbar wird also durch den einzelnen Reiz etwas produziert (z. B. eine Erregungssubstanz), dessen Menge erst einen bestimmten Wert erreicht haben muß, bevor die eigentliche Erregung ausgelöst werden kann.

Die Summierung der Teilreize ist hier wohl so zu verstehen, daß jeder Reiz eine Erregung auslöst; aber eine größere Anzahl von Erregungsvorgängen notwendig ist, um eine sichtbare Reaktion zu bedingen. Dazu würde auch passen, daß bei der Anwendung schwacher Reize in größerer Anzahl die Reaktion viel langsamer verlaufen kann. Bemerkenswert ist dabei, daß der Abstand der Teilreize recht groß sein kann. Das sei durch einige Zahlen veranschaulicht (Tabelle 1):

Tabelle 1. *Beziehung zwischen der Anzahl aufeinanderfolgender Reize, die zur Schließbewegung bei Dionaea erforderlich sind, und dem Zeitabstand zwischen den Einzelreizen.*

Zeitabstand der Reize in Minuten	Anzahl notwendiger aufeinanderfolgender Reize, Mittelwerte	Zeit vom Beginn der Bewegung bis zum vollständigen Verschluß der Blätter in Minuten	Zeitabstand der Reize in Minuten	Anzahl notwendiger aufeinanderfolgender Reize, Mittelwerte	Zeit vom Beginn der Bewegung bis zum vollständigen Verschluß der Blätter in Minuten
0,33	2,00	0,0	5	8,75	16,25
0,66	2,75	0,33	7	10,50	19,83
1	3,77	1,00	10	12,62	26,25
2	6,33	2,22	15	15,60	93,00
3	7,33	5,50	20	19,10	94,00
4	8,33	7,33			

So würde auch verständlich, daß sich bei *Dionaea* nach BROWN und SHARP unterschwellige elektrische und mechanische Reize zu einem schwelligen Reiz addieren können. Bei anderen Objekten ist das nicht möglich, hier aber handelt es sich eben nicht um die Addition für sich unterschwelliger Reiz*aufnahmevorgänge*, sondern um die Addition für sich unterschwelliger, d. h. nicht zur Auslösung der Reaktion hinreichender *Erregungsvorgänge*.

β) Elektrische Reize.

Die elektrische Reizung ist bei Studien über die Seismonastie sehr viel angewandt worden, weil sie sich leichter dosieren läßt als die mechanische. Es kann hier nicht im einzelnen die Wirkungsweise elektrischer Durchströmung auf das Protoplasma diskutiert werden (vgl. hierzu S. 135ff. dieses Bandes). Nur erwähnt sei, daß man oft auch mikroskopisch den Einfluß solcher Durchströmung auf die Plasmastruktur feststellen kann. Jedoch trifft das nur für starke Reize zu; Reize, die nicht weit über der Schwelle liegen, führen kaum zu mikroskopisch

sichtbaren Veränderungen im Protoplasma. Trotzdem müssen solche Veränderungen angenommen werden; denn elektrische Reize sind ohne Schwierigkeit summierbar, und zwar auch dann, wenn der Abstand der Teilreize mehrere Sekunden beträgt. Welcher Art Schäden es sind, die sich bei der elektrischen Durchströmung allmählich anhäufen und dadurch schließlich den eigentlichen Erregungsvorgang auslösen, braucht uns im Zusammenhang mit der Besprechung der seismonastischen Reaktionen nicht so sehr zu interessieren.

Die durch die elektrischen Reize bedingten Schäden können, sofern die Reizung stark war, die Reaktion überdauern. So kann es dann ohne nochmalige

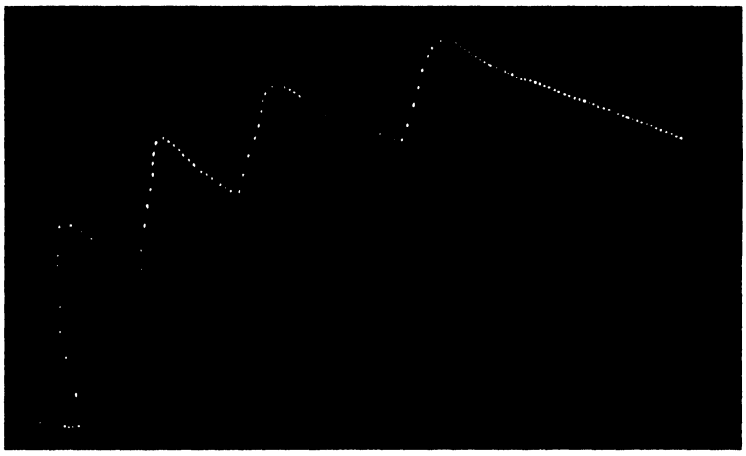


Abb. 37. *Biophytum sensitivum.* Mehrfache Reaktion auf einen einzelnen starken elektrischen Reiz. (Nach Bose.)

Reizung zu einer oder mehreren direkten Reaktionen kommen (Abb. 37). Die nächste Reaktion wird jeweils eintreten, wenn die Reizschwelle während der Rückkrümmung genügend gesunken ist, also das Refraktärstadium weitgehend abgeklungen ist.

Weil diese Schäden, die einen inneren Reiz darstellen, sogar über die Dauer mehrerer Reaktionen anhalten können, ist es noch mehr verständlich, daß unterschwellige elektrische Reize erfolgreich summierbar sind.

γ) Chemische Reize.

Als chemische Reize sind z. B. Dämpfe von Ammoniak, Chloroform, Äther und Essigsäure wirksam (Abb. 38). Wesentlich deutlicher als nach seismischer Reizung läßt sich nachweisen, daß auch hier wieder primär ein lokaler Semipermeabilitätsverlust entscheidend ist. Ein solcher Effekt ist ja ohnehin auf Grund der bekannten schädigenden Wirkung dieser Substanzen zu erwarten. Beobachten läßt sich diese Schädigung an den reizbaren Objekten nämlich dadurch, daß vor der Auslösung der Erregung eine langsamere Vorkrümmung eintritt, deren Richtung unter normalen Bedingungen mit der Reaktionsrichtung übereinstimmt (Abb. 39). Auch bei dieser chemischen Reizung ist eine Summierbarkeit unterschwelliger



Abb. 38. *Biophytum sensitivum.* Mehrfache Reaktion auf einen einzelnen starken chemischen Reiz. (Nach Bose.)

Reize leicht feststellbar. Das ist wiederum verständlich, weil sich hier ja wie gesagt der Eintritt von Schädigungen schon vor der Auslösung einer Erregung deutlich in einer Lageänderung der Organe äußert. Ebenso wie bei der elektrischen Reizung können auch hier die Schäden eine Reaktion überdauern, so daß dann entsprechende Effekte periodischer Reaktionen auftreten (Abb. 38).

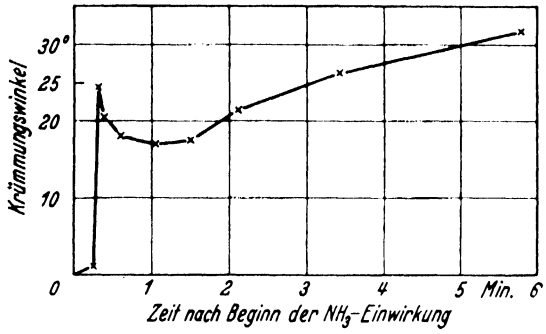


Abb. 39. *Berberis*-Staubfaden. Einwirkung von NH_3-Gas. Zunächst erfolgt eine geringe Vorkrümmung durch Schädigung, dann Auslösung der Erregung, nachher Rückkrümmung. Schließlich aber überwiegt die in der gleichen Richtung wie die anfängliche Vorkrümmung verlaufende Schädigungskrümmung. (Nach BÜNNING.)

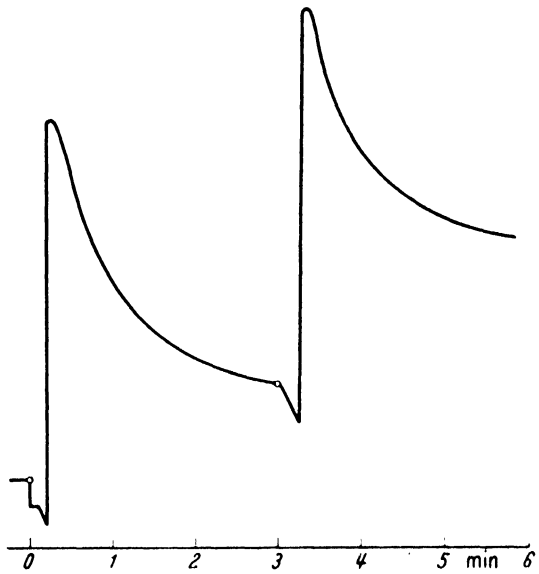


Abb. 40. *Biophytum sensitivum*. Thermische Reizung. Die beiden eingezeichneten Punkte geben den Augenblick der Reizung an. Der Reaktion geht deutlich eine kurze Bewegung in entgegengesetzter Richtung voran. (Nach BOSE.)

δ) Thermische Reize.

Anscheinend alle seismonastisch reizbaren Objekte sind auch durch einen plötzlichen Anstieg oder Abfall der Temperatur erregbar (Abb. 40). In vielen Fällen ist die plötzliche Temperaturabnahme wirksamer als der Temperaturanstieg. So wurde es z. B. von ASHIDA (1935, 1939) für *Aldrovanda* festgestellt. Beispielsweise traten schon einige Reaktionen auf, wenn von 25° um 4° abgekühlt wurde; und die meisten Blätter reagierten, wenn der Temperaturabfall 7—8° betrug. Bei einer Temperaturerhöhung mußte diese, sofern die Ausgangstemperatur wieder 25° betrug, in den meisten Fällen mehr als 12—15° erreichen, um die Reaktion auszulösen. ASHIDA fand auch, daß die Blätter bei höheren Temperaturen relativ leichter auf einen Anstieg, und relativ weniger leicht auf einen Abfall der Temperatur reagieren, verglichen mit dem Verhalten bei niedriger Temperatur. Veranschaulicht werden kann das etwa durch folgende als Beispiel herausgegriffenen Zahlen (Tabelle 2).

Tabelle 2.

Ausgangstemperatur	Erforderlicher Temperaturabfall, um 50% der Blätter zur Reaktion zu veranlassen	Ausgangstemperatur	Erforderliche Temperaturerhöhung, um 50% der Blätter zur Reaktion zu veranlassen
A. Reaktion auf Temperaturabfall.		B. Reaktion auf Temperaturanstieg.	
40	10	30	11
35	7	25	13
30	7	20	19
25	7	15	25
20	6	10	24
15	7		
10	7		

Die Deutung der Aufnahme thermischer Reize ist gar nicht leicht. Jedenfalls kann man sagen, daß sich das Objekt beim Aufenthalt in einer bestimmten

Temperatur durch das Ablaufen bestimmter Adaptationsvorgänge nach einer gewissen Zeit auf diese Temperatur einstellt und jede schnelle Änderung dieser Temperatur die Störung eines so erreichten Gleichgewichts darstellt. Ashida (1939) hat sich mit diesen Adaptationsvorgängen näher befaßt. Bei einer thermischen Reizung müssen wir natürlich unterscheiden, ob eine solche Gleichgewichtsstörung vorliegt oder es sich um eine Schädigung handelt. Letztere wird namentlich bei extrem hoher Temperatur eintreten. In einem solchen Fall müssen wir ähnlich wie es für elektrische und chemische Reize ausgeführt wurde, wieder mit der Möglichkeit periodischer Reaktionen rechnen. Und auch bei einer andersartig bedingten Verwundung, etwa durch Anbrennen oder Abschneiden von Organteilen, können übrigens solche Effekte auftreten.

c) Latenzzeitvorgänge.

Wir erwähnten schon früher, daß zwischen Reiz und Reaktion eine Latenzzeit verstreicht, die Bruchteile einer Sekunde bis zu mehreren Sekunden oder gar Minuten betragen kann. Diese Latenzzeit ist bei mechanischer Reizung weitgehend oder ganz von der Reizstärke unabhängig. Bei thermischer, elektrischer und chemischer Reizung ist sie begreiflicherweises tark von der Reizintensität abhängig. Das erklärt sich einfach daraus, daß die Reizaufnahme bei diesen Reizarten längere, und zwar je nach der Stärke unterschiedliche Zeit in Anspruch nimmt. Wir sahen ja, daß sich bei diesen nicht adäquaten Reizen vor der Auslösung der Erregung zunächst einmal eine genügende Schädigung akkumulieren muß, während die mechanische Reizung entweder zum Erfolg führt oder ganz wirkungslos bleibt. Bei der nichtadäquaten Reizung addiert sich also die Zeitdauer der Reizaufnahme mit der eigentlichen Latenzzeit. Bei starker chemischer oder elektrischer Reizung nähert sich die Dauer des Aufnahmevorgangs naturgemäß immer mehr dem Wert 0, d. h. die Latenzzeit wird dann auch für diese Reizarten unabhängig von der Reizstärke (vgl. Abb. 41).

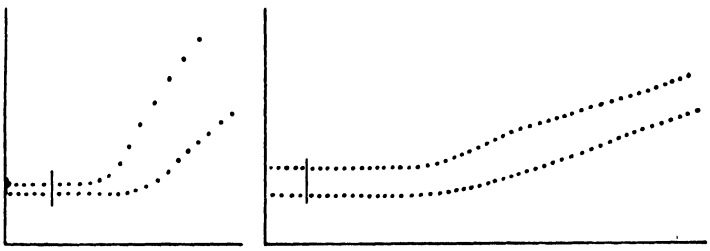


Abb. 41. *Mimosa pudica.* Links unterschiedliche Latenzzeit bei unterschiedlicher Stärke des elektrischen Reizes. Rechts Konstanz der Latenzzeit bei starker elektrischer Reizung. Abstand der Kurvenpunkte 0,01 sec (Nach Bose.)

Hinsichtlich der eigentlichen Latenzzeit gibt es zwei Deutungsmöglichkeiten. Entweder sie ist einfach ein Abschnitt der Erregung, der sich qualitativ nicht von den späteren Abschnitten unterscheidet, oder es bestehen auch qualitative Verschiedenheiten. Die früher erwähnten Versuche über das Bewegungsverhalten unter unterschiedlichen Saugkraftverhältnissen sprechen für die erstgenannte Möglichkeit, schließen die andere aber doch nicht ganz aus.

Man könnte die Latenzzeit etwa so deuten, daß eine Produktion von Erregungssubstanz abläuft und von dieser erst eine genügende Menge angehäuft sein muß, bevor die eigentliche Erregung ausgelöst werden kann. Jedoch können wir hier über das Stadium von Vermutungen noch nicht hinauskommen.

Für die Deutung, daß die Latenzzeit qualitativ nicht von der späteren Erregung verschieden ist, würde auch sprechen, daß sie in ähnlicher Weise wie diese spätere Erregung von inneren und äußeren Faktoren abhängig ist.

Bei *Mimosa* steigt die Latenzzeit mit zunehmendem Alter der Blätter von etwa 0,1 auf 1 sec (günstige Außenbedingungen vorausgesetzt). Bei *Berberis*

vulgaris (COLLA 1938) ist mit zunehmendem Alter erst eine Abnahme (am 1. Tag der Blütenöffnung), dann eine Zunahme der Latenzzeit zu beobachten (Abb. 42).

Die Abhängigkeit der Latenzzeit von der Temperatur kann etwa durch folgende Zahlen für *Aldrovanda* (nach ASHIDA) veranschaulicht werden.

Tabelle 3. *Latenzzeit von Aldrovanda bei verschiedenen Temperaturen.*

	Temperatur						
	10°	15°	20°	25°	30°	38°	40°
Starke Reizung	0,22	0,14	0,09	0,06	0,03	—	0,05
Schwache Reizung	0,34	0,07	—	0,46	0,23	0,38	0,10

Bei *Sparmannia* wurde für 14° eine Latenzzeit von 1,4 sec, für 24° eine Latenzzeit von 0,6 sec gemessen (BÜNNING 1929; vgl. auch Abb. 43). BOSE fand bei *Mimosa* beispielsweise für 23° 0,165 sec, für 33° 0,065 sec.

In allen Fällen scheint also die Temperaturabhängigkeit der Latenzzeitvorgänge ungefähr ähnlich zu sein. Es ergeben sich

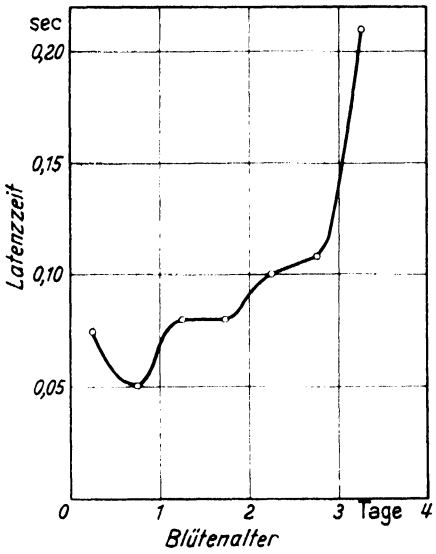


Abb. 42.

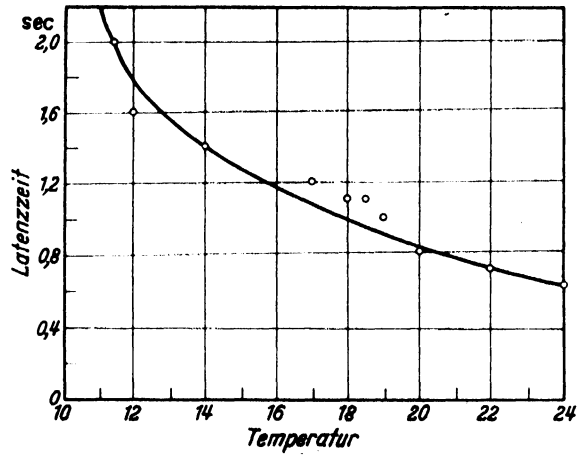


Abb. 43.

Abb. 42. *Berberis vulgaris.* Beziehung zwischen dem Alter der Blüte und der Latenzzeit. Abszisse: Tage nach dem Öffnen der Blüte. Ordinate: Latenzzeit. (Mittelwerte aus den Einzelwerten einer Tabelle bei COLLA 1937.)

Abb. 43. *Sparmannia africana.* Beziehung zwischen Temperatur und Latenzzeit. (Nach BÜNNING 1929.)

Q_{10}-Werte zwischen etwa 2 und 3; nur in der Nähe des Temperaturminimums erheblich größere. Für eine Identität zwischen den Vorgängen während der Latenzzeit und der späteren Erregung spricht auch, daß innerhalb eines relativen Refraktärstadiums die Latenzzeit ähnlich erhöht ist wie der gesamte dann mögliche Erregungsverlauf abgeschwächt ist.

d) Die Erregungsvorgänge.

α) Allgemeines.

Die Erregungsvorgänge könnten wir am bequemsten dadurch kennzeichnen, daß wir sagen, es handle sich um Erregungsvorgänge im engeren Sinne. Diese sind schon an anderer Stelle dieses Bandes näher beschrieben worden. Solche Erregungsvorgänge im engeren Sinne spielen auch bei anderen pflanzlichen Reizerscheinungen eine mehr oder weniger große Rolle; bei keinem anderen Bewegungstyp aber sind sie wohl so beherrschend und zugleich deutlich in den Vordergrund tretend wie bei den seismonastischen Bewegungen.

Wesentliche Kennzeichen dieser Erregungsvorgänge im engeren Sinne sind das Auftreten von absoluten und relativen Refraktärstadien, von Aktionsströmen und von Vorgängen der Erregungsleitung. Es ist aber gar nicht leicht zu entscheiden, welche der Zellvorgänge, die eine seismonastische Reaktion begleiten, lediglich Ausdruck solcher Erregungsvorgänge sind, welche Phänomene aber mehr speziell mit der Reaktion selber zusammenhängen. Die Erregung in jenem Sinne hat nicht notwendig eine Bewegungs- oder Turgorreaktion zur Folge; wo diese stattfinden, dürfen also noch zusätzliche Zellvorgänge erwartet werden. Tatsächlich können an Zellen, die solche Endreaktionen nicht durchführen, durchaus nicht immer alle jene Zellvorgänge festgestellt werden, die wir schon bei der Besprechung des Reaktionsmechanismus der seismonastischen Bewegungen erwähnt haben.

So ist es nicht zu vermeiden, daß wir doch auf die Zerfalls- und Restitutionsprozesse bei der seismonastischen Reaktion eingehen und nur die Vorgänge, die eindeutig zu den Erregungsvorgängen im engeren Sinne gehören, hier höchstens andeuten.

β) Die Aktionsströme.

Elektrische Potentialänderungen sind zwar eine charakteristische Begleiterscheinung von Erregungsvorgängen im engeren Sinne; aber schon die bei der Seismonastie auftretenden Aktionsströme gehören wohl zu den Phänomenen, an deren Entstehung auch die Reaktion beteiligt ist. Wir haben schon darauf hingewiesen, daß oft eine deutliche Parallelität zwischen dem Aktionsstrom und dem Bewegungsverlauf besteht (Abb. 22—24). Mindestens mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit folgt daraus, daß der Aktionsstrom teilweise durch die starke Stoffabgabe aus den Zellen bedingt ist, also nicht nur wie bei den Erregungsvorgängen im engeren Sinne Veränderungen im unmittelbaren Bereich der Plasmagrenzschichten beteiligt sind.

Die Aktionsströme sind bei den verschiedensten seismonastischen Reaktionen nachgewiesen worden. Zu den ersten Beobachtungen gehören die von KUNKEL

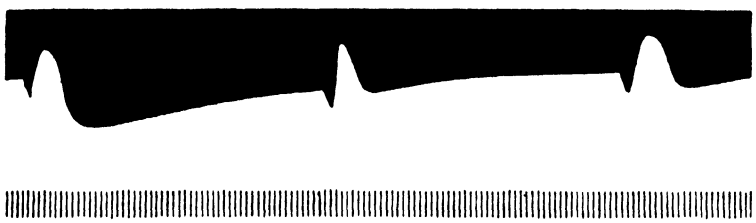


Abb. 44. *Dionaea muscipula.* Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite einer Blatthälfte. Das Blatt wurde dreimal gereizt. Zeitmarken in Abständen von $^1/_{10}$ sec. (Nach BURDON-SANDERSON.)

an Mimosengelenken und von BURDON-SANDERSON an *Dionaea* (Abb. 44). Weiterhin wurden viele Beobachtungen an *Mimosa, Biophytum*, reizbaren Staubfäden usw. durchgeführt (vgl. UMRATH).

Die mit der Erregung verknüpfte elektrische Negativität erreicht im allgemeinen Werte zwischen etwa 10 und 50 mV, jedoch kommen auch noch extremere Werte vor.

Die Aktionsströme erreichen zwar wie erwähnt oft ihren Höchstwert in dem Augenblick, in dem auch die Kontraktion ihr Maximum aufweist, beendet ist die elektrische Negativität aber in der Regel viel früher als die Rückkrümmung der Organe zur Ausgangslage.

Gelegentlich kommt auch statt der Negativierung eine Positivierung vor, anscheinend (vor allem nach den Angaben von BOSE) dann, wenn der Flüssigkeitsausscheidung eine Flüssigkeitsaufnahme vorhergeht. Zur Deutung der Aktionsströme vgl. den Abschnitt über Erregungsvorgänge in diesem Band.

γ) Zerfallsvorgänge, Erregungssubstanz.

Wir gliederten die Kette der während der Bewegung ablaufenden Zellvorgänge in Zerfalls- und Restitutionsvorgänge. Die Zerfallsprozesse führen schließlich zu Veränderungen in der plasmatischen Struktur, die wir schon besprochen haben. Wir sahen, daß deutlich nachweisbare, oft sehr grobe und extreme Wandlungen in der Struktur der Plasmagrenzschichten, des gesamten Cytoplasmas und der Vacuole auftreten können.

Bei diesen Veränderungen spielt zweifellos die sog. Erregungssubstanz eine wichtige Rolle. Noch nicht endgültig geklärt ist die Frage, ob wir das Auftreten dieser Erregungssubstanz als eine der Folgen der Zerfallsvorgänge anzusehen haben, die für den ganzen Vorgang erst wichtig wird, um die Erregung auf benachbarte Zellen zu übertragen, oder ob diese Substanz ein wichtiges Glied in der Kette der Zerfallsvorgänge selber ist, ohne die die beobachteten Zellveränderungen also auch in der gereizten Zelle selber nicht auftreten können.

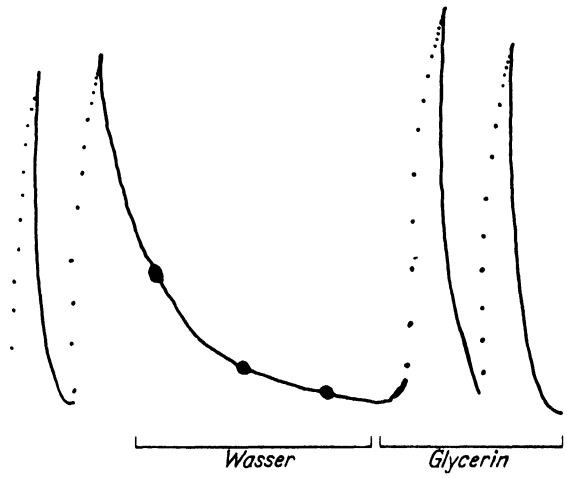


Abb. 45. Beseitigung der Reizbarkeit eines Mimosengelenks durch Wasseraufnahme. Die Reizzeiten sind durch dicke Punkte angegeben. Wird das auf das Gelenk aufgetragene Wasser durch Glycerin ersetzt, so zeigt sich eine Wiederherstellung der Reizbarkeit. (Nach Bose.)

Es ist versucht worden, einen näheren Einblick in die Natur der Zerfallsvorgänge zu gewinnen, in dem die Wirkung verschiedener Außenfaktoren auf ihn geprüft wurde. Diese Versuche wurden noch in der Zeit der jetzt veralteten Vorstellungen über die kolloidale Struktur des Protoplasmas durchgeführt und sind daher jetzt nicht mehr befriedigend. Immerhin mag aber erwähnt sein, daß Faktoren, die als quellungsfördernd bekannt sind, anscheinend die Stabilität der Plasmakolloide erhöhen, also den Zerfallsvorgang erschweren. Vor allem für Anionen konnte, wenn sich die hierbei benutzten *Sparmannia*-Blüten entweder ohne Stiele auf den Lösungen oder ganz in diesen befanden, eine charakteristische Reihe zunehmender Hemmung der Erregbarkeit gefunden werden:

$$\text{Citrat}, SO_4 < NO_3 < Cl < Br < J < SCN,$$

die der Reihe zunehmender Hydratationssteigerung entspricht. Auch eine Quellungsförderung durch Wasserzufuhr setzt, wenn auch bei weitem nicht ebenso stark wie die genannten Ionen, die Erregbarkeit herab (Abb. 45). Entquellung (Welken) fördert die Erregbarkeit etwas, obwohl die Reaktionsfähigkeit durch das Welken, also die abnehmende Turgescenz, begreiflicherweise abnimmt (Kôketsu).

Manche Beobachtungen sprechen dafür, daß im Zerfallsvorgang physikalische Prozesse wie eben Strukturänderungen im Protoplasma dominieren. Vor allem kann darauf hingewiesen werden, daß sich der Vorgang durch Gifte, Narkotica oder Sauerstoffentzug nicht hemmen läßt. Die erregungshemmende Wirkung solcher Einflüsse beruht vielmehr, wie wir sehen werden, auf einer Unterdrückung der Restitutionsprozesse. Trotzdem kann man nicht die Möglichkeit ausschließen, daß auch chemische Prozesse beteiligt sind. Es wäre z. B. durchaus nicht unmöglich, daß die Bildung der Erregungssubstanz auf einem chemischen Vorgang beruht (obwohl auch seine bloße Freisetzung durch Strukturänderungen diskutiert worden ist).

Die Unbeeinflußbarkeit der Zerfallsvorgänge („Reaktionsphase") durch Atmungsgifte haben kürzlich v. GUTTENBERG und REIFF durch Versuche über die HCN-Einwirkung auf die eine oder andere dieser beiden Phasen an *Mimulus*-Narben bestätigt.

Der Zerfallsvorgang ist deutlich temperaturabhängig. Im Bereich von 15—25° beträgt der Temperaturkoeffizient Q_{10} für seine Geschwindigkeit etwa 2,0 oder noch mehr. Wir haben das einerseits schon aus der Temperaturabhängigkeit der Latenzzeit erkannt, können es aber ähnlich auch aus der Zeit vom Beginn der Erregung bis zur Erreichung des Erregungsmaximums oder aus der Kontraktionsgeschwindigkeit ablesen. Für *Aldrovanda* ergeben sich nach ASHIDA z. B. folgende Q_{10}-Werte des Kontraktionsgeschehens (vgl. COLLA 1937):

Temperatur	Q_{10} der Kontraktionsgeschwindigkeit
10—20	2,87
15—25	2,80
20—30	2,7

Natürlich läßt sich gegen jede solche Messung das Bedenken erheben, daß dem Zerfallsvorgang sofort der Restitutionsvorgang entgegenwirkt, wir also den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorgangs nicht fehlerfrei messen können. Wir dürfen nicht etwa annehmen, daß der Zerfall bis zur Beendigung der Reaktion andauert und erst dann die Restitution einsetzt. Wir sahen ja schon, daß der Zeitpunkt des Übergangs von der Reaktion in die rückläufige Bewegung keinen ausgezeichneten Punkt im Erregungsvorgang darstellt. Auch die Annahme, daß der Zerfallsprozeß bis zur Erreichung des Erregungsmaximums andauert und dann der Restitutionsprozeß beginnt, kann die Tatsachen nicht befriedigend erklären. Es läßt sich nämlich zeigen, daß schon bei schwachen Erregungen, d. h. in Organen mit herabgesetzter Erregbarkeit, eine Restitution ausgelöst wird; daraus folgt, daß auch normalerweise schon die Anfänge der Erregung den Restitutionsprozeß auslösen. Diese Annahme läßt sich weiterhin dadurch begründen, daß nach einer Ausschaltung des Restitutionsprozesses durch bestimmte Gifte oder durch Sauerstoffentzug schon sehr bald nach der Reizung ein wesentlich stärkerer Zerfall, also stärkerer Erregungsanstieg, zutage tritt als normalerweise. Normalerweise wird also offenbar der Zerfall sehr schnell nach seinem Beginn wieder teilweise rückgängig gemacht. Den ganzen Verlauf der Erregung können wir einigermaßen befriedigend verstehen, wenn wir die Annahme machen, daß die Geschwindigkeit des Zerfalls in jedem Zeitpunkt dem noch möglichen Zerfall proportional ist (vgl. auch UMRATH 1928). Die Geschwindigkeit des Restitutionsprozesses wird ungefähr der Erregung, also dem vorhandenen Zerfall proportional sein und der Restitutionsprozeß demgemäß sofort nach der Reizung beginnen, schnell zunehmen und dann schließlich langsam wieder sinken.

Hinsichtlich der Erregungssubstanz, die besonders ausführlich an der Mimose untersucht worden ist, wissen wir noch nicht, ob sie notwendig zu jedem Erregungsvorgang im engeren Sinne gehört oder etwa bevorzugt dann eintritt, wenn die Erregung zu so tiefgreifenden Veränderungen führt wie namentlich bei den Sensitiven.

Die Existenz einer Erregungssubstanz ist durch die bekannten Versuche RICCAS klar aufgedeckt worden: Die „Reizleitung" geht bei *Mimosa* unter günstigen Bedingungen nicht nur durch eine abgetötete Stelle des Achsenorgans, sondern sogar durch eine Wassersäule hindurch. Sind zwei Sproßstücke der

Mimose durch eine Wassersäule miteinander verbunden, so können auch im oberen Stück Reaktionen eintreten, nachdem das untere gereizt worden ist. Dieser Versuch ist später gelegentlich wiederholt worden (vgl. z. B. WEINTRAUB); er gelingt nur unter günstigen Bedingungen. Weiter zeigte RICCA auch, daß *Mimosa*-Extrakte an anderen abgeschnittenen *Mimosa*-Exemplaren Bewegungsreaktionen veranlassen können.

Die späteren Bemühungen, die chemische Natur dieser Erregungssubstanz zu ermitteln, haben bisher nur bescheidene Erfolge gehabt. Es kann hierzu vor allem auf die Arbeiten von UMRATH sowie UMRATH und SOLTYS hingewiesen werden. Nach diesen Untersuchungen, die sich auch auf Nichtsensitive erstrecken, ist die Erregungssubstanz nicht bei allen Arten bzw. Familien gleich (vgl. hierzu S. 50ff. dieses Bandes). Nach UMRATH bzw. SOLTYS und UMRATH handelt es sich um Oxysäuren. Neben dem von UMRATH eingeschlagenen Weg der allmählichen Isolierung der Erregungssubstanz aus Extrakten ist auch versucht worden weiter zu kommen, indem die verschiedenartigsten Substanzen auf ihre Wirksamkeit geprüft wurden. Das Verfahren dabei war immer ähnlich: Die betreffende Substanz wurde abgeschnittenen Mimosen in einer Lösung zugeführt. FITTING fand, daß vor allem α-Aminosäuren (Alanin, Serin, Aminobuttersäure, Asparaginsäure und Glutaminsäure) stark wirken, aber doch nie so stark wie ein Mimosenextrakt.

Einen neuen Versuch zur Isolierung der Erregungssubstanz haben BANERJI, BHATTACHARYA und BOSE unternommen; aber auch diese Versuche haben kein befriedigendes Ergebnis gebracht. HESSE, BANERJEE und SCHILDKNECHT bringen Argumente für die Auffassung, daß die gesuchte Substanz zu den Reduktonen gehört.

FITTING meinte, die Erregungssubstanz sei schon vor der Reizung in den Blättern vorhanden und werde durch die Erregung nur freigesetzt. Zur Begründung führte er an, daß sich die Substanz auch in Extrakten aus rasch abgetöteten Blättern nachweisen läßt. UMRATH maß diesen Versuchen keine Beweiskraft bei; er vertritt demgegenüber die Ansicht, daß die Erregungssubstanz während der Erregung selber produziert wird. Dieser Vorgang wäre dann ein wesentlicher Prozeß bei der ganzen Erregung.

Irgendeinen Einblick in die mögliche Wirkungsweise der freigesetzten oder produzierten Erregungssubstanz haben wir nicht, können also nicht entscheiden, ob dieser Stoff etwa die früher beschriebenen Zellveränderungen erklären kann. Wichtig ist die Erregungssubstanz auf jeden Fall bei bestimmten Formen der „Reizleitung".

Schon angedeutet wurde, daß es problematisch ist, ob die Produktion von Erregungssubstanz ein wesentliches Charakteristikum des Erregungsvorgangs ist, d. h. ob sie bei jedem Erregungsvorgang stattfinden muß. Wir können andererseits sogar sagen, daß bei stärkerer Reizung eine größere Menge von Erregungssubstanz gebildet wird. Das äußert sich darin, daß eine solche Reizung unter Umständen zu mehreren, aufeinanderfolgenden Reaktionen führt (möglich ist das, weil eben während der Restitutionsphase nach der ersten Reaktion nicht alle Erregungssubstanz verbraucht wird, diese also nach Beendigung des Refraktärstadiums eine erneute Erregung auslösen kann). Die Erregung selber ist ja ein Alles-oder-Nichts-Vorgang.

δ) Die Restitutionsvorgänge.

Wir sahen schon, daß die Restitutionsvorgänge einsetzen, sobald der Zerfallsvorgang begonnen hat, also noch lange bevor die Reaktion ihr Maximum erreicht

hat. Deutlich wird der frühe Beginn der Restitution auch daran, daß die Bewegungsreaktion (bzw. die Flüssigkeitsabgabe) aufhört, bevor eine völlige Entspannung der Zellwand eingetreten ist; die Turgescenz wird ja in der Regel nicht ganz auf gehoben.

Tabelle 4. *Staubfäden von Berberis vulgaris, Reizschwelle im relativen Refraktärstadium. Temperatur 19,5—20°.* (Nach BÜNNING 1929.)

Zeit nach der Reizung	Erforderliche Reizstärke	
	mechanische Reizung	Öffnungsinduktionsschläge, Anzahl
1—4,5		
4,5—5	sehr starker Reiz	
5—5,5	Filamentbiegung um 50°	3—12
5,5—6	Filamentbiegung um 20°	3—5
6,5—7	Filamentbiegung um 10°	1

Der zeitliche Verlauf der Restitution ist aus den Refraktärstadien zu erkennen. Einmal geben die Zeitspannen des absoluten und des relativen Refraktärstadiums ein gewisses Maß; aber auch innerhalb des relativen Refraktärstadiums läßt sich das allmähliche Fortschreiten der Restitution noch verfolgen: In seinem Beginn ist nur eine geringe Erregung möglich, die eine schwache und kurzdauernde Reaktion bedingt. Zur Auslösung dieser geringen Erregung ist auch eine relativ starke Reizung erforderlich. Erkennbar wird diese Erhöhung der Reizschwelle etwa aus den Zahlen der Tabelle 4 für die Staubfäden von *Berberis vulgaris*.

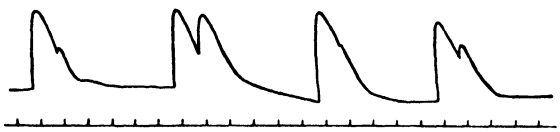


Abb. 46. *Mimosa pudica*. Hauptgelenk durch Öffnungsinduktionsschläge gereizt. Reaktionen auf (von links nach rechts): 8 Reize im Abstand von 1 min und 1 Reiz nach weiteren 3 min, nur der erste und letzte (mit geringer Reaktion) sind wirksam. Das absolute Refraktärstadium liegt also zwischen 1 und 3 min. Eine Stunde später 2 Reize im Abstand von 11 min; beide sind wirksam, aber auf den zweiten folgt nur eine halb so große Reaktion, er traf das Gelenk also noch im relativen Refraktärstadium. Eine weitere Stunde später 8 Reize im Abstand von 1 min, ein Reiz nach weiteren 2 min; nur der erste und letzte sind (sehr schwach) wirksam. Das absolute Refraktärstadium beträgt also etwa 2 min. Zwei Reize im Abstand von 10 min; beide sind wirksam, aber der zweite lag deutlich im relativen Refraktärstadium. Unten Zeitmarken in 10 min Abstand. (Nach UMRATH 1935.)

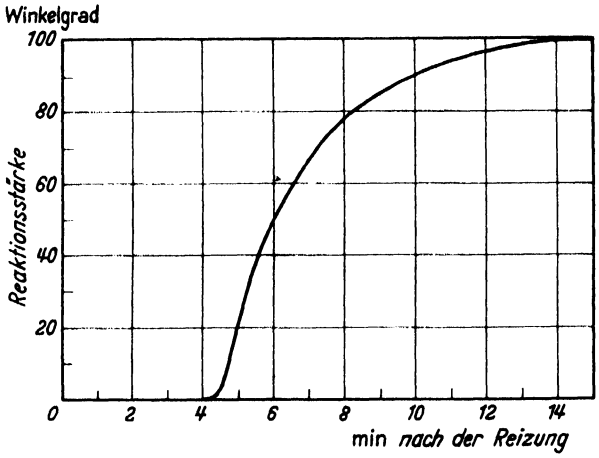


Abb. 47. Staubfäden von *Berberis vulgaris*. Reaktionsstärke im relativen Refraktärstadium. Abszisse: Zeit nach der ersten Reizung. Ordinate: Reaktionsstärke in Winkelgraden bei einer zweiten Reizung. Temperatur etwa 20°. (Nach Zahlen bei BÜNNING 1929.)

Nach UMRATH besteht bei *Berberis* zu Beginn des relativen Refraktärstadiums eine Erhöhung der Reizschwelle auf den 3—5fachen Betrag des ursprünglichen Wertes (für elektrische Reizung). Je länger die seit der Reizung verstrichene Zeit ist, um so stärker werden die möglichen Reaktionen und um so mehr sinkt die Reizschwelle wieder (vgl. Abb. 46, 47). Aber auch im absoluten Refraktärstadium läßt sich das allmähliche Voranschreiten der Restitution nachweisen; gegen Ende des absoluten Refraktärstadiums sind nämlich schon wieder Erregungen möglich, die nur zu schwach sind, um Reaktionen zu bedingen. Diese Erregungen äußern sich im Stattfinden von Aktionsströmen und in einer Verlängerung des absoluten Refraktärstadiums der Reaktionsfähigkeit. Zum Beispiel sind *Berberis*-Filamente, die 1 oder $^1/_2$ min vor dem Ende des absoluten Refraktärstadiums gereizt wurden, nachher erst 1 min später wieder reizbar als die nur einmal gereizten (UMRATH

1927). Diese Verzögerung tritt somit ein, obwohl gar keine Bewegungsreaktion erfolgen konnte.

Wir müssen also ein absolutes Refraktärstadium der Erregbarkeit vom absoluten Refraktärstadium der Reaktionsfähigkeit unterscheiden. Während das letztere z. B. am Hauptgelenk von *Mimosa pudica* 90 sec oder mehr beträgt, ist ersteres schon 15—40 sec nach der Reizung beendet (UMRATH 1935).

Die Restitutionsvorgänge sind deutlich temperaturabhängig. Das äußert sich namentlich in einer starken Abkürzung der Refraktärstadien mit zunehmender Temperatur. Einige Ergebnisse (BÜNNING 1930, 1935, UMRATH 1937) sind in Abb. 48 zusammengefaßt. Es besteht eine Temperaturabhängigkeit mit Q_{10}-Werten zwischen 2 und 3. Bei hohen Temperaturen sind die Q_{10}-Werte niedriger, schließlich kann sogar wieder eine Verzögerung eintreten, allerdings erst in einem Temperaturbereich, den man schon als schädigend ansehen muß. Besonders hingewiesen sei auf die früher schon erwähnte Ähnlichkeit mit dem Temperatureinfluß auf die Latenzzeit.

Auch in der Geschwindigkeit der Ausdehnung bei verschiedener Temperatur äußert sich diese starke Temperaturabhängigkeit. Zum Beispiel ergeben sich nach den Versuchen ASHIDAS für *Aldrovanda* (vgl. COLLA 1937) folgende Zahlen:

Temperatur	Q_{10} der Geschwindigkeit der Wiederausdehnung
10—20	4,5
15—25	3,5
20—30	2,7
25—35	1,63

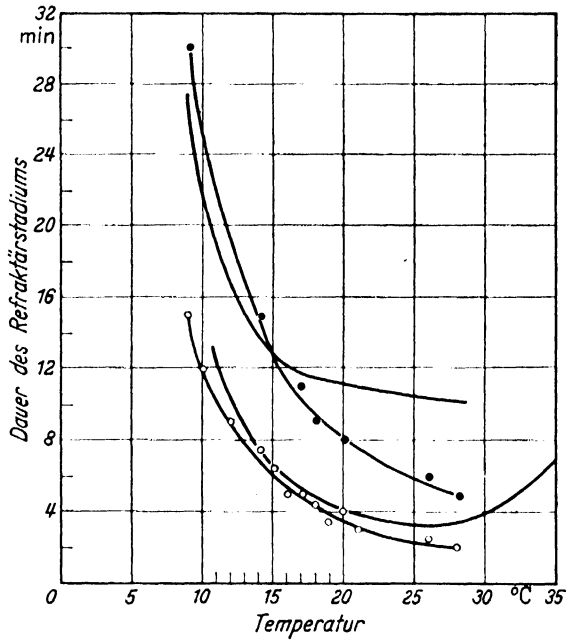


Abb. 48. Beziehung zwischen der Dauer der Refraktärstadien und der Temperatur. Bei Staubfäden von *Berberis thunbergii* (nach Zahlen bei UMRATH 1937) bzw. *Berberis vulgaris*. Die beiden oberen Kurven beziehen sich auf das gesamte, die beiden unteren auf das absolute Refraktärstadium, die Kurven mit den eingezeichneten Einzelwerten auf *B. thunbergii*. (Nach Zahlen bei BÜNNING 1930, 1935.)

Es besteht also deutlich eine größere Temperaturabhängigkeit als für den Kontraktionsvorgang von *Aldrovanda* (vgl. S. 209). Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß die Geschwindigkeit der Wiederausdehnung nicht nur eine Funktion der Restitution des sensiblen Plasmas ist, sondern auch die einzelnen bei der Wasseraufnahme wirksamen Faktoren einen Einfluß haben.

Durch den Restitutionsvorgang müssen die infolge des Zerfalls bedingten Änderungen innerhalb der Zelle wieder rückgängig gemacht werden. Dabei handelt es sich nicht nur um einen Rückgang der eigentlichen Erregung, sondern auch um einen Ausgleich der durch die Reaktion bedingten Veränderungen. Die in den Ruhezustand zurückkehrende Zelle muß z. B. wieder erneut Wasser aufnehmen. Es ist uns bis jetzt nicht möglich zu entscheiden, welche der in der Restitutionsphase nachweisbaren Veränderungen mit dem Rückgang der Erregung und welche mit dem Ausgleich der durch die Reaktion bedingten Veränderungen zusammenhängen. Wir können nicht einmal mit Sicherheit sagen, welche der beobachteten Zellveränderungen wirklich Ausdruck der Restitutionsvorgänge sind und welche noch mit dem Zerfall zusammenhängen.

Eine der Aufgaben des Restitutionsvorganges ist die Zerstörung der Erregungssubstanz. Die Mimosen enthalten ein Ferment, welches die Substanz durch Oxydation rasch zerstört (HESSE, BANERJEE und SCHILDKNECHT). Es ist von vornherein sicher, daß für die Restitution energieliefernde Reaktionen, also Atmungsprozesse notwendig sind. Das äußert sich z. B. in einem Sauerstoffbedarf während der Restitutionsphase (BÜNNING 1934; Abb. 49). Bei einer Verringerung der Konzentration des Sauerstoffs oder bei dessen völliger Ausschaltung durch Luftverdünnung wird die Geschwindigkeit des Restitutionsprozesses erheblich herabgesetzt, die Refraktärstadien dauern länger und schließlich erfolgt überhaupt keine völlige Restitution mehr (Abb. 50). Dieser Einfluß der Sauerstoffkonzentration äußert sich nicht nur in der Dauer des Refraktärstadiums, sondern auch in der Geschwindigkeit der rückläufigen Bewegung. Bei Sauerstoffmangel verharrt das Organ wesentlich längere Zeit als sonst in der Reizlage, bewegt sich also nur wenig und langsam zurück. Sobald wieder Sauerstoff zugeführt wird, steigt die Restitutionsgeschwindigkeit (Abb. 50a). Auch aus der Dauer der Reizbewegung selber kann eine entsprechende Schlußfolgerung gezogen werden. Diese Dauer wird allmählich durch Sauerstoffmangel

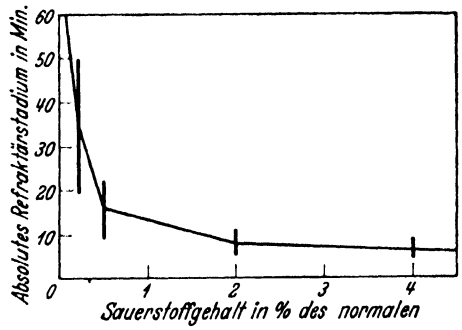


Abb. 49. Staubfäden von *Berberis vulgaris*. Abhängigkeit des absoluten Refraktärstadiums von der Sauerstoffkonzentration. (Nach BÜNNING 1934.)

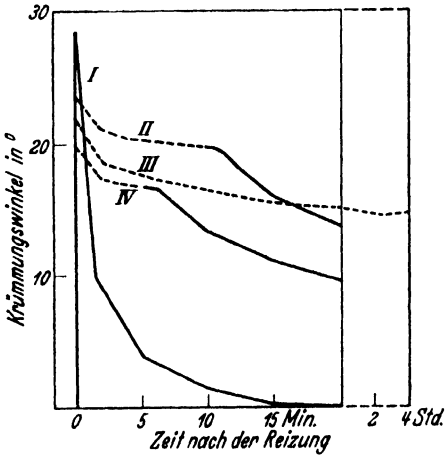


Abb. 50a.

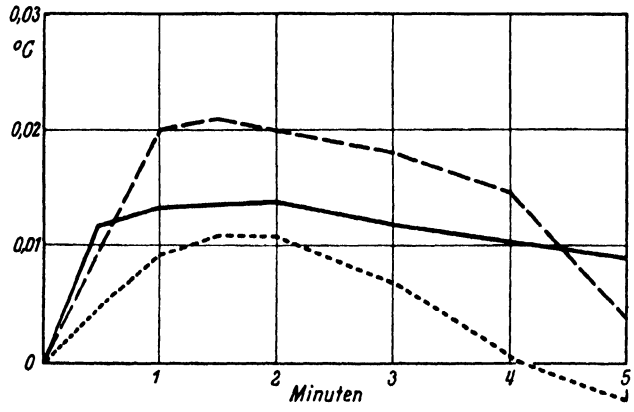


Abb. 50b.

Abb. 50a. Staubfäden von *Berberis vulgaris*. Verlauf der Krümmung und Rückkrümmung unter normalen Bedingungen (———) und im sauerstofffreien Raum (- - - - -). Krümmungswinkel 0 = Ausgangs-(Ruhe-)Lage. Die Kurven *II* und *IV* zeigen, daß die Rückkrümmung bei Neuzufuhr von Sauerstoff wieder beschleunigt wird. (Nach BÜNNING 1934.)

Abb. 50b. *Mimosa pudica*. Temperaturverlauf mechanisch gereizter Gelenke des primären Blattstiels. Abszisse: Zeit nach der Reizung. Ordinate: Temperaturzunahme nach der Reizung. Drei Versuche. (Nach BÜNNING.)

verlängert; bei *Berberis* von weniger als 0,3 sec auf mehrere Sekunden oder sogar Minuten; es kommt also bei Sauerstoffmangel bei einer Reizung offenbar zu einer übernormal starken Erregung, die infolge des gehemmten oder ausgeschalteten Restitutionsprozesses lange bestehen bleibt.

Der Sauerstoffbedarf der erregten Organe ist erheblich größer als der der ruhenden. Sauerstoffkonzentrationen, die zur Ermöglichung einer Restitution nicht mehr ausreichen, können die ungereizten Organe viele Stunden reaktionsfähig erhalten.

Auch kürzlich veröffentlichte Versuche über die Narbenbewegung von *Mimulus* (v. GUTTENBERG und REIFF) bestätigen die Notwendigkeit von Atmungsvorgängen

für die Restitution: Diese Phase läßt sich im Gegensatz zur „Reaktionsphase" (vgl. S. 220) durch HCN hemmen.

Mit der gesteigerten Atmung kann man wohl die von COLLA mitgeteilte Beobachtung in Zusammenhang bringen, daß bei *Berberis*-Staubfäden infolge der Reizung eine erhebliche Verringerung des p_H-Wertes im Plasma und im Zellsaft auftritt. Diese Verringerung dauert etwa ebenso lange an wie das Refraktärstadium, hängt also offensichtlich mit den Restitutionsvorgängen zusammen. Der p_H-Wert wird im Extremfall von 5—6 auf etwa 3 verringert. Bedenklich ist allerdings, daß diese Messungen durch Einführung von Farbindicatoren durchgeführt wurden. Die dabei gewonnenen Resultate können ja auch anders interpretiert werden. Ebenfalls durch Einführung von Farbstoffen hat COLLA auch eine Verringerung des r_H während des ganzen Refraktärstadiums, also während der Dauer des Restitutionsprozesses nachgewiesen. Der gesteigerte Sauerstoffverbrauch in der Zelle könnte diese Änderung des Oxydationsreduktionspotentials durchaus verständlich machen.

Die Restitution ist auch von einer geringen Wärmebildung begleitet. Beim Mimosengelenk kann durch eingestochene Thermonadeln eine Temperaturerhöhung um 0,001—0,002° nachgewiesen werden (BERT, BÜNNING 1934; Abb. 50 b). Auch dabei muß ebenso wie bei den anderen Veränderungen offen bleiben, ob es sich um eine Begleiterscheinung und Folge des Erregungsvorganges handelt oder ob die Veränderung mit dem Rückgang der Reaktionsfolgen zusammenhängt.

Hier sei auch noch daran erinnert, daß bei Reizplasmolysen die Restitutionsvorgänge ebenfalls energiebedürftig sind (vgl. S. 211).

ε) Die Koppelung zwischen Zerfalls- und Restitutionsprozeß.

Wir haben angedeutet, daß die Geschwindigkeit der Restitutionsvorgänge offenbar in einer engen Korrelation zur Stärke des Zerfalls steht. Wir dürfen wohl vermuten, daß der zunehmende Zerfall selber die Restitution regulativ einsetzen läßt. Eine einfache Vorstellung, die man sich in dieser Hinsicht machen könnte, würde etwa die sein: Der Zerfall führt zu einer Beseitigung von strukturellen Hemmungen innerhalb des Cytoplasmas. Solche strukturellen Hemmungen müssen normalerweise eingebaut sein, um einen Freilauf der Enzyme zu verhindern; sie sind ja überhaupt sehr stark bestimmend für die Lebhaftigkeit enzymatischer Prozesse in der Zelle. Nachdem nun diese strukturell bedingten Hemmungen beseitigt sind, können entsprechende Stoffwechselsteigerungen eintreten, deren Funktion eben die Wiederherstellung des ursprünglichen strukturellen Zustandes ist. Zur Begründung dieser Vorstellung, die natürlich nur als stark schematisch angesehen werden kann, darf einerseits darauf hingewiesen werden, daß die Bedeutung des Stoffwechsels für die Erhaltung von Feinstrukturen der Zelle (z. B. für die Erhaltung der Semipermeabilität) bekannt ist, andererseits auch die Stoffwechselsteigerung durch eine Beseitigung struktureller Hemmungen oft nachgewiesen worden ist.

ζ) Die Ermüdungserscheinungen.

Reizt man ein seismonastisch empfindliches Organ wiederholt, und zwar in Abständen, die etwa der Dauer des relativen Refraktärstadiums entsprechen oder größer als dieses sind, so treten Reaktionen ungefähr gleichbleibender Größe auf (Abb. 51). Wird eine periodische Reizung aber längere Zeit hindurch wiederholt, so können allmählich „Ermüdungserscheinungen" auftreten. Wir dürfen sie wohl aus dem Verbrauch der für die Restitution notwendigen Reservematerialien erklären. Es ist nicht leicht zu entscheiden, ob und wieweit diese Ermüdungsphasen als Ausdruck einer Verlängerung der Refraktärstadien betrachtet werden dürfen (vgl. LINSBAUER 1923). Beachtenswert ist in diesem

Zusammenhang, daß eine Ermüdung offenbar nur eintreten kann, wenn der Abstand der Einzelreize kleiner als die Dauer des Gesamtrefraktärstadiums ist. Ganz sicher läßt sich diese Frage aber bis jetzt nicht entscheiden, da die Dauer des Refraktärstadiums, welches zum Schluß sehr langsam ausklingt, nicht genau gemessen werden kann. Allerdings fand KÔKETSU an den *Mazus*-Narben noch bei einem Reizintervall von 1 Std eine deutliche Ermüdung; da hier aber schon die zweite Reaktion schwächer war als die erste, war eben auch das normale Refraktärstadium länger als 1 Std. Bei *Mimosa* genügt nach KÔKETSU ein Reizintervall von 20 min, um schon nach wenigen Reizen eine Ermüdung deutlich werden zu lassen; auch hier aber war das Refraktärstadium etwas größer als der Abstand der Einzelreize. Ist der Reizabstand bei *Mimosa* größer, so erfolgt keine Ermüdung (BOSE 1913 und später). Bei *Mimulus* fand LUTZ nach der achten Reizung eine Verlangsamung der Bewegung, sofern der Abstand der Einzelreize 15—20 min betrug. Deutlicher werden die Ermüdungserscheinungen, wenn der Abstand der Einzelreize kleiner gewählt wird. LINSBAUER konnte an *Mimosa* feststellen, daß nach einer längere Zeit durchgeführten intermittierenden kurzperiodischen Reizung schließlich überhaupt keine Reaktionen mehr eintreten.

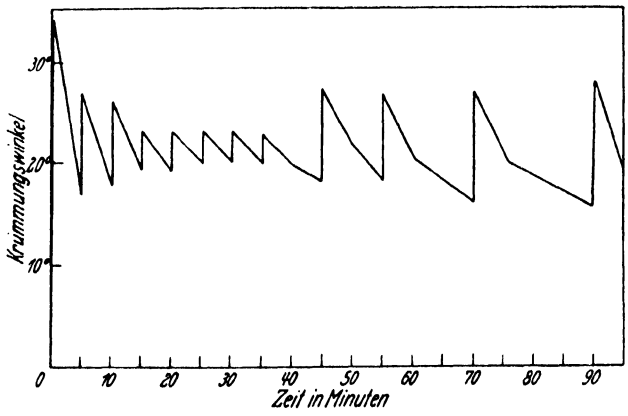


Abb. 51. Staubfaden von *Berberis vulgaris*. Reizintervalle anfangs 5 min, dann größer. Starke Zunahme des Refraktärstadiums und Verharren des Staubfadens in mittleren Lagen. (Nach BÜNNING 1933.)

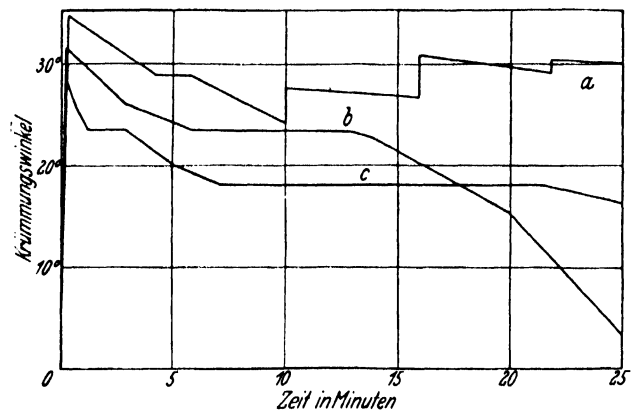


Abb. 52. Staubfäden von *Sparmannia africana* bei kurzperiodischer Reizung. *a* Reizintervalle $^1/_2$ min. 6 min nach der ersten Reizung Unterbrechung der Reizungen; dann noch drei weitere Reize, und zwar 10 bzw. 16 bzw. 22 min nach dem ersten. *b* Reizintervalle $^1/_2$ min, 12 min lang gereizt. *c* Reizintervalle $^1/_2$ min. Von 2 min nach der ersten Reizung ab wurden die Reizungen 5 min unterbrochen, dann erneut im Abstand von $^1/_2$ min gereizt, bis 21 min nach der ersten Reizung verstrichen waren. (Nach BÜNNING 1933.)

Ein Beispiel für die Ermüdung bringt Abb. 52. Anstelle dieses Typs graduell abnehmender Reaktionsstärken kann man gelegentlich auch trotz gleichbleibenden Reizabstandes ein unregelmäßigeres Verhalten beobachten (Abb. 52): Die Reaktionen werden gelegentlich wieder stärker. Diese Erscheinung erklärt sich daraus, daß die vorherige geringe Erregung nur ein kurzes Refraktärstadium hinterließ.

Noch deutlicher als in solchen Versuchen wird die Ermüdung, wenn man die Verlängerung des Refraktärstadiums bestimmt. Beispiel: Nach 4 Reizen im Intervall von je 8 min genügten 20 min noch nicht, um die volle Erregbarkeit wieder herzustellen; und die folgenden Reize zeigten, daß selbst 26 bzw. 38 min dazu nicht ausreichen, während das normale Refraktärstadium in diesem Falle etwa 15 min betrug.

Die Ermüdung braucht nicht notwendig eine Verkürzung der Reaktionsdauer zu bedingen; diese kann sogar verlängert sein. Als Beispiel dafür diene Tabelle 5.

Diese Verlängerung der Krümmungsdauer ist durchaus verständlich. Das langsame Abklingen der Erregung nach wiederholter Reizung zeigt eben, daß das Wesen der Ermüdung in einer Hemmung des Restitutionsvorgangs besteht, der Zerfallsprozeß aber nicht deutlich beeinträchtigt wird. Die Erregung muß also, ähnlich wie etwa nach einer Hemmung der Restitution durch Sauerstoffentzug, länger bestehen bleiben als sonst. Die Hemmung des Restitutionsprozesses äußert sich auch bei der Ermüdung, entsprechend den Erfahrungen über das Verhalten bei Sauerstoffmangel, in einer Hemmung der Rückkrümmung (Abb. 50a). Diese Beeinträchtigung der Rückkrümmung kann nach andauernder Reizung mit kurzem Intervall dazu führen, daß das Organ in einer bestimmten Reizlage verharrt, sich also weder zurückkrümmt, noch bei einem erneuten Reiz seine Krümmung verstärkt. Das Organ zeigt also die Erscheinung des Tetanus. Als Übergang zu einer tetanusartigen Erscheinung könnte man schon ein Verhalten bezeichnen, wie es in Abb. 51 dargestellt ist. Aber erst bei kleinerem Reizintervall wird die Erscheinung charakteristischer. Abb. 52 zeigt für *Sparmannia*, daß hier bei einem Reizintervall von $^1/_2$ min etwa

Tabelle 5. *Staubfäden von Sparmannia africana, Verlängerung der Krümmungsdauer bei wiederholter Reizung.*

Reiznummer	Abstand vom vorherigen Reiz in Minuten	Krümmungswinkel Grad	Krümmungsdauer in Sekunden
1	0	34	12
2	5	25	10
3	5	12	21
4	7	5	50

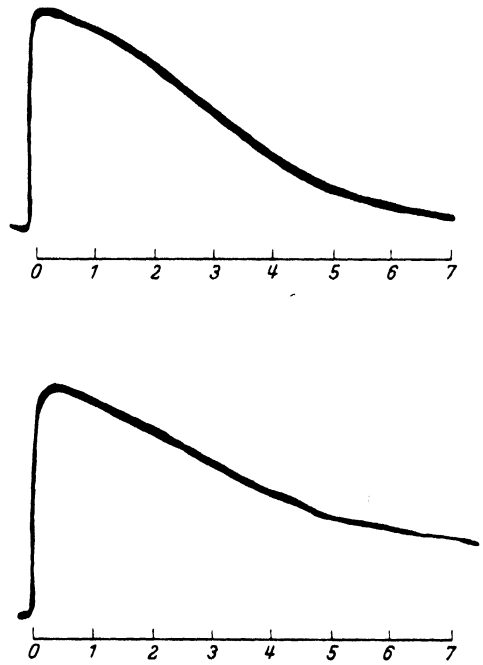


Abb. 53. *Mimosa pudica.* Oben Blattreaktion auf einen Einzelreiz. Unten Reaktion bei kontinuierlicher Reizung. (Nach Bose.)

nach 4 min ein völliger Bewegungsstillstand erreicht ist. Wird die Reizung beendet, so setzt sich ungefähr 1 min später die Rückkrümmung des Staubfadens fort. Die Abbildung zeigt außerdem, daß hier bei einem Reizintervall von 5 min ein unvollkommener Tetanus auftritt. Wenn die Reizstärke relativ niedrig ist, also nur wenig über der Schwelle liegt, tritt statt des völligen Bewegungsstillstandes eine sehr langsame Rückkrümmung ein. Bei noch schwächerer Reizung bekommen wir dann Bilder wie in Abb. 53, d. h. es tritt trotz der kontinuierlichen Reizung ein allmählicher Rückgang in die Ruhelage ein.

e) Periodische Reaktionen.

Bei einfachen Reizen können unter Umständen periodische Reaktionen auftreten (Abb. 54, 55). Bei einigen Objekten ist das selten, bei anderen häufiger oder sogar regelmäßig zu beobachten. Diese periodischen Reaktionen treten beim Vorliegen einer der beiden folgenden Voraussetzungen ein: 1. Wenn ein Dauerreiz nicht zu hoher Intensität geboten wird. Hat der Dauerreiz eine hohe Intensität, so tritt, wie wir schon sahen, eine tetanusartige Erscheinung ein oder eine sehr starke Verzögerung der Rückkrümmung. Liegt der Dauerreiz aber nur wenig oberhalb der Reizschwelle, so wird er jedesmal dann, wenn die Reizschwelle während des relativen Refraktärstadiums unter die Stärke des

Dauerreizes gesunken ist, eine neue Erregung auslösen (Abb. 54). Der Zeitabstand der so eintretenden periodischen Erregungen hängt natürlich von der Stärke des Reizes ab. Liegt die Reizintensität nur ganz wenig oberhalb der Reizschwelle, so entspricht der Abstand der Dauer des relativen Refraktärstadiums, ist die Reizstärke aber etwas höher, so wird der Abstand der Teilreize geringer. Ein solcher Dauerreiz kann entweder in fortgesetztem Schütteln, in kontinuierlicher elektrischer Reizung oder auch z. B. in kontinuierlicher chemischer Reizung bestehen. So erklärt sich, daß auch bei FITTINGS Versuchen über das Verhalten abgeschnittener Mimosenblätter in Lösungen mit Erregungssubstanz oder anderen wirksamen Chemikalien unter Umständen periodische Reaktionen auftreten. 2. Wenn ein Einzelreiz besonders hoher Intensität geboten wird. Das ist in den meisten Fällen bei bloßer Stoßreizung nicht möglich, z. B. nicht bei der

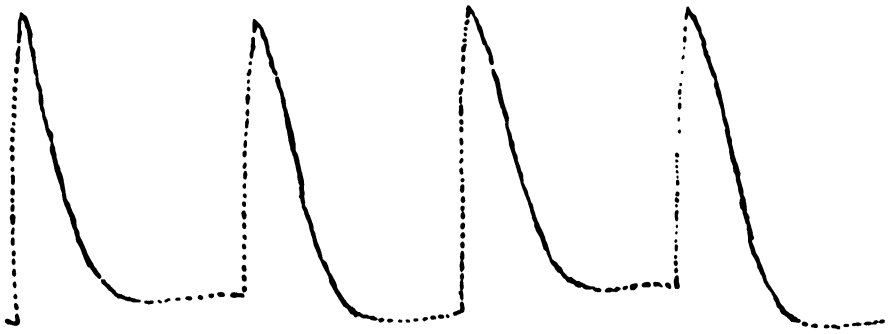


Abb. 54. *Mimosa pudica*. Periodische Reaktionen auf konstanten elektrischen Reiz. (Nach BOSE.)

Mimose. Es ist aber relativ leicht möglich, wenn der Reiz etwa durch eine Verwundung (Anschneiden), durch Brennen oder durch starke Stromstöße ausgeübt wird. Wir erwähnten schon, daß in solchen Fällen offensichtlich eine stärkere Produktion von Erregungssubstanz möglich ist. In diesen Fällen ist die Erregungssubstanz nach dem Abklingen der ersten Erregung noch nicht ganz verbraucht bzw. noch nicht ganz inaktiviert und es muß daher in ganz analoger Weise wie bei der Dauerreizung eine periodische Wiederkehr von Erregung auftreten, die solange anhält wie noch überschüssige Erregungssubstanz vorhanden ist.

Bei manchen Objekten ist diese Bedingung auch schon nach mechanischer Reizung gegeben, so z. B. bei *Biophytum*, wo HABERLANDT (1898) wenigstens nach Wundreizen solche periodischen Bewegungen beobachtete: „Wird eines der beiden Endblättchen eines jüngeren ausgewachsenen Blattes mit einer Schere angeschnitten, ... so senkt sich nach 4—10 sec das verletzte und gleich darauf auch das ihm opponierte Blättchen. ... Sehr bald beginnen nun die Blättchen sich langsam wieder aufzurichten. Dieser Vorgang wird aber nach $1^1/_2$—3 min plötzlich unterbrochen. Von der Reizstelle aus senken sich die Blättchenpaare der Reihe nach ebenso rasch, wie zum ersten Mal, ohne daß eine erneute Reizung seitens des Experimentators stattgefunden hätte. ... noch ein drittes und viertes Mal kann sich dieser Vorgang in abgeschwächter Weise und nach längeren Pausen wiederholen." Auch das eben genannte Längerwerden der Pausen ist natürlich selbstverständlich, weil die Durchbrechung des Refraktärstadiums bei abnehmender Menge von Erregungssubstanz immer später eintreten muß.

Von solchen Fällen gibt es alle Übergänge bis zum spontanen Auftreten periodischer Bewegungen. Einen solchen Übergang zeigen z. B. die Blätter von *Averrhoa*, die nach einem Einzelreiz oft noch extremer als *Biophytum* eine Reihe periodischer Reaktionen durchführen (Abb. 55). Ganz spontan können die Bewe-

gungen bei den bekannten *Desmodium*-Blättchen (Abb. 56, 57) auftreten. Diese führen bekanntlich ohne äußeren Reiz stoßweise Bewegungen aus, von denen jede einzelne im äußeren Verlauf durchaus an eine seismonastische Reaktion erinnert. Im einfachsten Falle handelt es sich dabei um Hebungen und Senkungen, jedoch gehen die Reaktionen bei höherer Temperatur mehr in Kreisbewegungen über; das schließt die Verwandtschaft mit den Seismoreaktionen

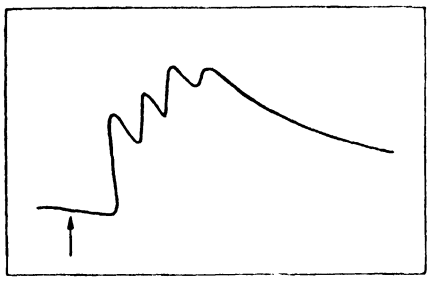


Abb. 55.

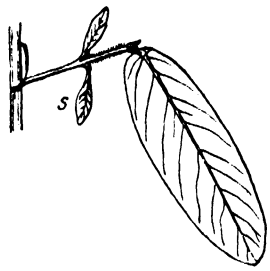


Abb. 56.

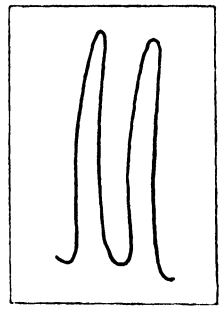


Abb. 57.

Abb. 55. *Averrhoa bilimbi*. Mehrfache Reaktionen auf einen starken Einzelreiz. (Nach BOSE.)

Abb. 56. *Desmodium gyrans*. Die kleinen Seitenblättchen (*s*) können autonome kurzperiodische Bewegungen ausführen, die Endblättchen tagesperiodische Bewegungen. (Nach PFEFFER.)

Abb. 57. *Desmodium gyrans*. Verlauf der endonomen Bewegungen. (Nach BOSE.)

nicht aus; denn auch bei diesen kommt es (etwa an den Staubfäden von *Helianthemum* oder *Centaurea*) gelegentlich vor, daß die einzelnen Flanken infolge der allmählich um das Organ herumwandernden Reizleitung nacheinander reagieren. Bei hoher Temperatur verlaufen die autonomen Bewegungen von *Desmodium* erheblich schneller als bei niedriger, z. B. kann eine Vollschwingung zwischen 30 und 35° schon in $^1/_2$ min vollzogen werden, bei niedriger Temperatur

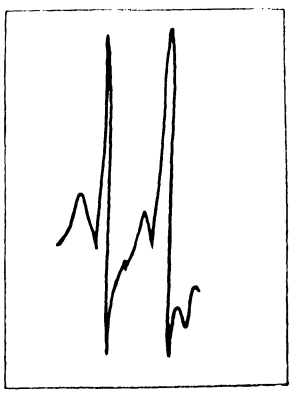


Abb. 58.

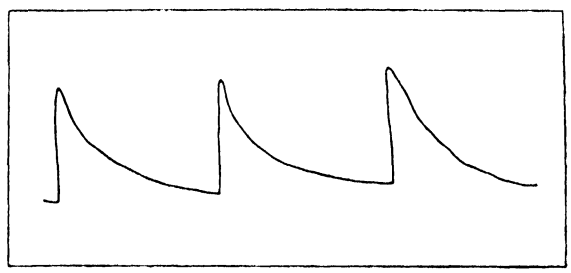


Abb. 59.

Abb. 58. *Desmodium gyrans*. Elektrische Potentialänderungen, die die endonomen Bewegungen begleiten. (Nach BOSE.)

Abb. 59. *Averrhoa bilimbi*. Autonome Blättchenbewegung. Jede Bewegung erfordert etwa 3 min. (Nach DAS und PALIT.)

(16—20°) aber erst in 2—3 min (HOSSEUS). Es handelt sich auch hier wieder um Variationsbewegungen, die offensichtlich von typischen Erregungsvorgängen begleitet sind. Diese äußern sich auch in Aktionsströmen (Abb. 58). Die Temperaturabhängigkeit dieser autonomen Bewegungsfähigkeit ist gerade in diesem Zusammenhang leicht verständlich, weil wir ja die Temperaturabhängigkeit der Refraktärstadien kennen. Es kommt also offensichtlich auch vor, daß in solchen Organen spontan Erregungssubstanz gebildet wird oder, vorsichtiger gesagt, ein Zustand auftritt, wie er sonst erst durch äußere Reize hervorgerufen werden kann. Wie berechtigt die Aufstellung dieser Kette ineinander übergehender Phänomene ist, wird noch dadurch gezeigt, daß wir *Desmodium* veranlassen können, sich ebenso zu

verhalten wie etwa *Biophytum*: Bringen wir die Pflanze in ungünstige Außenbedingungen, so hört die autonome Bewegungstätigkeit auf; durch einen Einzelreiz kann sie aber ausgelöst werden, wobei nun jedoch nur ähnlich wie bei *Biophytum* eine relativ geringe Anzahl periodischer Reaktionen eintritt. Umgekehrt kann z. B. *Averrhoa* durch günstige Bedingungen veranlaßt werden, autonome Blättchenbewegungen durchzuführen (Abb. 59). Wir können, um die Berechtigung dieser Betrachtung noch zu unterstreichen, sogar auf eine Beobachtung von LINSBAUER (1905) an den *Centaurea americana*-Filamenten verweisen: „Beobachtet man ein Blütenköpfchen, ... so nimmt man nicht selten an vereinzelten Blüten eine schwingende oder kreisende Bewegung einer Antherenröhre wahr, ohne daß ein direkter Reizanlaß zu erkennen wäre."

f) Bedingungen der Reaktionsfähigkeit.

Mehrere innere und äußere Faktoren haben einen starken Einfluß auf die seismonastische Reaktionsfähigkeit. Erwähnt haben wir z. B. schon die Temperatur und das physiologische Alter. Auf einige dieser Bedingungen soll noch etwas näher eingegangen werden.

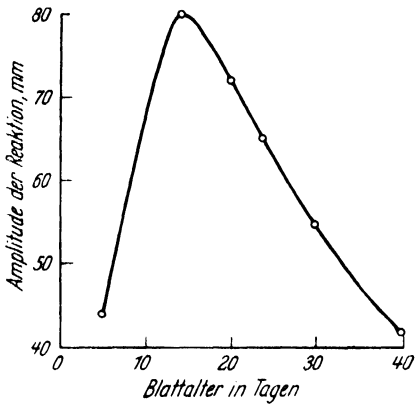


Abb. 60. *Mimosa pudica*. Änderung der Bewegungsamplitude mit dem Alter des Blattes. Ordinate: Bewegung in Millimeter. Abszisse: Alter des Blattes in Tagen. (Nach DAS und PALIT.)

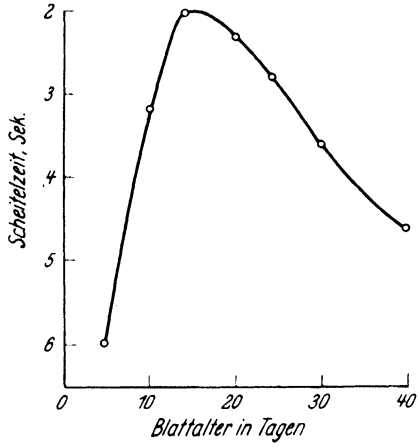


Abb. 61. *Mimosa pudica*. Änderung der Scheitelzeit (Zeit bis zur Erreichung der stärksten Reaktionslage) mit dem Alter des Blattes. Ordinate: Scheitelzeit. Abszisse: Blattalter in Tagen. (Nach DAS und PALIT).

Nach DAS und PALIT (1937) nimmt bei Blättern von *Mimosa pudica* die Reaktionsfähigkeit bis zu einem Alter von etwa 14 Tagen zu, dann wieder ab. Das äußert sich sowohl in der Amplitude der Bewegungen, als auch in der Scheitelzeit (Zeit bis zur Erreichung des Reaktionsmaximums) und in der Latenzzeit. Die Leitung erfolgt in dem genannten Alter ebenfalls am besten.

Wie stark die Veränderungen sind, kann mit den Abb. 60 und 61 demonstriert werden. Die Latenzzeit sinkt (unter gleichbleibenden Außenbedingungen) von 0,2 auf 0,05 sec (bei etwa 2 Wochen alten Blättern); dann steigt sie im Verlauf einiger Wochen wieder auf 0,2 sec an.

Unter den äußeren Faktoren ist vor allem die Temperatur wichtig. Daß es eine Kältestarre gibt und diese bei den einzelnen Arten unterschiedlich hoch, nämlich irgendwo zwischen 0 und 14° liegt, haben wir schon erwähnt. SACHS (1863) berichtete über eine Hitzestarre bei der Mimose, die nach seinen Beobachtungen bei 40° in 1 Std, bei 45° in $^1/_2$ Std, bei 49—50° schon wesentlich schneller eintrat. Nach BERT (1870) und WALLACE kann die Mimose (unter den Versuchsbedingungen dieser Autoren) aber noch höhere Temperaturen ertragen bzw. sogar bis fast 60° reaktionsfähig bleiben. Wird die Reaktionsfähigkeit

durch die bei der Reizung eintretenden Krümmungswinkel gemessen, so ergibt sich nach WALLACE die in Abb. 62 wiedergegebene Beziehung.

Bekannt ist ferner der Einfluß des Lichtes auf die Reaktionsfähigkeit. Im Dunkeln tritt eine Dunkelstarre ein. Dabei sind offenbar zwei Phänomene voneinander zu unterscheiden. BOSE beobachtete, daß sehr schnell nach dem Lichtentzug ein Verlust der Bewegungsfähigkeit eintritt, diese dann aber trotz fortdauernder Dunkelheit relativ schnell wieder deutlich wird (Abb. 63). Wenn jedoch die Dunkelheit stunden- und tagelang anhält, tritt eine neue Starre ein (WALLACE), die deutlich mit Schädigungen der Blätter zusammenhängt (Abb. 64). Worauf der erstgenannte Typ einer kurzdauernden Dunkelstarre beruht, vermögen wir noch nicht zu entscheiden.

Es ist selbstverständlich, daß infolge der Temperatur- und Lichteinflüsse auch tagesperiodische Schwankungen der Reaktionsfähigkeit bestehen (Abb. 65). Jedoch kann man diese Schwankungen allem Anschein nach nicht nur mit dem Wechsel von Licht und Dunkelheit bzw. hoher und niedriger Temperatur erklären, sondern auch die endogene Tagesrhythmik scheint mitbeteiligt zu sein. Besonders deutlich wird das aus Versuchen von HSUEH und LOU an *Mimosa pudica:* Die Empfindlichkeitsschwankungen setzen sich im Dauerdunkel oder Dauerlicht bei konstanter Temperatur fort. — Die höchste Reaktionsfähigkeit

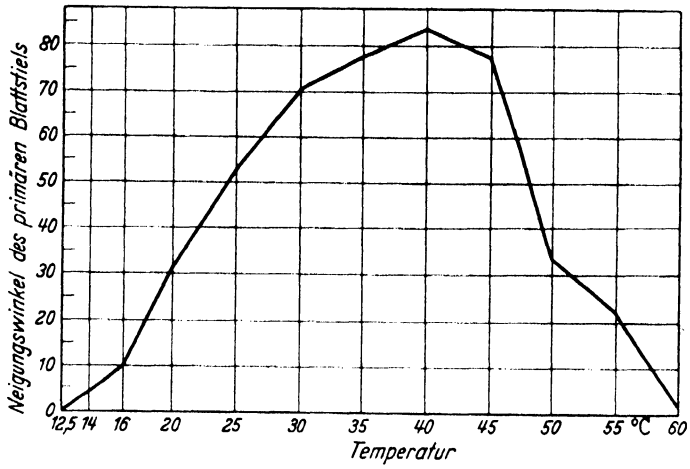


Abb. 62. Beziehung zwischen Temperatur und Reaktionsfähigkeit des basalen Blattstielgelenks von *Mimosa pudica*. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Krümmungswinkel. (Nach WALLACE.)

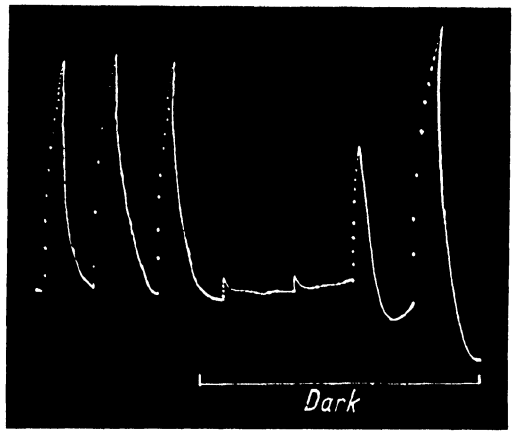


Abb. 63. Wirkung plötzlicher Verdunkelung auf die Reaktionsfähigkeit von *Mimosa*. Die ersten 3 Reaktionen erfolgten unter normalen Bedingungen, die nächsten vier während der Dunkelheit. In den punktierten Teilen der Kurve entfallen auf 1 sec 5 Punkte. Die Reaktionsfähigkeit schwindet in der Dunkelheit zunächst, kehrt dann aber wieder. (Nach BOSE.)

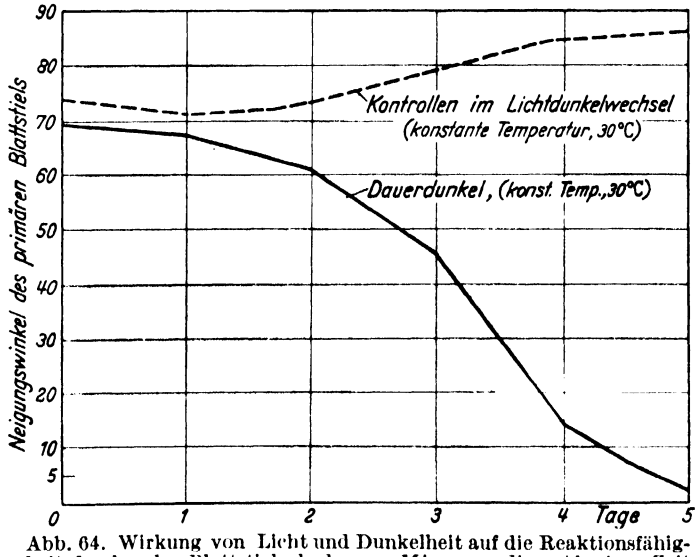


Abb. 64. Wirkung von Licht und Dunkelheit auf die Reaktionsfähigkeit des basalen Blattstielgelenks von *Mimosa pudica*. Abszisse: Zeit des Aufenthalts in der Dunkelheit (Tage). Ordinate: Krümmungswinkel bei einer Reaktion. Gestrichelte Linie Kontrollen im normalen Licht-Dunkel-Wechsel, ausgezogene Kurve: Kontinuierliche Dunkelheit. (Nach WALLACE.)

besteht nach den Angaben WALLACEs unter normalem Licht-Dunkel-Wechsel am frühen Morgen, die geringste am Nachmittag.

Weiterhin liegen zahlreiche Angaben über die Beeinflussung der Empfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit durch chemische Faktoren vor. Geprüft worden ist z. B. der Einfluß von Faktoren, die die Atmung modifizieren könnten. So

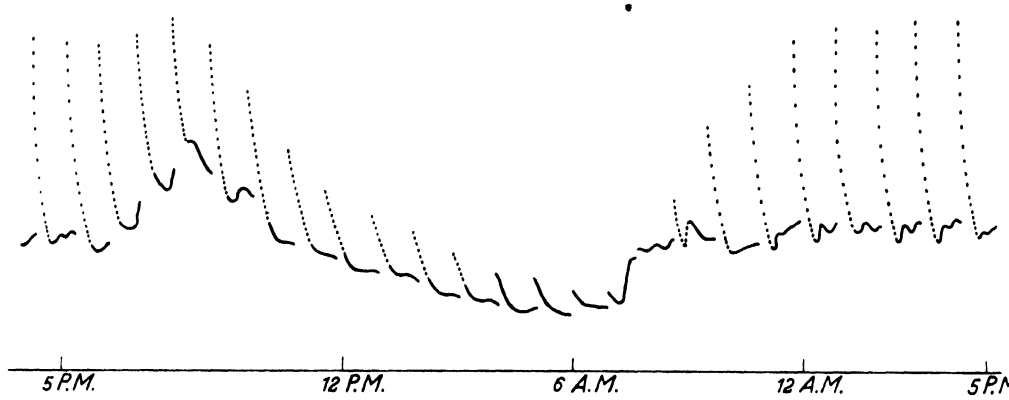


Abb. 65. Tagesperiodische Schwankungen der Reaktionsfähigkeit von *Mimosa pudica*. Angegeben ist die zu verschiedenen Tageszeiten erreichbare Reaktionsstärke. (Nach BOSE.)

hat schon KABSCH (1862) mehrere Angaben über den Verlust der Reizbarkeit bei einer Verdünnung der Luft veröffentlicht. CORRENS hat (1892) diese Versuche wieder aufgegriffen. Ähnlich wie KABSCH fand CORRENS, daß die Staubgefäße von *Berberis* im luftverdünnten bzw. sauerstoffarmen Raum ihre Reizbarkeit verlieren. Auch bei den Staubgefäßen von *Helianthemum*, *Centaurea* und bei den Narben von *Mimulus* zeigte sich diese „Vakuumstarre". Bei *Mimosa* ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob Sauerstoff erforderlich ist. CORRENS läßt die Frage offen, ob zur Ausführung der Reizwirkung die Gegenwart des Sauerstoffs direkt nötig ist, oder ob der Sauerstoff indirekt eingreift, indem er mit für die Schaffung der allgemeinen Bedingungen der Reaktionsfähigkeit verwendet wird. Wir haben schon gesehen, daß am Zerfallsvorgang physikalische Prozesse entscheidend mitwirken, für diesen also der Sauerstoffbedarf wohl nicht so sehr notwendig ist wie für die Restitutoinsvorgänge. Vielleicht kommt das auch zum Ausdruck, wenn man die Erhaltung der Reizbarkeit von *Berberis*-Staubfäden in verschiedener Sauerstoffkonzentration (Abb. 66) mit der entsprechenden Abhängigkeit des absoluten Refraktärstadiums von der Sauerstoffkonzentration (Abb. 49) vergleicht.

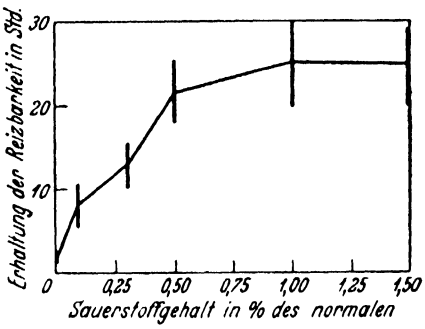


Abb. 66. Staubfäden von *Berberis vulgaris*. Abhängigkeit der Erhaltung der Reizbarkeit von der Sauerstoffkonzentration. Die vertikalen Strecken geben die Schwankungsbreite der Ergebnisse von je etwa 10 Einzelversuchen an. (Nach BÜNNING 1934.)

Erwähnt werden möge in diesem Zusammenhang noch die von BOSE gefundene günstige Wirkung von Ozon auf die Reaktionsfähigkeit, sowie die hemmende Wirkung von CO_2 (Abb. 67 und 68). Schließlich sei hier noch kurz auf die Narkoseerscheinungen hingewiesen. Es ist lange bekannt, daß die verschiedensten pflanzlichen Reizerscheinungen durch die auch bei Tieren wirksamen Narkoticis unterdrückt werden können. Gerade auch an der Seismonastie ist das wiederholt festgestellt worden. Nach den Angaben von WALLACE ist eine echte Narkose aber durchaus nicht mit allen diesen Stoffen zu erreichen, sondern zumeist sind mit deren Wirkung starke Schädigungen verbunden. Nur mit Äther konnte

WALLACE eine typische Narkose erzielen (Abb. 69). Es kommt aber bei der Wirkung solcher Substanzen noch etwas anderes hinzu, nämlich die Tatsache,

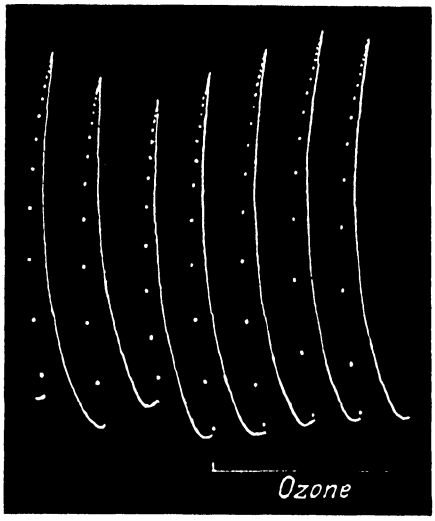


Abb. 67. Wirkung von Ozon auf die Reaktionsfähigkeit von *Mimosa pudica*. (Nach BOSE.)

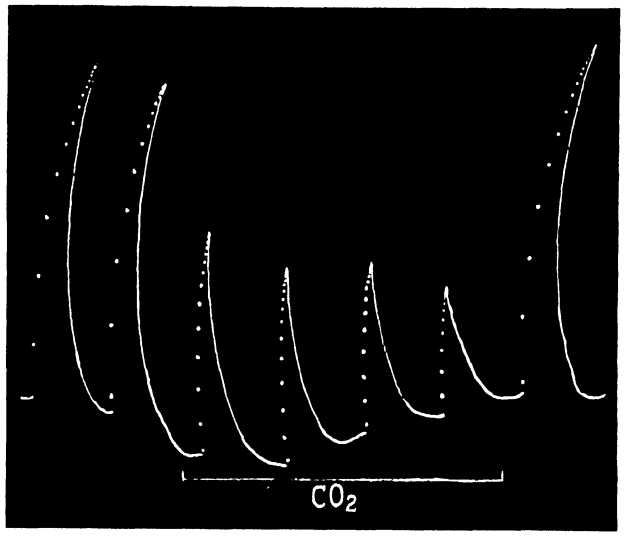


Abb. 68. Wirkung von CO_2 auf die Reaktionsfähigkeit von *Mimosa pudica*. (Nach BOSE.)

daß das Narkoticum die Reaktion selber auslösen kann (Abb. 70). Wirkt die Substanz kontinuierlich ein, so kommt es dabei aus den im vorherigen Abschnitt

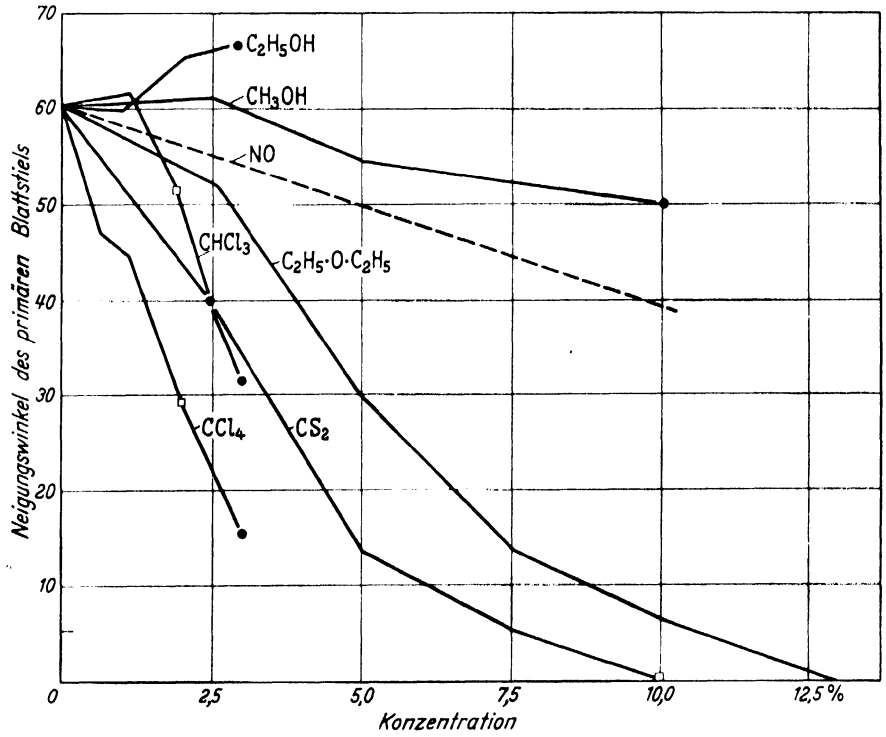


Abb. 69. Wirkung verschiedener Substanzen auf die Reaktionsfähigkeit des basalen Blattstielgelenks von *Mimosa pudica*. Leichte Schädigung der Pflanzen ist durch kleine offene Rechtecke angegeben, stärkere Schädigung oder Absterben durch ausgefüllte Kreise. Abszisse: Konzentration der Verbindung in Prozent. Ordinate: Reaktionsstärken in Winkelgraden. Nur bei der Einwirkung von Äther tritt eine Narkose ohne Schädigung ein. (Nach WALLACE.)

genannten Gründen zu periodischen Reaktionen und schließlich zu typischen Ermüdungserscheinungen (Abb. 52).

Es läßt sich also in solchen Fällen nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob man hier wirklich von einer eigentlichen Narkose sprechen kann oder nicht vielmehr einfach das gleiche vorliegt wie bei einer zum Tetanus führenden Dauerreizung.

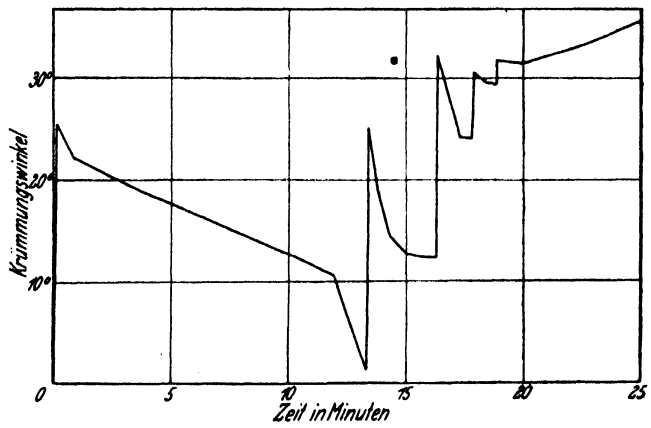


Abb. 70. Staubfäden von *Sparmannia africana*. Einwirkung von Äthylalkoholdämpfen. Die Einwirkung beginnt unmittelbar nach der durch einen Stoßreiz bedingten Reaktion. Nachher erfolgten keine Stoßreize mehr. Unter der konstanten Einwirkung des Narkoticums treten ohne äußeren Anstoß periodische Reaktionen auf. (Nach BÜNNING 1933.)

Literatur.

AIMI, R.: Studies on the mechanism of seismonastic movement of the petiole of *Mimosa pudica*. III. On the instantaneous contraction and destruction of the vacuole by the electric stimulation. [Japanisch.] Kagaku **17**, 319 (1944). Zit. nach TORIYAMA 1953. — On the mechanism of bending movement. [Japanisch.] Bot. Mag. (Tokyo) **60**, 95—96 (1947). — ASHIDA, J.: Studies on the leaf movement of *Aldrovanda vesiculosa* L. I. Process and mechanism of the movement. Mem. Coll. Sci. Kyoto, Ser. B **9**, 141—244 (1934). — II. Effects of mechanical, electrical, thermal, osmotic and chemical influences. Mem. Coll. Sci. Kyoto, Ser. B **11**, 55—113 (1935). — III. Reaction time in relation to temperature. Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 505—513 (1937). — ASIDA, J. (identisch mit J. ASHIDA): Thermal stimulation and thermal adaptation of *Aldrovanda* leaves, with a note on cold-rigor. Mem. Coll. Sci. Kyoto, Ser. B **14**, 353—386 (1939).

BANERJI, G., G. BHATTACHARGA and D. M. BOSE: On the chemical nature of the substances which are (I) effective in the transmission of excitation in *Mimosa pudica* and (II) "active" in the contraction of its pulvinus. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **16**, 155—176 (1944—1946). — BATALIN, A.: Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. II. Die Fliegenfalle. Flora (Jena) N. F. **35**, 105—111, 129—144, 145—154 (1877). — BENECKE, W.: Über farblose Diatomeen der Kieler Förde. Jb. wiss. Bot. **35**, 535—572 (1900). — BERNSTEIN, J.: Elektrobiologie. Braunschweig 1912. — BERT, P.: Sur la température comparée de la tige et du renflement moleur de la sensitive. C. r. Acad. Sci. Paris **69**, 895—897 (1869). — Recherches sur les mouvements de la sensitive (*Mimosa pudica* L.). Mém. Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux **4**, 11—46 (1866); **8**, 1—58 (1870). — BLACKMAN, H. V., and S. G. PAINE: Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Bot. **32**, 69—85 (1918). — BOSE, I. CH.: Comparative Electro-Physiology. London 1907. — Researches on irritability of plants. London 1913. — Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta a. London **1** (1918); **2** (1919); **3** u. **4** (1923). — The nervous mechanism of plants. London, New York, Toronto 1926. — The motor mechanism of plants. London, New York, Toronto 1928. — BREMEKAMP, C.: Stoßreizbarkeit der Blumenkrone bei *Gentiana quadrifaria*. Rec. Trav. bot. néerl. **12**, 27—30 (1915). — BROCKMANN, C.: Über das Verhalten der Planktondiatomeen des Meeres bei Herabsetzung der Konzentration des Meerwassers. Wiss. Meeresuntersuch. (Kiel), N. F. **8**, 1 (1906). — BROWN, W. H.: The mechanism of curvature in the pulvini of *Mimosa pudica*. Philippine J. Sci., Bot. **7**, 37—40 (1913). — The phenomenon of fatigue in the stigma of *Martynia*. Philippine J. Sci., Bot. **8**, 197—201 (1913). — The mechanism of movement and the duration of the effect of stimulation in the leaves of *Dionaea*. Amer. J. Bot. **3**, 68—90 (1916). — BROWN, W. H., and L. M. SHARP: The closing response in *Dionaea*. Bot. Gaz. **49**, 29—302 (1910). — BRÜCKE, E. v.: Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Müllers Arch. Anat. u. Physiol. (Lpz.) **9** (1848). — BRUNN, I.: Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. Beitr. Biol. Pflanz. **9**, 1—52 (1908). — BÜNNING, E.: Untersuchungen über die Seismoreaktionen von Staubgefäßen und Narben. Z. Bot. **21**,

465—536 (1929). — Über die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **33**, 284—294 (1930). — Die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Protoplasma (Berl.) **11**, 49—84 (1930). — Über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Planta (Berl.) **12**, 545—574 (1930). — Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Flora (Jena) **27**, 119—139 (1933). — Refraktärstadium, Ermüdung und Narkose bei der Seismonastie. Planta (Berl.) **21**, 324—352 (1933). — Elektrische Potentialänderungen an seismonastisch gereizten Staubfäden. Planta (Berl.) **22**, 251—268 (1934). — Sauerstoffbedarf und Wärmebildung seismonastisch reizbarer Organe. Planta (Berl.) **23**, 225—239 (1934). — Zellphysiologische Untersuchungen an Meeresalgen. Protoplasma (Berl.) **22**, 444—456 (1934). — Die Erregungsvorgänge bei Reizbewegungen vom *Mimosa*typ (Seismonastie). Naturwiss. **23**, 189—194 (1935). — Die Entstehung der Variationsbewegungen bei den Pflanzen. Erg. Biol. **13**, 235—247 (1936). — Zur Kenntnis der „kontraktilen Zelle" der Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **30**, 79—84 (1938). — Bünning, E., L. Haag u. G. Timmermann: Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 178—187 (1948). — Burdon-Sanderson, J.: On the electromotive properties of the leaf of *Dionaea* in the excited and unexcited status. Philosophic. Trans. Roy. Soc. Lond. **173**, 1—53 (1882). — Burnett, G., and H. Mayo: Observations upon the motion of the leaves of *Mimosa pudica*. Quart. J. Sci. Lit. Art. **24**, 79 (1827).

Candolle, A. P. de: Physiologie végétale. Paris 1832. — Sur la structure et les mouvements des feuilles du *Dionaea muscipula*. Arch. Sci. physiques natur. **55**, 400. — Caspary, R.: *Aldrovandia vesiculosa* Monti. Bot. Ztg **1859**, 117, 125, 133, 141. — *Aldrovandia vesiculosa*. Bot. Ztg **1862**, 185, 201. — Chambers, B., u. K. Höfler: Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa*. Protoplasma (Berl.) **12**, 338—355 (1931). — Chauveaud, G.: Sur un organe sensitivomoteur de l'Epine vinette. Bull. Mus. Hist. natur. Paris **7** (1901). — Christalle, W.: Über die Reizerscheinungen der Narben von *Mimulus luteus*. Bot. Archiv **34**, 115—145 (1931). — Claus, G.: Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. Flora (Jena), N. F. **120**, 198—226 (1926). — Cohn, F.: Über *Aldrovandia vesiculosa* Monti. Flora (Jena) **43**, 673—688 (1850). — Über die contraktilen Staubfäden der Distel. Z. wiss. Zool. **12**, 366—371 (1857). — Über die Funktion der Blase von *Aldrovandia* und *Utricularia*. Cohns Beitr. Biol. Pflanz. **1**, 71—92 (1875). — Colla, S.: Ricerche sul movimento degli stami di alame Berberidacee. Nota I. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **38**, 46 (1931). — Nota II. Azione dell'acqua distillata sui movimenti degli stami di *B. vulgaris* L. Boll. Soc. ital. Biol. sper. **7**, 1—3 (1932). — Nota III. Azione di stimoli multipli sottoliminalis a bassa frequenza. Rend. Accad. naz. Lincei **15**, 829—831 (1932). — Nota IV. Le modificazioni dei tessati dello stame durante la contrazione. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **39**, 182—208 (1932). — Nota V. Cambiamento di p_H nelle cellule durante la contrazione. Boll. Soc. ital. Biol. sper. **7**, 1—5 (1932). — Nota VI. Le modificazioni cellulari durante la contrazione. Protoplasma (Berl.) **21**, 1—33 (1933). — Die kontraktile Zelle der Pflanzen. Berlin 1937. — Correns, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora (Jena) **75**, 87—151 (1892). — Czaja, A. Th.: Physiologische Untersuchungen an *Aldrovandia vesiculosa* L. Pflügers Arch. **206**, 635—658 (1924).

Darwin, C.: Insectivorous plants. London 1908. — Das, S. C., and B. K. Palit: The excitatory impulse in ordinary plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **8**, 81—84 (1934). — Modifying effect of age on the physiological activities of the leaf of *Mimosa pudica*. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **10**, 5—45 (1937). — Dassen, M.: Verhandeling ter beantwoording van de vrage: Wat weet men met zekerheid van de bewegingen die men aan de bladen van veele planten waarneemt? Net. Verkand. Holl. Maatschappij Wetensch. Haarlem **1835**. — Datta, M.: Vacuoles and movement in the pulvinus of *Mimosa pudica*. The contractile vacuoles. Nature (Lond.) **179**, 253—254 (1957). — Dijkman, M. J.: The movements of the filaments of *Sparmannia africana*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **34**, 1051 bis 1056 ((1931). — Dop, P.: Physiologie des mouvements des étamines de *Mahonia nepalensis*. Bull. Soc. bot. France **52**, 136—139 (1905). — Duhamel du Monceau: Traites des arbres et arbustes, qui se cultivent en France en plein terre. Paris 1755. — Dutrochet, M. H.: Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Brüssel 1837. — Dutt, A. K.: Vacuoles and movement in the pulvinus of *Mimosa pudica*. Vacuoles of the pulvinus and the mechanism of movement. Nature (Lond.) **179**, 254 (1957).

Ebbecke, U., u. G. Hecht: Über elektrisch gemessene Membranänderungen an Pflanzen und die Entstehung pflanzlicher Reizerscheinungen. Pflügers Arch. **199**, 88—108 (1923). — Eckmann, G.: Zur Kenntnis der Gerbstoffe in den Gelenken. Diss. Göttingen 1916.

Fitting, H.: Untersuchungen über endogene Chemonastie bei *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **72**, 700—775 (1930). — Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften des Reizstoffes von *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **83**, 270—314 (1936). — Follmann, G.:

Über Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion. II. Die Reizplasmolyse mariner Planktondiatomeen. Planta (Berl.) **48**, 393—417 (1957).

GARDINER, W.: On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Proc. Roy. Soc. Lond. **225**, 163—166 (1883). — On the power of contractility exhibited by the protoplasm of certain plant cells. Ann. of Bot. **1**, 362—367 (1888). — GOEBEL, K.: Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1924. — GUILLIERMOND, A.: Sur l'existence fréquente de vacuoles spécialisés dans les œllules à anthocyane. C. r. Acad. Sci. Paris **193**, 952—954 (1931). — GUTTENBERG, H. v.: Die Bewegungsmechanik des Laubblattes von *Dionaea muscipula* Ell. Flora (Jena) **118**, 165—183 (1925). — Über die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Planta (Berl.) **6**, 790—800 (1928). — Die Reizbarkeit der *Catasetiden*-Blüten. Planta (Berl.) **21**, 292—303 (1933). — GUTTENBERG, H. v., u. B. REIFF: Der Mechanismus der Narbenbewegung von *Mimulus sp.* in seiner Abhängigkeit von der oxydativen Atmung. Planta (Berl.) **50**, 498—503 (1958).

HABERLANDT, G.: Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. Ann. Jard. bot. Buitenzorg Suppl. **2**, 33—38 (1898). — HANSGIRG, A.: Beiträge zur Kenntnis über die Verbreitung der Reizbewegungen und der nyktitropischen Variationsbewegungen der Blätter. Ber. dtsch. bot. Ges. **8**, 355—364 (1890). — Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893. — HARMORAK, N.: Beiträge zur Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Abt. I **124**, 447—478 (1915). — HECKEL, M. E.: De l'irritabilité des étamines; distinction dans ces organes et de deux ordres de mouvements. Bull. Soc. bot. France **20**, 280—281 (1873). — De l'irritabilité fonctionelle dans les étamines de *Berberis*. C. r. Acad. Sci. Paris **78**, 985—988 (1874). — Mouvements provoqués dans les étamines de *Berberis* et de *Mahonia*. Conditions anatomiques de ce mouvement. Bull. Soc. bot. France **21**, 208—210 (1874). — Des mouvements dans les étamines de *Sparmannia africana*, des *Cistes* et des *Helianthemum*. C. r. Acad. Sci. Paris **79**, 49—52 (1874). — Du mouvement dans les stigmates bilabiés des Scrophulariacées, des Bignoniacées et des Sesamées. C. r. Soc. Biol. Paris **79**, 702—704 (1874). — HESSE, G., B. BANERJEE u. H. SCHILDKNECHT: Die Reizbewegungen der Mimosoideen und ihre Hormone. Experientia (Basel) **13**, 13—19 (1957). — HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 6. Aufl. Leipzig 1926. — HOFMEISTER, W.: Über die Beugungen saftreicher Pflanzenteile durch Erschütterung. Abh. kgl. sächs. Ges. Wiss. **1860**. — HOOKE, R.: Micrographia. London 1667. — HOSSEUS, C.: Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren. Diss. Leipzig 1903. — HOUWINK, A. L.: The conduction of excitation in *Mimosa pudica*. Rec. Trav. bot. néerl. **32**, 51—91 (1935). HSUEH, Y. L., and C. H. LOU: Diurnal variation in seismonastic sensitivity and rate of stimulus transmission in *Mimosa pudica*. [Chinesisch mit engl. Zus.fass.] Acta Exper. Biol. Sinica **4**, 95—106 (1955).

IMAMURA, S.: Untersuchungen über den Mechanismus der Turgorschwankungen der Spaltöffnungsschließzellen. Jap. J. Bot. **12**, 251—346 (1943).

JUEL, H. O.: Einige Beobachtungen an reizbaren Staubfäden. Botaniska Studier tillägnada F. R. Kjellman. Uppsala 1906.

KABSCH, W.: Über die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg **20**, 341—348 (1862). — KAESTNER, W. FR. v.: Zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Gelenken der Leguminosen und Oxalideen. Diss. Göttingen 1913. — KAHL, H.: Über den Einfluß von Schüttelbewegungen auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas. Planta (Berl.) **39**, 346—376 (1951). — KISHINANI, Y.: Über die Reizbewegungen der Blumenkrone bei der Gattung *Gentiana*. Bot. Mag. (Tokyo) **43**, 227—267 (1929). — KNOLL, F.: Zur Ökologie und Reizphysiologie des Androeceums von *Cistus salvifolius*. Jb. wiss. Bot. **54**, 498—527 (1914). — KOELREUTER, J. G.: Dritte Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen. Leipzig 1766. — Nouvelles observations et expériences sur l'irritabilité des étamines de l'épine vinette (*Berberis vulgaris*). Acta Acad. Imp. Petrogr. **4** (1790). — Nouvelles observations et expériences sur l'irritabilité des étamines de l'épine vinette (*Berberis vulgaris*). Acta Acad. Imp. Petrogr. **6**, 207—216 (1790). — KÔKETSU, R.: Über die Wirkungen der elektrischen Reizung an pflanzlichen Zellgebilden. J. Dept. Agricult. Kyushu **1**, 1—133 (1923). — Über die Erregbarkeit der Blattgelenke der welkenden *Mimosa pudica*. Bot. Mag. (Tokyo) **41**, 78—99 (1927). — KRAUS, G.: Die Verdünnung geschüttelter Sprosse. Sitzgsber. naturforsch. Ges. Halle **1881**. — KÜSTER, E.: Einige Beobachtungen an verwundeten Zellen. Protoplasma (Berl.) **7**, 150—170 (1929). — KUNKEL, A.: Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzenteilen. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 1—17 (1878).

LINSBAUER, K.: Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*-Filamente. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien **114**, 809—822 (1905). — Zur Kenntnis der *Centaurea*-Filamente, nebst Bemerkungen über Stoßreizbarkeit. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien **115**, 1741—1756 (1906). — Über die Interferenz von Stoßreizen und über Ermüdungserscheinungen an Blattgelenken

von *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **62**, 283—327 (1923). — LLOYD, F. E.: The carnivorous plants. A review with contributions. Trans. Roy. Soc. Canada **3**, 3—67 (1933). — The carnivorous plants. Waltham 1942. — LUTZ, C.: Untersuchungen über reizbare Narben. Z. Bot. **3**, 289—348 (1911).

MANGENOT, G.: Notes histologiques sur la sensitive (*Mimosa pudica*). C. r. Acad. Sci. Paris **184**, 694—696 (1927). — MEDICUS, C. F.: Pflanzenphysiologische Abhandlungen, Bd. I. Leipzig 1803. — MEYEN, F. J. F.: Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III. 1839. — MINDEN, M. v.: Reizbare Griffel von zwei *Arctotis*-Arten. Flora (Jena) **88**, 238—242 (1901). — MIYOSHI, M.: Notes on the irritability of the stigma. J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo **4**, 205—213 (1891). — MOLISCH, H.: Über einige Beobachtungen an *Mimosa pudica*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Abt. I **124**, 507—528 (1915). — MORREN, C.: Sur le mouvement et l'anatomie du style de *Goldfussia anisophylla*. Acad. roy. Bruxelles **16** (1839). — Recherches sur le mouvement et l'anatomie des étamines du *Sparmannia africana*. Nouv. Mém. Acad. roy. Bruxelles **14** (1841). — La théorie des plantes carnivores et irritables. Bull. fédérat. Soc. Horticult. Belg. **1875**, 3—60. — MÜLLER, D.: Über die Reizbarkeit der Genitalien bei einigen Kompositen. Bot. Ztg **11**, 789—793 (1853). — MUNK, H.: Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der *Dionaea muscipula*. Arch. Anat. Physiol. u. wiss. Med. **1876**.

OLIVER, J. W.: Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Ber. dtsch. bot. Ges. **5**, 162—169 (1887). — OSTERHOUT, W. J.: Protoplasmic contractions resembling plasmolysis which are caused by pure distilled water. Bot. Gaz. **55**, 446—451 (1913).

PFEFFER, W.: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — Über Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **9**, 308—326 (1874). — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuch. bot. Inst. Tübingen **1**, 483—535 (1885). — Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1904. — Osmotische Untersuchungen, 2. Aufl. Leipzig 1921. — PRÁT, S.: Stimulation plasmolysis one marine algae. Acta adriatica **1934**, No 4, 1—20. — PRILLIEUX, E.: Etude sur les courbures que produisent les secousses sur les jeunes pousses des végétaux. Ann. des Sci. natur. **15** (1868).

RICCA, U.: Soluzione di un problema di fisiologia. La propagazione di stimola nella *Mimosa*. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **23**, 51—171 (1916). — La propagation de stimulus dans la sensitive. Arch. ital. Biol. **65**, 219—232 (1916). — A. vent'anni dalla mia memoria sulla propagazione dello stimolo nelle *Mimose*. Nuovo Giorn. bot. ital., N. S. **43**, 475—550 (1936).

SACHS, J.: Die vorübergehenden Starre-Zustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora (Jena) **46**, 449—459 (1863). — SCHENKEMEYER, G.: Über die Kontraktion der Filamente von *Centaurea*. Diss. Breslau 1877. — SCOTT, R.: On the movements of flower of *Sparmannia africana*. Ann. of Bot. **17**, 761—776 (1906). — SEEGER, R.: Über einen neuen Fall von Reizbarkeit der Blumenkrone durch Berührung, beobachtet an *Gentiana prostata* Haenke. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien **121**, 1089—1101 (1912). — SEN, B.: On the relation between permeability variation and plant movements. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **94**, 216—231 (1922). — SIBAOKA, T.: Some aspects on the slow conduction of stimuli in the leaf of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV **20**, 72—88 (1953). — SIEBURG, F. W.: Zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Gelenken der Leguminosen und Oxalideen. Diss. Göttingen 1913. — SNOW, R.: Conduction of excitation in the leaf of *Mimosa Spegazzinii*. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **98**, 188—210 (1925). — SPERLICH, A.: Untersuchungen an Blattgelenken. Jena 1910. — STERN, K.: Zur Elektrophysiologie der *Berberis*-blüte. Z. Bot. **14**, 234—248 (1922). — STIEFEL, S.: Über Erregungsvorgänge bei der Einwirkung von photischen und mechanischen Reizen auf *Coprinus*-Fruchtkörper. Planta (Berl.) **40**, 301—312 (1952). — SUESSENGUTH, K.: Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena 1922.

THEOPHRAST: Historia plantarum IV, 2. Zit. nach GOEBEL 1924. — TORIYAMA, H.: Observational and experimental studies of sensitive plants. I. The structure of parenchymatous cells of pulvinus. Cytologia (Tokyo) **18**. 283—292 (1953). — II. On the changes in motor cells of diurnal and nocturnal condition. Cytologia (Tokyo) **19**, 29—40 (1954). — III. On the epidermal system of the pulvinus and leaflet. Cytologia (Tokyo) **19**, 286—298 (1954). — IV. Preliminary note on the potassium movement in the motor tissue of *Mimosa*. Bot. Mag. (Tokyo) **67**, 789—790 (1954). — V. The developmento f the tannin vacuole in the motor cell of the pulvinus. Bot. Mag. (Tokyo) **68**, 203—208 (1955). — VI. The migration of potassium in the primary pulvinus. Cytologia (Tokyo) **20**, 367—377 (1955). — VII. Vital staining of the threadlike apparatus. Cytologia (Tokyo) **22**, 60—68 (1957). — VIII. The migration of colloidal substance in the primary pulvinus. Cytologia (Tokyo) **22**, 184—192 (1957). — IX. On the canaliculated intercellular spaces of primary pulvinus. Bot. Mag. (Tokyo) **71**, 11—15 (1958). — Preliminary note on the migration of a colloidal substance in the motor tissue of *Mimosa pudica*. Bot. Mag. (Tokyo) **70**, 16—18 (1957).

UMRATH, K.: Über die Erregungsleitung im Blatte von *Mimosa pudica*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **134**, 21—44 (1925). — Über die Erregungsleitung

bei Mimosen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **134**, 189—208 (1925). — Über die Erregungssubstanz der Mimosoideen. Planta (Berl.) **4**, 812—817 (1927). — Über Refraktärstadien. Z. Biol. **87**, 85—96 (1927). — Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mit Bemerkungen zur Theorie der Erregungsleitung und der elektrischen Erregbarkeit im allgemeinen. Planta (Berl.) **5**, 274—324 (1928). — Über die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **7**, 174—207 (1929). — Über Erregungssubstanzen. Jb. wiss. Bot. **73**, 705—719 (1930). — Über Refraktärstadien bei höheren Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **81**, 448—463 (1935). — Über eine weitere Form der Erregungsleitung im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* mit Bemerkungen über die Art der Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **81**, 573—578 (1935). — Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. Erg. Biol. **14**, 1—142 (1937). — Über die Erregungssubstanz von *Berberis*. Protoplasma (Berl.) **37**, 346—349 (1943). — UMRATH, K., u. A. SOLTYS: Über die Erregungssubstanz der Papiloniaceen und ihre zellteilungsauslösende Wirkung. Jb. wiss. Bot. **84**, 276—289 (1936). — UNGER, F.: Einige Bemerkungen über die Bewegungserscheinungen an den Staubfäden von *Centaurea*. Bot. Ztg **21**, 349—353 (1863).

VAILLANT, S.: Discours sur la structure des fleurs. 1717. Zit. nach GOEBEL 1924.

WALLACE, R. H.: Studies on the sensitivity of *Mimosa pudica*. II. The effect of animal anesthetics and certain other compounds upon seismic sensitivity. III. The effect of temperature, humidity, and certain other factors upon seismic sensitivity. Amer. J. Bot. **18**, 102—111, 215—235, 288—307 (1931). — WEBER, F.: Reizbewegungen an Gentianaceen-Blüten. Österr. bot. Z. **73**, 86—109 (1924). — WEIDLICH, H.: Die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Bot. Archiv **28**, 219—254 (1930). — WEINTRAUB, M.: Leaf movements in *Mimosa pudica* L. New Phytologist **50**, 357—382 (1952).

YAMAMOTO, S.: Studies in the sensitivity of the pulvinus of *Mimosa*. II. On the contraction and disappearance of the vacuoles. [Japanisch.] Botany a. Zoology **6**, 409—412 (1938). Zit. nach TORIYAMA 1953.

ZIEGENSPECK, H.: Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumserscheinungen bei Pflanzen. Bot. Archiv **21**, 449—647 (1928).

*

Die Reizleitung bei der Seismonastie.

Von

Karl Umrath.

Für die Reizleitung bei der Seismonastie kommt in Betracht: 1. die Bildung von Erregungssubstanz durch die direkt gereizten Zellen und deren passive Ausbreitung; 2. Erregungsleitung, deren Mechanismus zwar noch unbekannt ist, bei der aber nach den Ausführungen auf S. 66 u. 97 anzunehmen ist, daß wenigstens bei der Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle die Wirkung der von den erregten Zellen gebildeten Erregungssubstanz auf die noch nicht erregten Zellen eine große Rolle spielt; 3. scheint bei bewegungsfähigen Zellen von Staubfäden während ihrer Reaktion eine besondere Wirkung durch Erregungssubstanz oder durch mechanischen Zug auf die noch nicht erregten Zellen vorzukommen.

Ricca [1], [2] hat gezeigt, daß ein stärkerer Reiz an einer Mimose zur Bildung von Erregungssubstanz führt, die sich mit dem Saftstrom ausbreitet und zur Reaktion weit entfernter Blätter führen kann, auch wenn sich zwischen Reiz- und Reaktionsort eine abgetötete Stelle befindet oder der Sproß durchschnitten ist und die beiden Teile durch eine wassergefüllte Glasröhre verbunden sind. Daß diese Art der Reizleitung auch im Stamm einer intakten Pflanze vorkommt, kann man oft sehen, wenn man einer älteren, stark transpirierenden *Mimosa padica* mehrere Blättchen eines Blattes anbrennt. Meist folgen auf die Reaktion des betroffenen Blattes in kurzer Zeit der Reihe nach Reaktionen der höher am Sproß inserierten Blätter, ohne daß tieferstehende Blätter reagieren.

Die seismischen Reize sind zu schwach, d. h. sie erregen zu wenige Zellen, um auf die eben besprochene Art Reaktionen entfernter Gelenke auszulösen, zumal ja die Erregungssubstanz bei ihrem Transport mit dem Saftstrom verdünnt wird. Eine täglich mehrmalige seismische Reizung scheint allerdings den Gehalt an Erregungssubstanz in der ganzen Pflanze so zu erhöhen, daß bei im Schatten wachsenden Mimosen das Längenwachstum der Internodien gehemmt und die Gewebedifferenzierung fördernd beeinflußt wird, wie die schon S. 58ff. besprochenen Versuche von Umrath und die von Bünning und Lemppenau gezeigt haben. Diese Effekte treten auch bei seismischer Reizung nichtsensitiver Pflanzen auf, die seismonastischen Gelenksreaktionen sind also für sie nicht notwendig.

Seidel, Snow und Ball haben die Befunde von Ricca bestätigt, sind aber alle, wie auch spätere Bearbeiter des Gebietes, zu der Auffassung gekommen, daß es neben dem Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom noch eine andere Art der Reizleitung bei *Mimosa* gibt. Die Erregungsleitung wurde schon S. 61ff. ausführlich besprochen. Sie ist charakterisiert durch das Auftreten von Aktionspotentialen und, bei gut ausgebildeter Erregungsleitung, durch gleiche Leitungsgeschwindigkeit bei Leitung in basipetalem und in akropetalem Sinn. Bei weniger gut ausgebildeter Erregungsleitung ist vielfach der basipetale Leitungssinn begünstigt, beim Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom ist selbstverständlich der akropetale Leitungssinn stark begünstigt. Oft ist die Leitungsgeschwindigkeit bei der Erregungsleitung größer als die normale Geschwindigkeit des Saftsteigens in der Pflanze.

Auch in späteren Arbeiten hat RICCA [3], [4] darauf hingewiesen, daß beim Durchschneiden von Pflanzenteilen unter Farbstofflösung diese sehr rasch und weit in die Gefäße eindringen. K. UMRATH und CH. UMRATH haben die Frage eingehender untersucht und gefunden, daß es vom Unterdruck in den Gefäßen und von der Weite und Zahl der aufgeschnittenen Gefäße abhängt, ob bei Durchschneidung eines sekundären Blattstiels oder eines Blättchens unter Eosinlösung die Ausbreitung des Eosins in den Gefäßen rascher oder langsamer erfolgt als die Erregungsleitung von der Schnittstelle aus. Auch kann der Ausbreitungsweg in beiden Fällen verschieden sein. Beim Durchschneiden eines sekundären Blattstiels von *Mimosa Spegazzinii* dringt die Eosinlösung rasch in dessen Gefäße ein, langsamer in die anschließenden des primären Blattstiels und nur sehr langsam über die Gefäße der anderen Seite des primären Blattstiels, in den zweiten sekundären Blattstiel. Die Erregungsleitung und die durch sie bedingten Gelenksreaktionen breiten sich über den durchschnittenen sekundären Blattstiel und von dessen Basis in etwa gleicher Weise über den primären und über den zweiten sekundären Blattstiel aus. Der zweite sekundäre Blattstiel wird daher von der Erregungsleitung viel früher erreicht als von der Farbstofflösung. Die Versuche, in denen sich die Eosinlösung rascher ausbreitete als die Gelenksreaktionen, zeigen übrigens, daß beim Durchschneiden eines sekundären Blattstiels gar nicht soviel Erregungssubstanz in die Flüssigkeit in den Gefäßen gelangt, daß diese, wenn sie sich von der Schnittstelle zurückzieht, an entfernten Stellen Gelenksreaktionen auslösen könnte.

Erregungsleitung läßt sich nicht nur in den Blättern, sondern auch im Stamm, besonders bei *Mimosa Spegazzinii*, leicht beobachten. Es sei diesbezüglich auf S. 68ff. und Abb. 21, S. 69 verwiesen.

Seismische Reize bewirken nur selten Erregungsleitung über größere Entfernung. Oft kann man an *Mimosa pudica* bei hoher Luftfeuchtigkeit in den Nachmittagsstunden vor und während des spontanen Übergangs in Schlafstellung durch seismische Reize Erregungsleitung über große Teile eines Blattes auslösen. FITTING hat als erster beschrieben, daß man an abgeschnittenen Blättern und an Blättern abgeschnittener Sprosse von *Mimosa pudicu*, die durch ihre Schnittflächen aus einer Lösung Erregungssubstanz in etwas zu geringer Menge aufgenommen haben um dadurch zu reagieren, durch Berührungsreize Erregungsleitung in den sekundären Blattstielen auslösen kann. Ob auch die erhöhte Erregbarkeit am Nachmittag durch einen erhöhten Gehalt an Erregungssubstanz bedingt ist, ist nicht bekannt.

Für die Leitung innerhalb der einzelnen seismonastisch reizbaren Organe, also innerhalb der Gelenke sensitiver Pflanzen oder innerhalb reizbarer Staubfäden ist wohl in den allermeisten Fällen Erregungsleitung anzunehmen. Daß innerhalb dieser Organe überhaupt eine Leitung von Zelle zu Zelle stattfindet, geht für viele von ihnen schon aus der Gültigkeit des Alles- oder Nichts-Gesetzes für die ganzen Organe hervor; ohne leitende Verbindung zwischen den Zellen könnten eng lokalisierte, schwache Reize nur wenige Zellen erregen und sie müßten dadurch geringere Reaktionen bedingen, als ausgebreitetere oder stärkere Reize, die alle Zellen direkt erregen. Für das Hauptgelenk von *Mimosa pudica* hat SIBAOKA durch gleichzeitige Registrierung des Aktionspotentials von verschiedenen Stellen gezeigt, daß immer Erregungsleitung vom apikalen zum basalen Ende stattfindet, gleichgültig, ob eine Erregung vom Blattstiel oder vom Stamm zugeleitet wird oder ob das Hauptgelenk selbst mechanisch gereizt wird. Seismische Reize scheint SIBAOKA allerdings nicht angewandt zu haben, es ist aber wahrscheinlich, daß auch durch sie Erregungsleitung vom apikalen zum basalen Teil des Hauptgelenkes ausgelöst wird.

An den Filamenten von *Centaurea* hat BÜNNING [1] gezeigt, daß in einer mit Äther narkotisierten Zone die Reizleitung gleichzeitig mit der mechanischen Reaktionsfähigkeit erlischt. BÜNNING [1] hat weiter gezeigt, daß bei lokaler Reizung von *Centaurea*-Filamenten durch Berührung einzelner Filamenthaare die direkt gereizten Zellen nach einer mit zunehmender Temperatur abnehmenden Latenzzeit reagieren und die angrenzenden Zellen immer nach der doppelten Zeit, so daß also von der Reaktion der direkt gereizten Zellen an wieder die Latenzzeit vergeht, bis die nächsten Zellen reagieren. Entsprechend hat BÜNNING [1] bei den Filamenten von *Sparmannia africana* beobachtet, daß die Bewegung des direkt gereizten Filamentes eine mit zunehmender Temperatur abnehmende Latenzzeit hat und daß angrenzende Filamente eine doppelt so lange Latenzzeit haben. Auch innerhalb eines Filamentes scheinen die nicht direkt gereizten und von der Reizstelle weiter entfernten, bewegungsfähigen Zellen erst nach der mehrfachen Latenzzeit der direkt gereizten zu reagieren, denn BÜNNING [2] hat beobachtet, daß die Bewegung des Filamentes bei niedriger Temperatur diskontinuierlich erfolgt, wobei jede Diskontinuität in der Bewegung dem Beginn der Bewegungsreaktion einer weiteren Zelle zu entsprechen scheint. Die Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle scheint demnach bei den Staubfäden von *Centaurea* und bei denen von *Sparmannia* anders zu erfolgen als etwa im Hauptgelenk von *Mimosa pudica*. Für dieses wissen wir durch SIBAOKA, daß das Aktionspotential, welches immer vom apikalen gegen das basale Ende des Gelenkes fortschreitet, im apikalen und im mittleren Teil des Gelenkes noch vor der mechanischen Reaktion beginnt. Hier muß also schon vor der mechanischen Reaktion Erregungsleitung durch viele Zellen stattfinden und ähnlich dürften sich die meisten rasch reagierenden, seismonastisch reizbaren Organe verhalten.

BÜNNING [1] nimmt für die Staubfäden von *Centaurea* und für die von *Sparmannia* an, daß bei der Bewegungsreaktion der direkt gereizten Zellen Flüssigkeit durch ihre Cellulosewand austritt, wie er (BÜNNING [1], [2]) es an *Sparmannia*-Filamenten direkt beobachtet hat, und daß diese Flüssigkeit Erregungssubstanz aus der Zelle mitführt, durch welche die Nachbarzellen erregt werden. Er erklärt so seine Beobachtung, daß zwischen den Reaktionen zweier Zellen eine Zeit vergeht, die gleich der Latenzzeit bei direkter Reizung ist, denn wird eine Zelle von der vorhergehenden durch Erregungssubstanz erregt, so erfolgt erst nach der Latenzzeit ihre Bewegung und der Flüssigkeitsaustritt aus ihr und erst dieser bringt Erregungssubstanz an die nächstfolgende Zelle. Wenn man auch bei der Erregungsleitung vor allem für die Erregungsübertragung von Zelle zu Zelle die Erregungssubstanz verantwortlich macht, so wird der Unterschied gegenüber der erwähnten Vorstellung von BÜNNING vor allem darin bestehen, daß man bei der Erregungsleitung die Abgabe von Erregungssubstanz aus der erregten Zelle schon in die Zeit des Beginnes ihres Aktionspotentials verlegt. Man kann dabei die Abgabe von Erregungssubstanz zu den primären chemischen Veränderungen bei der Erregung rechnen, die Spannungs- und Widerstandsabnahme am Plasmalemma zur Folge haben, oder man kann sie als Folge der Widerstandsabnahme (= Permeabilitätserhöhung) ansehen.

Wir müssen zugeben, daß wir bisher die Erregungsleitung pflanzlicher Gewebe nur sehr unvollkommen kennen und daß sich das, was wir wissen, fast ausschließlich auf die am besten erregungsleitenden Gewebe, wahrscheinlich auf die Cambiformzellen im Phloem und in der Markkrone bezieht. In diesen Geweben hat sich bei manchen Sensitiven, bei einzelnen Insectivoren und vielleicht noch bei einzelnen anderen Pflanzen eine recht gute Erregungsleitung entwickelt. Über Erregungsvorgänge in Zellen der Epidermis und des unter ihr liegenden

Gewebes wissen wir fast nichts. Es könnte sich sehr wohl in bewegungsfähigen Zellen dieser Gewebe in den Filamenten von *Centaurea* und von *Sparmannia* eine Art der Erregungsleitung ausgebildet haben, wie sie BÜNNING [1] angenommen hat. Da nach BÜNNING [1] die Reizleitung bei den Filamenten von *Centaurea* und *Sparmannia* ganz auf die reaktionsfähigen Zellen beschränkt ist, möchte ich die Möglichkeit nicht unerwähnt lassen, daß bei der Bewegungsreaktion der direkt gereizten Zellen die Nachbarzellen durch den mechanischen Zug erregt werden.

Literatur.

BALL, N. G.: Transmission of stimuli in plants. Nature (Lond.) **118**, 589—590 (1926). — BÜNNING, E.: [1] Untersuchungen über die Seismoreaktion von Staubgefäßen und Narben. Z. Bot. **21**, 465—536 (1929). — [2] Die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Protoplasma (Berl.) **11**, 49—84 (1930). — BÜNNING, E., u. CH. LEMPPENAU: Über die Wirkung mechanischer und photischer Reize auf die Gewebe- und Organbildung von *Mimosa pudica*. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 10—18 (1954).

FITTING, H.: Untersuchungen über endogene Chemonastie bei *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **72**, 700—775 (1930).

RICCA, U.: [1] Solutione di un problema di fisiologia. La propagatione di stimolo nella Mimosa. Nuovo G. bot. ital., N. s. **23**, 51 (1916). — [2] Solution d'un problème de physiologie. La propagation de stimulus dans la Sensitive. Arch. ital. Biol. (Pisa) **65**, 219—232 (1916). — [3] Transmission of stimuli in plants. Nature (Lond.) **117**, 654—655 (1926). — [4] A vent'anni dalla mia memoria sulla propagazione dello stimolo nelle Mimose. Nuovo G. bot. ital., N. s. **43**, 475—550 (1936).

SEIDEL, K.: Versuche über die Reizleitung bei *Mimosa pudica*. Beitr. allg. Bot. **2**, 557 bis 575 (1923). — SIBAOKA, T.: Electrical potential changes in the main pulvinus and leaf movement of *Mimosa pudica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV. Ser. **19**, 133—139 (1951). — SNOW, R.: Conduction of excitation in stem and leaf of *Mimosa pudica*. Proc. roy. Soc. B **96**, 349—374 (1924).

UMRATH, K.: Erregungssubstanz und Wuchsform bei *Mimosa pudica*. Jb. wiss. Bot. **75**, 609—621 (1931). — UMRATH, K., u. CH. UMRATH: Über die Rolle des Saftstromes bei der Reizfortpflanzung in den Blättern von *Mimosa pudica* und *M. Spegazzinii*. Jb. wiss. Bot. **85**, 698—705 (1937).

Anatomie physiologique des organes thigmotropiques et thigmonastiques.

Par

L. Baillaud.

Avec 14 figures.

I. Introduction.

Les thigmonasties et les thigmotropismes ou mouvements de réaction aux excitations de contact ont été observés chez de nombreuses plantes. Indiquons d'abord, pour ne plus y revenir, les notions sur lesquelles pourrait s'étendre une étude complète de la question: l'anatomie des innombrables végétaux sensibles au contact et les réactions anatomiques aux excitations tactiles; parmi ces dernières, la formation de suçoirs sur la tige des *Cuscuta* ou celle des ventouses adhésives sur les vrilles des *Ampelopsis* paraissent jouer un rôle très proche du thigmotropisme proprement dit; ces phénomènes, qu'on peut qualifier de thigmomorphoses, correspondent sans aucun doute à des caractères particuliers des tissus susceptibles de les manifester. Dans cet exposé, seule sera envisagée l'anatomie physiologique des organes qui répondent le plus typiquement et avec le plus de sensibilité aux excitations de contact par des mouvements préhenseurs: les tentacules thigmonastiques des *Drosera* et les vrilles, qui sont caractérisées, essentiellement, par leur thigmotropisme.

C'est Pfeffer qui a le premier insisté sur les caractères anatomiques spéciaux de certaines vrilles et sur l'existence de cellules apparemment spécialisées dans la perception des excitations tactiles. Ces travaux ont été repris et complétés par la suite par Haberlandt, Borzi, A. Tronchet, *etc.* Les formations à rôle tactile présumé, de nature épidermique, ont été observées sur des organes dont on connaissait déjà les propriétés thigmotropiques et sur lesquels on a parfois pu localiser des régions sensibles; elles ont pour effet commun d'exposer de façon particulière le cytoplasme à être déformé par les agents mécaniques: aussi, leur rôle sensoriel n'a guère été mis en doute *bien qu'il n'ait jamais pu être démontré directement* par la comparaison des réactions de vrilles dont on exciterait électivement les cellules épidermiques banales ou ces formations spéciales; les seuls critères actuels du rôle tactile d'un type de cellules sont donc la localisation dans une région sensible, la forme même des cellules (paroi fine *etc.*) et éventuellement la possibilité de déformer la membrane — et le cytoplasme — par un contact mécanique. On ne peut que regretter l'insuffisance de ces critères.

Nous passerons donc en revue quelques types de différenciations épidermiques décrites chez les organes à sensibilité tactile et nous indiquerons, au fur et à mesure, ce qu'on peut penser de leur rôle.

II. Les cellules tactiles des vrilles.

a) Généralités.

La sensibilité au contact, qui caractérise les vrilles, est localisée de façons diverses suivant les cas: elle concerne par exemple toutes les faces des vrilles du *Cissus discolor*, du *Cobaea scandens* ou du *Smilax aspera* alors qu'elle est sensiblement limitée à la face concave des vrilles des Cucurbitaceae, Passifloraceae, Vicieae *etc.* (Haberlandt); cette sensibilité est généralement faible à la base des vrilles et plus forte dans leur partie apicale, et, de plus, elle varie avec l'âge. Il semble évident que c'est surtout l'épiderme qui peut jouer le rôle de tissu tactile.

D'une manière assez générale, notamment dans les vrilles à sensibilité unilatérale, l'épiderme correspondant à une région excitable est lisse, démuni de trichome et dépourvu, ou presque, de stomates. Cependant, la cuticule est bien développée et *plissée* (elle peut ne pas l'être dans la région basale insensible). Les cellules sont enfin riches en cytoplasme alors que les épidermes adultes banaux ne possèdent généralement que des couches cytoplasmiques très fines.

b) Les papilles sensibles.

A. Tronchet (1938c) distingue deux catégories de «papilles hémisphériques ou lenticulaires». Les unes ont une membrane externe «épaisse et mamelonnée»; nous verrons qu'elles ne possèdent sans doute pas de rôle tactile. Les autres ont une «membrane externe mince et lisse»; ce sont les «papilles tactiles» („Fühlpapillen") de Haberlandt. Nous envisagerons leur structure, leur rôle et leur distribution sur les vrilles des diverses espèces où elles ont été signalées et étudiées. Ce sont des cellules de forme hémisphérique ou lenticulaire dont la base arrondie ou elliptique s'attache au milieu de la surface externe de cellules épidermiques apparemment banales (Fig. 1). On pourrait les comparer à des sortes de poils très courts. Signalées par Haberlandt (1906) elles ont été décrites en détail par A. Tronchet (1938c) chez les vrilles de l'*Eccremocarpus scaber*. Le noyau est généralement appliqué contre la membrane interne de la cellule papilleuse et en son centre; une grande vacuole occupe la majeure partie de la cellule; le cytoplasme tapisse la membrane et le noyau et possède des trabécules qui traversent la vacuole en rayonnant autour du noyau (Fig. 2 et 3).

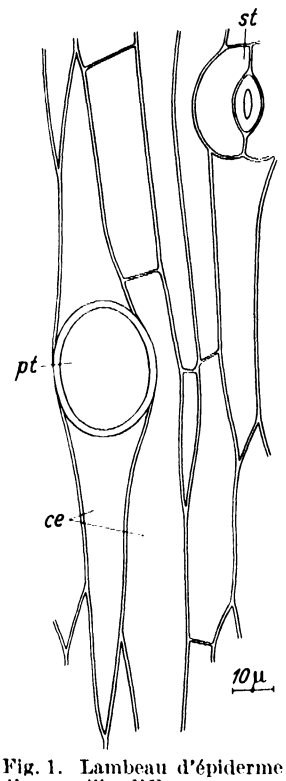


Fig. 1. Lambeau d'épiderme d'une vrille d'*Eccremocarpus scaber*: *ce* cellules épidermiques ordinaires; *st* stomate; *pt* papille tactile hémisphérique. (D'après A. Tronchet.)

Le *cytoplasme* contient des gouttelettes huileuses, un chondriome [grains, bâtonnets, filaments courts (Fig. 4)] et des corpuscules qui semblent être des plastes; il est animé d'un mouvement de circulation. Sa forme même varie: des trabécules peuvent apparaître, disparaître ou se déplacer.

La *vacuole* renferme des éléments d'aspect cristallin de formes variées: baguettes rectangulaires, plaquettes carrées ou losangiques *etc.* Ces éléments se dissolvent sans effervescence et sans précipitation dans les acides sulfurique, chlorhydrique et acétique; il ne s'agit donc sans doute pas de carbonate ni d'oxalate de calcium. Ces éléments changent de position suivant l'action de la pesanteur et subissent,

de plus, une trépidation constante qui, au contact du cytoplasme, pourrait leur permettre de fonctionner comme des «excitateurs intracellulaires» à rôle statolithique. Ils ne semblent pas intervenir dans le thigmotropisme puisque les changements d'orientation de la vrille ne provoquent pas de réaction d'enroulement.

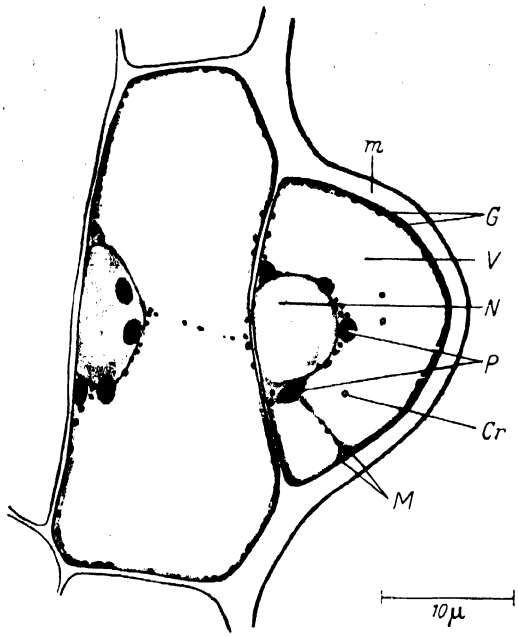


Fig. 2. Vrille d'*Eccremocarpus scaber*: cellule papilleuse hémisphérique et cellule épidermique sous-jacente vues de profil in vivo: *m* membrane; *G* granulations lipoïdiques; *V* vacuoles; *N* noyau; *P* plastes; *Cr* cristaux; *M* éléments du chondriome. Remarque: les cellules étant vues de profil et non pas en coupe, on aperçoit à la surface du noyau de gauche des plastes qu'il ne faudrait pas confondre avec des nucléoles. (D'après A. TRONCHET.)

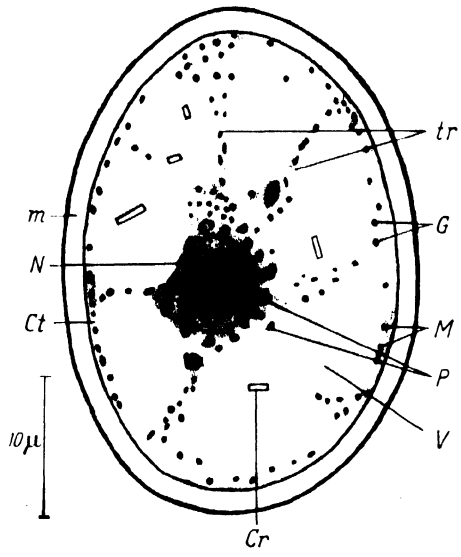


Fig. 3. Vrille d'*E. scaber*; cellule hémisphérique vue de face in vivo. Même légende que pour la Fig. 2; *ct* cytoplasme; *tr* trabécules cytoplasmiques. (D'après A. TRONCHET.)

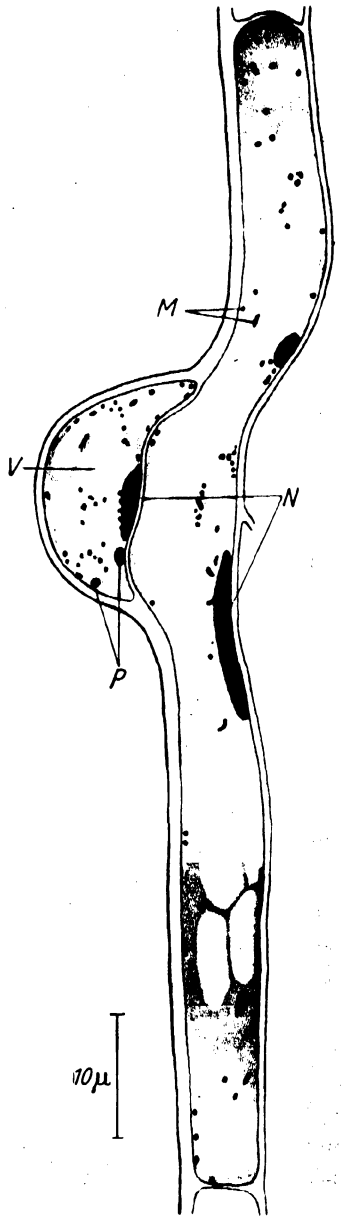


Fig. 4. Vrille d'*E. scaber*: coupe longitudinale perpendiculaire à l'épiderme, méthode de Regaud. Même légende que Fig. 2. (D'après A. TRONCHET.)

Le *noyau* montre souvent un nucléole; il contient parfois un gros cristalloïde protéique comme c'est également le cas chez d'autres Bignoniaceae *(Bignonia floribunda, Catalpa syringaefolia, Tecoma jasminoides)* selon A. ZIMMERMANN (1893), TISCHLER (1926). La position du noyau n'est pas toujours constante: A. TRONCHET a pu le voir se déplacer lentement en direction de la membrane

externe et atteindre même le milieu de la cavité cellulaire; dans ce dernier cas, il est presque sphérique et est relié aux parois externe et interne de la cellule par des trabécules cytoplasmiques épais.

La *membrane* externe des papilles, enfin, est extrêmement bombée; dans les vrilles jeunes, selon Haberlandt, elle est deux fois plus mince que celle des cellules épidermiques voisines. A. Tronchet ajoute que la membrane interne des papilles est notablement plus mince encore. Par tous leurs caractères cytologiques internes, selon A. Tronchet, les papilles sont semblables aux cellules épidermiques, sous-jacentes ou non, de la vrille. Ce n'est donc pas dans la structure du contenu cellulaire que doivent être cherchés les facteurs hypothétiques de la sensibilité tactile mais dans la finesse des membranes, dans la forme générale de la cellule et dans sa situation en saillie; cette saillie est d'ailleurs souvent accentuée par un bombement de la cellule épidermique qui porte la papille.

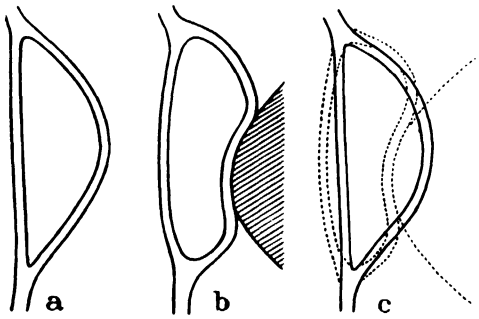


Fig. 5 a—c. Vrille d'*E. scaber*: expérience de choc in vivo; la cellule es tau repos en *a*, elle est excitée en *b*; en *c*, le contour de *b* est superposé à la nouvelle forme de repos. (D'après A. Tronchet.)

Pour l'étude des propriétés mécaniques et optiques des papilles, des expériences simples mais délicates ont été effectuées par A. Tronchet (1938) avec de fins crins de brosse, amenés au contact des papilles. Si le choc et la pression exercés sont faibles, il s'ensuit une légère déformation de la cellule sans altération du contenu cytoplasmique, même si on répète l'excitation, et la cellule reprend immédiatement sa forme normale; cependant des chocs trop fréquents, ou trop violents, entraînent une forte déformation de la cellule et la coagulation du cytoplasme dont les mouvements s'arrêtent et, corrélativement, la reprise de la forme normale est *retardée* (elle peut ne jamais avoir lieu, ou être plus ou moins rapide, mais non instantanée).

La Fig. 5 montre que la papille se comporte comme un amortisseur. Alors que la membrane de la cellule s'infléchit vers l'intérieur au contact de l'excitant, en épousant sa forme, comme le volume de la cellule ne varie guère au cours de l'opération, la compression locale exercée est compensée par d'autres déformations; la membrane externe, dans les régions qui ne sont pas comprimées, se courbe légèrement vers l'extérieur et surtout la membrane interne de la cellule s'incurve dans la direction des tissus profonds. Parfois la déformation atteint aussi la cellule épidermique qui porte la papille lorsque cette cellule épidermique est initialement proéminente.

En dehors du rôle tactile très probable que possèdent les papilles, A. Tronchet (1938b) a montré leurs propriétés optiques très frappantes que nous mentionnons pour mémoire; si on détache un lambeau d'épiderme, si on le monte à sec entre lame et lamelle et si on l'observe au microscope avec un éclairage uniforme et faible, chaque cellule papilleuse se traduit par une petite surface brillante arrondie, d'une lumière intense [cette expérience est à rapprocher de celles de Haberlandt (1905) et de Wager, effectuées sur d'autres plantes]. Si on place un petit objet entre la source lumineuse et le microscope, son image apparaît dans chaque aire brillante. Cet effet optique disparaît lorsque le lambeau d'épiderme baigne dans un liquide d'observation vitale, ainsi qu'à la mort des cellules; il semble principalement imputable à la vacuole.

Les papilles sensibles sont signalées par Haberlandt chez les vrilles des Fumariaceae *Adlumia cirrhosa* et *Corydalis claviculata* (elles sont plus ou moins disposées en files longitudinales), des *Clematis viticella* et *vitalba* (coussinets

sensibles de structure particulière) et de l'*Eccremocarpus scaber* (chez lequel elles semblent dériver, du point de vue phylogénique, de poils modifiés). Elles sont comparables aux papilles de certains organes séismonastiques (filets staminaux du *Portulaca grandiflora*, de l'*Opuntia vulgaris*, des Cynareae, du *Berberis vulgaris*, de l'*Abutilon striatum* et colonne des fleurs mâles des *Catasetum*). Dans le cas particulier de l'*Eccremocarpus scaber*, la répartition des papilles sur la vrille a été soigneusement étudiée par A. Tronchet (1938) qui a précisé les observations de Haberlandt (1906). La Fig. 6 montre que ces papilles sont surtout nombreuses sur la face concave de la vrille; elles manquent sur le sillon de la face supérieure; elles sont par ailleurs plus abondantes sur les

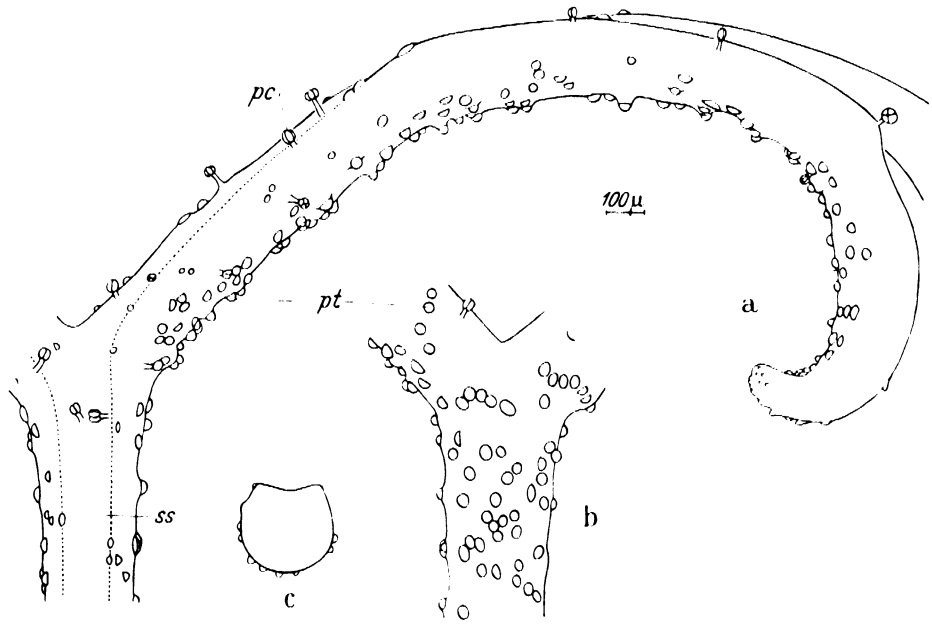


Fig. 6a—c. Vrille d'*E. scaber*: a partie supérieure; *pt* cellules papilleuses; *pc* poils capités; *ss* sillons correspondant à la face supérieure; b avant dernière dichotomie vue par la face inférieure; c coupe transversale juste au-dessous de l'avant dernière dichotomie. (D'après A. Tronchet.)

ramifications ultimes de la vrille qu'à sa base, ce qui correspond à la différence de sensibilité tactile observée par Fitting (1903) (pour qui, toutefois, ces vrilles sont sensibles de tous côtés). Enfin leur densité est telle que les supports éventuels avec lesquels la vrille pourra entrer en contact les heurtent obligatoirement; par suite, l'agent mécanique, agissant sur diverses papilles, répartit son action en divers points de la vrille ce qui favorise l'excitation thigmique selon les observations déjà anciennes de Pfeffer.

c) Les ponctuations tactiles.

Découvertes par Pfeffer, ce sont les „Fühltüpfel" de Haberlandt; elles ont été surtout observées chez les Cucurbitaceae. Elles consistent en amincissements très localisées de la membrane externe des cellules épidermiques.

A. Tronchet (1941) a étudié le développement des ponctuations tactiles dans les vrilles de *Bryonia dioica*. Alors que dans de très jeunes vrilles (1 à 2 cm de longueur), encore enroulées en crosse, les ponctuations semblent très peu abondantes (peut-être d'ailleurs parce que la région apicale de la vrille, qui sera la plus riche en ponctuations, n'est pas encore développée), des vrilles un peu plus âgées, dont les cellules épidermiques sont encore à peu près aussi larges que longues, présentent des amincissements caractéristiques dans la membrane

externe (Fig. 7); des expansions cytoplasmiques les remplissent; ces ponctuations ne se manifestent alors par aucune convexité appréciable de la paroi; un peu plus tard, quand les cellules sont, par exemple, deux fois plus longues que larges, la membrane celluloso-pectique se creuse latéralement davantage sous la cuticule que dans sa partie profonde et la cavité correspondante est alors séparée de la cavité générale

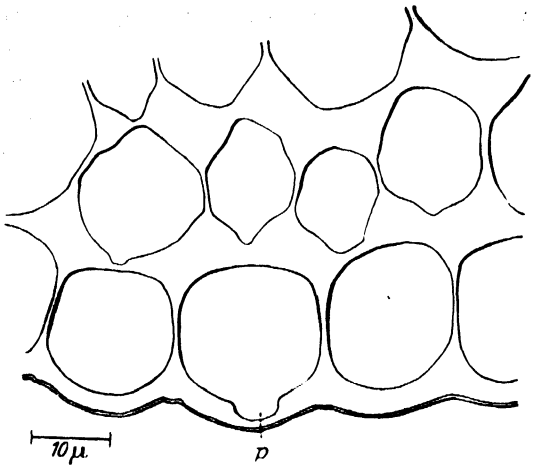


Fig. 7. Vrille très jeune de *Bryonia dioica*; *p* ponctuation en coupe transversale. (D'après A. TRONCHET.)

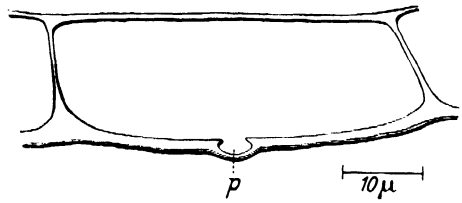


Fig. 8. Vrille adulte de *Bryonia dioica*: observation vitale d'une cellule épidermique ponctuée; *p* ponctuationtactile. (D'après A. TRONCHET.)

de la cellule par un léger étranglement; à ce stade, la membrane externe de la cellule est environ 3 fois moins épaisse au niveau de la ponctuation qu'ailleurs. Les ponctuations adultes, en outre de l'amincissement de la membrane, correspondent à des saillies de la surface épidermique, à des convexités locales de la membrane (Fig. 8); cette convexité, mise en évidence grâce à des observations vitales, semble très générale; elle n'avait guère été signalée par les anciens auteurs, qui opéraient sur du matériel fixé; nous reviendrons sur le rôle possible de la convexité.

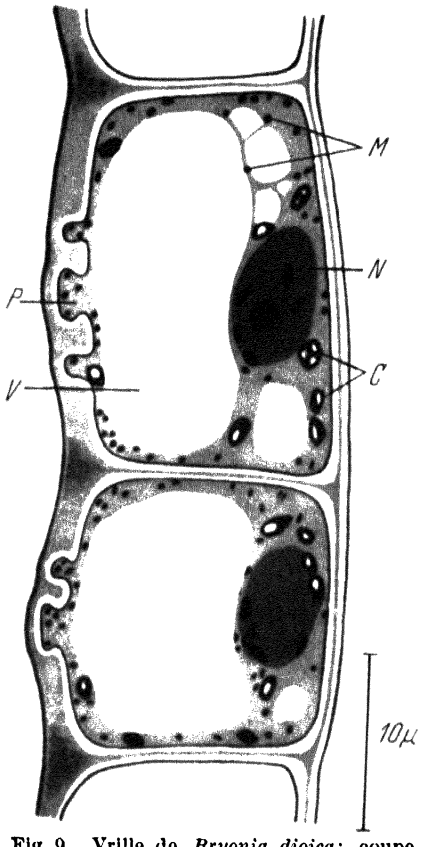


Fig. 9. Vrille de *Bryonia dioica*: coupe longitudinale dans l'épiderme; *P* cavité d'une ponctuation tactile; *V* vacuome; *M* éléments du chondriome; *N* noyau. (D'après A. TRONCHET.)

Alors que les *Bryonia alba* et *dioica* peuvent avoir de 1 à 3 ponctuations dans une même cellule, il n'y en a qu'une, plus ou moins centrale (HABERLANDT), chez les *Cucurbita pepo*, *Cucumis sativus*, *Lagenaria vulgaris* et *Cyclanthera explodens*; chez cette dernière espèce, la ponctuation a une cavité peu différenciée: elle comporte un petit gonflement de la membrane externe et elle constitue une forme intermédiaire entre les ponctuations tactiles typiques et les papilles sensibles. Enfin l'*Urvillea ferruginea* (Sapindaceae) possède, dans une membrane externe très épaisse, des amincissements allongés parallèlement à la cellule qui correspondent certainement à des saillies cytoplasmiques.

Les cellules épidermiques ponctuées des vrilles de *Bryonia dioica* ont été étudiées par A. TRONCHET (1936); une couche de cytoplasme tapisse la membrane sur toutes ses faces et entoure une vacuole traversée par des trabécules cytoplasmiques (Fig. 9); on y distingue un volumineux noyau, des chloroplastes (peu colorés et contenant de petits grains d'amidon), des granulations lipoïdiques

et un chondriome (à éléments arrondis, en bâtonnets ou en filaments). Dans la ponctuation tactile elle-même, A. TRONCHET a pu souvent observer (après coloration vitale au rouge neutre et au bleu de méthyléne) une petite vacuole, isolée ou non, suivant les cas, de la grande vacuole cellulaire.

Selon BORZI, il y aurait des différences entre le corps protoplasmique et ses expansions dans les ponctuations de la membrane externe. Les observations vitales de A. TRONCHET (1941) sur le *Bryonia dioica* montrent au contraire que le cytoplasme contenu dans les ponctuations participe au mouvement général de cyclose de la cellule, ce qui exclut toute hypothèse d'une différenciation durable; il contient des gouttelettes d'huile, des éléments du chondriome, parfois des plastes plus ou moins chlorophylliens et amylifères (si l'ouverture de la ponctuation est assez large pour leur permettre une pénétration temporaire). Le noyau est le seul élément de la cellule qu'on n'observe jamais dans les ponctuations; il serait trop volumineux pour y pénétrer et d'ailleurs il reste généralement localisé près de la paroi interne des cellules épidermiques.

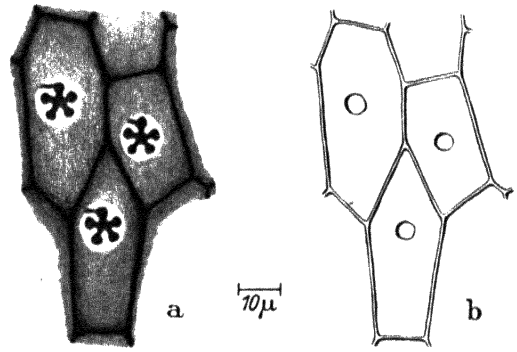


Fig. 10 a et b. Vrille de *Bryonia dioica*; observation vitale de cellules épidermiques ponctuées; a aires lumineuses produites par les ponctuations montrant l'image d'une étoile placée devant le microscope; b les mêmes cellules montées dans l'eau montrant leur ponctuation. (D'après A. TRONCHET.)

Un autre caractère particulier du contenu de la ponctuation serait, selon HABERLANDT, la présence habituelle d'un ou de plusieurs cristaux d'oxalate de Calcium dans le cytoplasme *(Cucurbita pepo* et *C. melopepo)*. Ces cristaux ont été cherchés en vain par BORZI puis par A. TRONCHET (1936). Ce dernier (qui n'a toutefois publié à ce point de vue que des travaux concernant les vrilles du *Bryonia dioica*) fait remarquer que HABERLANDT n'a pas effectué d'observations vitales: son matériel, fixé par l'alcool, pouvait présenter des artéfacts. Notons toutefois qu'un cristal est mentionné dans une ponctuation de *Cucurbita pepo* par MOLISCH (1927) (*cf.* MOLISCH et HÖFLER). Ces cristaux pourraient intervenir dans la perception des excitations mécaniques.

Si les cellules à ponctuations tactiles possèdent des caractères particuliers, ils ne sont donc pas, semble-t-il, à rechercher dans le cytoplasme mais sans doute exclusivement dans la membrane externe des cellules, au niveau et au voisinage des ponctuations elles-mêmes. La convexité qui les accompagne peut contribuer à rendre efficaces les excitations mécaniques. En outre, elle transforme la cellule en une sorte de lentille convergente (A. TRONCHET 1941) ce qui permettrait d'attribuer aux ponctuations un rôle insoupçonné qui pourrait être d'ordre optique et qui interviendrait peut-être dans l'action à distance des tuteurs sur le mouvement des vrilles (A. TRONCHET 1945); en tout état de cause, les ponctuations sont à rapprocher des «ocelles» décrits par HABERLANDT (1905). L'effet lentille est fonction de la convexité de la membrane; dans les cellules adultes, il est localisé au niveau des ponctuations (Fig. 10), dans les cellules jeunes, au contraire (dont toute la surface est bombée mais qui ne présentent pas de convexité spéciale ou limitée, au niveau de la ponctuation) l'effet lentille correspond à l'ensemble de la cellule, comme c'est d'ailleurs fréquent chez les jeunes épidermes.

Sur les vrilles de certains *Passiflora* et *Vitis* (*cf.* A. TRONCHET 1936) KANGA et DASTUR ont observé des formations qu'on a pu comparer à des ponctuations tactiles rudimentaires: ce sont de simples froncements de la cuticule. Chez

certaines vrilles, les ponctuations atteignent en revanche leur maximum de différenciation; Haberlandt (qui les décrit aussi sur les tentacules des *Drosera*) les signale sur les vrilles des *Urvillea* (Sapindaceae), connues comme animées de mouvement «de variation», ou des Cucurbitaceae à mouvements «de croissance»; parmi les Cucurbitaceae, des ponctuations ont été décrites notamment chez les espèces suivantes: *Bryonia alba* (Haberlandt), *B. dioica* (Haberlandt, Tronchet 1936 et 1941), *Cucumis sativus*, *Cucurbita melopepo*, *C. pepo*, *Cyclanthera explodens* (Haberlandt), *Luffa aegyptiaca* (Kanga et Dastur). Les ponctuations bien différenciées manquent, selon Pfeffer, chez les vrilles des *Passiflora*, *Cobaea*, *etc.* Ajoutons que les ponctuations tactiles sont localisées surtout à la face ventrale des vrilles, face réputée la plus sensible au contact, mais qu'on en observe aussi sur la face dorsale, par exemple chez les *Bryonia*.

d) Autres différenciations des vrilles.

Des types intermédiaires paraissent exister entre les ponctuations et les papilles tactiles et ces dernières sont peut-être des poils modifiés. Il n'y a donc pas de limite bien tranchée entre ces formations. Nous en mentionnerons d'autres types d'après Haberlandt.

Les ondulations longitudinales de la cuticule, très répandues chez les vrilles (*Entada scandens*, par exemple) peuvent être considérées comme une ébauche des structures plus différenciées que nous avons décrites.

Chez l'*Hippocratea paniculata* de nombreuses cellules ont une membrane externe fine (1,5 à 1,8 μ au lieu de 3,5 à 4) et contiennent un gros cristal d'oxalate de calcium; il pourrait s'agir de cellules à rôle tactile.

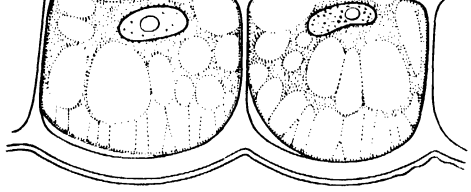


Fig. 11. Vrille d'*Entada scandens*: coupe transversale dans l'épiderme. (D'après Haberlandt 1906.)

L'*Entada scandens* (Leguminosae) possède à la surface de ses vrilles un épiderme dont les cellules contiennent de nombreuses vacuoles en disposition rayonnante (Fig. 11): cette disposition est-elle liée à la sensibilité ?

Rappelons enfin que les vrilles possèdent souvent des différenciations non tactiles. Les *poils capités* sont fréquents et abondants chez les Bignoniaceae (Hovelacque): tiges et feuilles d'espèces à port dressé *(Catalpa syringaefolia)*, d'espèces grimpantes sans vrilles *(Tecoma radicans)* ou d'espèces à vrilles; les vrilles elles-mêmes au contraire en possèdent peu: celles du *Bignonia tweediana* en manquent, ils sont rares sur celles du *B. unguis* et localisés dans des sillons chez l'*Amphilophium mutisii*; selon A. Tronchet (1938c) cet ensemble de faits paraît constituer un argument contre le rôle tactile des poils capités qu'on trouve constamment, quoiqu'en petit nombre, sur les vrilles de l'*Eccremocarpus scaber*. Les *poils acuminés unicellulaires* se prêtent aux mêmes remarques que les poils capités; ils peuvent aller jusqu'à manquer sur les vrilles de l'*Eccremocarpus scaber* (A. Tronchet 1938) alors que les tiges et les feuilles en sont richement pourvues. Les *poils acuminés pluricellulaires* sont rares chez l'*E. scaber* sur les tiges, les feuilles et plus encore sur la base des vrilles; les zones les plus sensibles des vrilles n'en possèdent généralement pas (A. Tronchet 1938). Les *papilles hémisphériques ou lenticulaires à membrane externe épaisse et mamelonnée*, selon A. Tronchet (1938), sont des protubérances épidermiques en forme de poils très courts (1 à 3 cellules), à cuticule épaisse et rugueuse; elles sont répandues,

chez l'*Eccremocarpus scaber*, sur la tige, les pétioles et la base des vrilles, mais elles manquent ou sont rares dans les régions les plus sensibles des vrilles: elles ne contribuent probablement pas à la sensibilité au contact.

III. Les tentacules thigmonastiques des *Drosera*.

Les tentacules glanduleux des *Drosera* sont les seuls organes thigmonastiques dont nous parlerons, organes réagissant à une excitation tactile par un mouvement préhenseur dont la direction n'est pas définié par l'agent excitant mais

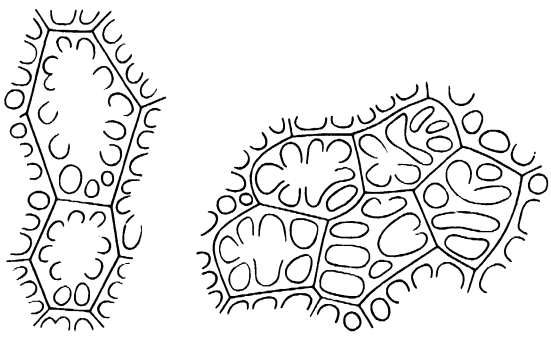


Fig. 12. *Drosera dichotoma*: vue superficielle de cellules latérales (à gauche) et apicales (à droite) de la tête d'un tentacule. (D'après HABERLANDT.)

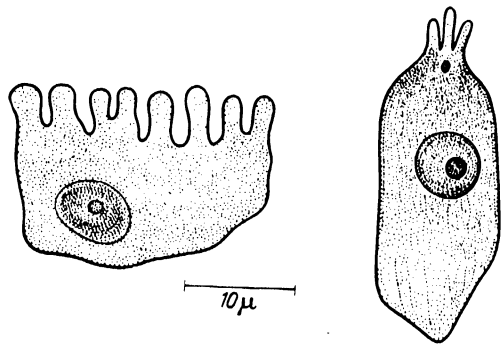


Fig. 13. *Drosera longifolia*: vue latérale des masses cytoplasmiques isolées de deux cellules sensibles, latérale, à gauche, apicale, à droite. (D'après HABERLANDT.)

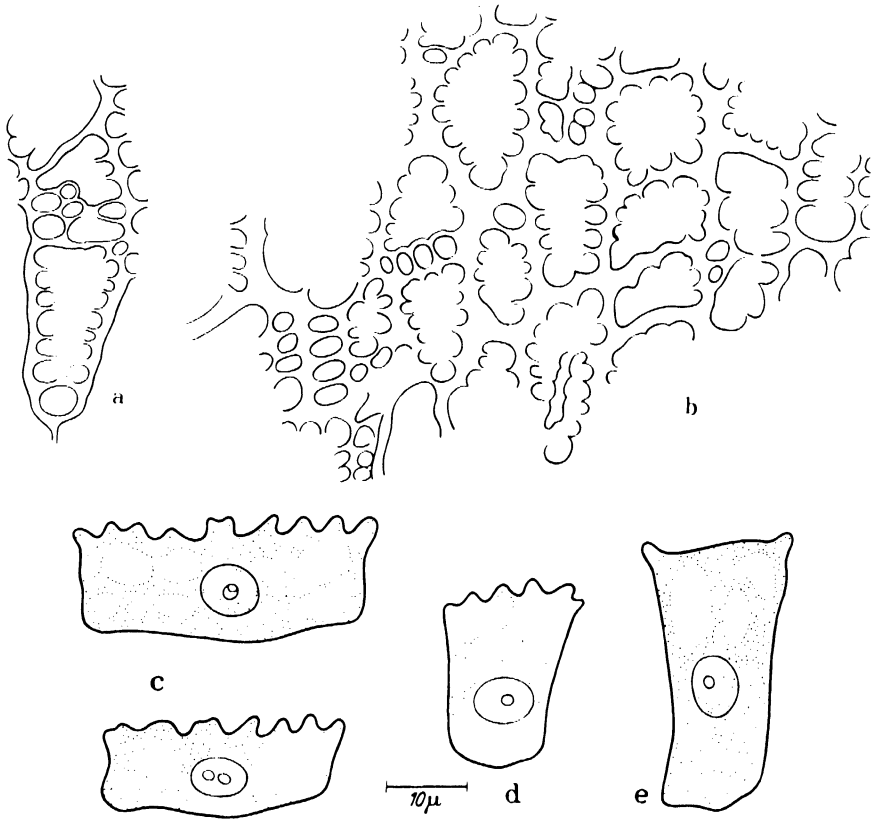


Fig. 14a—e. *Drosera rotundifolia*, cellules sensibles; a et b (dessins originaux de A. BERTON): vue superficielles a après traitement à l'eau de Javel; b à l'acide sulfurique dilué); c, d et e cytoplasme isolé de cellules latérales, intermédiaire et apicale. (D'après HABERLANDT.)

par des facteurs intérieurs à la plante. HABERLANDT (1906, 1924) décrit avec précision ceux des *Drosera dichotoma*, *longifolia* et *rotundifolia* sur lesquels on trouve d'intéressants renseignements dans les publications de DARWIN (1877b),

Goebel, Gardiner, Huie, Homès, França, Lloyd *etc.* Haberlandt compare les tentacules digestifs et tactiles des *Drosera* et ceux purement digestifs, dénués de mouvement préhenseur, du genre voisin *Drosophyllum* étudiés également par Darwin, Goebel (1891), Meyer et Dewèvre, Fenner *etc.*). Chez les *Drosera*, les éléments sensibles sont les cellules glanduleuses superficielles de la tête du poil qui ont en même temps un rôle secréteur et une fonction d'absorption: les excitations mécaniques seraient perçues par de très petites protubérances cytoplasmiques qui bordent les cellules sur leur paroi externe. On peut mettre en évidence ces protubérances en faisant séjourner les cellules dans de l'acide sulfurique dilué puis en les écrasant: la masse cytoplasmique ainsi fixée sort alors de la membrane gonflée et ramollie; elle se montre bordée sur sa face externe de très petites papilles, de 1,5 à 2 μ de largeur et de hauteur chez le *D. rotundifolia*, 2 à 3 fois plus hautes que larges chez le *D. longifolia*, bien visibles également chez le *D. dichotoma*. Vers le milieu de la tête des tentacules, les cellules superficielles sont plus hautes que larges et ne comportent que peu de papilles (généralement une à chaque angle chez le *D. rotundifolia*). Chez les *Drosophyllum* non thigmonastiques les parois latérales des cellules homologues présentent également des épaississements, mais les cavités qui séparent ces épaississements ne sont pas prolongées par des ponctuations de la membrane externe dans lesquelles se trouveraient des protubérances cytoplasmiques.

Les cellules sensibles des *Drosera* sont recouvertes (selon Huie et Haberlandt, contre Goebel et Gardiner) d'une cuticule; celle-ci s'observe chez les *Drosophyllum* où elle est munie de pores extrêmement fins: chez les *Drosera* elle est très perméable et comporte *sans doute* des pores, selon Haberlandt qui n'a pas pu les observer. Ce caractère paraît beaucoup plus lié au pouvoir digestif qu'à la sensibilité tactile. Il en est de même des caractères cytologiques internes étudiés en particulier par Homès: modifications de la structure du vacuome liées à l'activité secrétrice, «indépendantes de l'irritation des tentacules par le contact ou les substances chimiques ... qui s'accompagne du reploiement des tentacules».

Enfin, sur les pédicelles des tentacules des *Drosera* se trouvent de petites formations pluricellulaires, mais elles ne paraissent pas intervenir dans la sensibilité au contact.

La comparaison des tentacules glanduleux des *Drosera* et des *Drosophyllum*, la localisation de la sensibilité tactile sur la face supérieure de la tête des tentacules des *Drosera* et l'analogie entre les papilles des *Drosera* et les formations semblables de certaines vrilles permettent donc de considérer que les excitations mécanique sont perçues chez les *Drosera* grâce aux papilles du cytoplasme contenues dans les ponctuations de la membrane externe; mais, comme le fait remarquer Haberlandt, la prudence s'impose dans cette interprétation puisqu'il s'agit de cellules à la fois sensibles aux excitations tactiles et chimiques et douées de fonctions secrétrices et assimilatrices, dont le rôle est donc spécialement complexe.

IV. Conclusion.

Des observations faites sur l'anatomie des organes sensibles au contact, il ressort que ces organes possèdent souvent, surtout dans leurs régions les plus sensibles, des formations susceptibles d'être considérées comme des organes sensoriels. Il s'agit toujours d'éléments épidermiques dont le caractère essentiel semble résider dans la forme et la structure de la membrane externe: celle-ci, fine et généralement bombée, expose le cytoplasme aux excitations de contact qui provoquent chez lui des déformations mécaniques bien marquées; il apparait très vraisemblable que cette déformation soit l'élément déterminant de l'excitation mécanique. Mais le rôle tactile des papilles ou des ponctuations n'est pas encore

rigoureusement démontré: c'est seulement une hypothèse. Enfin, ces organes ont en outre un rôle chimique chez les *Drosera* et peut-être optique chez les vrilles à ponctuations tactiles.

Bibliographie.

Borzi, A. I.: Anatomia dell'apparato senso-motore dei cirri delle Cucurbitacee. Contribuzioni alla Biologia vegetale, edite da A. Borzi, vol. 3, fasc. 1, p. 121—176. Palerme 1902.

Darwin, C.: Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes, trad. H. Gordon. Paris: Reinwald 1877a. — Les plantes insectivores, trad. C. Martins. Paris: Reinwald 1877b. — Dastur, R. H., and G. A. Kapadia: Mechanism of curvature in the tendrils of Cucurbitacee. Ann. of Bot. **45**, 279—301 (1931).

Fenner, C. A.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora (Jena) **93**, 335—434, Taf. VI bis XXI (1903). — Fitting, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jb. wiss. Bot. **38**, 545—634 (1903). — França, C.: La question des plantes carnivores dans le passé et dans le présent. Bol. Soc. Broteriana, II. sér. **1**, 38—57 (1922). — Recherches sur le *Drosophyllum lusitanicum* et remarques sur les plantes carnivores. Arch. portug. Sci. biol. **1**, 1—30 (1925).

Gardiner, W.: On the phenomena accompanying stimulation of the gland cells in the tentacles of *Drosera dichotoma*. Proc. Roy. Soc. Lond. **39**, 229—234 (1886). — Goebel, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil II, V. Insektivoren. Marburg 1891.

Haberlandt, G.: Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1905. — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, 2. Aufl. Leipzig: Wilhelm Engelmann (1. Aufl. 1901) 1906. — Physiologische Pflanzenanatomie, 8. Aufl. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1924. — Homès, M.: Developpement des feuilles et des tentacules chez *Drosera intermedia* Haynes. Comportement du vacuome. Acad. roy. Belg. Bull. Cl. des Sci., V. sér. **14**, 70—88 (1928). — La question des plantes carnivores principalement du point de vue cytologique. Bull. Soc. roy. bot. Belg. **61**, 147—159 (1929a). — Modifications cytologiques au cours du fonctionnement des organes secréteurs chez *Drosera*, 1ère partie, modifications dans les feuilles non nourries. Mém. Acad. roy. Belg., Cl. Sci., II. sér. **10**, 64 p. (1929b). — Contribution à la cytologie des plantes carnivores. Le vacuome, au cours de la digestion, dans les tentacules de *Drosera rotundifolia*. C. r. Soc. Biol. Paris **101**, 1170—1171 (1929c). — Contribution à la physiologie cellulaire des plantes carnivores. Réaction des *Drosera* à deux agents d'altération: la plasmolyse et les alcalis. C. r. Soc. Biol. Paris **102**, 64—66 (1929d). — Modifications cytologiques au cours du fonctionnement des organes sécréteurs chez *Drosera*. II. Modifications dans les feuilles nourries. Mém. Acad. roy. Belg., Cl. Sci., II. sér. **12**, 44 p. (1932). — Hovelacque, M.: Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Orobanchacées et Utriculariées. Paris: Masson & Cie. 1888. — Huie, L.: Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feeding with egg-albumen. Quart. J. Microsc. Sci. **39**, 387—425, p. 23 et 24 (1897). — Preliminary note on changes in the glands-cells of *Drosera* produced by various food materials. Rep. 68. Meeting Brit. Assoc. Bristol, p. 1066—1067, Sept. 1898.

Kanga, P. M., and R. H. Dastur: Physiological anatomy of the irritable organs of some climbing plants. Ann. of Bot. **41**, 671—675 (1927).

Lisk, H.: Cellular structure of tendrils. Bot. Gaz. **78**, 85—102 (1924). — Lloyd, F. E.: Carnivorous plants. A new series of plant science books, 9, Chronica botanica, Waltham, Mass. U.S.A. 1942.

Meyer, A., u. A. Dewèvre: Über *Drosophyllum lusitanicum*. Bot. Zbl. **60**, 33—41 (1894). — Molisch, H., u. K. Höfler: Anatomie der Pflanze, 6. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1954.

Pfeffer, W.: Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, H. 4, 483—535 (1885).

Tronchet, A.: Observation vitale des ponctuations tactiles des vrilles de *Bryonia dioica*. C. r. Acad. Sci. Paris **201**, 1141—1143 (1935). — Observations sur les ponctuations tactiles des Cucurbitacées. Rev. Cytol. et Cytophys. végét. **2**, 55—57 (1936). — Excitation mécanique directe des cellules papilleuses des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 71—73 (1938a). — Sur les propriétés optiques des cellules papilleuses des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 367—368 (1938b). — Sur le rôle de certains éléments épidermiques des Bignoniacées. Bull. mens. Soc. linn. Lyon **7**, 157—163 (1938c). — Observations sur les papilles épidermiques hémisphériques ou lenticulaires des vrilles de *Eccremocarpus scaber*. Rev. Cytol. et Cytophys. végét. **3**, 1—23 (1938d). — Sur les propriétés optiques des «ponctuations tactiles» des vrilles de Cucurbitacées. Ann. Univ. Lyon, Sci. nat. Sect. C **2**, 15 p. (1941). — Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. Bull. Soc. bot. France **92**, 147—152 (1945).

Wager, H.: The perception of light in plants. Ann. of Bot. **22**, 459—490, pl. XXXI to XXXII (1909).

Zimmermann, A.: Die Cucurbitaceen. Beiträge zur Anatomie, Physiologie, Morphologie, Biologie, Pathologie und Systematik. Jena: Gustav Fischer 1922.

Die thigmonastischen und thigmotropischen Reaktionen.

Von

E. Bünning.

Mit 33 Abbildungen.

1. Einleitung.

Berührungsempfindlichkeit ist bei Pflanzen, wie wir schon von mehreren älteren Untersuchern (etwa DARWIN 1881) wissen, weitverbreitet. Sie kann zu sehr verschiedenartigen Reaktionen führen. Zum Beispiel sind Beeinflussungen des Längenwachstums weit verbreitet; aber auch viele morphogenetische Effekte wurden beschrieben, etwa die Ausbildung von Haftscheiben, von Haustorien, von Wurzelhaaren, Rhizoiden usw. Ebenfalls ist es lange bekannt, daß Berührungsreizung die Gewebedifferenzierung beeinflussen kann. Durch sie wird z. B. oft die Ausbildung mechanisch wirksamen Gewebes (Sklerenchym usw.) gefördert. Darum dürfen wir schließen, daß die Berührungsreizbarkeit im Pflanzenreich allgemein verbreitet ist, ihre Ausnutzung für Bewegungsvorgänge wird aber relativ selten angetroffen. Zwar ist uns namentlich durch die Untersuchungen STARKS bekanntgeworden, daß Krümmungsbewegungen unter dem Einfluß von Berührungsreizen („Haptotropismus" oder „Thigmotropismus") bei recht verschiedenen „gewöhnlichen" Pflanzen vorkommen; aber nur in relativ wenigen Fällen ist diese Fähigkeit besonders vervollkommnet worden. Eine solche Vervollkommnung finden wir besonders bei den Ranken und bei *Drosera*-Tentakeln. An diesen Objekten sind die thigmotropischen und thigmonastischen Reaktionen daher am gründlichsten untersucht worden.

Der Ausdruck Haptotropismus ist von ERRERA (1884) eingeführt worden.

Historisches. Zu den ersten Erforschern der thigmotropischen Reaktionen, besonders an Ranken, gehören vor allem PALM und MOHL. PFEFFER bezeichnet MOHL als den Entdecker der Kontaktreizbarkeit. Sodann können von älteren Forschern DUTROCHET und vor allem DARWIN genannt werden. PFEFFER und DE VRIES setzten die Analyse fort.

2. Die wirksamen Reize und die Reizaufnahme.

Die typischen durch Berührung reizbaren Organe wie Ranken (Abb. 1) oder *Drosera*-Tentakeln können durchaus nicht nur durch diesen Reiz zur Bewegung veranlaßt werden. Auch Verwundung, chemische oder elektrische Reizung kann gleichartige Reaktionen hervorrufen. Ein und dieselbe Kette von Vorgängen kann also durch unterschiedliche Reize bedingt sein. Nur die Reizaufnahmevorgänge unterscheiden sich, wie wir sehen werden, in diesen Ketten. Die Aufnahme der Kontaktreize ist bei den genannten Objekten besonders erleichtert.

Für diese Reizaufnahme stehen oft besondere anatomische Einrichtungen („Fühltüpfel") zur Verfügung, die im vorhergehenden Abschnitt beschrieben

worden sind. Offenbar sind diese Einrichtungen in erster Linie dafür verantwortlich, daß gerade die Kontaktreize, nicht aber oder doch nicht so leicht andere Reize wie z. B. Erschütterung die zur Bewegung führende Kette von Vorgängen auszulösen vermögen.

Pfeffer (1885) hat versucht, das Wesen der Kontaktreize näher zu kennzeichnen. Besonders die Unterscheidung von Stoßreiz und Erschütterungsreiz hat

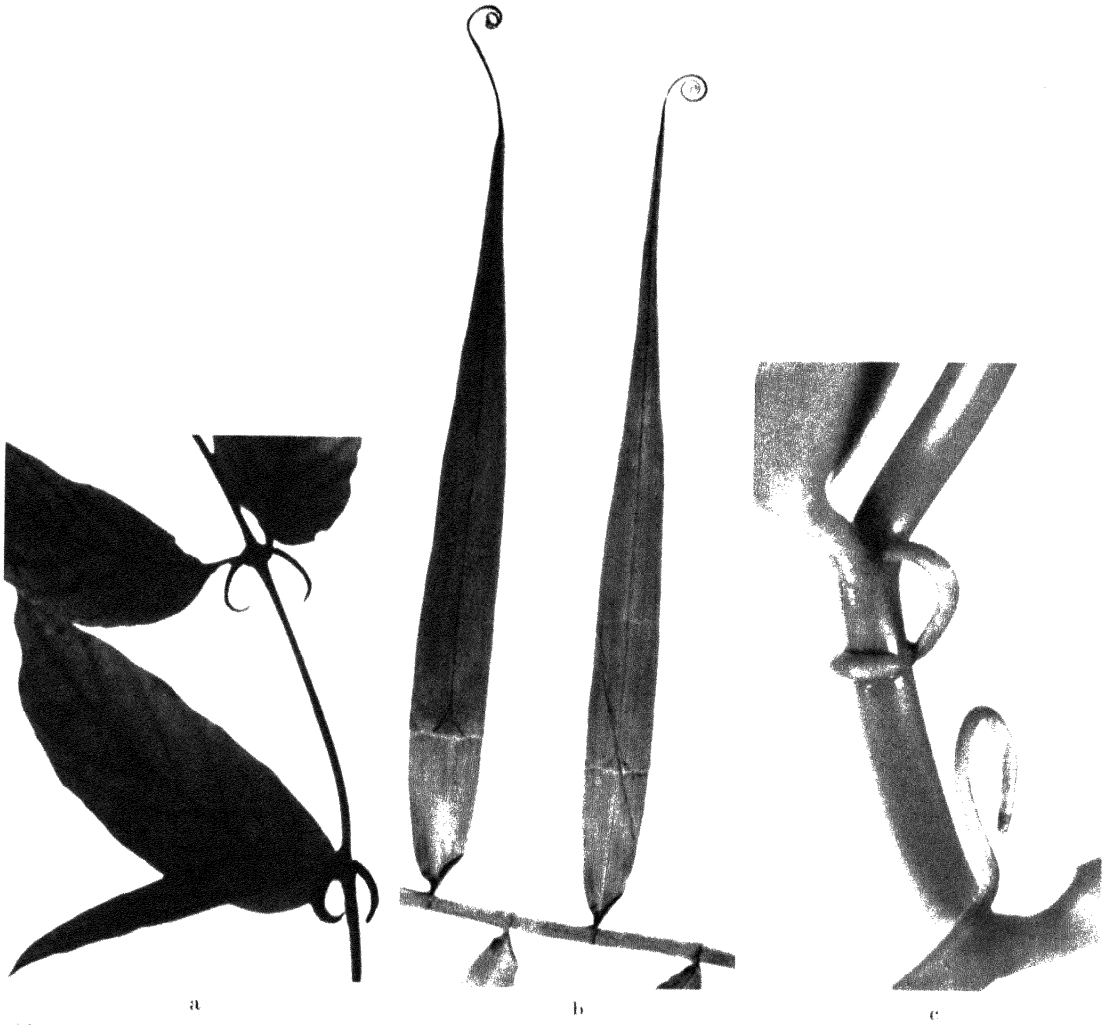


Abb. 1 a—c. Verschiedene Typen von Ranken. a Kletterhaken von *Uncaria*, b Blattranken von *Flagellaria*, c Wurzelranken von *Vanilla*.

er herausgearbeitet. Bei Kontaktreizen ist eine fortgesetzte Berührung mit einem festen Körper notwendig, während diese bei stoßreizempfindlichen Organen unwirksam ist. Zu den stoß- oder erschütterungsempfindlichen Pflanzen würden, wie Pfeffer ausführt, die Blätter von *Mimosa pudica*, *Dionaea*, die Staubfäden von Cynareen und *Berberis*, die Narben von *Mimulus*, *Martynia* u. a. gehören, während eben Ranken und *Drosera*-Tentakeln Beispiele für Kontaktreizbarkeit liefern.

Pfeffer arbeitete vor allem mit den Ranken von *Sicyos angulatus*. Seine Beobachtungen zeigen ähnlich wie die von Darwin die hohe Empfindlichkeit von Ranken. Einmalige kurze Berührung mit einem Stäbchen genügt, um nach 30 sec eine Krümmung auftreten zu lassen. Die Empfindlichkeit der Ranken kennzeichnet Pfeffer durch folgende Beobachtung: Wurden auf die Ranken Reiterchen aus dünnen Baumwollfäden mit einem Gewicht von 0,00025 mg gesetzt und diese

Fäden durch mäßigen Luftzug zu leichter Bewegung veranlaßt, so trat die Reaktion ein.

PFEFFER fand weiterhin, daß Reiben oder Schlagen mit 5—14%iger Gelatine nicht zur Reaktion führt (wasserärmere Gelatine ist wirksam). Druck oder Stoß bedingen keine Reaktion, ebensowenig ein Wasserstrahl (beides im Gegensatz zu den stoßreizempfindlichen Organen). Auch Quecksilber und andere Flüssigkeiten sind unwirksam. Die Unwirksamkeit der Einwirkung von statischem

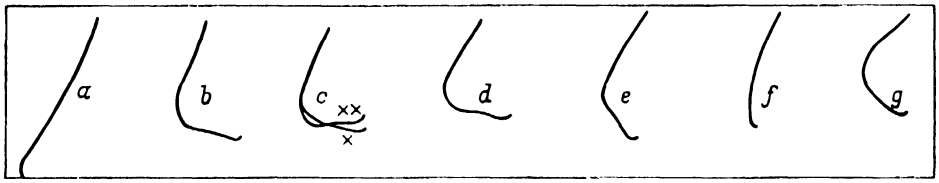


Abb. 2. *Momordica charantia*. *a* ungereizt; *b* erschüttert nach 3 min; *c* nach 5 min (×) bzw. nach 10 min (× ×); *d* nach 15 min; *e* nach 24 min; *f* nach 30 min; *g* Krümmung durch Berührung. (Nach ZELTNER.)

Druck (vorsichtiges Anpressen einer Nadel oder eines Glasstabes) ist wohl besonders beachtenswert. Das Vorhandensein von Kanten und Ecken am festen Körper ist nicht notwendig, vielmehr kann auch mit Gelatine ein Erfolg erzielt werden, sofern diese Adhäsion Zerrungen an verschiedenen Punkten der Ranke hervorrufen kann. An *Drosera* machte PFEFFER ganz ähnliche Beobachtungen. Er kommt durch diese Tatsachen zu folgender Charakterisierung der Berührungsreizbarkeit: „Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität getroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht."

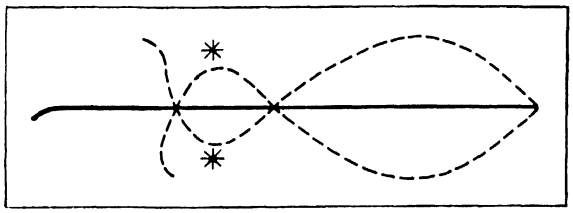


Abb. 3. *Momordica charantia*, Stärke der Deformation an der Ranke durch Erschütterung. Ausgezogene Linie: Ranke in der Ruhelage; gestrichelte Linie: Deformationen nach dem Hin- und Herschütteln. Der Stern gibt die Zone stärkster Deformation und zugleich die Krümmungszone an. (Nach ZELTNER.)

Es leuchtet ein, daß das Vorhandensein von Fühltüpfeln eine Empfindlichkeit dieser Art begünstigt.

Die besprochene Auffassung PFEFFERS über die tiefgreifende Verschiedenheit seismischer und haptischer Reizbarkeit muß die Vermutung nahelegen, daß auch die Kette der weiteren Vorgänge nach der Einwirkung der einen oder der anderen Reizart grundverschieden ist. Das trifft aber nicht zu. Vielmehr wissen wir jetzt, daß bei den Haptoreaktionen Erregungsvorgänge im engeren Sinne ebenso beteiligt sind wie bei den Seismoreaktionen. Dann aber wiederum wäre es sehr erstaunlich, wenn bei den in erster Linie haptisch reizbaren Organen eine Auslösbarkeit der Erregungsvorgänge durch Stoßreize überhaupt nicht möglich sein sollte. Tatsächlich hat ZELTNER gezeigt, daß der Unterschied nicht so groß ist, wie es die Untersuchungen PFEFFERS vermuten ließen. Nach ZELTNER sind die bei *Momordica charantia* durch Erschütterung hervorrufbaren Krümmungen (Abb. 2) nicht passive Deformationen, wie PFEFFER gemeint hatte, sondern klare Reizeffekte. Diese Reaktionen erfolgen auch im reizbaren Teil der Ranke. Die Ähnlichkeit der Reaktionen nach Berührungs- oder Schüttelreiz ergibt sich aus einigen Bildreihen (Abb. 3). Als Beweis führt ZELTNER auch an, daß sich die Krümmung noch nach Beendigung der Erschütterung fortsetzen kann. Der

Mechanismus (Wachstumsbeschleunigung) ist nach ZELTNER derselbe wie bei Berührungsreizung.

ZELTNER untersuchte schließlich auch noch die Wirkung eines Verbiegungsreizes, der nach ihm dem Erschütterungsreiz gleichzustellen ist.

So darf man wohl zu dem Ergebnis kommen, daß die Reizaufnahme, jedenfalls soweit an ihr schon eigentlich physiologische Vorgänge beteiligt sind, bei haptischer Reizung nicht grundverschieden von der Reizaufnahme bei seismischer Reizung ist. Nur gibt es Einrichtungen wie die Fühltüpfel, die bei den haptisch reizbaren Organen bedingen, daß die Berührungsreizung leichter den Reizaufnahmevorgang eintreten läßt. Daß auch andere Reize (wie solche elektrischer oder chemischer Natur) die Bewegungen auslösen können, ist nicht erstaunlich, weil wir wissen, daß solche Reize auf dem Wege über andere Reizaufnahmevorgänge genau die gleichen Erregungsvorgänge auszulösen vermögen.

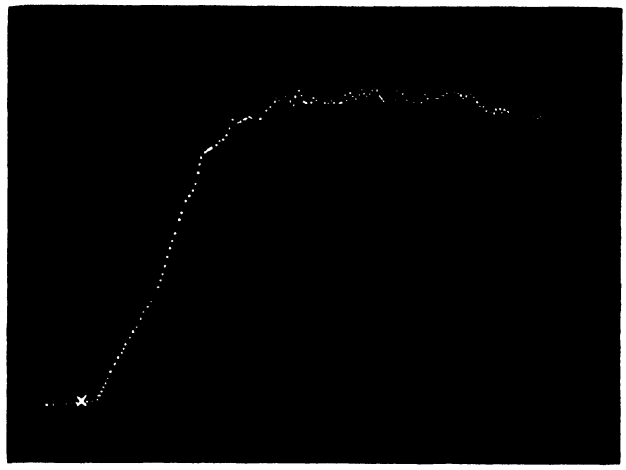


Abb. 4. Krümmung einer Ranke von *Cucurbita* nach einseitiger Reizung. Der Augenblick der Reizung ist durch das Kreuz angegeben. Die einzelnen Punkte geben die Lage nach Intervallen von 3 sec an. Latenzzeit etwa 10 sec. (Nach BOSE.)

3. Ranken.

a) Art der Reaktion.

Thigmotropische Reaktionen sind am besten bei den Ranken verwirklicht. Auf eine morphologische und anatomische Beschreibung der Ranken kann an dieser Stelle verzichtet werden (vgl. Abb. 1). Nur einige Punkte müssen hier erwähnt werden. Die Ranken sind meist schon anatomisch deutlich dorsiventral gebaut. In den übrigen Fällen sind sie wenigstens physiologisch dorsiventral. Die junge Ranke ist spiralig eingerollt und zwar mit konvexer Unterseite (Abb. 5). Während des weiteren Wachstums streckt sie sich, vollführt dabei aber die bekannten rotierenden Bewegungen, die als autonome Nutationsbewegungen an anderer Stelle dieses Handbuchs beschrieben werden. So ist die Ranke also in der Regel nicht ganz gerade gestreckt.

Die Ranken zeichnen sich allgemein durch sehr hohe Wachstumsgeschwindigkeit aus. Darin ist, neben den besonderen anatomischen Einrichtungen (Fühltüpfel) und einigen anderen Faktoren ein Hauptgrund für die starke thigmotropische Reaktionsfähigkeit zu suchen. Später, nachdem das Wachstum schon weitgehend abgeschlossen war, beginnt eine abschließende Wachstumsphase, während der die Ranke die Alterseinrollung durchführt.

Die thigmotropische Reaktionsfähigkeit ist nur während der Wachstumsphase hoch (Abb. 6), braucht aber bei mehr oder weniger erloschenem Wachstum nicht ganz verschwunden zu sein.

Die einfache Reaktion, wie sie durch thigmische Reize der vorher skizzierten Art möglich wird, besteht in einer zur Angriffsrichtung des Reizes gerichteten Einkrümmung, sie ist also positiv thigmotropisch. Die Latenzzeit (hier auch oft Reaktionszeit genannt) beträgt in einigen Fällen wenige Sekunden, in anderen Fällen aber mehrere Minuten. Das Maximum der Krümmung wird $^1/_2$ bis mehrere Minuten nach der Reizung erreicht. Der Krümmung folgt immer eine relativ

langsame Gegenreaktion, durch die die Krümmung ganz oder teilweise wieder ausgeglichen wird. Diese Gegenreaktion beginnt nach Fitting bei *Passiflora gracilis*, *Sicyos angulatus* und *Pilogyne suavis* nach 10—15 min, bei *Passiflora coerulea*, *Bryonia dioica*, *Cobaea*, *Actinostemma* nach 15—45 min, bei *Lathyrus aphaca* nach mehreren Stunden. Die Geschwindigkeit der Gegenreaktion ist viel geringer als die der thigmotropischen Krümmung.

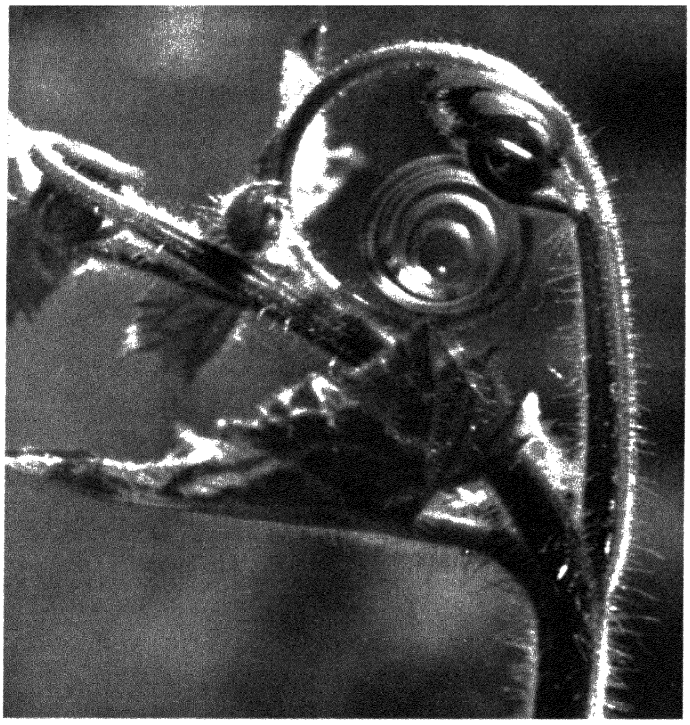


Abb. 5. *Sicyos angulatus;* junge noch eingerollte Ranken.

In der Reizempfindlichkeit und Reaktionsfähigkeit äußert sich deutlich die genannte Dorsiventralität der Ranken. In den meisten Fällen ist, wie z. B. Mohl beschrieb, nur die Unterseite fähig, den thigmischen Reiz aufzunehmen, und zwar ist die Empfindlichkeit im oberen Rankenteil am größten, nicht etwa weiter unten, in der Zone stärksten Streckungswachstums. Die basalen Teile pflegen sogar unempfindlich zu sein. Die Flanken sind weniger empfindlich, d. h. auf ihre Reizung erfolgt eine schwächere Krümmung. Bei den Ranken mancher Arten ist auch die Oberseite fähig, den thigmischen Reiz aufzunehmen. Schon Darwin unterschied



Abb. 6. *Passiflora quadrangularis;* junge, gestreckte Ranken im Stadium hoher thigmotropischer Empfindlichkeit. Außerdem ein beginnendes Stadium der Alterseinrollung.

dementsprechend zwischen einseitig und allseitig empfindlichen Ranken. Zu den allseitig empfindlichen gehören z. B. *Eccremocarpus scaber*, *Cobaea scandens*, *Dicentra thalictrifolia*, *Cissus discolor*. Einseitig empfindlich sind die Ranken der Passifloren und der Cucurbitaceen.

Späterhin ist uns, im Gegensatz zu diesen älteren Angaben, namentlich durch die Untersuchungen Fittings klar geworden, daß diese Unterschiede nicht so

tiefgreifend sind. FITTING schloß das vor allem aus der Tatsache, daß bei den einseitig reaktionsfähigen Ranken eine Berührung der Oberseite die Krümmung einer auch auf der Unterseite gereizten Ranke verhindern kann. FITTING unterschied daher zwischen allseits gleich reagierenden und nicht allseits reagierenden Ranken, betonte zudem aber auch das Vorhandensein von Übergängen. ZELTNER hat später gefunden, daß es auch Ranken gibt, bei denen Reizung der Oberseite sogar Reaktionen nach unten auslöst. Bei diesen ist die Dorsiventralität also am extremsten ausgebildet. *Sicyos angulatus*, *Momordica charantia*, *Bryonia* und *Cyclanthera* gehören zu diesem Typ. ZELTNER unterscheidet nach seinen Versuchen hinsichtlich der Reizbarkeit der Oberseite 4 Typen:



Abb. 7. Späteres Stadium der Alterseinrollung bei der Ranke von *Passiflora quadrangularis*.

1. Die Oberseite ist genauso empfindlich und reagiert genauso wie die Unterseite der Flanken. Beispiel: *Cissus* spec.

2. Die Reizung der Oberseite ergibt eine Krümmung nach oben und hemmt auch den Effekt einer gleichseitigen Unterseitenreizung. Beispiel: *Sechium edule.*

3. Die Reizung der Oberseite ergibt keine Reaktion, wirkt aber hemmend auf gleichzeitige Reizung der Unterseite. Beispiel: *Passiflora gracilis.*

4. Bei Reizung der Oberseite findet eine Krümmung nach unten, aber keine Hemmung einer gleichzeitigen Unterseitenreizung statt. Beispiel: *Sicyos* und *Momordica.*



Abb. 8. *Sicyos angulatus;* thigmotropische Krümmung der Ranke.

ZELTNER weist weiter darauf hin, daß gewisse Ranken je nach ihrem Entwicklungszustand zu zwei verschiedenen Typen gehören können. Für die Gesamtreizbarkeit unterscheidet er:

1. Allseits gleichmäßig reagierende Ranken, d. h. Ranken ohne ausgesprochene Dorsiventralität. Beispiel: *Cissus discolor, gongyloides, njerre, Actinostemma paniculatum.*

2. Allseits, aber nach verschiedenen Seiten ungleich stark reagierende Ranken mit schwacher Dorsiventralität. Beispiel: *Sechium edule* (auf Oberseitenreiz stark nach oben krümmend, hier aber doch weniger reizbar als auf der Unterseite), *Passiflora coccinea, coerulea* und *edule* (diese aber nur schwache Krümmung nach oben zeigend).

3. Einseitig, nämlich nur in der Richtung der Unterseite reagierende Ranken. Beispiel: *Bryonopsis laciniosa, Coccinia hirtella, Cucurbita melanosperma, ovifera, Echinocystis lobata, Melothria maderaspatana, scabra, Passiflora gracilis* (Einkrümmung nur, wenn die Unterseite allein gereizt wird, alleinige Reizung der Oberseite ohne Wirkung).

4. Ausgesprochen einseitig, und zwar ebenfalls nach unten reagierende Ranken. Beispiel: *Bryonia dioica, Cucumis sativus, Cucurbita ficifolia, pepo, Cyclanthera explodens, pedata, Lagenaria aurantiaca, vulgaris, Luffa cylindrica, Momordica balsamina, charantia, involucrata, Sicyos angulatus* (Krümmung nach unten sowohl durch Reizung der Unterseite als auch durch Reizung der Oberseite).

b) Auslösung der Reaktionen durch nichtadäquate Reize.

Wir haben schon bei der Charakterisierung der thigmotropischen Reizbarkeit erwähnt, daß Ranken auch durch Erschütterungsreize zur Reaktion veranlaßt werden können. Nach vielen Erfahrungen an den verschiedenartigsten, durch mechanische Reize erregten Objekten dürfen wir annehmen, daß diese unterschiedlichen Reizarten gleiche Erregungsvorgänge (im allgemeinen Sinne des Wortes) auslösen; es sind dann also nur die Reizaufnahmevorgänge verschieden. Jeder Reiz führt natürlich zu einem spezifischen Aufnahmevorgang; dieser bedingt bestimmte Veränderungen in den Zellen und diese wiederum sind für die Auslösung der Erregungsvorgänge verantwortlich.

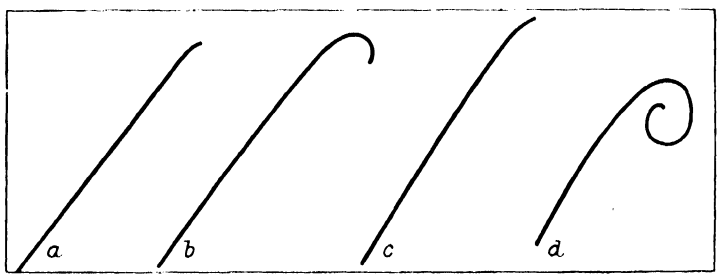


Abb. 9. *Momordica charantia*. *a* Ranke vor der Reizung bei 18°; *b* Reaktion nach der Erwärmung auf 32°; *c* zurückgekrümmt; *d* durch Abkühlung von 32° auf 18° erneut gereizt. (Nach ZELTNER.)

Für die Annahme, daß nur die Aufnahmevorgänge bei den einzelnen Reizarten unterschiedlich sind, spricht auch die Übereinstimmung im Reaktionsverlauf und im Reaktionsmechanismus der Ranken nach Einwirkung der unterschiedlichen Reizarten. Die Besonderheit der Ranken besteht eben nur darin, die Aufnahme der thigmischen Reize sehr zu erleichtern.

Schon erwähnt haben wir die Wirkung von Erschütterungsreizen (ZELTNER). Auch die Gleichheit der Wachstumsreaktion nach Erschütterungs- und Berührungsreizung hat ZELTNER betont, „so daß an der Gleichheit der Reaktion nach Berührung und Erschütterung kaum zu zweifeln ist". ZELTNER wies ferner darauf hin, daß im Zustand hoher thigmischer Reizbarkeit auch die seismische Reizbarkeit besonders hoch zu sein pflegt.

Sodann kann auf die Reizbarkeit durch Temperaturänderung hingewiesen werden. CORRENS hatte schon beschrieben, daß nach ausreichend raschem Temperaturanstieg oder -abfall eine (der Dorsiventralität entsprechende) Einrollung erfolgt und FITTING hat die Gleichheit des Reaktionsmechanismus nach thermischer und thigmischer Reizung dargelegt.

ZELTNER untersuchte die Thermoreaktion von *Momordica charantia* genauer. Wenn die Temperatur um mindestens 10°, und zwar plötzlich, gesteigert wird, tritt die Reaktion ein. Die Reaktion verläuft in der gleichen Weise und ebenso rasch (in 3—10 min) wie die thigmisch bedingte. Abkühlung konnte viel wirksamer sein als Erwärmung (Abb. 9).

Die chemische Reizbarkeit der Ranken durch verschiedene Substanzen ist von MOHL, MÜLLER, CORRENS und ZELTNER nachgewiesen worden. Jodessigsäure, verdünnte Essigsäure, verdünntes Chloroformwasser und andere Substanzen sind wirksam.

Über die Wirksamkeit des Verwundungsreizes wurde schon an anderer Stelle berichtet (vgl. den Abschnitt Traumatotropismus). Vor allem kann auf die ausführliche Untersuchung von FITTING (1903b) verwiesen werden.

Schließlich muß noch die elektrische Reizbarkeit erwähnt werden, die von ZELTNER ausführlich untersucht wurde. Auch für die durch diese Reizart bedingten Reaktionen ergibt sich eine Bestätigung der Annahme, daß nur die Reizaufnahme von der bei thigmischer Reizung verschieden ist. Der Reaktionsverlauf und der Reaktionsmechanismus entsprechen dem durch thigmische Reizung bedingten. Besonders beweisend ist, daß thigmische Reizung der Oberseite einen darauf folgenden elektrischen Reiz unwirksam machen kann, bzw. ihn mehr oder weniger hemmt. Gerade solche wechselseitige Abstumpfung einzelner Reizarten ist ja in der Reizphysiologie oft ein wichtiges Kriterium für die Entscheidung über Gleichheit oder Ungleichheit der reizinduzierten Vorgänge. In Untersuchungen von BOSE (1919) wird ebenfalls die ähnliche Wirkungsweise mechanischer und elektrischer Reize auf Ranken betont.

Diese Gleichheit der nach verschiedenen Reizarten ablaufenden Vorgänge ist für unsere weiteren Betrachtungen nicht unwichtig. Sie ermächtigt uns, gewisse Ergebnisse der beim Studium durch nichtthigmische Reizung erzielten Krümmungen für unsere weitere Analyse heranzuziehen. Namentlich gilt das für die Elektronastie (elektrische Reize werden ja auch sonst in der Reizphysiologie oft vorgezogen, weil sie leichter quantitativ dosierbar sind).

c) Die Gegenreaktion.

Die Natur der nach der positiv-thigmotropischen Krümmung eintretenden Gegenreaktion ist umstritten. FITTING faßt sie als Folge der Reaktion selber auf. Zwar fand FITTING, daß die rückläufige Bewegung auch dann eintritt, wenn die Ranke festgehalten und dadurch an der Krümmung verhindert worden war. Er schließt daraus aber, schon das Krümmungsbestreben könne eine Gegenreaktion auslösen. PFEFFER weist hierzu auf die entstehenden Spannungen hin; ist aber doch vorsichtiger: „Ohne Frage wird aber auch bei der Ranke durch die Störung des Gleichgewichts eine auf die Ausgleichung der Störung hinarbeitende Thätigkeit erweckt . . . Dieses giebt sich thatsächlich darin kund, daß eine plastische Krümmung, die man der Ranke ohne eine thigmotropische Reizung aufdrängt, und zwar unter Zuhilfenahme einer transitorischen Wachsthumsbeschleunigung, ausgeglichen wird . . . Deshalb ist aber immer noch möglich, daß bei einer Contactreizung auch durch irgendeine andersartige Reizverkettung, also unabhängig von Spannungsverhältnissen etc., bewirkt wird, daß in der Unterseite der Ranke nach einer gewissen Zeit eine beschleunigte Wachsthumsthätigkeit aufgenommen wird." Da wir jedoch wissen, daß auch allseitige Reizung zu der typischen Wachstumsbeeinflussung führt, und etwa durch die Untersuchungen BOSEs sowie durch die Erfahrung über den Traumatotropismus bekannt ist, daß auf Hemmungen, die durch Reize oder Schädigungen bedingt sind, allgemein eine Beschleunigung zu folgen pflegt, sollten wir die Gegenreaktion als direkte Wirkung des Reizes auffassen. Diese Deutung fügt sich wirklich sehr gut unseren allgemeinen Erfahrungen ein.

d) Der Bewegungsmechanismus.

Der rasche Verlauf der Reaktion hat manche älteren Autoren verleitet, sie durch Turgorschwankungen zu erklären (vgl. etwa DARWIN, BAILLON, PENKALLOW

MACDOUGAL). Sehr früh wurden aber auch schon Beobachtungen veröffentlicht, die die entscheidende Bedeutung von Wachstumsvorgängen demonstrieren. Vor allem kann hier SACHS genannt werden. Messungen hat DE VRIES durchgeführt und schon ihm verdanken wir die Kenntnis der Tatsache, daß das Wachstum auf der konvexen Seite absolut beschleunigt, das der konkaven hingegen absolut vermindert oder auf Null reduziert wird. Auch die gelegentliche Verkürzung der konkaven Seite hat DE VRIES schon beobachtet.

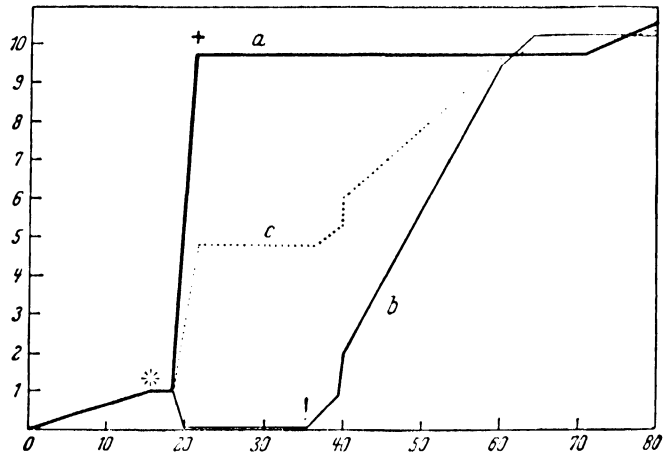


Abb. 10. Ranke von *Sicyos*. Änderung des Längenwachstums durch mechanische Reizung. *a* Oberseite; *b* Unterseite; *c* Mittelzone; Stern: Reizzeit. Kreuz: Beendigung der Krümmung. Abszisse: Zeit in Minuten. Ordinate: Zuwachsgrößen. (Nach FITTING.)

Eine befriedigende Aufklärung ist den ausführlichen Untersuchungen FITTINGS zu verdanken. Durch Anbringung von feinen Marken konnte er die Wachstumsverhältnisse genau studieren (Abb. 10).

Wird nur eine Seite der Ranke gereizt, so tritt an der Konvexseite eine bleibende Verlängerung ein. Auf der Konkavseite erfolgt gleichzeitig zunächst eine Verkürzung, die aber nie mehr als 1—1,5% beträgt und bei schwachen Krümmungen nicht erkennbar ist. Nach FITTING ist diese Verkürzung nicht als aktiv zu betrachten, sondern vielmehr eine Kompression infolge der Einkrümmung. Nach einiger Zeit tritt, in Verbindung mit der Geradestreckung, eine Verlängerung auf der Konkavseite ein. Die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Seite wird dabei

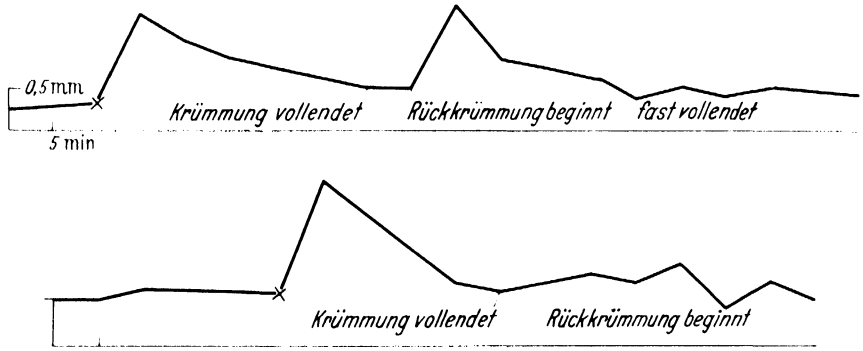


Abb. 11. Ranke von *Sicyos angulatus*; Verlauf des Wachstums, gemessen an der Wasseraufnahme. Kreuz: Zeitpunkt der Reizung. (Nach ZELTNER.)

größer als sie vorher war. Es handelt sich also nicht einfach um einen Ausgleich der Verkürzung bzw. der vorübergehenden Wachstumshemmung dieser Seite. Die Konvexseite verlängert sich während dieser Zeit nicht, kann sich aber, ähnlich wie bei der ersten Krümmungsphase die Konkavseite, etwas verkürzen. Bei der Gegenreaktion zeigen normale Ranken sogar eine Überkrümmung, die sie durch eine nochmalige Reaktion wieder ausgleichen.

Aus dieser Beschreibung des Bewegungsmechanismus folgt, daß das Wachstum der Mittelzone während der Reaktion zweimal eine vorübergehende Beschleunigung erfährt, die erste bald nach der Reizung, die zweite während der Rückkrümmung. Eine Kurve kann die Verhältnisse veranschaulichen (Abb. 10).

FITTING gab weiterhin an, daß das Wachstum bei Reizung antagonistischer Seiten, sowohl wenn es sich um allseits reagierende, als auch wenn es sich um eine

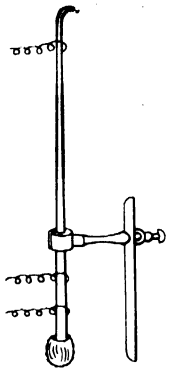


Abb. 12. Schema für direkte und indirekte elektrische Reizung einer Ranke. Zur indirekten Reizung fließt der Induktionsstrom durch die beiden unterhalb der Klammer angebrachten Kontakte, für direkte Reizung durch den oberhalb der Klammer befindlichen und einen der unterhalb befindlichen. (Nach BOSE.)

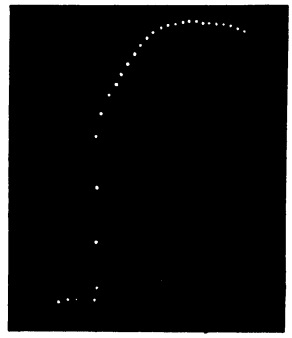


Abb. 13. Wachstumsbeschleunigung einer Ranke von *Cucurbita* infolge indirekter Induktionsreizung. Die Beschleunigung tritt 10 sec nach der Reizung ein und dauert 3 min. Der obere horizontal verlaufende Teil zeigt an, daß die normale Wachstumsrate wieder erreicht ist. (Nach BOSE.)

einseitig reagierende handelt, überhaupt nicht erkennbar beeinflußt wird. Auch eine Verkürzung tritt nach FITTING dann nicht ein. In diesem Punkt haben weitere Untersuchungen eine gewisse Berichtigung als notwendig erwiesen.

Eine wesentliche Ergänzung stellen Untersuchungen ZELTNERs dar, der das Gesamtwachstum der Ranken mikropotometrisch, also durch Bestimmung der Wasseraufnahme maß (Abb. 11). Die Untersuchungen ZELTNERs sprechen auch dafür, daß die Kontraktion nur passiv im Sinne FITTINGs ist; denn bei allseitiger Reizung wurde sie nicht beobachtet. Aber die Methode ist doch zu ungenau, um eine Entscheidung dieser für die Deutung der Vorgänge so wichtigen Frage zu gestatten. Darum muß auf eine vergessene Untersuchung BOSEs (1919) hingewiesen werden. BOSE hat mit feinen Geräten Messungen über den Wachstumsverlauf bei verschiedenartigen Reizbewegungen durchgeführt. Zwar sind gegen manche seiner Resultate mit Recht Einwendungen erhoben worden, weil die Apparatur Fehler quellen enthält; aber es ist doch nicht einzusehen, wie diese Fehlerquellen bei seinen Untersuchungen über den Mechanismus der Rankenbewegungen das Ergebnis gestört haben könnten.

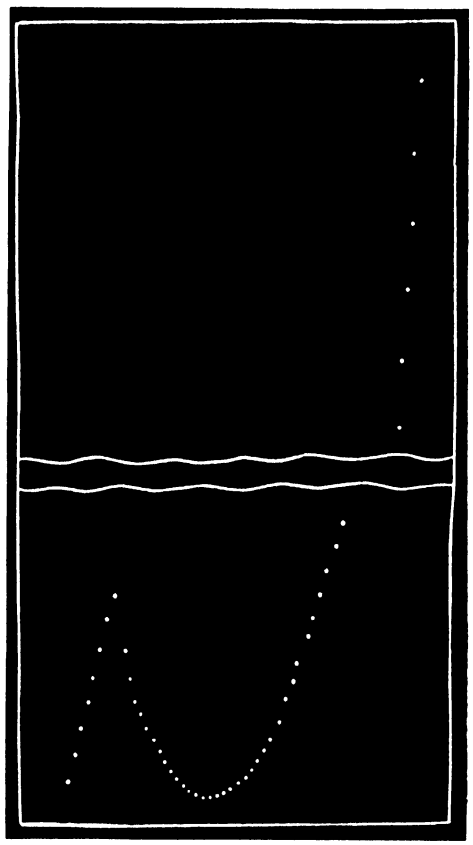


Abb. 14. Ähnlich wie Abb. 13, jedoch direkte Reizung. Der erste Teil der Kurve zeigt die normale Wachstumsrate. Die Reizung induziert eine Kontraktion (erkennbar am Kurvenrückgang). Als Nachwirkung des Reizes (20 min später registriert, oberer Teil des Bildes) tritt eine Wachstumsbeschleunigung ein. Kurvenpunkte in Abständen von 10 sec. (Nach BOSE.)

Elektrische Reizung der *Cucurbita*-Ranke zeigt, daß bei „indirekter" Beeinflussung (wo also die Erregungsvorgänge den reagierenden Zonen zugeleitet werden müssen, Abb. 12—15) eine Wachstumsbeschleunigung eintritt. Der Beginn dieser Reaktion

lag innerhalb von 10 sec nach der Reizung und die Reaktion selber dauerte 3 min (dann wurde wieder die normale Wachstumsgeschwindigkeit hergestellt). Bei direkter Reizung aber (also elektrische Durchströmung der gereizten Partie) trat eine deutliche Kontraktion ein (Abb. 14). Diese dauerte $2^1/_2$ min und dann zeigte sich zunächst wieder etwa die alte Wachstumsgeschwindigkeit. Allmählich wurde das Wachstum aber stärker und erreichte (etwa 20 min nach der Reizung) das Dreifache des Wertes der ungereizten Ranken.

Für *Passiflora* haben BOSE und SEN GUPTA über ähnliche Ergebnisse berichtet. Das Kontraktionsmaximum war nach 1 min und 40 sec erreicht, die Erholungsreaktion (Expansion) nach 5 min beendet.

Gegen die Bedenken, der Effekt könne vielleicht nur auf der Besonderheit der elektrischen Reizung beruhen, lassen sich weitere Versuche BOSEs anführen. Die *Cucurbita*-Ranken wurden mechanisch durch Reiben gereizt, und zwar an allen Seiten, so daß die Bedingungen für eine Krümmung nicht gegeben waren (dieses Objekt ist allseits gleich empfindlich). Es trat jetzt ebenfalls eine Wachstumshemmung ein und zwar auf etwa $^1/_2$ der normalen Rate. Auch hier folgte einige Zeit später die Wachstumsbeschleunigung:

Normale Wachstumsgeschwindigkeit	0,44 μ/sec
Sofort nach mechanischer Reizung	0,20 μ/sec
Nach 15 min	0,50 μ/sec

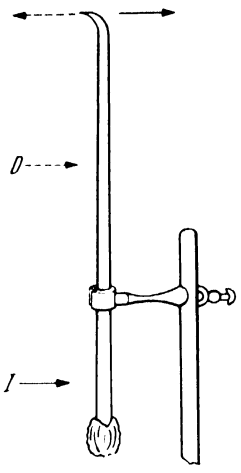


Abb. 15. Schematische Darstellung für die Wirkung direkter und indirekter Reizung auf eine Ranke. Indirekte Reizung (I) induziert eine Bewegung, die von der gereizten Seite fortgerichtet ist (negative Krümmung, ausgezogener Pfeil). Direkte Reizung (*D*) induziert Bewegung in der Richtung zur Angriffsrichtung des Reizes (positive Krümmung, gestrichelter Pfeil). (Nach BOSE.)

Es fehlt jetzt allerdings noch der eindeutige Nachweis des Vorkommens von Kontraktionen bei mechanischer Reizung. Hier sind genauere Messungen erforderlich.

Weiterhin sind Versuche BOSEs über die Ursache einer Verhinderung des Reizeffektes durch zusätzliche Reizung der Oberseite bei einseitig reaktionsfähigen Ranken wichtig. BOSE bringt diesen Effekt in Zusammenhang mit der Tatsache, daß indirekte Reizung bei solchen Ranken eine negative Krümmung induziert (direkte Reizung natürlich positive Krümmung). Dieser Befund (Abb. 15) ist höchst wichtig, er ist ohne weiteres mit dem schon früher mitgeteilten vereinbar. BOSE zeigt darüber hinaus sogar, daß die Oberseite bei *Passiflora* nicht völlig unfähig zu Kontraktionen ist, die Kontraktibilität ist nur geringer.

So dürfen wir uns wohl folgendes Bild machen: Der Berührungsreiz bedingt in seiner Nähe Wachstumshemmung und wohl oft sogar Turgor-Herabsetzung. In größerer Entfernung, zumal auf der Gegenseite, bedingt er Wachstumsförderung (vielleicht verbunden mit Turgor-Erhöhung). Wenn die Turgor- bzw. Wachstumsherabsetzung nach direkter Reizung abklingt, folgt ihr eine Wachstumsförderung.

Es wird von Fall zu Fall verschieden sein, wieweit auch Turgoränderungen mitbeteiligt sind. Zweifellos gibt es hier wie auch bei manchen anderen Reizerscheinungen alle Übergänge.

In neuerer Zeit hat man allerdings zumeist mit Turgoränderungen überhaupt nicht mehr gerechnet. DE VRIES hatte noch eine Turgorsteigerung der Gegenseite angenommen. PFEFFER führte dagegen an, daß plötzliches Töten in heißem Wasser keinen Krümmungsrückgang bedingt. DE VRIES hatte zwar einen partiellen Rückgang der Krümmungen in Salzlösungen beobachtet, PFEFFER deutete das aber durch die Annahme, daß das Salz nur langsam eindringt und die Ranke während dieser Zeit durch Fortsetzung des Wachstums noch Gelegenheit habe, die Krümmung teilweise auszugleichen.

e) Das Umschlingen der Stütze.

Der genannte Reaktionsmechanismus macht das bekannte Umschlingen der Stützen noch nicht voll verständlich. Wichtig ist es nach FITTING, daß der andauernde Kontakt die Wachstumsbeschleunigung der Konkavseite verhindert. Außerdem zeigte sich, daß durch den dauernden Kontakt das Längenwachstum der um eine Stütze geschlungenen Rankenteile ganz aufgehoben wird. Aber auch in den zwischen Rankenbasis und Stütze befindlichen Rankenteilen wird infolge der Kontaktreizung das Längenwachstum stark verzögert, d. h. Ranken, die keine Stütze gefaßt haben, werden viel länger als die gereizten.

Für das Umfassen der Stütze ist weiterhin das leichte Ablösen der Ranke infolge der Gegenreaktion insofern wichtig, als es zu fortgesetzter neuer Reizung führt.

f) Die Reizleitungsphänomene.

In den Ranken findet bei der thigmotropischen Krümmungsreaktion Reizleitung sowohl in der Längsrichtung statt, als auch natürlich von der gereizten Flanke zur gegenüberliegenden (anders könnte dort ja nicht die Beschleunigung eintreten). Über die Natur dieser Reizleitung ist nichts Näheres bekannt. Die Leitung in der Längsrichtung erfolgt in den meisten Fällen nur einige Millimeter oder etwas über 1 cm weit.

Natürlich ist die Leitung auch für das Umschlingen der Stütze wichtig, weil so die an die gereizte Stelle anschließenden Teile auch zur Stütze geführt und so zusätzliche thigmotropische Impulse möglich werden.

g) Die Reizkette.

Wie kommen nun die Wachstumsbeeinflussungen zustande? Über die Reizaufnahmevorgänge wissen wir für die thigmotropischen Bewegungen wenig. Wir haben nur schon gefolgert, daß verschiedenartige Reizaufnahmevorgänge schließlich zu gleichartigen Erregungsvorgängen (im weitesten Sinne des Wortes) führen können.

Manches spricht dafür, daß die durch die Reizaufnahme ausgelösten physiologischen Prozesse Erregungsvorgänge im engeren Sinne des Wortes sind. UMRATH hat bei *Cucumis* das Auftreten von Aktionsströmen nachgewiesen, die ja mit solchen Erregungsvorgängen regelmäßig verknüpft sind (allerdings ist das Auftreten elektrischer Potentialänderungen nicht ein sicherer Beweis für den Ablauf solcher Erregungsvorgänge). Der Aktionsstrom trat nur bei Reizung der Unterseite deutlich in Erscheinung. Oberseitenreizung hemmte den Aktionsstrom der Unterseite.

Ein weiteres Kriterium für den Ablauf von Erregungsvorgängen im engeren Sinne ist das Auftreten von Refraktärstadien. Auch dafür gibt es Hinweise. Zumeist wird das Auftreten dieser Refraktärstadien bei Ranken nicht deutlich, weil bei lokaler Reizung nur eine begrenzte Zone der Ranke erregt wird, die Leitung also, wie wir schon sahen, nur über wenige Millimeter erfolgt. Wird also erneut gereizt und dabei dann zusätzliche Zonen berührt oder durch zusätzliche Reizleitung indirekt mitbeeinflußt, so kann es zu einer Verstärkung der Einkrümmung selbst dann kommen, wenn die einzelne Zelle nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagieren sollte. Jedoch läßt sich das Vorhandensein von Refraktärstadien deutlich machen, wenn die ganze Ranke gereizt wird. Am einfachsten ist das mit elektrischer Durchströmung möglich. Beispiele dafür liefern die Untersuchungen ZELTNERs (Abb. 16 und 17). Wird die Ranke von *Sicyos angulatus* mit Pausen von beispielsweise 30 sec zwischen Einzelreizen von 1 sec und bei 10 sec Gesamtreizdauer, d. h. mit 10 Einzelreizen behandelt, so erreicht man

eine viel stärkere Krümmung, als wenn die Ranke kontinuierlich 10 sec lang gereizt wird. Bei diesem Objekt haben sich Pausen von 15 sec als optimal erwiesen. Man könnte daraus auf ein absolutes Refraktärstadium von etwa 15 sec oder weniger schließen.

In den älteren Untersuchungen ist mehrfach die Frage aufgeworfen worden, ob eine Summation von Reizen möglich sei. Bei seismonastischen Bewegungen trifft das bekanntlich nicht zu, und es würde für eine Ähnlichkeit der Erregungsvorgänge nach thigmischer und seismischer Reizung sprechen, wenn auch bei den Ranken diese Summation unmöglich sein sollte. Tatsächlich sieht es so aus, daß wenigstens unterschwellige Reize sich nicht summieren können. Daß der Effekt einer schwachen, aber die Schwelle übersteigenden Reizung sich steigern kann, wenn erneute Reize solcher Stärke geboten werden, ist nach dem schon Gesagten selbstverständlich. Es kann dann eben eine größere Anzahl von Zellen erregt werden. Als endgültig entschieden darf die Frage der Nichtsummierbarkeit unterschwelliger Reize aber nicht gelten.

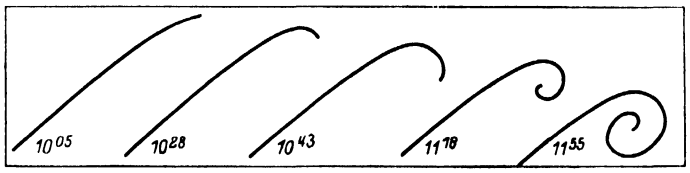


Abb. 16. Ranke von *Momordica charantia*, elektrisch gereizt. Erste Reizung 10.05 Uhr, diese Reizung blieb wirkungslos. Nächste Reizung 10.17 Uhr mit stärkerem Reiz. Diese Reizung blieb auch erfolglos. 10.25 Uhr noch stärkere Reizung, die eine schwache Krümmung (10.28 Uhr) bedingte. Die weiteren Krümmungsbilder zeigen das Rankenbild nach erneuten stärkeren Reizen an. (Nach ZELTNER.)

Wir müssen die Frage, ob die Auslösung von Erregungsvorgängen im engeren Sinne die Rankenbewegungen vollständig erklären kann, offenlassen. Vieles spricht dafür und man könnte sich den Zusammenhang zwischen solchen Erregungsvorgängen und den Reaktionen etwa folgendermaßen denken: Die Erregungsvorgänge führen zwar in vielen Fällen (etwa bei der Seismonastie) offenbar zum Semipermeabilitätsverlust und zur Turgorsenkung. Die bei Ranken auftretende Kontraktion, welche BOSE mit einer Turgorsenkung erklärt, könnte man gegebenenfalls so deuten. Allerdings ist ja, wie wir sahen, auch die von FITTING betonte Möglichkeit gegeben, daß diese Kontraktion Folge einer komprimierenden Wirkung der Gegenseite ist. Jedoch kommt es auch bei seismisch reizbaren Objekten sehr wohl vor, daß eine Erregung nur zu einer relativ geringen Permeabilitätserhöhung führt, die praktisch nur eine Zunahme der Wasserpermeabilität bedeutet. Bei der Seismonastie kann man je nach der Höhe der Reizbarkeit alle Übergänge zwischen bloßer Erhöhung der Wasserpermeabilität und einem Verlust der Semipermeabilität feststellen. Außerdem ist natürlich mit der Möglichkeit zu rechnen, daß gar nicht eine Regulation der Turgescenz durch die Permeabilität vorliegt, sondern durch plötzliche Änderung der Wasserbindungskraft von Kolloiden des Zellsaftes (vgl. hierzu den Abschnitt Seismonastie).

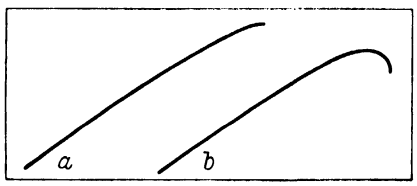


Abb. 17. Ranke von *Momordica charantia*, elektrisch gereizt. Der erste Reiz (*a*) blieb erfolglos, ein zweiter, ebenso starker, 10 min später, blieb ebenfalls erfolglos. Erst ein dritter Reiz der gleichen Stärke, 5 min später, ergab die in *b* dargestellte Krümmung. (Nach ZELTNER.)

Jedenfalls könnte es bei den Ranken durch die Erregungsvorgänge auf der direkt gereizten Seite ohne weiteres zu einer Turgorabnahme oder nur zu einer Wachstumshemmung kommen. Die spätere Wachstumsförderung dieser Seite könnte man dann mit dem Restitutionsvorgang der Erregung in Zusammenhang bringen, der ja mit gesteigerter Atmung verknüpft ist. Mindestens würde es keine Schwierigkeiten machen, sowohl die erste als auch die zweite Phase im Verhalten der gereizten Seite mit unseren sonstigen Erfahrungen über die Folgen von Er-

regungsvorgängen in Zusammenhang zu bringen. Die Wachstumsbeschleunigung der Gegenseite hingegen würde sich so erklären, daß die zugeleiteten Impulse (etwa die „Erregungssubstanz") nur eine Stimulation bedingen. Auch dafür gibt es eine Erklärungsmöglichkeit durch Hinweis auf das, was an seismonastisch reizbaren Objekten bei zugeleiteten Erregungen eintritt. Wir werden sehen, daß auch dabei sehr häufig nicht eine Turgorsenkung, sondern im Gegenteil eine Turgorerhöhung induziert wird (Abb. 18). Und wir wissen gut genug, daß eine Wachstumsstimulation unter den Bedingungen, die bei nichtwachsenden Organen nur zur Turgorerhöhung führen, an wachsenden Organen einzutreten pflegt. Es kann hierzu auch auf das Verhalten von *Dionaea* (vgl. den Abschnitt Seismonastie) hingewiesen werden.

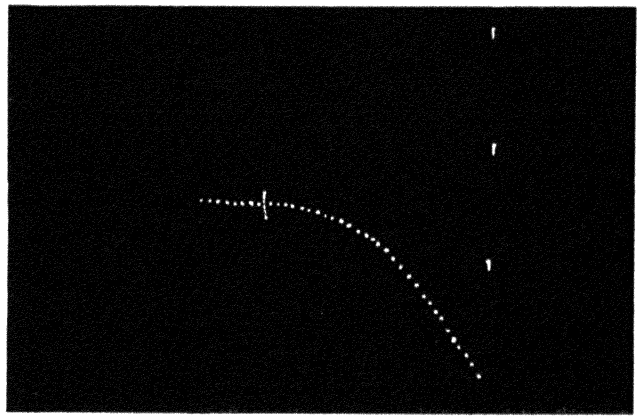


Abb. 18. *Mimosa pudica*. Reaktion auf einen indirekten elektrischen Reiz. Es tritt zunächst eine Hebung des Blattstiels ein (Kurvensenkung), der sich erst nach einiger Zeit die Senkungsreaktion anschließt. Kurvenpunkte in Abständen von 10 sec. Zeitpunkt der Reizung durch einen senkrechten Strich markiert. (Nach Bose.)

Für die vorgeschlagene Deutung, speziell auch hinsichtlich des Verhaltens der gereizten Seite, würde die von Fitting festgestellte Tatsache sprechen, daß die Wachstumsbeschleunigungen auch dann eintreten, wenn die Krümmung mechanisch verhindert wird. Allerdings zog Fitting aus diesem Befund den Schluß, daß schon das Krümmungsbestreben ebenso wie die Krümmung selber die Gegenreaktion zur Folge haben könnte. Jedoch spricht, wie wir schon sahen, manches sehr eindringlich für die andere Deutung, daß die Beschleunigung ebenso eine direkte Wirkung der Reizung ist wie die anfängliche Hemmung.

h) Sekundäre Veränderungen in den Ranken.

Es kann nicht Aufgabe dieses Beitrags sein, die sekundären Veränderungen in den Ranken näher zu analysieren. Nur zur Abrundung des Bildes seien einige Hinweise gegeben.

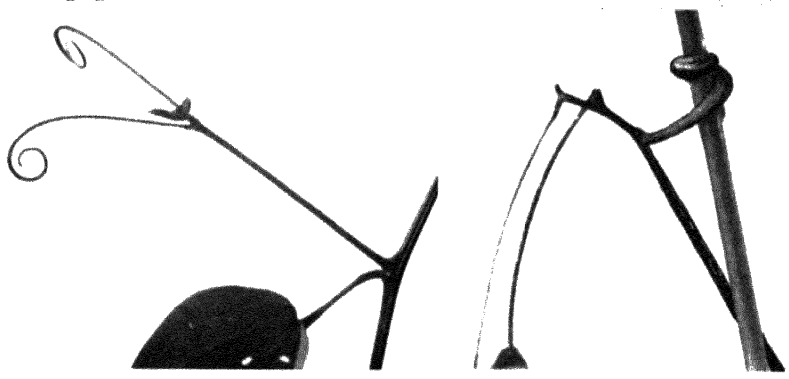


Abb. 19. *Bauhinia*, Uhrfederranken. Links vor dem Erfassen einer Stütze, rechts starke Verdickung nach dem Erfassen der Stütze.

Vor allem ist die für die Biologie der Ranke wichtige Einrollung des zwischen Stütze und Pflanze liegenden Rankenteils zu erwähnen. Durch diese Einrollung

werden bekanntlich die Pflanzen immer mehr an die Stütze herangezogen (Abb. 22—24). Das sich einrollende Rankenstück wirkt dabei wie eine Feder, kann also nicht leicht reißen. Während dieses Vorgangs werden bekanntlich Wendepunkte eingeschoben (Abb. 24). Auch ohne Reizung erfolgt diese Einrollung als Alterserscheinung, sie kann aber durch die Reizung doch gefördert werden.

Nur um eine Förderung handelt es sich auch bei der Verdickung, die bei vielen Ranken deutlich nur dort eintritt, wo die thigmische Reizung



Abb. 20. Kletterhaken von *Ancistrocladus pinangianus*. Einer der Kletterhaken hat eine Stütze erfaßt und sich dabei stark verdickt.



Abb. 21. *Parthenocissus veitchii*. Links die Ranken mit Haftscheiben nach der thigmischen Reizung. Rechts junges Stadium der Haftscheibenentwicklung vor der thigmischen Reizung.



Abb. 22. Ranken von *Sicyos angulatus*. Die mittlere der 3 Ranken hat gerade eine Stütze erfaßt und mit der Einrollung noch nicht begonnen. Die beiden anderen Ranken zeigen die beginnende Einrollung nach dem Erfassen der Stütze.

erfolgt ist. Besonders stark pflegen diese Verdickungen aber bei Uhrfederranken, Kletterhaken, Blattstielen der Blattstielkletterer zu sein. Auch die Gewebebildung

wird in den thigmisch gereizten Rankenteilen beeinflußt. Namentlich ist die Zunahme mechanisch wirksamen Gewebes zu erwähnen (Abb. 20 und 25). Bei den Ranken von Cucurbitaceen können an den Kontaktstellen Wucherungen von Epidermis- und Rindenzellen eintreten.



Abb. 23. Verstärkte Einrollung der Ranke von *Sicyos angulatus*. Längere Zeit nach dem Erfassen der Stütze.

In allen diesen Fällen handelt es sich nicht um ein physiologisches Phänomen, das nur für die Ranken spezifisch ist, sondern es ist eine Ausnutzung von Folgen mechanischer Reizung, die an beliebigen Pflanzen ebenfalls beobachtet werden können. Bei den verschiedensten Objekten wurde gefunden, daß mechanische Reizung das Längenwachstum von Internodien hemmen, das Dickenwachstum gelegentlich fördern

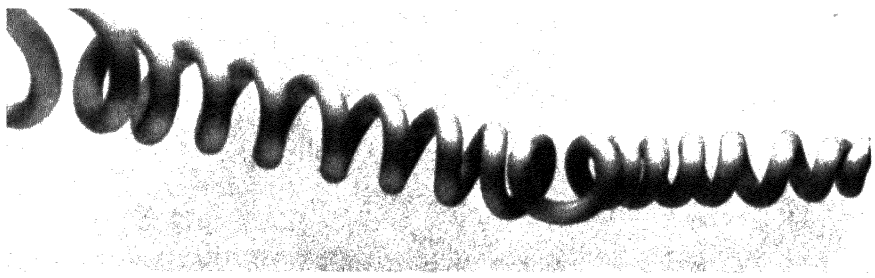


Abb. 24. *Passiflora quadrangularis*. Teile einer Ranke, die eine Stütze erfaßt und sich bereits stark eingerollt hat; einen Umkehrpunkt zeigend.

kann, vor allem aber regelmäßig zu einer Förderung der Ausbildung mechanisch wirksamen Gewebes führt. Die enge Beziehung dieser Effekte zu Erregungsvorgängen ist dabei ebenfalls nachgewiesen worden (vgl. auch den Abschnitt über Seismonastie).



Abb. 25. Blattstielranke von *Hippokratea*. Starke Verdickung nach dem Erfassen einer Stütze.

Zu den durch thigmische Reizung geförderten Beeinflussungen der Gewebe- und Organbildung gehört auch die Ausbildung von Haftscheiben bei Algen, die Rhizoidbildung bei verschiedenen Pflanzen und das Auswachsen von Trichoblasten zu Wurzelhaaren. Vor allem aber sollte in diesem Zusammenhang noch die Entwicklung der Haftscheiben von Ranken erwähnt werden, deren fertige Ausbildung oftmals an die mechanische Reizung gebunden ist. Sogar das Auftreten der ersten Anschwellung, also die Entwicklung der Haftorgane ist bei einigen Arten an die thigmische Reizung gebunden (Abb. 21). Besser ist die physiologisch verwandte Ausbildung der Haustorien bei *Cuscuta* analysiert worden. Daher sei hier darauf kurz eingegangen. Gefunden hat die Notwendigkeit der Berührung mit einem festen Körper zur Entwicklung dieser Haustorien Mohl. Peirce hat die Haustorienbildung durch leichten Druck und durch Einbetten in Sand erreicht und fernerhin gezeigt, daß Berührung mit Gelatine nicht genügt

(vgl. auch GERTZ). Weiterhin ist bemerkenswert, daß bei Dekapitationen schon in jüngeren Stadien als sonst diese Haustorienbildung möglich ist (ZIETZ). Es scheint hier allgemein ein Zusammenhang derart zu bestehen, daß die thigmische Reizung auf dem Wege über eine Hemmung des Längenwachstums zur Anlage der Haustorien führt und das würde wieder zu der schon genannten Erfahrung führen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß bei den Ranken die geförderte Bildung mechanisch wirksamen Gewebes nicht nur in der Ranke selber, sondern oftmals auch in den übrigen Teilen der Pflanze beobachtbar ist. Es gibt dann also eine weitreichende Erregungsleitung, die es bedingt, daß der Rankenkletterer sich viel kräftiger entwickelt, sofern die Ranken Stützen erfaßt haben. Es ist auch festgestellt worden, daß das bloße Aufbinden der Pflanzen an den Stützen nicht zu dieser günstigen Beeinflussung der Entwicklung ausreicht.

4. *Drosera.*

Auch bei *Drosera* besteht bekanntlich Berührungsreizbarkeit (Abb. 26). Wir wollen darauf nur kurz eingehen, weil die Phänomene ähnlich wie bei der viel wichtigeren Chemonastie von *Drosera* sind und daher besser bei der Besprechung dieser anderen Reizreaktion erörtert werden.

Daß die Köpfchen neben der chemischen Reizbarkeit, die sehr lange bekannt ist (vgl. Literaturhinweise bei PFEFFER), auch Tastreizbarkeit besitzen, haben deutlich PFEFFER und DARWIN erkannt. DARWIN beobachtete das Auftreten von Reaktionen schon nach der Berührung der Köpfchen durch ein 0,0008 mg schweres Haarstück. Wenn die Berührung mehrfach wiederholt wird, so tritt die Krümmung nach 10—20 sec in Erscheinung und sie ist 10—20 min nach der Reizung zu ihrem Maximum fortgeschritten. Die Notwendigkeit einer wiederholten Berührung bei schwachen Reizen ist mehrfach bestätigt gefunden worden.



Abb. 26. Verschiedene Stadien thigmotropischer und chemotropischer Krümmungsbewegungen bei *Drosera*.

Zu den Thigmoreaktionen der *Drosera* gehört auch die Krümmung der gesamten Blattfläche, die jedoch nach Berührungsreiz viel schwächer ist als nach chemischem Reiz.

In den Drüsenköpfchen der Tentakeln finden sich Fühltüpfel. Werden sie berührt, so tritt einige Zeit später eine Wachstumsbeschleunigung der Tentakelunterseite und dadurch die Krümmung ein. Die Wachstumsreaktion erfolgt nur in der Tentakelbasis, wo sich die Zone der Zellstreckung befindet. Demgemäß sind also nur wachsende Tentakeln reaktionsfähig, diese aber nicht etwa nur einmal; solange sie weiterwachsen, können sie immer wieder erneut zu Krümmungen (und anschließenden Rückkrümmungen) veranlaßt werden. Im Tentakel ist also eine Erregungsleitung von den Köpfchen zur Basis notwendig. Die Leitung setzt sich im Blatt sogar noch weiter fort, so daß auch andere Tentakeln an der Krümmung teilnehmen können. Bei diesen ist die Reaktion dann

aber meist nicht mehr rein nastisch, sondern mehr oder weniger tropistisch. Das heißt die Richtung, aus der die Erregung kommt, bestimmt die Reaktionsrichtung mit. Meist kommt es dabei zu einer Krümmung in der Richtung zwischen der rein nastischen und der durch die Angriffsrichtung der Erregung angestrebten.

Daß die Bewegungen bei direkter Reizung nastisch sind, beruht natürlich auf der Dorsiventralität der Tentakeln. Die Unterseite ist eben reaktionsfähiger. Der anderen Seite fehlt die Reaktionsfähigkeit nicht, wie sich deutlich daraus ergibt, daß sie nach einiger Zeit ebenfalls eine Wachstumsbeschleunigung durchführt und dadurch eine Rückkrümmung eintritt. Freilich könnte man hier auch an die Möglichkeit denken, daß die Rückkrümmung Folge der Krümmungsreaktion ist. Worin die unterschiedliche Reaktionsfähigkeit von Unter- und Oberseite begründet liegt, können wir nicht sagen. Es muß also auch die Möglichkeit offengelassen werden, daß nur unterschiedliche Reizleitungsgeschwindigkeiten verantwortlich sind.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß hier, ähnlich wie bei den Ranken, Erregungsvorgänge im engeren Sinne beteiligt sind. Zugunsten dieser Annahme kann auch das Auftreten von Aktionsströmen durch Reize normal physiologischer Stärke angeführt werden. Umrath beobachtete es nach dem Auflegen von Mückenlarven. Der gleiche Autor weist weiter darauf hin, daß zur Auslösung der Bewegungreaktion offenbar eine Serie von Erregungsvorgängen notwendig ist.

Dionaea verhält sich in manchem ähnlich wie *Drosera*, jedoch haben ihre Reaktionen etwas mehr den Charakter von Seismoreaktionen, so daß sie mit diesen besprochen werden.

5. Thigmoreaktionen bei sonstigen Pflanzen, insbesondere Keimlingen.

Die auffällige Reaktionsfähigkeit der Ranken und der *Drosera*-Tentakeln auf thigmische Reize stellt nur die Ausnutzung einer im Pflanzenreich allgemein verbreiteten Reaktionsfähigkeit dar. Diese Erkenntnis ist schon alt und durch viele Beobachtungen über die weite Verbreitung von thigmotropischen und thigmonastischen Krümmungen belegt worden. Schon Darwin hat den Gedanken dieser Fortentwicklung einer allgemein verbreiteten Eigenschaft in diesem Zusammenhang betont. Leclerc du Sablon hat sich ihm angeschlossen.

Zu den älteren Autoren gehören sodann Errera, Wortmann und Steyer. Die von diesen älteren Autoren beobachtete Kontaktreizbarkeit ist vor allem die der Sporangienträger von *Phycomyces*. Die Reaktion tritt bei diesem Objekt wenige Minuten nach dem Reiz auf und zwar nur in der Wachstumszone. Eine Leitung des Reizes konnte nicht gefunden werden. Kontaktreizbarkeit bei Keimlingen (Gramineen) wurde von van der Wolk und von Wilschke beschrieben, bei *Asparagus*-Keimlingen von Figdor. Sodann aber wurden die Phänomene von Stark sehr ausführlich studiert (Abb. 27—31).

Die Reizung übte Stark mit Korkstäbchen aus. Die Reaktionen waren in der Regel positiv thigmotropisch. Die Reaktionszeiten lagen zumeist zwischen etwa 10 min und 1 Std. Bei Keimlingen von *Agrostemma githago* war die Krümmung aber schon gelegentlich nach 1 min erkennbar. Auch die Reaktion selber ist hier besonders stark. Die Krümmung beginnt an der Spitze des Stengels, etwa in der Zone stärksten Zuwachses, setzt sich aber von dort weiter nach unten fort. Bei *Avena*-Koleoptilen liegt das Krümmungsmaximum in der Zuwachszone und die Krümmung beginnt dort auch (das ist natürlich ein auffälliger Gegensatz zu den phototropischen Krümmungen, die in der Spitze beginnen).

Der Reaktion folgt eine Gegenreaktion und damit eine Rückkehr in die Normallage oder sogar eine Rückkrümmung zur anderen Richtung (Abb. 29 und 30).

Auch mehrmaliges Pendeln bis zur Wiedererreichung der Normallage ist beobachtet worden.

Die Reaktionen folgen eindeutig nicht dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Je stärker der Reiz ist, um so stärker wird auch die Reaktion. Auch die Reaktionszeit nimmt mit zunehmender Reizstärke ab. Man nähert sich dabei aber mit

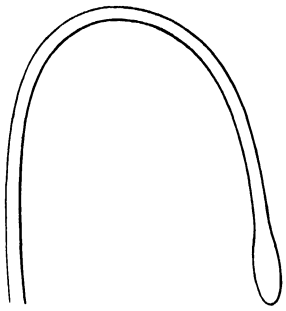


Abb. 27. *Agrostemma*-Keimlinge, 20 min nach der Berührungsreizung. (Nach STARK.)

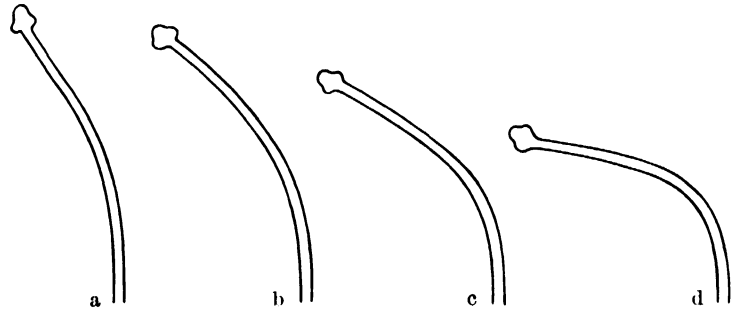


Abb. 28a–d. Krümmungsverlauf bei *Agrostemma*. a nach 10, b nach 20, c nach 30, d nach 40 min. (Nach STARK.)

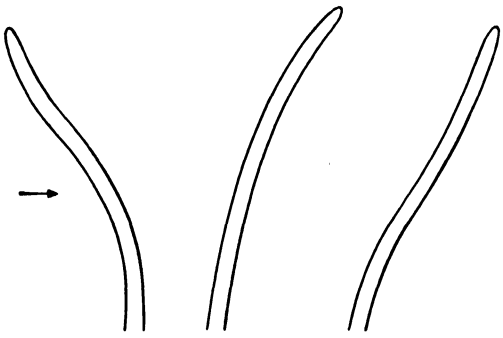


Abb. 29. *Avena*-Koleoptilen. Verschiedene Phasen der thigmotropischen Krümmung. Pfeil: Angriffsrichtung des Reizes. (Nach STARK.)

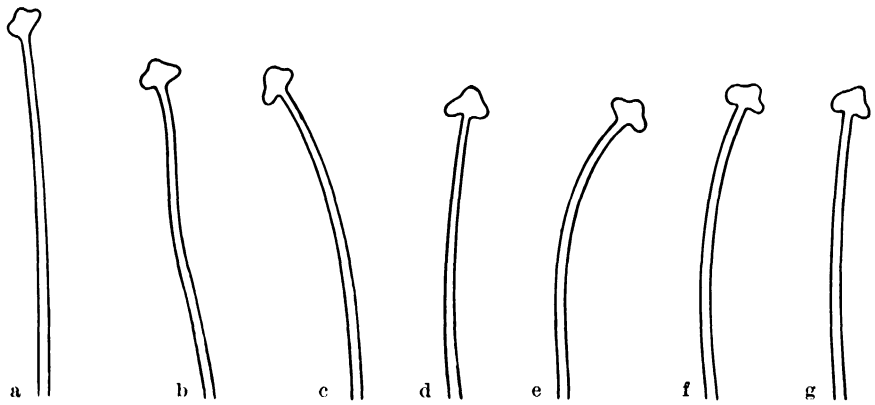


Abb. 30a–g. Keimlinge von *Ranunculus arvensis*. Pendelnde Bewegung nach einseitiger Berührungsreizung. a nach 10, b nach 20, c nach 40, d nach 60, e nach 100, f nach 200, g nach 300 min. (Nach STARK.)

zunehmender Reizstärke einem unteren Grenzwert der Reaktionszeit, der auch durch weiteren Reizzuwachs nicht unterschritten werden kann. Wie diese Abkürzung der Reaktionszeit eigentlich zu verstehen ist, ist zweifelhaft. Wenn sie wirklich ein reelles Phänomen darstellt und nicht nur durch die Messungsschwierigkeiten bedingt ist, würde aus ihr folgen, daß die Einzelzelle nicht nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert. Wir müssen sehr wohl aber auch mit der anderen Möglichkeit rechnen, daß die Einzelzelle nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz reagiert und die Abhängigkeit zwischen Reizstärke und Reaktionsgröße

sich nur daraus ergibt, daß bei stärkeren Reizen eine größere Anzahl von Zellen reagiert. Die Abkürzung der Reaktionszeit bei stärkeren Reizen würde sich dann einfach daraus ergeben, daß der Reaktionsbeginn naturgemäß schneller zu erkennen ist, wenn die angestrebte Krümmung größer ist.

Der Reaktionszuwachs mit zunehmender Reizstärke wird gemäß dem Weberschen Gesetz, auf das STARK großen Wert legt, immer geringer. STARK hat die Gültigkeit dieses Gesetzes speziell durch Reizung antagonistischer Flanken geprüft. Aus seinen

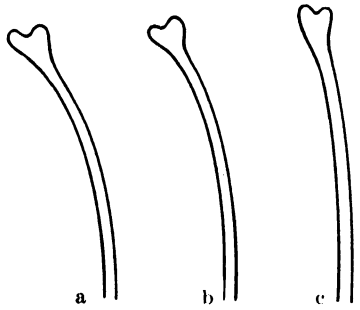


Abb. 31a—c. *Brassica*-Keimlinge. a 1mal, b 5mal, c 100mal gerieben. (Nach STARK.)

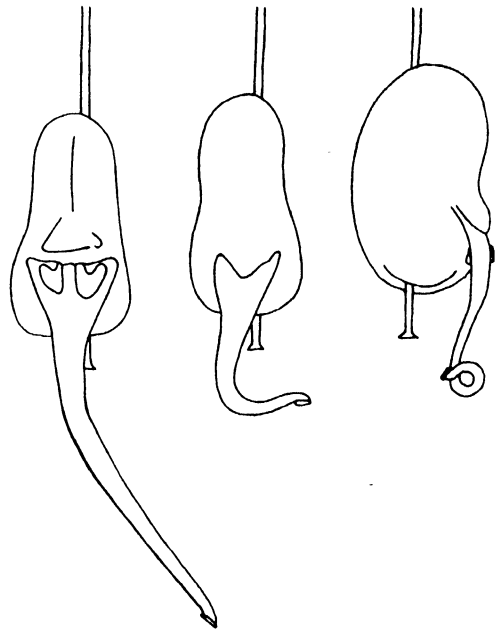


Abb. 32. Thigmotropische Krümmung einer Wurzel von *Vicia faba*. (Nach DARWIN.)

Ergebnissen kann jedenfalls geschlossen werden, daß es nicht auf die absolute Differenz der Reizstärke ankommt (vgl. das Beispiel in Tabelle 1 und 2). Wohl

Tabelle 1. *Panicum-Keimlinge, mechanische Reizung antagonistischer Flanken mit verschiedener Reizstärke (Streichzahl). Absolute Differenz = 1.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Zahl der Reagierenden	Prozentsatz der Reagierenden
1:0	40	31	78
2:1	20	11	55
5:4	44	15	34
10:9	67	21	31
20:19	14	0	0

Tabelle 2. *Wie Tabelle 1, aber absolute Differenz = 10.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Zahl der Reagierenden	Prozentsatz der Reagierenden
10:0	48	43	90
20:10	17	10	59
50:40	15	5	33
100:90	17	0	0

aber war die Reaktion bei gleichem relativem Unterschied der Reizstärken einigermaßen konstant (vgl. Tabelle 3 und 4).

Tabelle 3. *Ähnlich wie Tabelle 1. Relativer Unterschied der Reizstärken 5:4.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Zahl der Reagierenden	Prozentsatz der Reagierenden
5:4	44	15	34
10:8	17	5	30
20:16	28	8	29
50:40	15	5	33
100:80	15	1 (?)	(7)

Tabelle 4. *Wie Tabelle 3, jedoch relativer Unterschied der Reizstärken 5:1.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Zahl der Reagierenden	Prozentsatz der Reagierenden
5:1	15	12	80
10:2	28	20	71
20:4	27	20	74
50:10	14	10	81
100:20	13	11	85

STARK schließt aus diesen Zahlen, das Webersche Gesetz sei, abgesehen vom Verhalten bei sehr hohen Intensitäten, in schönster Weise verwirklicht. Gegenwärtig würden wir auf ein solches Ergebnis kaum noch großen Wert legen (vgl. S. 19ff).

Weiterhin hat STARK Versuche mit lokalisierter Reizung durchgeführt. Hier sei nur das Verhalten von Gramineen-Koleoptilen erwähnt, da diese auch sonst reizphysiologisch am besten bekannt sind und ein Vergleich interessant ist (vgl. Tabelle 5).

Tabelle 5. *Koleoptilen von Avena sativa, mechanisch gereizt (Streichzahl 20).*

Gereizte Region (4 mm)	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach					Zahl der Reaktionen
		20′	40′	60′	80′	100′	
Spitze der Koleoptile	33	0	4	5	5	5	15%
1 cm von der Spitze	54	11	28	31	32	32	59%
Basis der Koleoptile	39	10	18	22	22	22	56%
Spitze des Hypokotyls . . .	31	7	10	13	13	13	42%

Deutlich ist also nicht die Spitze am reaktionsfähigsten. Durch solche Versuche wird zugleich auch die Reizleitung nachgewiesen, und zwar erfolgt diese in beiden Richtungen. Bei verschiedenen Objekten hat sich gezeigt, daß eine Bevorzugung einer Richtung nicht nachweisbar ist. Die Leitung kann über mehrere Zentimeter (bis zu 1 dm) erfolgen. Bei *Ricinus* wurden dabei in 40 min 5 cm zurückgelegt (die Leitungsgeschwindigkeit selber ist natürlich noch geringer, weil ja in diesen 40 min auch die Reaktionszeit inbegriffen ist).

STARK fand, daß auch Reiz mit Gelatinestäbchen erfolgreich war, ebenso mit einem Wasserstrahl. Die von PFEFFER festgestellten Regeln über das Wesen der Kontaktreizbarkeit sind also nicht generell anwendbar.

Auch dekapitierte Keimlinge sind noch reaktionsfähig. Dabei ist die Reaktionsfähigkeit (bei Gramineen) sogar kaum herabgesetzt.

STARK hat weiterhin Kletterpflanzen (Ranker und Winder) geprüft. Bei Windepflanzen zeigte sich ein erhöhtes Maß von Kontaktreizbarkeit in Blattstielen und Sprossen. Bei Blattstielkletterern sind auch die Laubsprosse und Blütenstiele stark kontaktempfindlich. Bei Pflanzen mit Ranken ist die Empfindlichkeit in deren übrigen Organen nicht so erhöht wie bei Blattstielkletterern.

Schließlich sei hier noch auf den negativen Thigmotropismus der Wurzeln hingewiesen, den schon DARWIN beobachtet hat (vgl. auch WIESNER, SACHS). STARK hatte mit Wurzelkeimlingen Erfolg. Weitere Angaben hierzu liegen vor von WENT und von BREMEKAMP für Epiphyten. Die Krümmungen können hier recht langsam verlaufen. Bei Luftwurzeln von *Vanilla* ist z. B. nach EWART erst nach 1—3 Wochen eine Umschlingung fertig. Bei diesen Krümmungen ist aber übrigens nicht nur Thigmotropismus wichtig, sondern wie bei vielen anderen Luftwurzeln auch Hydrotropismus und negativer Phototropismus.

Die weite Verbreitung von Thigmotropismus wird von STARK erwähnt.

Untersuchungen über den Mechanismus der thigmotropischen Reaktionen bei den verschiedenartigen Keimpflanzen usw. fehlen. Daß es sich um Wachstumsreaktionen handelt, darf als sicher gelten. In einzelnen Fällen könnten aber auch Turgorschwankungen beteiligt sein.

Experimentelle Ansätze zur Beantwortung dieser Fragen finden sich bei BOSE. Er beobachtete, daß direkte Reizung elektrischer oder mechanischer Natur zunächst eine Kontraktion bedingt, als deren Nachwirkung bei schwacher Reizung dann eine Beschleunigung des Wachstums eintritt. Bei indirekter Reizung (d. h.

wenn die reagierende Zone nur durch Reizleitung beeinflußt wird) erfolgt nur die Wachstumsbeschleunigung (oder Turgorerhöhung). Bei *Zephyrantes* fand STARK folgende Werte nach Reibung der Sprosse:

Normale Wachstumsrate	0,18 μ/sec
Sofort nach der Reizung	0,11 μ/sec
15 min nach der Reizung	0,14 μ/sec
60 min nach der Reizung	0,18 μ/sec

Eine neuere Untersuchung von IDLE zeigt, wie leicht die Wachstumsgeschwindigkeit von Keimlingen durch Berührungsreize modifiziert werden kann. Mit

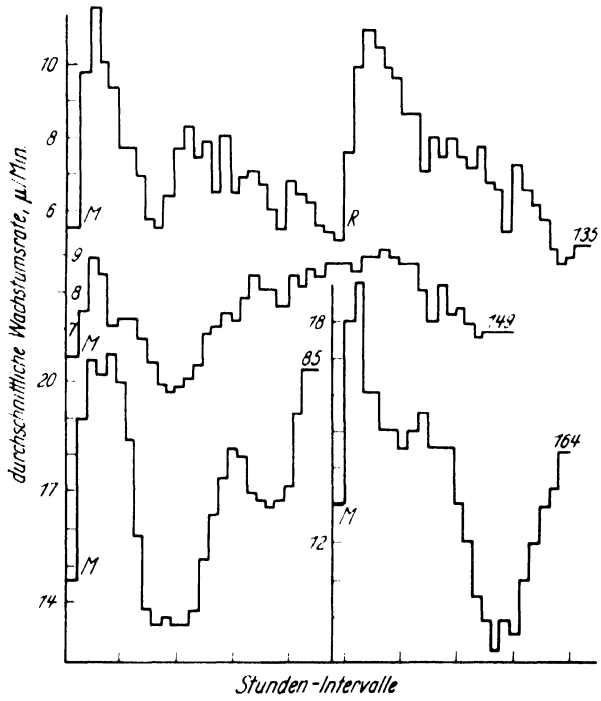


Abb. 33. Wachstumsreaktion von *Vicia faba*-Keimsprossen beim Montieren der Pflanzen an das Auxanometer (*M*) bzw. beim erneuten Ansetzen an das Gerät (*R*). Abszisse: Stunden. Ordinate: Wachstumsrate μ/min. Die Zahlen 135, 149, 85 und 164 sind Versuchsnummern. (Nach IDLE.)

einem hochempfindlichen Auxanometer wurden Kurven der in Abb. 33 dargestellten Art gewonnen. Man erkennt, daß die mit dem Montieren am Auxanometer verbundenen mechanischen Beeinflussungen der Pflanze (*M*) ebenso auch das Neuansetzen zunächst zu Wachstumshemmungen führen, die erst nach 4 bis 5 Std ausklingen.

Natürlich können alle Übergänge zwischen thigmischer und traumatischer Reizung bestehen, so daß wir zur Deutung des Mechanismus der Thigmoreaktionen sowohl auf das an anderer Stelle über den Traumatotropismus als auch auf das über den Thigmotropismus von Ranken und *Drosera* Genannte verweisen dürfen.

Häufig ist nachgewiesen worden (vgl. S. 24ff.), daß an den verschiedensten Pflanzenteilen Erregungsvorgänge im engeren Sinne mit Aktionsströmen möglich sind. So dürfen wir mit einer wichtigen Beteiligung solcher Erregungsvorgänge rechnen. Die Zunahme der Reizreaktion mit zunehmender Reizstärke schließt die Beteiligung von Erregungen, die dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen, nicht aus. Wir haben schon darauf hingewiesen, daß eine solche Beziehung schon dadurch entstehen kann, daß je nach der Reizstärke die Anzahl der reagierenden Zellen unterschiedlich sein kann. STARK hat sich auch ausführlich mit der Gültigkeit des Resultantengesetzes beim Haptotropismus beschäftigt. In der Regel

findet er eine sehr weitgehende Gültigkeit dieses Gesetzes. An allgemein physiologisch interessanten Ergebnissen ist aber durch diese Untersuchungen kaum etwas herausgekommen, so daß wir uns mit diesem Hinweis begnügen dürfen.

Literatur.

Baillon, H.: I. La sensibilité des plantes. Rev. Sci., Sér. III **15**, 52, 221 (1888). — Bose, J. Ch.: Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **2**, 288—300 (1919). — Bose, J. Ch., and N. N. Sen Gupta: Action of stimulus on vegetable tissues. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **1**, 31—42 (1918). — Bremekamp, C. E. B.: On hydrotropism and thigmotropism of roots. S. Afric. J. Sci. **21**, 258—264 (1924). — Bünning, E., u. C. Lemppenau: Über die Wirkung mechanischer und photischer Reize auf die Gewebe- und Organbildung von *Mimosa pudica*. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 10—18 (1954).

Correns, C.: Zur Physiologie der Ranken. Bot. Ztg. **54**, 1—20 (1896).

Darwin, Ch.: Die Bewegungen und Lebenweise kletternder Pflanzen. Stuttgart 1876. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881. — Dutrochet, M.: Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de la phénomène. Ann. des Sci. natur. Sér. III, Bot. **2**, 156—167 (1844).

Errera, L.: Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von *Phycomyces*. Bot. Ztg **42**, 529—543 (1884). — Ewart, A. E.: On contact irritability. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **15**, 187—242 (1898).

Figdor, W.: Über die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturwiss Kl. I. Abt. **124**, 353—375 (1915). — Fitting, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jb. wiss. Bot. **38**, 545—634 (1903). — Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei Mimosa. Jb. wiss. bot. **39**, 424—526 (1903).

Gertz, O.: Untersuchungen über die Haustorienbildung bei *Cuscuta*. Zbl. Bakter. II **51**, 287—313 (1920).

Haag, L., u. G. Timmermann: Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 178—187 (1948).

Idle, D. B.: Studies in extension growth. I. A new contact auxanometer. J. of Exper. Bot. **7**, 347—361 (1956).

Leclerc du Sablon: Recherches sur l'enroulement des vrilles. Ann. des Sci. natur., Bot., Sér. VII **5**, 5—50 (1887).

MacDougal, D. T.: I. The tendrils of *Passiflora coerulea*. Bot. Gaz. **17**, 205—212 (1892); **18**, 123—129 (1893). — II. The mechanism of curvature of tendrils. Ann. of Bot. **10**, 373—402 (1896). — Über die Mechanik der Windungs- und Krümmungsbewegungen der Ranken. Ber. dtsch. Bot. Ges. **14**, 151—154 (1896). — IV. A contribution to the physiology of tendrils. Bull. Torrey Bot. Club **25**, 65—72 (1898). — V. The physiology of tendrils. Bot. Zbl. **66**, 145—146 (1896). — VII. Inter-twining of tendrils. Bot. Gaz. **18**, 345, 396—397 (1893). — Mohl, H.: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, S. 66 u. 69. Tübingen 1827.

Palm, L.: Über das Winden der Pflanezn. Tübingen 1827. — Peirce, C. J.: On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasits. Ann. of Bot. **7**, 291—327 (1893). — Penkallow, D. P.: I. Mechanism of movement in *Cucurbita*, *Vitis* and *Robinia*. Trans. Roy. Soc. Canada **4**, Sect. 4, 84—93 (1887). — Pfeffer, W.: Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 483—535 (1885). — Pflanzenphysiologie, Bd. 2. 2. Aufl. Leipzig 1904.

Sachs, J.: Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 385—474 (1874). — Stark, P.: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jb. wiss. Bot. **57**, 189—320 (1916). — Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jb. wiss. Bot. **57**, 461—552 (1917). — Über die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bei den haptotropischen Reaktionen von Koleoptilen und Keimstengeln. Jb. wiss. Bot. **58**, 459—473 (1919). — Das Resultantengesetz beim Haptotropismus. Jb. wiss. Bot. **58**, 475—524 (1919). — Weitere Untersuchungen über das Resultantengesetz beim Haptotropismus. Jb. wiss. Bot. **61**, 126—167 (1922). — Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Licht neuerer Erfahrungen. Erg. Biol. **2**, 1—94 (1927). — Steyer, K.: Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. Diss. Pegau 1901. — Stiefel, S.: Über Erregungsvorgänge bei der Einwirkung von photischen und mechanischen Reizen auf *Coprinus*-Fruchtkörper. Planta (Berl.) **40**, 301—312 (1952).

Umrath, K.: Über die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **7**, 174—207 (1929). — Über die elektrischen Erscheinungen bei thigmischer Reizung der Ranken von

Cucumis. Planta (Berl.) **23**, 47—50 (1934). — Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. Erg. Biol. **14**, 1—142 (1937).

VRIES, H. DE: I. Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 302—316 (1874). — II. Über die inneren Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe. Vorl. Mitt. Bot. Ztg **37**, 830—838 (1879). — III. Over de bewegingen der ranken van *Sicyos*. Versl. Meded. Akad. Wetensch. Amsterd., Ser. II **15**, 51—175 (1880). — IV. Sur l'injection des vrilles comme moyen d'accélérer leurs mouvements. Arch. néerl. **15**, 269—295 (1880).

WENT, F A. F. C.: Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **12**, 1—72 (1894). — WIESNER, J.: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881. — WILSCHKE, A.: Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **122**, 65—110 (1913). — WOLK, P. C. VAN DER: Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. Versl. Akad. Wetensch. Amsterd. **1911**, 258—273. — WORTMANN, J.: Theorie des Windens. Bot. Ztg **44**, 273—283, 289—298, 305—316, 329—338, 345—355, 361—366 (1886). — Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Ztg **45**, 785—794, 801—812, 817—826, 833—843 (1887).

ZELTNER, H.: Über Elektronastie und andere Reizbewegungen der Ranken. Z. Bot. **25**, 97—172 (1932).

Chloroplastenbewegung.

Von

W. Haupt.

Mit 17 Abbildungen.

Die Plastiden sind zu gerichteten Ortsveränderungen innerhalb der Zelle befähigt; insbesondere ist die Lage der Chloroplasten vom *Licht* abhängig. In den folgenden Ausführungen wird sich jedoch zeigen, daß es in diesem Falle praktisch unmöglich ist, den Einfluß eines einzigen Faktors getrennt von den übrigen zu analysieren, so daß sich die Notwendigkeit ergibt, den gesamten Komplex der Plastidenbewegung (mit Ausnahme des Bewegungs*mechanismus*) hier zu behandeln. Dem Rahmen entsprechend, in dem dieser Abschnitt erscheint, wird jedoch das Hauptgewicht auf die Phototaxis gelegt.

Die lichtbedingten Chloroplastenbewegungen sind häufig von ausgeprägten Formveränderungen derselben begleitet. Deshalb sollen in einem Anhang auch diese Reaktionen behandelt werden.

Die Abhängigkeit der Chloroplasten*lagerung* vom Licht untersuchte erstmalig Böhm (1856), während die entsprechende Abhängigkeit der Chloroplasten*gestalt* seit der Arbeit von Micheli (1867) bekannt ist. Im übrigen kann bezüglich der Geschichte dieser Probleme bis zum Beginn unseres Jahrhunderts auf die umfassende Monographie von Senn (1908)[1] verwiesen werden, in der die gesamte einschlägige Literatur so gründlich verarbeitet ist, daß sich ein Eingehen auf den größten Teil derselben hier erübrigt.

1. Phototaxis.

a) Übersicht der Phänomene, Definitionen.

Die Grundphänomene der lichtbedingten Bewegungen der Chloroplasten bestehen darin, daß diese Zellbestandteile bei mittlerer Intensität eine andere Lage innerhalb der Zelle einnehmen als bei völliger Dunkelheit und daß eine weitere Steigerung der Beleuchtungsstärke (etwa durch direkte Besonnung) eine nochmalige Verlagerung bewirkt. Unter bestimmten Umständen ist dabei eine Beziehung zur Lichtrichtung oder zur Intensitätsverteilung des Lichtes in der Zelle unmittelbar zu erkennen, während in anderen Fällen die zu jeder Lichtbedingung gehörende Chloroplastenlage vom Bau der Zelle bestimmt zu werden scheint. Die hierbei erreichten Chloroplastenverteilungen sollen vorläufig als Dunkel-, Schwachlicht- und Starklichtlage bezeichnet werden.

Die Phototaxis der Chloroplasten kommt fast in allen Pflanzengruppen vor und äußert sich dementsprechend in den verschiedensten Modifikationen. Senn, der diese morphologische Mannigfaltigkeit auf wenige Typen reduzierte[2], konnte

[1] Wird Senn ohne Jahreszahl zitiert, so ist stets diese Monographie gemeint.

[2] Es würde den Rahmen dieser Abhandlung sprengen, wenn diese Typisierung hier zum wiederholten Male referiert würde; doch muß darauf hingewiesen werden, daß die meisten zusammenfassenden Darstellungen nur die 7 Typen erwähnen, die Senn in seiner Monographie (1908) aufgestellt hatte, während der später von diesem Autor hinzugefügte „*Striatella*typ" (Senn 1919) unberücksichtigt blieb. Vgl. hierzu etwa Schürhoff (1924), Jost (1933) oder Küster (1956).

nachweisen, daß die Unterschiede zwischen den Typen weniger in unterschiedlichem Reaktionsvermögen der Chloroplasten zu suchen sind, als vielmehr in unterschiedlichen optischen Verhältnissen der Zellen. *Physiologisch* gesehen dürfte somit diese Typisierung mindestens teilweise heute nur noch historisches Interesse haben, während sie in *morphologischer* Sicht selbstverständlich ihren Wert behält.

Gemeinsam ist den meisten dieser Typen, daß in Schwachlichtlage die Chloroplasten die stärkstbeleuchteten Stellen der Zelle besetzen, in Starklichtlage dagegen gerade die schwächstbeleuchteten Stellen. Daher befinden sie sich im ersten Falle je nach den optischen Verhältnissen in der Zelle entweder an beiden senkrecht zur Lichtrichtung orientierten Zellwänden (Diastrophe; Normalfall beim *Funaria*-, Mesophyll-, *Vaucheria*-Typ; Abb. 1a) oder nur an der rückwärtigen

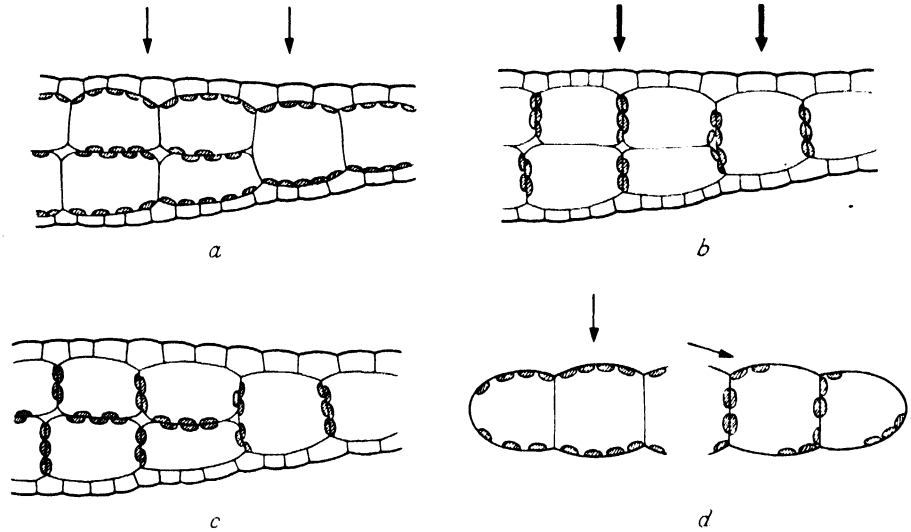


Abb. 1a—d. Schematische Darstellung typischer Chloroplastenanordnungen. Die Pfeile geben die Lichtrichtung an. a *Lemna*, Sproß quer, Schwachlicht; b desgleichen, Starklicht; c desgleichen, Dunkelheit; d *Ceratopteris*, Prothallium quer, Schwachlicht von oben bzw. von links. (Nach STAHL 1880, leicht verändert.)

Wand (Escharostrophe = Brennpunktlage; *Chromulina*typ, insbesondere in Epidermiszellen von *Selaginella*) bzw. an der vorderseitigen (Antistrophe; *Chromulina*typ unter bestimmten Bedingungen, *Dictyota* und andere Braunalgen, *Eremosphaera*typ) — auf die komplizierten Verhältnisse im Palisadenparenchym kann hier nicht eingegangen werden. In Starklichtlage dagegen sammeln sich die Chloroplasten meist an den Zellwänden, die parallel zur Lichtrichtung verlaufen (Parastrophe; Abb. 1b). Allerdings wird diese Starklichtlage häufig nach kurzer Zeit schon durch eine Chloroplastenanordnung ersetzt, die in einer ± unregelmäßigen Zusammenballung an einer oder mehreren Stellen der Zelle besteht. Diese Ballungen, die meist keine Beziehungen mehr zur Intensitätsverteilung des Lichtes erkennen lassen, können wohl als Ausdruck beginnender Plasmaschädigung gelten und sollen im folgenden unberücksichtigt bleiben; sie wurden neuerdings wieder von ZURZYCKI [12] im Zusammenhang mit anderen Schädigungen durch zu intensives Licht untersucht.

In mehrschichtigen Geweben komplizieren sich die Verhältnisse insofern, als an den lufterfüllten Intercellularen Totalreflexion eintritt und dadurch die dahinterliegenden Zellpartien wenig Licht erhalten; solche Verhältnisse spiegeln sich dann wider in Abweichungen von der zunächst erwarteten Chloroplastenverteilung.

Die Abhängigkeit von der Intensitätsverteilung des Lichtes läßt sich leicht nachweisen durch Abänderung der Lichtrichtung (Abb. 1d; STAHL 1880, FRANK 1871), aber auch durch experimentelle Änderung der optischen Verhältnisse (etwa

indem die umgebende Luft durch Wasser ersetzt und dadurch die Strahlenbrechung an der Grenze Außenwelt-Zelle wesentlich modifiziert wird[1]). Darüber hinaus aber gibt es auch Fälle, in denen die Kenntnis der Intensitätsverteilung in der Zelle nicht ausreicht, um die Chloroplastenverteilungen zu erklären. Hierzu gehört die Bevorzugung der freien Wände (Wände, die an die Außenwelt bzw. an Intercellularen grenzen) bei Schwachlichtlage (Epistrophe; Mesophylltyp) bzw. der Fugenwände (an Nachbarzellen grenzende Zellwände) in Starklichtlage, sofern die Intensitätsverteilung des Lichtes in der Zelle eine solche Bevorzugung zuläßt oder sofern die Intensitätsdifferenzen in der Zelle so gering sind, daß sie für die Chloroplastenverteilung ohne Bedeutung bleiben. Hierher gehört als Extremfall auch der *Striatella*typ, bei dem die Chloroplastenverteilung ausschließlich von inneren Faktoren gerichtet wird und der somit physiologisch eine Sonderstellung einnimmt (in Schwachlicht: alle Chloroplasten an der Peripherie = Peristrophe; in Starklicht und ebenso in Dunkelheit: alle Chloroplasten zentral um den Zellkern versammelt = Karyostrophe).

Die Dunkellage wird naturgemäß bei allen Typen ausschließlich von inneren Faktoren gerichtet; sie besteht in einer gleichmäßigen Verteilung über die ganze Oberfläche (*Vaucheria*typ), in einer Ansammlung um den Kern (*Eremosphaera-*, *Striatella*typ) oder in einem Aufsuchen der Fugenwände (Apostrophe; *Funaria-*, Mesophylltyp), wobei häufig nur solche Fugenwände besetzt werden, die an gleichartige Nachbarzellen grenzen (*Dictyota*, *Lemna*; Abb. 1c). Daß unter diesen Umständen in früheren Zeiten häufig die Starklicht- mit der Dunkellage verwechselt oder identifiziert wurde (FRANK 1872; „Positive und negative Apostrophe" bei LINSBAUER und ABRANOWICZ 1909), nimmt nicht wunder; doch genügt ein Blick auf die Verhältnisse bei abgeänderter Beleuchtungsrichtung sowie eine genaue Beachtung der randlichen Zellen, um die Identität beider Chloroplastenlagen eindeutig auszuschließen. Insbesondere muß auch auf die mehrschichtigen Parenchyme (Beispiel *Lemna*) verwiesen werden, in denen Fugenwände senkrecht zur normalen Lichtrichtung vorkommen, die demgemäß wohl in Dunkel-, nicht aber in Starklichtlage besetzt werden (STAHL 1880, SENN 1908; vgl. Abb. 1b u. c).

Eine abweichende Stellung nimmt die Alge *Mougeotia* mit ihrem plattenförmigen Chloroplasten ein, der nicht durch die Intensitätsverteilung in der Zelle zur Lageveränderung veranlaßt wird, sondern der sich je nach Beleuchtungsstärke senkrecht oder parallel zur Lichtrichtung stellt (Flächen- oder Profilstellung); es erscheint daher gerechtfertigt, dieses Verhalten in einem besonderen Abschnitt etwas ausführlicher zu besprechen (s. unter 1e, S. 299).

Im Hinblick auf die weitgehende physiologische Übereinstimmung der meisten Reaktionstypen erscheint es bei einer physiologischen Betrachtung der Chloroplastenbewegung nicht angebracht, die im vorhergehenden kurz erwähnten, mit „-strophe" gebildeten Bezeichnungen für die Chloroplastenverteilungen zu verwenden, die von Objekt zu Objekt wechseln; statt dessen sollen im folgenden auch weiterhin die mehr physiologischen Begriffe „Dunkellage", „Schwachlichtlage" und „Starklichtlage" benützt werden[2]. Dementsprechend soll die Bewegung, die zu diesen Lagen als Endzustand führt, als „Dunkel-", „Schwachlicht-" bzw. „Starklichtbewegung" bezeichnet werden. Dieses Verfahren erscheint weniger bedenklich als etwa eine durchgehende Anwendung von „Epistrophe" für jede Schwachlichtlage, auch wenn es in Wirklichkeit eine Diastrophe ist (vgl. ZURZYCKA [2] und ZURZYCKI [6], die jedoch ausdrücklich darauf hinweisen, daß sie bei *Lemna* unter Epistrophe eigentlich Diastrophe verstehen). Die Verwendung der Begriffe „Lichtstellung" und „Schattenstellung" für Stark- und Schwachlichtlage (BIEBL 1955) könnte dagegen leicht zu Verwechslungen mit der Dunkellage führen. Weiterhin wird darauf verzichtet, im folgenden die Begriffe

[1] Eine solche Änderung der Lichtbrechungsverhältnisse kann sogar in einzelnen Fällen durch Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen des Zellinhalts unter verschiedenen Lebensbedingungen hervorgerufen werden (SENN 1908 an *Hormidium*).

[2] Ob eine solche Vereinheitlichung endgültig zulässig ist, kann noch nicht entschieden werden; vgl. hierzu S. 288.

„positive und negative Phototaxis" zu verwenden, da trotz der Befunde von MOSEBACH (1958) die Berechtigung einer so weitgehenden Parallelisierung mit der Phototaxis freibeweglicher Organismen noch fraglich erscheint. Eine Begründung hierfür wird aus dem letzten Abschnitt hervorgehen.

b) Methodische Fragen.

Untersuchungen über den Verlauf der Chloroplastenbewegung sowie deren Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren erfordern eine Maßzahl, mit deren Hilfe die jeweilige Chloroplastenlage quantitativ angegeben werden kann. Grundsätzlich läßt sich eine solche Maßzahl auf zweierlei Weise gewinnen: Direkt durch Auszählen der in einer bestimmten Lage befindlichen Chloroplasten (etwa in Vorderwandlage), wobei diese Zahl zweckmäßigerweise dann auf die Gesamtzahl der Chloroplasten bezogen wird (so schon SENN 1908, aber besondere VOERKEL 1934, sowie ZURZYCKA und ZURZYCKI [1]), oder indirekt, indem die Wirkung der Chloroplastenverlagerung auf die Lichtdurchlässigkeit ausgenutzt wird — die Unterschiede in der Lichttransmission werden dann entweder photoelektrisch gemessen (BIEBL 1954, 1955; ZURZYCKI [13]) oder durch Schwärzung von Photopapier festgehalten (BABUŠKIN [3]). Die indirekte Methode hat den Vorteil der Einfachheit und Schnelligkeit, es wird gewissermaßen über die Reaktion der Chloroplasten in vielen Zellen integriert[1], während die direkte Methode zwar mühsamer, aber ohne Zweifel sehr viel exakter ist und außer einem Mittelwert (bei Auswertung hinreichend vieler Zellen) zugleich einen Begriff über das Ausmaß der Streuung geben kann.

Diese so oder so gewonnene Maßzahl eignet sich dann auch für graphische Darstellungen, in denen etwa volle Schwachlichtlage durch die Zahl 100, volle Starklicht- oder Dunkellage durch die Zahl 0 angegeben werden kann. Nach diesem Prinzip sind die im folgenden abgebildeten Kurven konstruiert.

Darüber hinaus ist neuerdings auch die Beobachtung und Analyse der Bewegung einzelner Chloroplasten möglich, seit ZURZYCKI und ZURZYCKA [7 und 11] die kinematographische Technik in den Dienst dieser Untersuchungen gestellt haben. Eine sinnvolle Kombination aller Methoden kann den gewonnenen Ergebnissen eine erhebliche Sicherheit verleihen (ZURZYCKI und ZURZYCKA [11 und 13]).

c) Die Verlagerung der Chloroplasten unter dem Einfluß von Licht und Dunkel.

Der Verlauf der Bewegung.

Wie weiter unten zu besprechen ist, gehört unter gegebenen Versuchsbedingungen zu einer bestimmten Beleuchtungsstärke eine bestimmte Chloroplastenlage. Wird nun die Intensität abgeändert, so verlagern sich die Chloroplasten solange, bis sie die der neuen Intensität entsprechende Lage eingenommen haben. Das bedeutet aber nicht, daß sie nun in der neuen Lage unbeweglich bleiben, vielmehr ist das Gleichgewicht ein dynamisches. So beobachteten LINSBAUER und ABRANOWIZC (1909) in vollendeter Starklichtlage noch Chloroplastenbewegung entlang den Fugenwänden, und ZURZYCKA und ZURZYCKI [5] fanden in unvollständiger Schwachlichtlage einen ständigen Wechsel zwischen den an den Flächen- und den an den Profilwänden liegenden Chloroplasten, wobei nur das Verhältnis derselben konstant blieb.

Wenn sich die Bewegung zwischen Dunkel- und Schwachlichtlage (und umgekehrt) oder zwischen Schwachlicht- und Starklichtlage (und umgekehrt) abspielt, verläuft die Bewegung statistisch betrachtet auf direktem Wege, d. h. der Prozentsatz der in Schwachlichtlage befindlichen Chloroplasten nimmt stetig zu

[1] Zur Kritik an dieser Methode vgl. jedoch S. 307f.

bzw. ab (als Modellbeispiel sind hier die übersichtlichen Verhältnisse von *Funaria* oder *Lemna* gewählt). Dabei nimmt die Bewegung von der Schwachlicht- zur Dunkellage (die „Dunkelbewegung") eine Sonderstellung ein, indem sie nicht sofort mit dem Verdunkeln beginnt, sondern erst nach einer gewissen Latenzzeit, während die übrigen Bewegungen unmittelbar nach erfolgtem Beleuchtungswechsel einsetzen (Zurzycka und Zurzycki [1]; die Latenzzeit der Dunkelbewegung hatte auch schon Voerkel beobachtet).

Auch beim Übergang von Dunkel- zu Starklichtlage erfolgt die Bewegung auf dem direkten Wege (da bei dem daraufhin untersuchten Objekt *Lemna* die Dunkel- und die Starklichtlage fast gleich ist, findet überhaupt nur eine geringfügige Verlagerung statt), im umgekehrten Falle jedoch, bei plötzlicher Verdunkelung in Starklichtlage, müssen die Chloroplasten nach Zurzycka und Zurzycki [5] erst volle Schwachlichtlage durchlaufen, ehe sie Dunkellage einnehmen können (vgl. Abb. 4a und c, S. 286). Dieses eigenartige Verhalten ist im Zusammenhang mit der eben erwähnten Latenzzeit der Dunkelbewegung verständlicher und könnte so gedeutet werden, daß zunächst die Verdunkelung nur als Lichtschwächung wirkt (Schwachlichtbewegung); erst nach Ablauf der Latenzzeit kann der eigentliche „Dunkelreiz" wirksam werden und die Dunkelbewegung auslösen. Damit wäre jedoch eine Nachwirkung der Belichtung postuliert, die die Chloroplasten dorthin dirigiert, wo vorher das Plasma am stärksten beleuchtet war. Eine derartige Nachwirkung der Belichtung konnte allerdings bisher noch nicht exakt bewiesen werden; an *Funaria* fand Voerkel, daß die begonnene Schwachlichtbewegung sofort unterbleibt, wenn die Pflanzen verdunkelt werden, während Senn noch eine sehr geringfügige Fortsetzung dieser Bewegung beobachtete (vgl. jedoch *Mougeotia* unter c, S. 301).

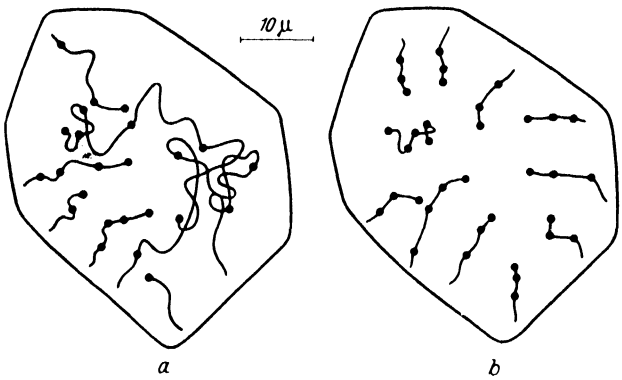


Abb. 2a u. b. Bewegung einzelner Chloroplasten innerhalb der Zelle, a bei der Starklichtbewegung (im Bild zentrifugal); b bei der Rückkehr zur Schwachlichtlage (zentripetal). Die Punkte sind in Abständen von je 5 min gezeichnet. (Nach Zurzycka und Zurzycki [11].)

Wird nun nicht die Gesamtheit der Chloroplasten, sondern der einzelne Chloroplast in seiner Bewegung verfolgt, so verläuft diese durchaus nicht in allen Fällen direkt, d. h. auf dem kürzesten Wege, wie man ursprünglich zu beobachten glaubte (Linsbauer und Abranowicz). Die kinematographischen Zeitrafferaufnahmen von Zurzycki und Zurzycka [7 und 11] zeigen eindrucksvoll den ständigen Wechsel von Richtung und Geschwindigkeit während der Starklichtbewegung, im Gegensatz zur umgekehrt verlaufenden Verlagerung, die tatsächlich weitgehend direkt zu verlaufen scheint (vgl. Abb. 2)[1]. Deshalb kann aus einem Vergleich der *Reaktions*geschwindigkeiten (statistisch erfaßbare Geschwin-

[1] Die Unabhängigkeit der einzelnen Chloroplasten voneinander in ihrer Bewegung, wie sie aus den schematischen Bewegungsbildern der Abb. 2 hervorgeht, gilt nur für die Gesamtbewegung; wird dagegen die momentane Bewegungsrichtung jedes Chloroplasten zu einem bestimmten Zeitpunkt registriert, so finden sich interessanterweise stets Gruppen von Chloroplasten mit gleicher Bewegungsrichtung. Diese Gruppenbildung ist jedoch nur temporär und einem ständigen Wechsel unterworfen. Für die Frage nach der Bewegungsmechanik dürfte diese Beobachtung von Zurzycka und Zurzycki [11] von größter Bedeutung sein (vgl. den entsprechenden Artikel im zweiten Teil dieses Handbuchbandes).

digkeit des Wechsels zwischen verschiedenen Chloroplastenlagen) nicht ohne weiteres ein Schluß auf die individuelle *Verlagerungs*geschwindigkeit des einzelnen Chloroplasten gezogen werden. So fanden ZURZYCKA und ZURZYCKI [11] unter bestimmten Bedingungen beim Wechsel zwischen Starklicht- und Schwachlichtlage für die Starklichtbewegung zwar eine 3fach höhere individuelle Verlagerungsgeschwindigkeit als in umgekehrter Richtung; trotzdem war die statistische Reaktionsgeschwindigkeit noch etwas geringer als bei der Schwachlichtbewegung, bedingt durch die wesentlich kompliziertere Bewegungsbahn. Auf diese Unterschiede wird noch verschiedentlich hinzuweisen sein. Die Absolutgeschwindigkeit eines Chloroplasten ist je nach Objekt außerordentlich verschieden und wurde von den genannten Autoren [11] kinematographisch für *Funaria* (Starklichtbewegung) zu durchschnittlich 4 mμ/sec, für *Elodea* zu durchschnittlich 420 mμ/sec ermittelt, wobei kurzzeitige Maximalgeschwindigkeiten von 27 bzw. 5600 mμ/sec gemessen werden konnten (damit wird im letztgenannten Falle gerade die Größenordnung der Plasmaströmung erreicht).

Daß bei particller Beleuchtung der Zelle nur die vom Licht getroffenen Chloroplasten mit Starklichtbewegung reagieren, wie SENN z. B. an *Eremosphaera* zeigen konnte, ist nach dem eingangs genannten Prinzip eigentlich selbstverständlich, nach dem die Chloroplasten bei Starklicht die Stellen intensivster Beleuchtung fliehen (erst recht ist es dann selbstverständlich, daß eine Reizübertragung auf die Nachbarzellen nicht erfolgt; SENN, S. 81). Ebenso ist es nicht verwunderlich, daß bei *Vaucheria* nur in dem Bereich der schlauchförmigen Zelle Schwachlicht- oder Starklichtlage eingenommen wird, der von der entsprechenden Beleuchtungsstärke getroffen wird. Immerhin ist es bemerkenswert, daß bei dieser Alge bei Partialbeleuchtung mit Schwachlicht die Chloroplasten auch aus dem benachbarten verdunkelten Abschnitt in den beleuchteten Teil wandern, während aber bei örtlich begrenzter Starklichtwirkung die Chloroplasten im beleuchteten Abschnitt Starklichtlage einnehmen ohne diesen zu verlassen. Um so erstaunlicher ist der Befund von SENN (1919), daß bei einer Anzahl von Meeresdiatomeen die *Gesamtheit* der Chloroplasten auf *partielle* Beleuchtung mit Stark- oder Schwachlicht einheitlich reagiert (s. S. 301).

Im folgenden wird sich zeigen, daß die durch verschiedene Beleuchtungsstärken ausgelösten, in entgegengesetztem Sinne verlaufenden Bewegungen auf ganz verschiedenen physiologischen Grundlagen beruhen. Die Starklicht- oder die Dunkelbewegung ist also nicht einfach eine negative Schwachlichtbewegung.

Daß aber auch die Starklichtlage nicht einfach eine durch überoptimale Beleuchtung hervorgerufene Dunkellage ist, wurde bereits hervorgehoben; experimentelle Beweise hierfür finden sich bei SENN (1908). Aber auch die physiologische Analyse der letzten Jahre ergab (neben Übereinstimmungen) wichtige Verschiedenheiten zwischen Starklicht- und Dunkellage, die im folgenden noch zu besprechen sind.

Die früher vertretene Auffassung, daß die einzelnen Chloroplasten stets in Schwachlichtlage Flächenstellung, in Starklichtlage dagegen Profilstellung zur Lichtrichtung einnehmen müssen (STAHL 1880), hat sich nicht bestätigt. Zwar ist dies in sehr vielen Fällen die Regel, weil die am stärksten beleuchtete Zellpartie von den Lichtstrahlen meist $\pm$ senkrecht zur Zellwand (und damit zum Plasmaschlauch) getroffen wird. SENN konnte jedoch nachweisen, daß im Palisadenparenchym unter normalen Bedingungen die am stärksten beleuchteten Zellpartien schräg einfallendes Licht erhalten und damit auch der einzelne Chloroplast sich schräg zur Lichtrichtung stellt. Außerdem fand SENN an *Funaria* unter geeigneten experimentellen Bedingungen Schwachlichtlage mit Profilstellung des Einzelchloroplasten und umgekehrt. Auch auf eine andere Auffassung der früheren Autoren braucht heute kaum mehr eingegangen zu werden, daß nämlich allein die Lichtrichtung und nicht das durch diese hervorgerufene Intensitätsgefälle für die Verlagerungsrichtung verantwortlich ist (vgl. hierzu nur die Wanderung in Brennpunktlage, also gerade von der Lichtquelle weg). Fraglich bleibt dabei nur, ob es auf das Intensitätsgefälle im *Chloroplasten* oder im *Cytoplasma* ankommt, ein Problem, das erst im letzten Abschnitt diskutiert werden soll (s. S. 314).

Die Lichtquantität.

Zunächst müssen die bisher verwendeten Begriffe „Schwachlicht" und „Starklicht" genauer definiert werden. Den früheren Untersuchern genügte für die Praxis, daß Schwachlichtlage durch diffuses Himmelslicht, Starklichtlage durch direkte Besonnung hervorgerufen wird. Exakte Angaben über die hierbei wirksamen Weißlichtintensitäten finden sich unter anderen bei MOSEBACH (1958) sowie in den Arbeiten von ZURZYCKI. So kann z. B. volle Schwachlichtlage bei der sehr empfindlichen *Lemna trisulca* bereits bei Beleuchtungsstärken von 10 Lux erreicht werden (ZURZYCKA und ZURZYCKI [5]), während für die Auslösung der Starklichtbewegung im Durchschnitt 1000—20000 Lux erforderlich sind (ZURZYCKI [6]; ZURZYCKI und ZURZYCKA [9]; MOSEBACH [2]; BIEBL 1954); einige Werte sind in Tabelle 1 beigefügt. Aus dieser Zusammenstellung geht schon hervor, daß die Empfindlichkeit der einzelnen Versuchsobjekte sehr verschieden ist (abgesehen von den Unterschieden, die bei ein und demselben Objekt unter der Einwirkung äußerer Faktoren noch auftreten können; vgl. hierzu 1d, S. 289ff.), so daß es neben besonders empfindlichen auch besonders unempfindliche Arten gibt. Nach BABUŠKIN [1] können solche Unterschiede bereits zwischen verschiedenen Sorten der gleichen Art auftreten *(Nicotiana tabacum)*. Daß nicht nur die Höhe der Schwellenwerte, die „Stimmungslage" (MOSEBACH [2]), für die einzelnen Objekte verschieden ist, sondern auch die Geschwindigkeit der Bewegung, ist nicht verwunderlich und wird z. B. aus einem Vergleich der Abb. 5 und 7b (S. 286 und 289; Starklichtbewegung) deutlich; für die Dunkelbewegung wird weiter unten noch ein Beispiel angeführt (S. 285).

Tabelle 1. *Beispiele für Beleuchtungsstärken in Lux, bei denen gerade noch 100%ige Schwachlichtlage möglich ist (i_1, Beginn der Starklichtbewegung) bzw. bei denen gerade 100%ige Starklichtlage erreicht ist (i_2, Ende der Starklichtbewegung).*

Objekt	i_1	i_2	Autor
Mougeotia . .	1500	8000	ZURZYCKI und ZURZYCKA [9]
Mougeotia . .	25000	80000	ZURZYCKI [6]
Funaria . . .	5000	65000	ZURZYCKI [6]
Lemna . . .	800	12000	ZURZYCKI [6]
Selaginella . .	500	15000	ZURZYCKI [6]

Von speziellerem Interesse sind jedoch Angaben aus engeren Spektralbereichen in Energiemaß, die auch einen Vergleich mit anderen pflanzlichen Lichtreaktionen zulassen. So fand VOERKEL (1934) bei *Funaria* im Bereich von 408—510 mμ als geringste wirksame Strahlungsintensität für gerade beginnende Schwachlichtreaktion 3 erg/cm²/sec (Belichtungszeit 5 Std); bei der 4fachen Intensität reagierte etwa die Hälfte aller Chloroplasten und bei der 10fachen war die Schwachlichtlage vollständig. In der gleichen Größenordnung liegen die Zahlen von BABUŠKIN [2], der an Tabak volle Schwachlichtlage bei 66-132 erg/cm²/sec feststellte (436 mμ). Der Übergang zur Starklichtlage begann bei BABUŠKIN im Bereich 1000 bis 2000 erg/cm²/sec., während VOERKEL an seinem Objekt bei 2000 erg/cm²/sec noch keine Reaktion erhielt.

Da nicht alle Chloroplasten einer Zelle völlig gleichmäßig reagieren, lassen sich durch entsprechende Beleuchtungsstärken Verteilungen hervorrufen, die zwischen Dunkel- und Schwachlichtlage oder zwischen Schwachlicht- und Starklichtlage stehen. Bei Verwendung einer der anfangs genannten Maßzahlen läßt sich zeigen, daß unter gegebenen Versuchsbedingungen zu jeder Beleuchtungsstärke eine wohldefinierte Chloroplastenverteilung gehört, die nur im Grenzfall eine der 3 Extremlagen ist (VOERKEL, ZURZYCKA und ZURZYCKI [5], BIEBL 1954). Für diese schließlich erreichte Verteilung ist es ohne Einfluß, ob der auslösende Beleuchtungswechsel plötzlich oder allmählich erfolgt. Auch wurde gefunden, daß intermittierendes Licht von der Pflanze gewissermaßen integriert wird, so als ob eine mittlere

Beleuchtungsstärke dauernd einwirkt (vorausgesetzt, daß die Lichtwechselzeiten kurz sind im Vergleich zur Reaktionszeit; die diesbezüglichen Untersuchungen von ZURZYCKA und ZURZYCKI [8] wurden mit Licht-Dunkel-Cyclen von 1,5:0,5 oder 1:1 oder 12:4 oder 8:8 sec durchgeführt).

Die Reaktionsgeschwindigkeit.

Unter sonst gleichen Bedingungen verläuft die Chloroplastenbewegung verschieden schnell, je nachdem, welche photische Lage angestrebt wird. Dies äußert sich zunächst darin, daß viele Pflanzen, die auf schwaches oder starkes Licht mit sofortiger Bewegung reagieren, bei Verdunkelung erst nach Tagen volle Dunkellage eingenommen haben. Einige Zahlenbeispiele seien hier angeführt (FRANK 1872, SENN 1908): *Elodea* 10 Wochen, *Eremosphaera* 10 Tage (noch unvollständige Dunkellage), *Phaseolus* 3 Tage, *Lemna trisulca* 1—2 Tage (nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] jedoch nur wenige Stunden, s. unten), *Striatella* 6—8 Std. *Funaria* allerdings kann die Dunkellage bereits nach einer Stunde erreichen.

Eine Ausnahme machen nach SENN (1919) einige offenbar an hohe Beleuchtungsstärken angepaßte Meeresalgen, die auf Dunkelheit schneller reagieren sollen als auf Starklicht (z. B. *Ulva lactuca*, *Taonia atomaria*).

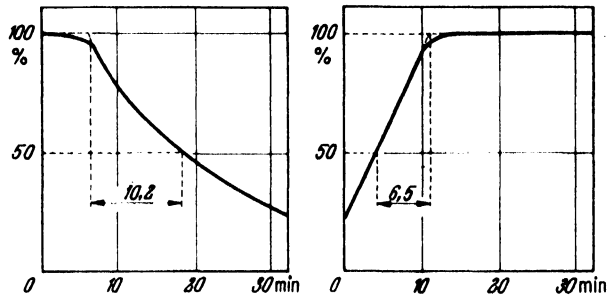


Abb. 3. Auswertung des Reaktionsverlaufes bei *Lemna*. Abszisse: Zeit nach Änderung der Beleuchtungsverhältnisse. Ordinate: Prozentsatz der Chloroplasten, die der Außenwand anliegen (volle Schwachlichtlage = 100). Im Diagramm ist die Zeitspanne zwischen 50 und 100%iger Schwachlichtlage angegeben. (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [1].)

Sehr genaue Untersuchungen über die Reaktionsgeschwindigkeiten liegen von ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] vor. Diese Autoren fanden bei *Lemna trisulca* unter günstigen Bedingungen (s. unten) zwar eine wesentlich schnellere Dunkelbewegung als sie SENN angab, jedoch bleibt deren Geschwindigkeit immer noch erheblich hinter der Geschwindigkeit der Schwachlicht- oder Starklichtbewegung zurück. Diese Unterschiede bleiben auch unter stark abgeänderten experimentellen Bedingungen deutlich, während andererseits in Anbetracht der noch zu besprechenden verschiedenen Temperaturabhängigkeiten der verschiedenen Reaktionen nicht zu viel Gewicht auf geringe Geschwindigkeitsunterschiede zwischen der Starklicht- und den Schwachlichtbewegungen (ZURZYCKA und ZURZYCKI) gelegt werden darf.

Dabei erwies es sich für quantitative Untersuchungen der Reaktionsgeschwindigkeit unzweckmäßig, die Zeit von Versuchsbeginn bis zum Erreichen der Endlage zu messen; statt dessen bestimmen diese Autoren die Zeitspanne zwischen voller Schwachlichtlage und dem Augenblick, in dem 50% der Chloroplasten Schwachlichtlage zeigen. Der reziproke Wert dieser Zeitspanne ist dann ein Maß für die statistische Reaktionsgeschwindigkeit.

Wie Abb. 3 erkennen läßt, wird diese Methode für die Bewegungen in beiden Richtungen angewendet, und die so berechneten Versuchsdaten lassen innerhalb eines Reaktionstyps (etwa der Starklichtbewegung) eine Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Intensitätsdifferenz erkennen, indem die Reaktion um so schneller verläuft, je größer der Intensitätssprung war (Abb. 4, 5). Dabei ist jedoch zu beachten, daß es sich hier um Beleuchtungsstärken handelt, die ein unterschiedliches Ausmaß an Starklichtlage hervorrufen; bezieht man die Reaktionsgeschwindigkeit nicht auf die maximal mögliche Verlagerung, sondern auf die unter den gegebenen Umständen erreichte Endlage, so scheint nach den dargestellten Kurven (Abb. 4, 5) diese relative Reaktionsgeschwindigkeit weitgehend

unabhängig von der Größe des Intensitätssprunges zu sein. Werden dagegen Intensitäten verglichen, die alle eine vollständige Starklichtlage hervorrufen, so entfällt diese Einschränkung und es zeigt sich ebenfalls eine Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Höhe der auslösenden Intensität (bei gleicher Intensität vor Versuchsbeginn), und das gleiche konnte für die individuelle Geschwindigkeit des Chloroplasten kinematographisch festgestellt werden. Demgegenüber ist bei der rückläufigen Bewegung (von Starklicht- zu Schwachlichtlage) die Reaktions- und individuelle Geschwindigkeit erheblich weniger abhängig von der auslösenden Beleuchtungsstärke (ZURZYCKA und ZURZYCKI [11]; ZURZYCKI [12]).

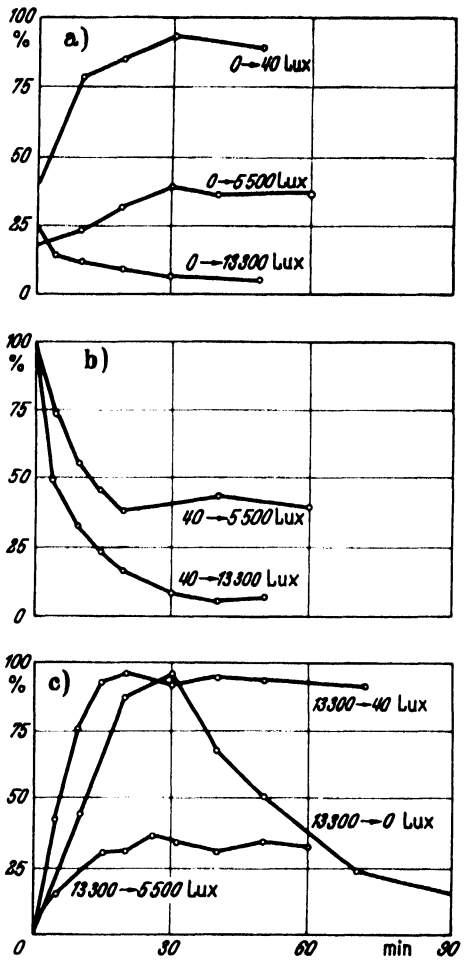


Abb. 4a—c. Diagramm des Reaktionsverlaufes bei *Lemna* unter verschiedenen Beleuchtungswechseln, die an den Kurven angegeben sind. Beleuchtungsstärke vor dem Beleuchtungswechsel: a Dunkelheit; b 40 Lux (Schwachlichtlage); c 13300 Lux (Starklichtlage). Abszisse: Zeit nach dem Beleuchtungswechsel. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [5].)

Die mit der Methode der Transmissionsmessung gewonnenen Ergebnisse von BIEBL (1954) lassen sich hier einordnen; danach ist für das nach einer bestimmten Zeit erreichte Ausmaß der Verlagerung bei geringeren Intensitäten die Lichtsumme ($J \cdot t$) maßgebend (d. h. die Bewegung verläuft um so schneller, je höher

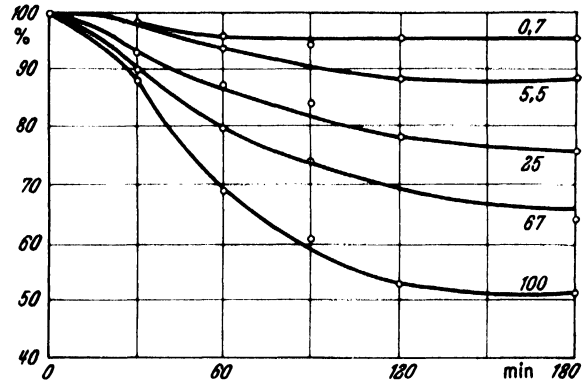


Abb. 5. Diagramm des Reaktionsverlaufes bei *Selaginella Martensii*. Starklichtbewegung bei verschiedenen Beleuchtungsstärken, die in relativen Einheiten an den Kurven angegeben sind. Abszisse: Zeit nach dem Beleuchtungswechsel. Ordinate: Chloroplastenoberfläche, die dem Licht (und damit dem Beobachter) zugekehrt ist, in Prozent der maximalen Oberfläche (reine Flächenstellung = 100%). (Nach ZURZYCKI und ZURZYCKA [4].)

die Intensität ist). Bei sehr hoher Intensität scheint dagegen die Reaktionsgeschwindigkeit durch weitere Intensitätserhöhung nicht mehr beschleunigt zu werden, so daß dann die beobachtete Verlagerung nur noch eine Funktion der Versuchszeit ist.

Die Lichtqualität.

Darüber, daß der Übergang von Dunkel- zur Schwachlichtlage im *sichtbaren* Bereich nur durch den kurzwelligen Anteil der Strahlung ausgelöst werden kann, sind sich fast alle Autoren einig [mindestens seit SENN; BORODIN (1869) hatte noch angegeben, daß Rotlicht bei *Lemna* den Übergang von Schwachlicht- in Dunkellage verhindert]. Nach VOERKEL ist eine Bestrahlung mit dem Bereich 408 bis 510 mμ etwa 5mal wirksamer als eine solche gleicher Energie mit dem Bereich

457—560 mμ. Hinter Filtern, die erst oberhalb 610 mμ (VOERKEL) bzw. 592 mμ (ZURZYCKA [2]) durchlässig sind, wurde keine Reaktion mehr gefunden (Energie etwa 1000mal so groß wie im blauen Bereich). Eine weitere Einengung der Strahlungsbereiche ergab eine Wirksamkeitsgrenze etwa zwischen 510—530 mμ (Tabelle 2).

Für den somit wirksamsten Bereich zwischen 400—500 mμ gibt BABUŠKIN [3] bei Tabak ein genaues Aktionsspektrum an, das er durch spektrale Zerlegung des Lichtes erhielt, während die vorher erwähnten Ergebnisse alle mit Filtern gewonnen wurden. Doch dürften die von BABUŠKIN gezogenen Schlüsse über die verantwortlichen Pigmente (Übereinstimmung der Wirkungsmaxima mit den Absorptionsmaxima verschiedener Carotinoide) so lange noch etwas verfrüht sein, als nicht dieses Spektrum an anderen Pflanzen bestätigt worden ist.

Tabelle 2. *Chloroplastenbewegung bei Lemna im energiegleichen Licht verschiedener Wellenlängen, die durch Gelatinefilter isoliert wurden.* (Nach ZURZYCKA [2], vereinfacht.)

Durchlässigkeit der Wellenlängen in mμ	Prozent der Chloroplasten, die die Endlage erreichen bei der	
	Schwachlichtbewegung	Starklichtbewegung
445—460	90 ± 3	68 ± 2
440—480	93 ± 5	58 ± 2
480—540	86 ± 5	19 ± 3
510—560	73 ± 2	21 ± 3
530—590	42 ± 3	33 ± 2
600—660	40 ± 6	73 ± 1
Kontrolle (unbelichtet)	30 ± 1	

Ausnahmen von der alleinigen Wirksamkeit kurzwelliger Strahlung für die Schwachlichtbewegung teilt SENN mit: Die braun gefärbten Chloroplasten von *Chromulina*, *Orobanche* und *Neottia* reagieren nicht nur in Licht, das eine Kupferoxyd-Ammoniak-Lösung passiert hat, sondern auch hinter Kaliumbichromatlösung, die in allen anderen Fällen keine Reaktion mehr zuläßt. Ob hier ein grundsätzlicher Unterschied vorliegt oder ob die Wirkungsgrenze nur etwas zum Langwelligen hin verschoben ist (wie SENN annimmt), läßt sich noch nicht entscheiden. Eine weitere Ausnahme sind die nach dem *Mesocarpus*typ reagierenden Conjugaten *(Mougeotia)*, die Schwachlichtstellung (= Flächenstellung) in Rotlicht mindestens ebenso gut einnehmen wie in Blaulicht (SENN). Da jedoch in diesen Versuchen noch nicht mit der Wirksamkeit von Infrarot gerechnet (s. unten) und dieser Bereich daher nicht ausgeschaltet wurde, bedürfen alle älteren Angaben über eine Rotwirkung einer erneuten Nachprüfung[1].

Isoliert steht der Befund von SCHWEICKERDT (1928) da, daß in den Epidermiszellen von *Vallisneria* auch Rotlicht Schwachlichtlage auslösen kann, die dann allerdings nach 3 Tagen wieder fast vollständig in Dunkellage übergeht, trotz fortdauernder Belichtung, im Gegensatz zu der durch Blaulicht hervorgerufenen bleibenden Schwachlichtlage. Diese Wirkungen sollen parallel gehen zu den photodinetischen Effekten dieser Strahlenbereiche bei Dauerwirkung.

Für den langwelligen UV-Bereich (Maximum der verwendeten Strahlungsquelle = 366 mμ) fand VOERKEL starke Wirkung, ohne daß jedoch bis jetzt ein energetischer Vergleich mit der Wirkung der sichtbaren Strahlen möglich wäre. Ebenso scheint Infrarot die Schwachlichtlage hervorrufen zu können, doch fehlt hier noch jeder Anhaltspunkt für eine Abgrenzung des wirksamen Bereiches (VOERKEL).

Weniger übersichtlich liegen die Verhältnisse bei der Starklichtbewegung, indem hier auch die mit moderneren Methoden arbeitenden Forscher zum Teil zu recht verschiedenen Ergebnissen kommen. Die (in Übereinstimmung mit BORODIN) von SENN experimentell gestützte Auffassung, daß nur kurzwellige Strahlung die Starklichtbewegung auslösen kann (und zwar auch bei *Mougeotia*), wurde

[1] Vgl. hierzu die Anmerkung auf S. 300.

zunächst von VOERKEL dahingehend präzisiert, daß wohl im wesentlichen nur der langwellige UV-Bereich hierfür in Frage kommt *(Funaria)*. Demgegenüber konnte neuerdings wieder auf den Befund von LINSBAUER und ABRANOWICZ zurückgegriffen werden, daß auch Rotlicht die Starklichtbewegung auslöst; ZURZYCKA [2] stellte für diese Bewegung nämlich ein Aktionsspektrum bei *Lemna trisulca* auf, das große Ähnlichkeit mit dem Absorptionsspektrum des Chlorophylls hat. Dabei legt dieser Autor zweifelsfrei dar, daß die durch Rotlicht erzielte Starklichtlage nicht etwa mit der Dunkellage verwechselt worden ist (Beweise hierfür unter anderem: Die Reaktion ist abhängig von der Intensität des Rotlichts, verläuft schneller als die Dunkelreaktion und ist in der erreichten Endlage im Gegensatz zu dieser nicht vom Alter der Zelle abhängig). Die Chloroplasten von *Selaginella Martensii* werden ebenfalls durch starkes Rotlicht (>592 mμ) veranlaßt, Starklichtlage einzunehmen, wobei aber die Form derselben in der Endlage verschieden ist, je nachdem, ob die Bewegung durch Blau- oder Rotlicht ausgelöst wurde (ZURZYCKI und ZURZYCKA [4]); da bei diesem Objekt eine spezifische Dunkellage unbekannt ist, entfällt hier von vornherein der Verdacht einer Verwechslung mit der Dunkellage. Im Gegensatz dazu konnte SEYBOLD (1956; Methode der Transmissionsmessung) durch gefiltertes Sonnenlicht bei *Begonia multiflora* nur dann Starklichtlage erzielen, wenn das Licht Wellenlängen unter 470 mμ enthielt. Auch BABUŠKIN [3], der zunächst an Tabak die Befunde von ZURZYCKA [2] bestätigen konnte, kommt schließlich zu abweichenden Ergebnissen, indem nach seiner Meinung ZURZYCKA den Infrarotbereich nicht genügend weggefiltert hat; mit einem Spezialglas, das den Bereich 900—1400 mμ zuverlässiger absorbiert als die von ZURZYCKA verwendete $CuSO_4$-Lösung, erhielt BABUŠKIN keine Wirkung des Rotlichts mehr, während er mit Infrarot allein die Starklichtbewegung auslösen konnte (etwa 400000 erg/cm²/sec hinter Schottfilter RG 8); es könnte sich also vielleicht doch um eine Dunkelbewegung handeln, die durch Temperaturerhöhung infolge der Wärmestrahlung beschleunigt und modifiziert wird. Jedoch bliebe dann ungeklärt, warum SEYBOLD im Sonnenlicht hinter den Orangefiltern, die die gesamte Infrarotstrahlung ungeschwächt durchlassen, keine Wirkung fand. Sollte die spektrale Empfindlichkeitsverteilung bei den verschiedenen Objekten so unterschiedlich sein? Oder sollte gar unsere Grundvoraussetzung falsch sein, daß die Starklichtbewegung in allen Fällen auf dem gleichen physiologischen Vorgang beruht? Hier sei nur darauf hingewiesen, daß Beziehungen zwischen Plasmaströmung und Chloroplastenbewegung (insbesondere Starklichtbewegung) neuerdings wieder stark in den Vordergrund rücken (ZURZYCKA und ZURZYCKI [11]) und daß bekanntlich die Beeinflussung der Plasmaströmung durch Licht bei verschiedenen Objekten grundsätzlich verschiedene Aktionsspektren besitzen kann (vgl. hierzu Artikel „Photodinese", S. 388ff. in diesem Band des Handbuches).

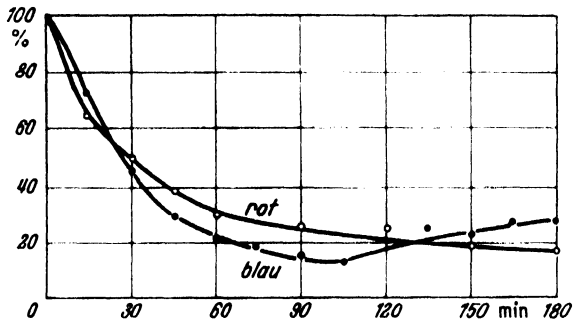


Abb. 6. Verlauf der Starklichtbewegung bei *Lemna* in rotem und in blauem Licht. Abszisse: Zeit nach Beleuchtungswechsel. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). (Nach ZURZYCKA [2].)

Sofern eine phototaktische Bewegung sowohl durch kurz- als auch durch langwelliges Licht ausgelöst wird (Starklichtbewegung; ZURZYCKA [2], ZURZYCKI [4]), ist die Reaktionsgeschwindigkeit in beiden Fällen nicht verschieden, doch scheint der Reaktionsablauf von der Lichtqualität abhängig zu sein (Abb. 6); während in Rotlicht die Starklichtlage asymptotisch erreicht wird, durchläuft

die Bewegung im Blaulicht ein Stadium maximaler Starklichtlage, an das sich eine gewisse gegenläufige Tendenz zur Schwachlichtlage anschließt, ein Verhalten, das auch LINSBAUER und ABRANOWICZ in einem Falle beobachtet hatten. Offenbar zeigt sich hier ein Zusammenhang mit dem früher erwähnten Befund, daß die Schwachlichtlage nur durch kurzwelliges Licht hervorgerufen werden kann und daß deshalb hier auch die anfänglich vollständige Starklichtlage wieder zum Teil rückgängig gemacht wird. Vergleiche hierzu auch die Wirkung hoher Temperatur auf den Verlauf der Starklichtbewegung (Abb. 7b)!

d) Die Wirkung von äußeren und inneren Faktoren auf die photischen Verlagerungen der Chloroplasten.

Ein Einfluß verschiedener Faktoren kann sich in zweierlei Weise zu erkennen geben: Die durch eine Änderung der Beleuchtungsverhältnisse ausgelöste Bewegung kann in ihrer Geschwindigkeit modifiziert werden, oder es kann eine Verschiebung der Schwellenwerte eintreten, d. h. der Intensitäten, die gerade eine typische Schwachlicht- oder Starklichtlage hervorrufen können (Stimmungsänderung). Die Besprechung der einzelnen Faktoren ist daher nach diesen Gesichtspunkten zu gliedern.

Die Temperatur.

Daß die Temperatur einen Einfluß auf die Bewegungsfähigkeit überhaupt hat, ist nicht verwunderlich; bereits SENN konnte durch zu hohe oder zu niedrige Temperatur die Bewegung in jeder Richtung verhindern (45° und 0°). Außer der gleich zu besprechenden Temperaturabhängigkeit der Reaktions*geschwindigkeit* konnten ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] jedoch auch zeigen, daß die zu bestimmten Beleuchtungsstärken gehörenden *Endlagen* durch die Temperatur modifiziert werden können: Die Dunkellage wird bei *Lemna* um so unvollständiger erreicht, je tiefer die Temperatur ist, während für die Starklichtlage gerade das umgekehrte gilt (Abb. 7). Die Schwachlichtlage nimmt eine eigenartige Mittelstellung ein, indem sie gerade im Bereich zwischen 15 und 25° typisch ausgebildet ist, in tieferen und höheren Temperaturen jedoch unvollständig bleibt (eine schematische Übersicht über diese und die weiter unten genannten Wirkungen der Temperatur und anderer Faktoren bei *Lemna* findet sich im Sammelreferat von HAUPT [1956]).

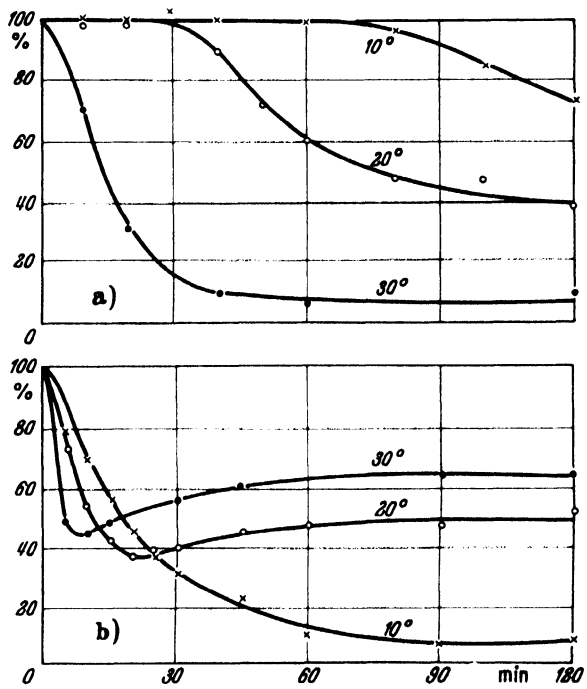


Abb. 7a u. b. Verlauf der Dunkelbewegung (a) bzw. der Starklichtbewegung (b) bei *Lemna* in verschiedenen Temperaturen. Abszisse: Zeit nach Beleuchtungswechsel. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [1].)

Solche unvollständigen Schwachlichtlagen gehen nach Übertragung in 20° schnell in die typische Lage über; der Gegenversuch wurde noch nicht ausgeführt: Übertragung von Gewebe mit typischer Schwachlichtlage aus 20° in 10° oder 30°. Ebenso fehlen die entsprechenden Kontrollen in beiden Richtungen für die unvollständigen Dunkel- und Starklichtlagen.

Die Temperaturabhängigkeit der Starklichtlage könnte möglicherweise so erklärt werden, daß die Starklichtbewegung bei höheren Temperaturen in zunehmendem Maße durch eine umgekehrt gerichtete (der Schwachlichtbewegung entsprechende) Bewegung überlagert wird (vgl. Abb. 7b).

In den genannten Versuchen war der Reiz (Beleuchtungsstärke) konstant und die Reaktion verschieden. Umgekehrt untersuchte BABUSKIN [1] an *Nicotiana* die für eine bestimmte Reaktion erforderliche Reizstärke in Abhängigkeit von der Temperatur: Gerade vollständige Schwachlichtlage erfordert um so höhere Bestrahlungsenergie, je höher die Temperatur ist; eine ähnliche Erhöhung dieser Schwelle dürfte auch schon in den Versuchen BORODINS (1872, 1909) an *Stellaria media* vorgelegen haben, in denen bei schwachem Licht Übergang in Dunkellage durch einfache Erwärmung auf 30° erzwungen werden konnte und zwar um so schneller, je niedriger die Beleuchtungsstärke war (nach Zurückversetzen in 20° stellte sich wieder Schwachlichtlage her). Der Beginn der Starklichtbewegung benötigt dagegen nach BABUŠKIN mit *steigender Temperatur* immer weniger Energie[1], gerade im Gegensatz zu den Ergebnissen SENNS an *Funaria* und Diatomeen, bei denen in der *Kälte* das Lichtoptimum herabgesetzt wird, d. h. also die für die Starklichtbewegung notwendige Energie geringer wird. Den Befund von FRANK (1872), daß Kälte Übergang von Schwachlicht- zu Dunkellage auslöst, deutet SENN dementsprechend so, daß es sich dabei um eine nicht als solche erkannte Starklichtlage gehandelt habe (vgl. auch S. 280). Ein Vergleich der Ergebnisse von ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] mit denen der letztgenannten Autoren ist erst möglich, wenn vollständige Intensität-Effekt-Kurven (= Reiz-Reaktions-Kurven) für die verschiedenen Temperaturen aufgestellt werden.

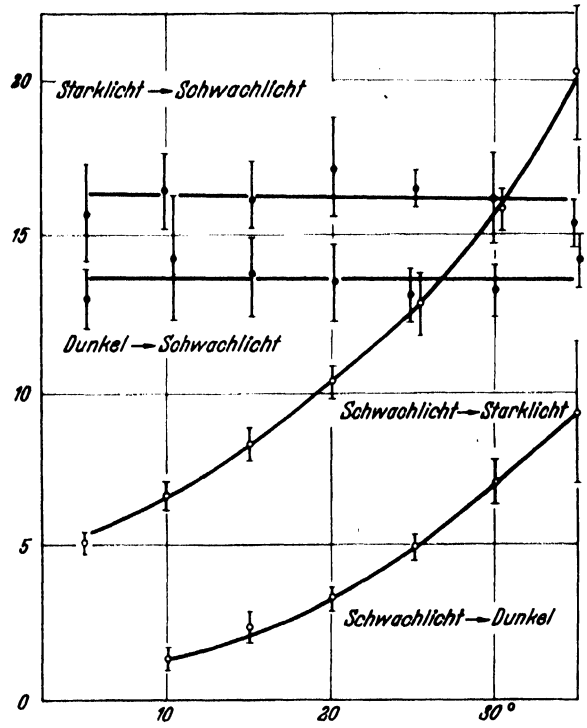


Abb. 8. Reaktionsgeschwindigkeit der verschiedenen Chloroplastenbewegungen bei *Lemna* in Abhängigkeit von der Temperatur. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Reaktionsgeschwindigkeit (reziproker Wert der an den Kurven der Abb. 3 angegebenen Zeitabschnitte) mit einfachem mittleren Fehler. (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [1].)

Die neueren Ergebnisse über die Temperaturabhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeiten rechtfertigen die grundsätzliche Unterscheidung der einzelnen Bewegungstypen: Die *a priori* erwartete Temperaturabhängigkeit der Verlagerungsgeschwindigkeit ist nämlich nur bei den Bewegungen vorhanden, die von der Schwachlichtlage ausgehen, also bei der Starklicht- und der Dunkelbewegung, wobei der Q_{10} etwa 2 beträgt (dabei wurde der Bereich zwischen 5° und 35° geprüft; die Dunkelbewegung konnte allerdings unterhalb 10° nicht mehr ausgelöst werden). Die umgekehrten Bewegungen, also der Übergang von Dunkel- oder Starklichtlage zu Schwachlichtlage, scheinen dagegen in ihrer Geschwindig-

[1] Dieser Fall, daß ein Faktor die Schwelle für die „positive Phototaxis" (= Schwachlichtbewegung) in umgekehrter Richtung verschiebt wie den Umschlagpunkt zwischen „positiver" und „negativer Phototaxis" (= Beginn der Starklichtbewegung) würde den Beobachtungen von MAINX (1929) bei der Phototaxis grüner Flagellaten entsprechen (vgl. S. 346 dieses Bandes).

keit weitgehend unabhängig von der Temperatur zu sein (Q_{10} etwa = 1, ebenfalls für den Temperaturbereich 5°—35° geprüft). Abb. 8 zeigt diese Verhältnisse schematisch für die statistische Reaktionsgeschwindigkeit; doch konnte die gleiche Gesetzmäßigkeit auch für die individuelle Geschwindigkeit der einzelnen Chloroplasten nachgewiesen werden, soweit es sich um die Verlagerungen zwischen Starklicht- und Schwachlichtlage handelt (ZURZYCKA und ZURZYCKI [11], Tabelle 6). Dabei scheint der Q_{10} der Starklichtbewegung für die statistische Reaktionsgeschwindigkeit etwas größer zu sein als für die individuelle Geschwindigkeit. Endgültige Schlüsse sind jedoch erst möglich, wenn diese an *Lemna* gewonnenen Ergebnisse sich auch auf andere Objekte übertragen lassen.

Die Temperaturabhängigkeit der Dunkelbewegung erstreckt sich außer auf die Geschwindigkeit auch noch auf die Dauer der Latenzzeit, die dieser Bewegung im Gegensatz zu allen anderen Bewegungen zukommt (Abb. 7a). Während bei 10° die Verlagerung erst mehr als eine Stunde nach Beginn der Verdunkelung einsetzt und auch bei 25° hierzu noch etwa 10 min erforderlich sind, ist bei 30° eine Latenzzeit nicht mehr meßbar (ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] an *Lemna*).

Auf der Unkenntnis dieser Temperaturwirkungen dürften zu einem Teil die mangelnden Übereinstimmungen in den Angaben verschiedener Autoren über den Zeitbedarf der Reaktionen beruhen, doch wird damit sicher nicht völlig geklärt, warum SENN (S. 92) für *Lemna trisulca* angibt, daß die „Apostrophe ... nach 1—2 Tagen eintritt", während ZURZYCKA und ZURZYCKI [1] beim gleichen Objekt mit wenigen Stunden auskamen. Hier dürften noch innere Bedingungen mitspielen (vgl. S 297).

Die Hydratur.

KÜSTER (1905) konnte durch hypertonische Lösungen bei Braunalgen (*Dictyota*, *Padina*) Dunkellage in Schwachlicht auslösen und umgekehrt Schwachlichtlage in Dunkelheit durch Anwendung hypotonischer Salzkonzentrationen (Verdünnung des Meerwassers). Ganz entsprechend nehmen die Chloroplasten der Epidermis von *Listera* in 10%iger Rohrzuckerlösung bei beginnender Plasmolyse Kernlage (= Dunkellage) ein, nach Rückübertragung in Wasser verteilen sie sich wieder gleichmäßig über die ganze Zelle, was etwa der Schwachlichtlage bei diesem Objekt entspricht (KÜSTER 1906). Auch FRANK (1872) sowie SENN (1908) hatten bereits an *Helodea*, *Mnium* und *Funaria* Übergang in Dunkellage beim Welken beobachtet. In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen stellte KÜSTER (1905) die Frage zur Diskussion, ob der wechselnde Turgor für die wechselnde Chloroplastenanordnung verantwortlich gemacht werden kann und ob (analog den Verhältnissen in Schließzellen) der Lichteinfluß auf die Chloroplastenanordnung über derartige Turgoränderungen gehen könnte. Für diese Auffassung sprachen sich auch LINSBAUER und ABRANOWICZ auf Grund ihrer Plasmolyseversuche aus, in denen sie stets dann einen niedrigen osmotischen Wert fanden, wenn die Chloroplasten in Schwachlichtlage waren, einen höheren jedoch, wenn sie sich in Dunkel- oder Starklichtlage befanden. Allerdings wäre hier gerade hoher Turgor (bedingt durch hohen osmotischen Wert) mit Dunkellage verbunden, bei KÜSTER (1905) dagegen niedriger Turgor (bedingt durch hypertonische Salzlösung), und umgekehrt bei der Schwachlichtlage.

Eine allgemeine Erklärung aller, auch der lichtbedingten Chloroplastenbewegungen mit Hilfe von Turgorschwankungen dürfte allein schon deshalb nicht möglich sein, weil die Bewegungen in den entsprechenden Versuchen erst durch abnorm hohe Turgorschwankungen hervorgerufen werden konnten (beginnende Plasmolyse!). Im übrigen muß hierzu auf die ausführliche Diskussion bei SENN (1908) verwiesen werden, der bei Landpflanzen eine solche Hydratur-

wirkung überhaupt nur unter bestimmten Bedingungen feststellen konnte (nicht oder schwach assimilierende Gewebe), sonst jedoch auch die durch Änderung der Lichtbedingungen ausgelösten Bewegungen im wesentlichen unbeeinflußt von der Einwirkung hypertonischer Lösungen fand. Außerdem weist SENN darauf hin, daß sich bei *Dictyota* die durch Verdünnung des Meerwassers hervorgerufene und die echte Schwachlichtlage unterscheiden lassen. Nach diesem Autor handelt es sich um Chemo- oder Osmotaxis, bedingt durch verschieden schnelle Diffusion der Substanzen in den freien und Fugenwänden, wobei ferner Unterschiede bestehen zwischen Wasserentzug durch hypertonische Lösungen und durch trockene Luft.

Daß bei *Striatella* eine dauernde Erhöhung der Hydratur eine nur 3 Std anhaltende Verlagerung hervorruft, die der Dunkel- oder Starklichtlage entspricht (von SENN als „Schreckreaktion" auf einen Übergangsreiz gedeutet), sollte nicht verallgemeinert werden, da diese Diatomee sich in ihrer Reaktionsweise ja überhaupt von den „normalen" Fällen unterscheidet (vgl. S. 301).

Chemische Einflüsse allgemeiner Art.

Der von SENN aufgefundene Übergang in Dunkellage trotz Schwachlichtbedingungen unter dem Einfluß von Salzen und organischen Substanzen darf wohl kaum als eine Verschiebung des photischen Gleichgewichts aufgefaßt werden, da es sich hierbei zumeist um prämortale Schädigungen handelte; doch beschreibt er auch eine echte Gleichgewichtsverschiebung durch Nährsalz*mangel*: In diesem Falle trat Starklichtlage bereits bei geringeren Beleuchtungsstärken ein als im Normalfall (Versuche an *Lemna*). Entsprechend teilt MOSEBACH [2] mit, daß Erhöhung der CO_2-Konzentration im Kulturmedium die für den Übergang zur Starklichtlage erforderliche Beleuchtungsstärke bei *Mougeotia* herabsetzt, während umgekehrt CO_2-Verarmung diese Schwelle heraufsetzt[1]; dabei handelt es sich offenbar nicht nur um einen p_H-Effekt, da Ansäuerung auf p_H 3,7—3,8 durch Citronen-, Oxal- oder Salzsäure weniger wirksam ist als ein CO_2-Gehalt, der nur zu einem p_H von 5,7 führt. Nur Essigsäure wirkt, bezogen auf die von ihr hervorgerufene Ansäuerung, ähnlich wie CO_2.

Aber nicht nur die Stimmung, die durch die Höhe der Schwellenwerte charakterisiert wird, ist durch chemische Änderungen des Milieus modifizierbar, sondern auch die Bewegungsgeschwindigkeit.

Grundsätzlich kann natürlich eine Chloroplastenbewegung nur zustande kommen, wenn die Lebenstätigkeit der Zelle nicht unterbrochen ist; daher ist es verständlich, daß schädigende stoffliche Einflüsse wie Äthernarkose oder extrem hohe CO_2-Konzentration *jede* Bewegung unmöglich machen und in etwas geringeren Dosen verlangsamen (SENN, MOSEBACH [2]). Dabei wird hervorgehoben, daß die Schwachlicht- und die Dunkelbewegung bereits durch Ätherkonzentrationen sistiert werden, die durchaus noch Photosynthese zulassen (2% Ätherwasser), während die Starklichtbewegung im gleichen Konzentrationsbereich wie die Photosynthese gehemmt wird (SENN). LINSBAUER und ABRANOWICZ fanden sogar eine Beschleunigung der Starklichtbewegung (Verdoppelung der Geschwindigkeit) durch schwache Äthernarkose (1% Ätherwasser, wodurch auch die Photosynthese leicht stimuliert werden soll) im Gegensatz zur Schwachlicht- und Dunkelbewegung, die auch in den Versuchen dieser Autoren gehemmt wurde. Sie vergleichen diese Ergebnisse mit dem Befund, daß Äthernarkose auch die Plasmaströmung nur in Dunkelheit hemmen, in Licht dagegen unbeein-

[1] Dieser Effekt kann schon innerhalb eines Objektträgerpräparates festgestellt werden, indem einzeln oder peripher liegende Fäden nach Verdunkelung höher gestimmt sind als solche, die inmitten eines Fadenknäuels liegen, dagegen nach längerer Beleuchtung gerade niedriger (MOSEBACH).

flußt lassen soll; doch sind weitergehende Folgerungen unzulässig, da nach diesen Autoren die Wirkung von CO_2-Entzug unter dem Einfluß von Licht und Dunkel auf Chloroplastenbewegung und Plasmaströmung gerade entgegengesetzt wirkt. Narkose mit Phenylurethan führte bei ZURZYCKA und ZURZYCKI [11] dazu, daß die (von der Starklichtlage ausgehende) Schwachlichtbewegung völlig unterdrückt, die Starklichtbewegung jedoch sehr stark verlangsamt wurde, und zwar sowohl gemessen als statistische Reaktionsgeschwindigkeit als auch als Individualgeschwindigkeit des einzelnen Chloroplasten. Daß demgegenüber O_2-Entzug in vielen Fällen die Bewegung kaum oder gar nicht hemmt (LEWIS 1898, SENN), ist nicht verwunderlich, da bei Beleuchtung durch Einsetzen der Photosynthese sofort O_2 gebildet wird. Doch sind auch Fälle bekannt, in denen Schwachlichtbewegung in O_2-freier Atmosphäre nicht mehr möglich ist (SENN), insbesondere wenn der Sauerstoffentzug lange genug vor Versuchsbeginn vorgenommen und bis dahin die Photosynthese verhindert wird; nach FRANK (1872) kann sogar O_2-Entzug in Schwachlichtbedingungen Dunkelbewegung auslösen. Andererseits können auch die Starklicht- und die Dunkelbewegung durch O_2-Mangel (H_2- oder CO_2-Atmosphäre) unmöglich gemacht werden (DEMOOR 1895). Dagegen konnten ZURZYCKI und ZURZYCKA [9] zeigen, daß eine Reduktion der Atmung durch NaN_3 auf 70% des Normalwertes keine der Bewegungen in Ausmaß oder Geschwindigkeit beeinträchtigt.

Allerdings wird von diesen Autoren nur die Wirkung einer Atmungshemmung zusätzlich zur Photosynthesehemmung untersucht, indem dieses Gift gleichzeitig die Photosynthese völlig sistiert, während die Vergleichssubstanz (NH_2OH) bei gleichem Effekt auf die Photosynthese die Atmung unbeeinflußt läßt. Der Einfluß dieser Photosynthesegifte auf die Chloroplastenbewegung soll in einem besonderen Abschnitt besprochen werden, ebenso wie die Wirkung herabgesetzter CO_2-Konzentration (und damit Erschwerung der Photosynthese).

Interessant ist der Einfluß der Aminosäure Histidin, deren chemodinetische Wirksamkeit durch FITTING (1935) bekannt wurde, auf die Chloroplastenbewegung. Durch diese Substanz konnten ZURZYCKA und ZURZYCKI [11] die Reaktions- und Individualgeschwindigkeit zwischen Schwachlicht- und Starklichtlage in beiden Richtungen beschleunigen, allerdings in der recht hohen Konzentration von 10^{-2} mol/Liter. Dabei ist noch bemerkenswert, daß hier auch auf die sonst offenbar recht wenig beeinflußbare Schwachlichtbewegung (s. unten) eingewirkt werden konnte und daß sich außerdem unter dem Einfluß von Histidin die einzelnen Chloroplasten nicht ganz so geradlinig in Schwachlichtlage begeben wie es für normale Bedingungen beschrieben wurde. Die sich auch hieraus wieder ergebenden möglichen Beziehungen zur Plasmaströmung gehören ins Kapitel über die Mechanik der Chloroplastenbewegung (Band XVII/2 dieses Handbuches) und sollen daher nur kurz am Ende dieses Beitrages auf S. 315 gestreift werden.

Die Viscosität des Plasmas.

Es ist verständlich, daß Faktoren, die die Plasmaviscosität verändern, auch die Verlagerungsgeschwindigkeit der Chloroplasten beeinflussen. So erhielt VOERKEL bei *Funaria* durch kurzwellige UV-Strahlung eine starke Viscositätserhöhung (gemessen an der Verlagerungsgeschwindigkeit der Chloroplasten in der Zentrifuge), und damit parallel wurde der Übergang der Chloroplasten in *Starklicht*lage verhindert, der bei schwächeren UV-Bestrahlungen (die die Viscosität nicht erhöhen, sondern sogar herabsetzen) eintrat. Ähnlich bewirkten starke Bestrahlungen von Infrarot (vermutlich oberhalb 900 mμ) eine Viscositätserhöhung, als deren Folge die durch weniger hohe Intensitäten dieses Bereiches ausgelöste *Schwachlicht*bewegung nicht mehr möglich wurde; aber ebenso konnte dann auch keine *Dunkel*bewegung vonstatten gehen, wenn sich die Chloroplasten zu Versuchsbeginn in Schwachlichtlage befanden. VOERKEL mußte aus diesen Versuchen die

naheliegende Folgerung ziehen, daß die Viscosität *jede* Chloroplastenbewegung beeinflußt. Um so erstaunlicher sind die Ergebnisse von ZURZYCKA und ZURZYCKI [3], die an *Lemna trisulca* die Viscosität durch Erdalkali- oder Alkaliionen veränderten (auch hier diente die Verlagerungsgeschwindigkeit der Plastiden in der Zentrifuge als Maß für die Viscosität). Herabsetzung der Viscosität durch die einwertigen Ionen beschleunigte die Starklicht- und die Dunkelbewegung wie erwartet, und ebenso wurden diese Bewegungen verlangsamt, wenn die Viscosität durch die zweiwertigen Ionen erhöht wurde. Als Kontrolle diente eine äquimolare Lösung von Rohrzucker. Die Reihenfolge K-Li- Sacch-Mg-Ca entsprach der

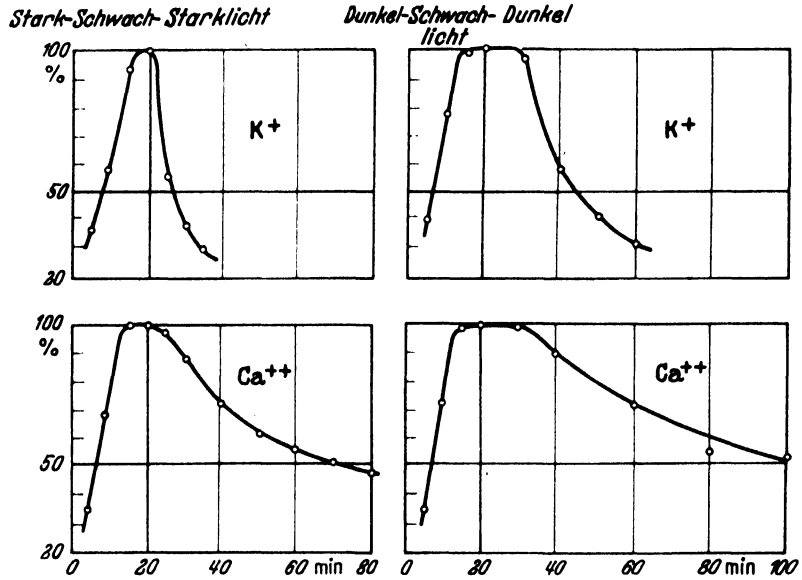


Abb. 9. Reaktionsverlauf der verschiedenen Chloroplastenbewegungen bei *Lemna* unter dem Einfluß von K^+ (viscositätserniedrigend) und Ca^{++} (viscositätserhöhend). Links Wechsel starker und schwacher Beleuchtung, rechts Wechsel von Dunkelheit und Schwachlicht. Abszisse: Zeit nach dem ersten Beleuchtungswechsel. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [3].)

Reihenfolge der Zentrifugierbarkeit. Soweit stimmen die Ergebnisse grundsätzlich mit denen VOERKELS überein. Die Schwachlichtbewegung jedoch (sowohl von der Dunkel- als auch von der Starklichtlage ausgehend) blieb von der Viscosität völlig unbeeinflußt (Abb. 9), also ganz analog dem Verhalten gegenüber der Temperatur (nur ist im Gegensatz zu den Temperaturversuchen die Latenzzeit der Dunkelbewegung von der Viscosität unabhängig). Für die Bewegung zwischen Starklicht- und Schwachlichtlage wurden die an Hand der Reaktionsgeschwindigkeiten gewonnenen Ergebnisse auch kinematographisch für die Individualgeschwindigkeiten des einzelnen Chloroplasten bestätigt, und zusätzlich zeigte sich bei der Starklichtbewegung ein starker Einfluß der Viscosität auf die Form der Bewegungsbahnen, indem diese mit abnehmender Viscosität immer verschlungener werden (ZURZYCKA und ZURZYCKI [11]).

Beziehungen zur Photosynthese.

Zwischen phototaktischer Reaktionsfähigkeit und der Fähigkeit zur CO_2-Assimilation bestehen offenbar Zusammenhänge, die schon dadurch nahegelegt werden, daß nur *Chloroplasten*, nicht aber *Leukoplasten* Phototaxis zeigen; auch junge, gerade ergrünte Chloroplasten sind so lange noch nicht phototaktisch reizbar, als sie noch nicht zur CO_2-Assimilation befähigt sind. So reagieren auch Chromoplasten nicht phototaktisch, wenn sie wirklich chlorophyllfrei sind wie in den Blütenblättern vieler Pflanzen.

Die in „chlorophyllfreien" Pflanzen wie *Neottia* und *Orobanche* vorkommenden Chromoplasten, die noch gewisse photische Verlagerungen zeigen, enthalten nach WIESNER (1872) auch noch nachweisbare Mengen Chlorophyll und sind nach SENN (1907) zu schwacher Photosynthese befähigt, ebenso wie die „chlorophyllfreien" Plastiden der fertilen Sprosse von *Equisetum arvense*, die auch phototaktisch reagieren können (SENN 1908).

Werden Chloroplasten durch Eisenmangel chlorotisch, so verlieren sie ebenfalls ihre Reaktionsfähigkeit (SENN 1908), während die älteren Angaben über die Phototaxis von etiolierten Chloroplasten mit einiger Skepsis beurteilt werden müssen.

FRANK (1872, S. 285) fand z. B. einen Übergang von völlig vergeilten Chloroplasten aus Dunkellage in Schwachlichtlage im Laufe von 3 Tagen (die erste Andeutung einer Verlagerung war schon nach einem Tag zu erkennen). Sichtbares Ergrünen der Plastiden erfolgte zwar erst einige Tage später, aber völlige Chlorophyllfreiheit dürfte unter diesen Bedingungen nicht mehr gewährleistet gewesen sein. Dagegen konnte SENN zeigen, daß etiolierte Chloroplasten von *Phaseolus*, die Starklicht-(aber keine Schwachlicht-)Bewegung ausführen, auch schon eine meßbare Photosynthese durchführen. Für weitere Objekte, deren etiolierte Chloroplasten auf Starklicht mit Verlagerung reagieren, zieht dieser Autor nur Literaturangaben über die unter solchen Bedingungen stattfindende Photosynthese heran, ohne sie durch eigene Messungen zu bestätigen.

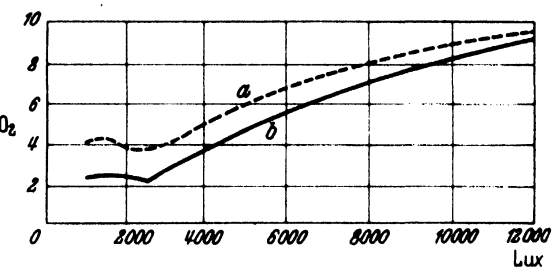


Abb. 10. Photosynthese in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke bei *Nicotiana tabacum*. *a* Blatt mit phototaktisch empfindlichen Chloroplasten (Schwachlichtschwelle 66 erg/cm² · sec; 436 mμ); *b* Blatt mit phototaktisch weniger empfindlichen Chloroplasten (Schwachlichtschwelle 132 erg/cm² · sec; 436 mμ). Abszisse: Beleuchtungsstärke (Weißlicht). Ordinate: CO_2-Verbrauch in mg/dm · h. (Nach BABUŠKIN [2].)

Eine Beziehung zwischen Photosynthese und Chloroplastenphototaxis wird auch durch die schon erwähnten Narkoseversuche nahegelegt, nach denen die Starklichtbewegung gerade durch die gleiche Ätherkonzentration sistiert wird, die auch die Photosynthese unmöglich macht; doch darf auf solche indirekten Hinweise nicht zu viel Wert gelegt werden. Auffallende Parallelen zwischen Phototaxis und Photosynthese fand BABUŠKIN [2]: Sofern sich an einer Tabakpflanze die einzelnen Blätter in ihrer photosynthetischen Leistungsfähigkeit unterscheiden (verschiedene Assimilationsleistung bei gegebener Lichtintensität), werden entsprechende Unterschiede in der phototaktischen Empfindlichkeit gefunden, indem die für volle Schwachlichtlage notwendige Lichtenergie um so geringer ist, je höher die photosynthetische Leistungsfähigkeit ist (Abb. 10).

Tiefere Einblicke in die Zusammenhänge zwischen Photosynthese und Chloroplastenbewegung sind von Versuchen zu erwarten, in denen die Photosynthese experimentell ausgeschaltet wird. Hierher gehören zunächst die Versuche mit herabgesetzter CO_2-Konzentration der früheren Autoren; doch sind die Ergebnisse recht uneinheitlich: Nach SENN (1908) soll CO_2-Entzug nur die *Dunkelbewegung* hemmen oder verhindern und auch das nur, wenn die Chloroplasten stärkefrei sind (Versuche an *Funaria* und *Phaseolus*), während nach LINSBAUER und ABRANOWICZ unter diesen Bedingungen gerade die Starklichtbewegung gehemmt, die Dunkelbewegung aber unbeeinflußt bleibt *(Funaria* und *Lemna)*. Über den Einfluß der CO_2-Konzentration auf die Stimmungshöhe vgl. S. 292 und 298.

Mit neueren Methoden haben ZURZYCKI und ZURZYCKA [9] das Problem der Beteiligung der Photosynthese an den Chloroplastenbewegungen wieder aufgegriffen, indem sie den Verlauf dieser Bewegungen unter dem Einfluß von Photosynthesegiften analysierten. Die Starklichtbewegung läuft noch ganz normal ab, wenn die Photosynthese völlig zum Stillstand gebracht wird (Abb. 11a), und gleiches gilt (weniger erstaunlich) für die Dunkelbewegung. Dagegen wird die Schwachlichtbewegung — gleichgültig ob von Dunkel- oder Starklichtlage aus-

gehend — etwa in gleichem Ausmaße gehemmt wie die Photosynthese (Abb. 11 b)[1]. Hierbei handelt es sich nicht um eine einfache Verzögerung der Reaktionsgeschwindigkeit, sondern der schließlich erreichte Endwert der Schwachlichtlage (d. h. der Prozentsatz reagierender Chloroplasten) ist um so geringer, je vollständiger die Photosynthesehemmung ist. Bezogen auf diesen Endwert bleibt die Geschwindigkeit unbeeinflußt, wie die Kurven der Abb. 11 b zeigen (solange überhaupt noch eine Bewegung stattfinden kann).

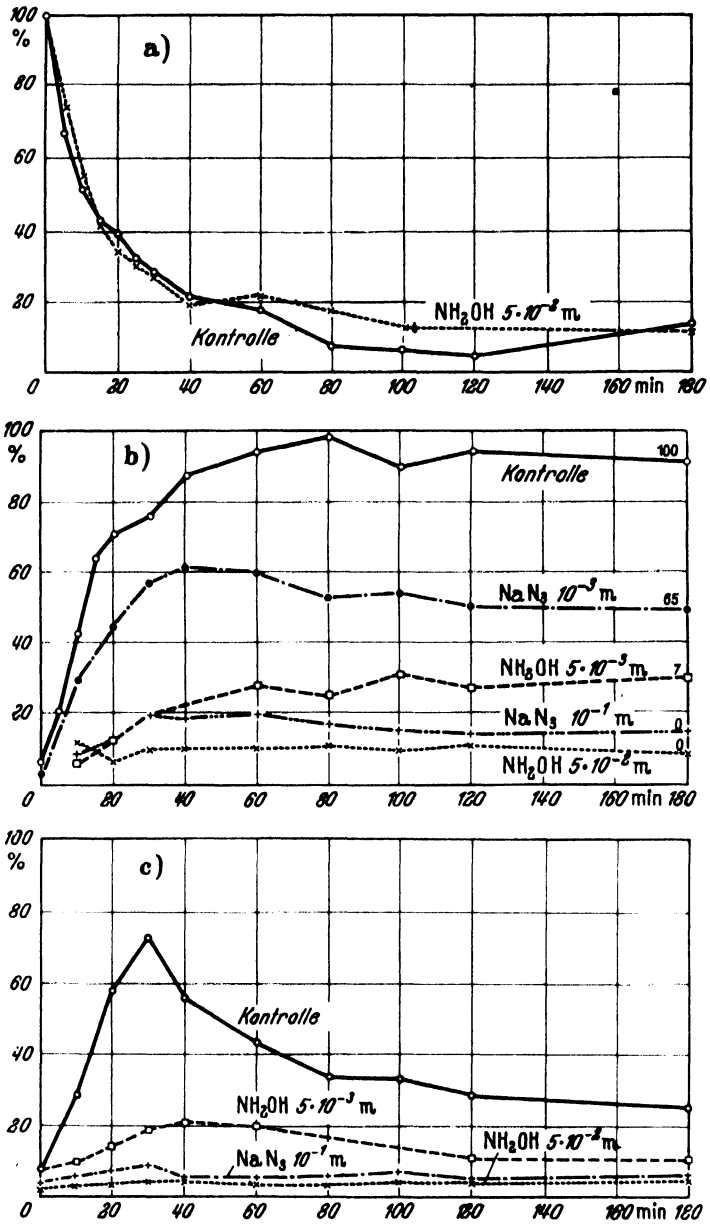


Abb. 11 a—c. Reaktionsverlauf verschiedener Chloroplastenbewegungen bei *Lemna* unter dem Einfluß von Photosynthesegiften. a Schwachlicht→Starklicht; b Starklicht→Schwachlicht; c Starklicht→Dunkelheit. Schwachlicht = 120 Lux, Starklicht = 15000 Lux. Abszisse: Zeit nach Beleuchtungswechsel. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3); in b ist neben den Kurven die Photosynthese in Prozent zur Kontrolle unter den entsprechenden Bedingungen angegeben. (Nach Zurzycki und Zurzycka [9].)

Bemerkenswert ist, daß mit der Vergiftung nicht die Schwachlichtlage als solche unmöglich gemacht wird; sofern sich nämlich die Chloroplasten zu Versuchsbeginn in Schwachlichtlage befinden und während der Vergiftung weiterhin Schwachlicht erhalten, bleibt diese Lage bestehen, obwohl (wie oben gezeigt wurde) der Übergang zur Starklicht- oder Dunkellage trotz der Vergiftung durchaus möglich wäre und somit die Beweglichkeit nicht gestört ist.

Eine interessante Konsequenz der unterschiedlichen Abhängigkeit der verschiedenen Bewegungen ergibt sich bei Verdunkelung von Chloroplasten in Starklichtlage: Diese nehmen bei völliger Photosynthesehemmung unmittelbar Dunkellage ein ohne intermediäres Schwachlichtstadium; bei unvollständiger Vergiftung verläuft die Reaktion entsprechend mit unvollständiger Schwachlichtbewegung (Abb. 11 c). Da bei dieser Versuchsanordnung also die durch *Dunkelheit* ausgelöste Bewegung von der *Photosynthese* abhängt, schließen die Autoren, daß nicht diese selbst, sondern die *Möglichkeit* zur Photosynthese ausschlaggebend ist.

[1] Das ist insofern besonders erstaunlich, da gerade die Schwachlichtbewegung ein Aktionsspektrum besitzt, das keine Beziehung zum Chlorophyll erkennen läßt (s. S. 286 f.).

Sonstige Faktoren, die die photischen Verlagerungen der Chloroplasten beeinflussen.

Nach den älteren Angaben (FRANK 1872) ist Schwachlichtlage nur möglich, wenn alle Bedingungen optimal sind. Sobald irgendein Faktor zu stark vom Optimum abweicht, nehmen die Chloroplasten Dunkellage ein. Außer dem schon erwähnten O_2-Entzug gibt FRANK niedrige Temperatur, herabgesetzte Hydratur (vgl. oben!), Isolierung des Organs oder Alterung an. Diese Befunde müssen jedoch mit Vorbehalt aufgenommen werden, da dem Autor noch nicht die Starklichtlage als besondere, von der Dunkellage verschiedene Chloroplastenverteilung bekannt war (in seiner Terminologie ist diese ebenfalls eine „Dunkellage", die durch zu starke positive Abweichung der Beleuchtungsstärke vom Optimum hervorgerufen wird) und da bereits in den vorangegangenen Abschnitten zum Teil gegenteilige Ergebnisse mitgeteilt wurden.

Zudem konnte SENN nachweisen, daß die Chloroplasten auch im kontrahierten Zustand die normalen Bewegungen ausführen können. Da die Chloroplastenkontraktion als Folge davon aufgefaßt werden kann, daß nicht alle Faktoren optimal sind (S. 311 ff.), verliert auch hiermit die alte Franksche Vorstellung an Gültigkeit.

Im Falle der Isolierung von Organen findet auch SENN Bevorzugung der Dunkellage in allen Beleuchtungsverhältnissen[1], während in alternden Zellen die Bewegungen in *allen* Richtungen verzögert sind. So erfolgt z. B. bei dem Chromatophoren von *Mougeotia* die Drehung zur Schwachlichtstellung in jungen Zellen in 20 min, in alten dagegen erst in 1 Std. Unterschiede in der phototaktischen Beweglichkeit der Chloroplasten verschieden alter Zellen innerhalb ein und desselben Thallus fand REUTER (1953) bei den Prothallien von *Dryopteris parasitica*; in den jungen, noch teilungsfähigen sowie in den ausdifferenzierten Zellen sind die Chloroplasten viel weniger beweglich als in den Zellen, die sich gerade differenzieren (mittlerer Abschnitt des Prothalliums).

Aber auch die Gleichgewichtslage, die zu einer bestimmten Beleuchtungsstärke gehört, scheint altersabhängig zu sein. So fand BABUŠKIN [1] an Tabak, daß die Reaktion der Chloroplasten um so empfindlicher ist, je jünger die Blätter einer Pflanze sind: Sowohl die für volle Schwachlichtlage als auch die für den Beginn der Starklichtbewegung notwendige Beleuchtung ist in jungen Blättern geringer als in alten. Dies stimmt überein mit der Deutung, die SENN seiner Beobachtung an *Dictyota* beilegt, daß die für ältere Thallusabschnitte als Schwachlicht wirkende Beleuchtungsstärke in den jungen Thallusspitzen die Chloroplasten zur Starklichtlage veranlaßt. Hierher gehört wohl auch die Angabe von SENN (1919), daß bei der Braunalge *Zanardinia* normale Lichtbedingungen in der obersten Zellschicht bereits als Starklicht wirken, in allen darunterliegenden jedoch Schwachlichtlage auslösen. Eine so erhebliche Lichtschwächung in der obersten Schicht, daß allein durch Intensitätsunterschiede der Effekt zu erklären wäre, erscheint dem Autor ausgeschlossen. Andererseits fand ZURZYCKA [2] eine auffallende Abhängigkeit der *Dunkel*lage vom Alter, indem diese um so unvollständiger eingenommen wird, je älter die Pflanzen sind, ganz im Gegensatz zur Starklichtlage, die bei genügend hoher Intensität in ihrem *Ausmaß* altersunabhängig ist[2]. Immerhin benötigt auch nach ZURZYCKI [10] sowie ZURZYCKA und ZURZYCKI [5] die Starklichtbewegung mit zunehmendem Zellalter höhere Beleuchtungsstärken.

Ein weiterer Faktor, der die Stimmung beeinflußt, scheint die Adaptation an eine bestimmte Beleuchtungsstärke zu sein; diese Wirkung findet ihren Ausdruck darin, daß die Höhe der Schwellenintensitäten für die Schwach- oder Starklichtbewegung je nach der Vorbelichtung modifiziert werden kann. So

[1] Allerdings ist nach neuen Beobachtungen vielleicht auch noch eine ganz andere Deutung dieser Erscheinung möglich: STANGE (1957) fand nämlich bei dem Lebermoos *Riella* etwa 12 Std nach Isolierung von Gewebeteilen ein teilweises Abwandern der Chloroplasten an die Fugenwände als erstes Zeichen beginnender Regeneration; nichtregenerierende Zellen behielten ihre normale Chloroplastenverteilung (Schwachlichtlage) bei.

[2] Dies ist methodisch eine Möglichkeit, um in Zweifelsfällen Dunkel- und Starklichtlage voneinander zu unterscheiden (s. oben).

diskutierte schon Senn (1908, S. 82) bei *Funaria* die Möglichkeit, daß bei Verdunkelung der schnellere Übergang der Chloroplasten von der Oberseite in die Dunkellage gegenüber der Blattunterseite auf eine höhere Lichtstimmung zurückzuführen sei. Experimentelle Beweise liefert Babuškin [1] bei *Nicotiana* mit der Beobachtung, daß an ein und derselben Pflanze die Blätter, die in stärkerem Licht aufgewachsen sind, phototaktisch weniger empfindlich sind als die in schwächerem Licht aufgewachsenen (gleiche Kriterien wie bei der Altersabhängigkeit). Doch gilt diese Beziehung nicht auch allgemein beim Vergleich verschiedener Exemplare einer Art, die unter verschiedenen Lichtbedingungen aufgewachsen sind, wie das entgegengesetzte Verhalten von *Asarum europaeum* unter diesem Gesichtspunkt zeigt (Abb. 12). Stattdessen gibt Babuškin [1] eine andere Maßzahl an, die in allen Fällen von der Lichtstimmung abhängen soll: Der Bereich zwischen niederster und höchster Beleuchtungsstärke, bei der Schwachlichtlage möglich ist, also die Breite des „Lichtoptimums“[1], ist um so größer, je höher die Beleuchtungsstärke der Vorbehandlung war. Dies soll nicht nur für unterschiedliche Vorbehandlung genetisch gleichen Materials gelten, sondern auch für die verschiedenen ökologischen Typen, indem Sonnenpflanzen ein breites, Schattenpflanzen ein schmales „Lichtoptimum“ haben. Einige Zahlenbeispiele finden sich in Tabelle 3.

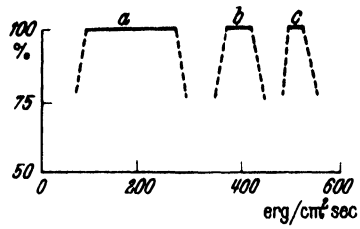


Abb. 12. Schematische Darstellung der Choroplastenlage von *Asarum europaeum* bei verschiedener Beleuchtungsstärken in Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen der Pflanze. *a* Waldlichtung; *b* heller Standort im Walde; *c* sehr schattiger Standort im Walde. Abszisse: Bestrahlungsintensität (Energiemaß) im Versuch (436 mμ). Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). Die waagerechten Linien in der Höhe 100% stellen die Breite des jeweiligen „Lichtoptimums“ dar. (Nach Babuškin [1].)

Tabelle 3. *Breite des „Lichtoptimums“ bei verschiedenen Pflanzen. Differenzen der höchsten (J_2) und der niedrigsten (J_1) Strahlungsintensität, bei der Schwachlichtlage herrscht.* (Nach Babuškin [1].)

Objekt	$J_2 - J_1$ (erg/cm² · sec)
Asarum europaeum . .	20—176
Impatiens parviflora . .	138—550
Majanthemum bifolium .	$\leq$ 110
Convallaria majalis . .	$\leq$ 274
Carex caespitosa	$\leq$ 317
Aspidistra plectogyne[1] .	920
Nicotiana tabacum[2] . .	945—3344
Zea mays	1740—2160
Helianthus annuus . . .	2200—3410
Phaseolus vulgaris . . .	$\leq$ 2600

[1] Pflanzen im Labor gewachsen.
[2] Grenzen für *verschiedene* Sorten.

Im Gegensatz zu dieser Wirkung langfristiger Vorbelichtung ist gewöhnlich eine nur nach Stunden zählende Beleuchtung auf die Stimmung ohne Einfluß (Voerkel, Zurzycka und Zurzycki [8]), so daß es unter normalen Bedingungen für die bei einer bestimmten Beleuchtungsstärke erreichte Endlage auch gleichgültig ist, in welcher Anordnung sich die Chloroplasten zu Versuchsbeginn befunden haben. Eine bemerkenswerte Ausnahme macht allerdings die von Mosebach [2] untersuchte Alge *Mougeotia*, bei der durch eine nur wenigstündige Vorbelichtung die Intensitätsschwelle zwischen Schwachlicht- und Starklichtstellung stark erhöht wird und zwar um so stärker, je höher die Intensität der Vorbelichtung war. Dabei konnte Mosebach diesen Effekt zweifelsfrei trennen von der gleichgerichteten Abstumpfung durch CO_2-Verarmung des Kulturmediums; doch wäre noch zu prüfen, ob diese Lichtstimmung auf den Stärkegehalt der Chloroplasten zurückgeführt werden kann, da Senn allgemein stärkereiche Chloroplasten weniger lichtempfindlich fand als stärkearme.

Eine Abhängigkeit der Bewegungs*geschwindigkeiten* von der Lichtstimmung wurde bisher nicht eindeutig nachgewiesen, doch könnte vielleicht auf dieser Basis die unterschiedliche

[1] Dieses „Lichtoptimum“ entspricht etwa dem „epistrophischen Intervall“ oder „Epistrophion“ von Moore [2].

Reaktions- und Individualgeschwindigkeit bei *Lemna* erklärt werden, die ZURZYCKI und ZURZYCKA [11] in Abhängigkeit von der Jahreszeit fanden, so wie auch die Stimmung in manchen Fällen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist (MOSEBACH [2], ZURZYCKI [10]).

Bei der Dunkelbewegung zeigt sich nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [8] noch eine andere Abhängigkeit von der Vorbehandlung, indem jene bei häufiger Wiederholung ermüdet — im Gegensatz zu den übrigen Bewegungen —, d. h. sie läuft immer langsamer und unvollständiger ab, bis sie schließlich ganz ausbleibt (vgl. Abb. 13). Ob allerdings nur die Geschwindigkeit oder (wie es aus den Kurven der genannten Autoren hervorzugehen scheint) auch das Ausmaß der Dunkelbewegung durch die „Ermüdung" beeinflußt wird, läßt sich vielleicht aus Versuchen mit so

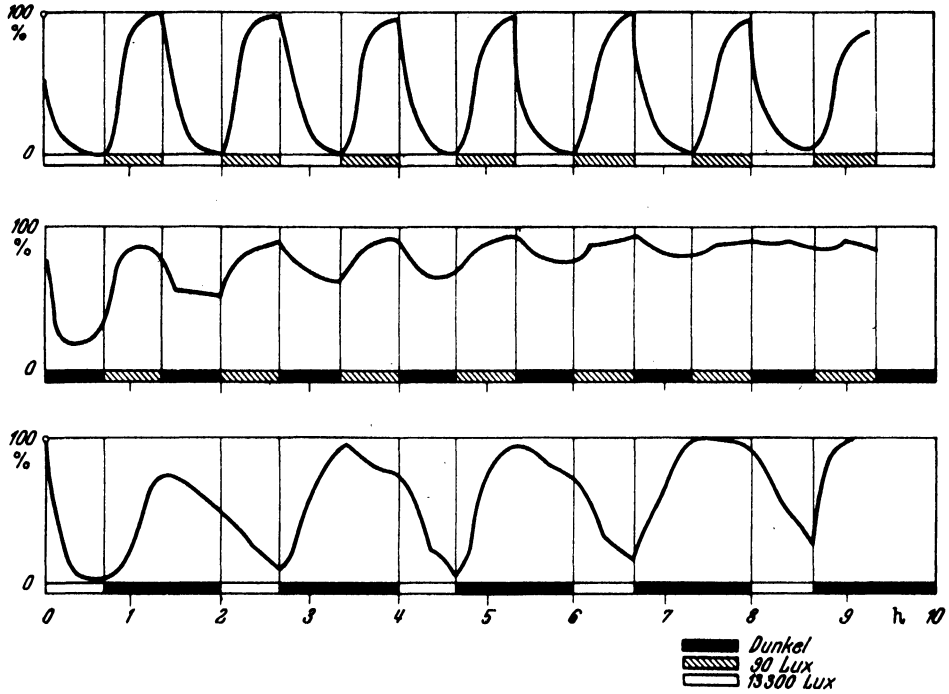


Abb. 13. Reaktionsverlauf der Chloroplastenbewegungen von *Lemna* bei periodisch wiederholtem Wechsel der Beleuchtungsverhältnisse. Oben: Starklicht und Schwachlicht; Mitte: Dunkelheit und Schwachlicht; unten: Starklicht und Dunkel. Abszisse: Zeit in Stunden mit Angabe der jeweiligen Beleuchtungsstärke. Ordinate: Prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3). (Nach ZURZYCKA und ZURZYCKI [8].)

kleiner Cyclenlänge des Beleuchtungswechsels (1,5—2 Std) noch nicht entscheiden. Auch müßte hier noch geprüft werden, ob es sich bei dem in Abb. 13 gezeigten Ausklingen der Chloroplastenbewegung nicht um grundsätzlich den gleichen Effekt handeln könnte wie bei der weiter oben (S. 284 f.) besprochenen kurzfristig intermittierenden Beleuchtung, indem der Licht-Dunkelwechsel bei hinreichend häufiger Wiederholung integriert wird und die resultierende Lichtmenge noch immer für volle Schwachlichtlage ausreicht; bei dem entsprechenden Wechsel Starklicht-Schwachlicht findet eine solche Integration offensichtlich nicht statt (Abb. 13 oben).

e) Sonderfälle lichtinduzierter Bewegungen.

Mougeotia (*Mesocarpus*-Typ).

Der bereits eingangs erwähnte Bewegungstyp von *Mougeotia* unterscheidet sich in einigen wesentlichen Punkten von den normalen Chloroplastenbewegungen. Die damit zusammenhängenden Besonderheiten sollen hier besprochen werden.

Während in allen anderen Fällen sich die Chloroplasten innerhalb und relativ zum Plasma bewegen, dreht sich der *Mougeotia*-Chloroplast mit der ihn umgebenden Plasmaportion im Zellsaftraum (unter Beibehalten der axialen Lage) oder wandert durch diesen hindurch (s. unten). In Schwachlichtstellung kehrt

der plattenförmige Chloroplast bekanntlich dem Licht die Fläche zu[1], in Starklicht die Kante. Eine statistische Reaktionsgröße, wie sie bei den übrigen Objekten durch das etwas unterschiedliche Verhalten der einzelnen Chloroplasten einer Zelle zustande kommt, läßt sich bei *Mougeotia* finden, wenn die Chloroplastenstellung in einer größeren Zahl von Zellen betrachtet wird.

Ob dagegen bei bestimmten Beleuchtungsstärken, die zwischen höchster Schwachlicht- und niederster Starklichtintensität liegen, Zwischenstellungen des Chloroplasten als echte Gleichgewichtslagen vorkommen, so daß der Winkel zur Lichtrichtung als Funktion der Beleuchtungsstärke aufgefaßt werden kann, ist noch umstritten; während SENN (1908) seine und OLTMANNS' (1892) Beobachtungen in dieser Richtung deutet, weist MOSEBACH [2] darauf hin, daß solche Schräglagen als momentane Bewegungszustände aus statistischen Gründen im Übergangsbereich stets in einem gewissen Umfange auftreten müssen, so daß nur langfristige Beobachtungen einer Einzelzelle diese Frage entscheiden können (die Oltmannsschen Tuschekeilversuche sind aus anderen, schon bei BUDER 1917 angegebenen Gründen hier nicht beweisend). — Ferner besteht die Möglichkeit, daß die einzelnen Zonen eines Chloroplasten sich etwas in ihrer Reaktionsfähigkeit unterscheiden, so daß unter gewissen Bedingungen vorübergehend ein Teil desselben bereits Profilstellung einnimmt, während sich ein anderer Teil noch in Flächenstellung befindet. So erklärt sich das Vorkommen tordierter Chloroplasten. Die verschiedenen Zonen eines Chloroplasten können aber nicht nur in ihrer Empfindlichkeit untereinander etwas verschieden sein, sondern auch unabhängig voneinander reagieren, falls nämlich nicht der ganze Chloroplast einheitlich aus der gleichen Richtung oder mit gleicher Intensität belichtet wird; auch in diesem Falle können dann Torsionen auftreten.

Werden die Algenfäden nicht beleuchtet, so gibt es keine bevorzugte Seite, entsprechend wie bei *Vaucheria* (außer der Beziehung zur Schwerkraft, die aber hier keinerlei Wirkung auf die Chloroplasten ausübt; SENN). Während bei der letztgenannten Pflanze jedoch als Folge hiervon die Dunkellage in einer gleichmäßigen Verteilung der Chloroplasten über die ganze Oberfläche besteht, kann eine solche auf Grund des Chloroplastenbaues bei *Mougeotia* nicht vorkommen. Es fehlt hier also eine spezifische Dunkelstellung völlig, bei Verdunkelung wird die zuletzt eingenommene Stellung beibehalten, es sei denn, daß man die mit Kontraktion verbundene parietale Lage, wie sie sich nach sehr langer Verdunkelung (11 Tage; SENN) einstellen soll, als Dunkelstellung bezeichnen will.

Eine weitere Abweichung von den Chloroplastenbewegungen der übrigen Pflanzen besteht im Aktionsspektrum, jedenfalls soweit es die Untersuchungen von SENN betrifft. So soll hier die Schwachlichtstellung im Gegensatz zu den oben beschriebenen Gesetzmäßigkeiten auch durch Rotlicht ausgelöst werden können (Angaben über die relative Wirksamkeit der verschiedenen Spektralbereiche liegen nicht vor[2]), während die Starklichtstellung nur durch kurzwellige Strahlung hervorgerufen wird (letzteres durch MOSEBACH [2] bestätigt).

Niedere Temperatur veranlaßt den Chloroplasten, seine axiale Lage aufzugeben und an eine Wand zu rücken. Bei einseitiger Wirkung von kurzwelligem Licht wandert er unter diesen Bedingungen auf die lichtzugewandte Seite (wie erwähnt, quer durch die Vacuole), während er sich unter der Einwirkung von Rotlicht wieder in die Mitte des Zellsaftraumes begibt und dort Flächen-(also Schwachlicht-)stellung einnimmt (SENN). Eine Bestätigung und Erweiterung dieser Versuche wäre dringend notwendig, da diese vielleicht einen Anschluß des abweichenden Verhaltens des „*Mesocarpus*-Typs" an die normalen Chloroplastenverlagerungen ermöglichen würden; das Verhalten unter typischen Bedingungen wäre dann bei dieser Alge vielleicht nur der Ausdruck eingeschränkter Bewegungsmöglichkeiten.

Als letzte Besonderheit des *Mougeotia*-Chromatophoren muß noch erwähnt werden, daß es hier gelungen ist, Nachwirkungen einer kurzen Beleuchtung

[1] Da der Zellkern einseitig der Chromatophorenplatte anliegt, könnte mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die beiden Seiten des letzteren ungleichwertig sind; doch konnte schon STAHL (1880) zeigen, daß die Schwachlichtstellung unabhängig davon ist, ob der Zellkern auf der lichtzugewandten oder abgewandten Seite liegt.

[2] Nach unveröffentlichten Versuchen des Referenten mit Interferenzfiltern liegen Wirkungsmaxima im roten und blauen (rot > blau), ein ausgesprochenes Minimum dagegen im grünen Bereich, vgl. hierzu Addendum (S. 317).

während anschließender Verdunkelung nachzuweisen (MOORE [1]). LEWIS (1898) macht hierüber genauere Angaben. Danach brauchen die Zellen nur 2 min Schwachlicht zu erhalten, um in den folgenden 20 min die Drehung des Chloroplasten in Flächenstellung ebenso vollständig ablaufen zu lassen wie in den dauernd weiter belichteten Kontrollen. In gleicher Weise genügte für die (30 min in Anspruch nehmende) Starklichtbewegung eine $1^1/_2$minütige Beleuchtung, um die volle Profilstellung wie bei den Kontrollen auszulösen (Abb. 14). Belichtungszeiten unterhalb dieser Schwellen bedingen auch noch solche Bewegungen, doch verlaufen diese dann langsamer und erreichen nicht mehr den der Strahlungsrichtung entsprechenden Endzustand; so bewirkt z. B. „Licht mittlerer Intensität" von nur 10 sec noch eine Drehung um 25° (vgl. Abb. 14).

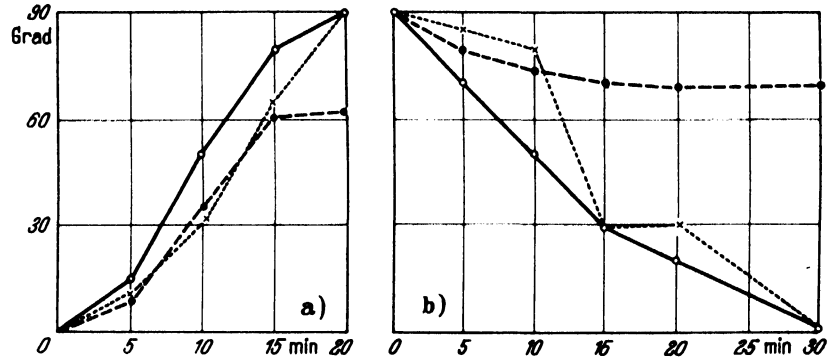


Abb. 14a u. b. Verlauf der Chloroplastendrehung von *Mougeotia* bei verschieden langer Beleuchtung. a Schwachlicht; b Starklicht. o——o Dauerlicht; ×----× 120 sec (a) bzw. 90 sec (b) beleuchtet; ●----● 60 sec (a) bzw. 45 sec (b) beleuchtet. Angabe über genaue Beleuchtungsstärke fehlt. Abszisse: Zeit nach Beleuchtungsbeginn. Ordinate: Winkel zwischen Chloroplastenstellung und Lichtrichtung (Profilstellung = 0°; Flächenstellung = 90°) (Nach LEWIS 1898.)

Striatella-Typ.

Es wurde bereits erwähnt, daß im Gegensatz zum normalen Verhalten bei vielen zentrischen Meeresdiatomeen die Chloroplasten nicht individuell, sondern kollektiv reagieren (SENN 1919). Dabei ist dann die Wirkung nicht nur abhängig von der Beleuchtungsstärke, sondern auch von der Größe des bestrahlten Plasmaanteils, aber unabhängig davon, welcher Teil des Protoplasmas belichtet wird. Als Beispiel sei angegeben, daß bei *Biddulphia* die Starklichtbewegung (Verlagerung der Chloroplasten nach dem Zentrum zum Kern) bereits ausgelöst werden kann, wenn nur $^1/_{16}$ der Zelle dem Sonnenlicht ausgesetzt wird. Als Folge dieser Bewegungsweise können dann unter Umständen bei Partialbeleuchtung einzelne Chloroplasten aus optimalen in unter- oder überoptimale Bedingungen verlagert werden.

Einer Abtrennung dieses Bewegungstyps von den übrigen Chloroplastenbewegungen dürfte daher (im Gegensatz zu der sonstigen, rein morphologischen Typisierung) auch eine gewisse physiologische Berechtigung zukommen.

Möglicherweise gehört hierher auch die Laminariacee *Saccorhiza bulbosa*, deren Chloroplasten nach SAUVAGEAU (1917) nur durch hohe Intensität, unabhängig von der Richtung des Lichtes zur Verlagerung unter gleichzeitiger starker Kontraktion veranlaßt werden.

Die keimende *Equisetum*spore.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit der Schwachlichtbewegung der Chloroplasten hat auch ein Vorgang, der bei der Keimung der *Equisetum*spore beobachtet wird: Bei einseitiger Beleuchtung wandern die zunächst gleichmäßig verteilten

Chloroplasten nach der beleuchteten Seite, während der Zellkern sich nach der entgegengesetzten Seite begibt, wo er sich teilt und die inäquale Zellteilung veranlaßt (NIENBURG 1924).

Da die Lichtabsorption im Cytoplasma erfolgt (MOSEBACH [1]) und die Chloroplastenbewegung erst einige Stunden nach der wirksamen Beleuchtung einsetzt, wird hier diese Bewegung mit Sicherheit nicht direkt vom Licht, sondern indirekt vom Plasma gerichtet. Ob diese Chloroplastenverlagerung als Modell für die typische Chloroplasten-„Phototaxis" aufgefaßt werden darf, ist noch sehr ungewiß, zumal es sich bei *Equisetum* um einen einmaligen, irreversiblen Vorgang handelt.

Die Chloroplastenbewegung bei *Selaginella serpens*.

Die tagesperiodischen Bewegungen des einzigen großen Chloroplasten der Epidermis von *Selaginella serpens*, die mit charakteristischen Gestaltsänderungen verbunden sind, werden nur indirekt vom Licht reguliert. BUSCH (1953) konnte zeigen, daß diese Bewegungen einer endogenen Rhythmik folgen, die auch unter konstanten Bedingungen (Dauerlicht oder Dauerdunkel) noch eine gewisse Zeit erhalten bleibt. Das Licht wirkt hier nur regulierend auf den Verlauf dieser endogenen Rhythmik, wie das von anderen endogen-rhythmischen Phänomenen bekannt ist. Die Verlagerung ist also nicht etwa eine rein exogene Lichtwirkung mit extrem langer Latenzzeit, wie SUESSENGUTH (1923) aus seinen Versuchen schloß.

Auch die Richtung der Bewegung wird hier nicht durch das Licht bestimmt, sondern durch die topographischen Verhältnisse des Blattes: In „Nachtstellung" befindet sich der kugelförmige Chloroplast in der Mitte der Zelle an der Außenwand, in „Tagstellung" dagegen an einer antiklinen Fugenwand und zwar stets an der, die der Basis des Blattes zugekehrt ist. BUSCH konnte es wahrscheinlich machen, daß der richtende Faktor die elektrischen Ladungsverhältnisse sind, da der Chloroplast im elektrischen Feld an die Anode wandert, also sich als negativ geladen erweist. Die tagesperiodischen Bewegungen wären dann mit tagesperiodischen Ladungsänderungen des Chloroplasten oder Potentialänderungen innerhalb der Zelle zu deuten, die Formänderung wäre eine Funktion der p_H-bedingten Änderungen der Viscosität und Oberflächenspannung.

Anhang: Die Phototaxis des Zellkerns.

SENN (1908) gibt an, daß bei *Funaria* auch der Zellkern sich häufig in den Plasmabereich begibt, in dem „optimale Lichtintensität" herrscht, so daß er sich also in Schwachlicht an einer Außenwand, bei Starklicht dagegen an einer Fugenwand befindet. Im Gegensatz zu FRANK (1872), der diese Erscheinung schon bei *Sagittaria* und *Vallisneria* beobachtet und als Beweis für eine Verlagerung des gesamten Protoplasmas angesehen hatte, hält SENN jedoch die Bewegung des Kernes für unabhängig von der der Chloroplasten.

2. Orientierungsbewegungen der Chloroplasten, die nicht vom Licht gerichtet werden.

a) Bewegungen, die durch innere Faktoren gerichtet werden, und Chemotaxis.

Die Dunkellage wurde in den vorangegangenen Abschnitten stillschweigend bei der Phototaxis mitbehandelt, obwohl sie natürlich keineswegs durch eine Intensitätsverteilung des Lichtes in der Zelle verursacht werden kann. Die Dunkelbewegung darf daher nicht als Phototaxis bezeichnet werden, und wir hatten

gesehen, daß die Dunkelbewegung auch nicht einfach als Umkehr der Schwachlichtbewegung aufgefaßt werden kann. Es ist ein noch nicht ganz gelöstes Problem, welche Faktoren dafür verantwortlich sind, daß die Chloroplasten bei Verdunkelung bestimmte Zellpartien aufsuchen. Diese Zellpartien sind ja nicht grundsätzlich diejenigen, die in Schwachlichtlage gemieden werden, sondern in Dunkellage werden normalerweise alle Fugenwände besetzt, d. h. alle Wandpartien, die an eine lebende Nachbarzelle grenzen, gleichgültig ob diese senkrecht oder parallel zur Organoberfläche stehen (vgl. auch Abb. 1c, S. 279); dagegen werden die an die Außenwelt, an Intercellularen sowie an tote Zellen (Hyalinzellen von *Sphagnum*, experimentell abgetötete Zellen) grenzenden Partien gemieden. Als Einschränkung kommt bei Organen mit mehreren Zellsorten noch hinzu, daß meist nur solche Fugenwände bei der Dunkelbewegung aufgesucht werden, die an gleichartige Nachbarzellen grenzen.

So werden etwa im Mesophyll der Blätter höherer Pflanzen in Dunkellage die an die Epidermiszellen grenzenden Wände entblößt (SENN 1908), und bei der Braunalge *Padina* z. B. bleiben gewöhnlich die periklinen Wände zwischen Assimilations- und Markzellen von beiden Seiten her unbesetzt, d. h. in den chloroplastenarmen Markzellen werden gerade die Wände aufgesucht, die ebenfalls an chloroplastenarme Zellen grenzen (SENN 1919); der Autor zieht daraus den Schluß, daß der Stoffwechsel in den verschiedenen Geweben nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden ist und als chemischer Reiz auf die Nachbarzelle wirken kann. Andererseits aber werden bei *Lemna* die an Raphidenzellen grenzenden Wände in gleicher Weise besetzt wie die an die übrigen Mesophyllzellen grenzenden (SENN), und bei Farnprothallien werden auch die Zellwände, die eine Rhizoidzelle abgliedern, von den Chloroplasten aufgesucht (BORODIN 1868).

In anderen Fällen sammeln sich die Chloroplasten in der Dunkellage zentral um den Zellkern. SENN nimmt daher als sicher an, daß die Dunkelbewegung durch einen chemischen Reiz gerichtet wird, der von den Fugenwänden bzw. vom Zellkern ausgeht, und prüft daraufhin zunächst die prinzipielle Möglichkeit chemotaktischer Bewegungen der Chloroplasten, die nun besprochen werden müssen.

Chemotaxis.

CO_2 wirkt nach Versuchen SENNs an *Funaria* stark positiv chemotaktisch; einseitig gebotene CO_2-Konzentrationen von 10—20% können sogar die „Phototaxis" weitgehend überwinden. O_2 oder H_2 wirkt dagegen nicht als chemotaktisches Reizmittel. Unter zahlreichen anorganischen Salzen rufen fast alle diejenigen positive Chemotaxis hervor, die das Sulfat-Ion enthalten, während von organischen Substanzen Glucose, Fructose, Äpfelsäure und Asparagin positiv chemotaktisch wirken. Schwach negativ reagieren die Chloroplasten gegenüber Rohrzucker und vielleicht Nitrat. Zur Chemotaxis im weiteren Sinne muß ferner die negative Osmotaxis gerechnet werden, die hier auch als positive Hydrotaxis bezeichnet werden könnte: Einseitiger Wasserentzug scheint die Chloroplasten zur Bewegung nach der entgegengesetzten Seite zu veranlassen (SENN; vgl. hierzu auch die Verlagerung der Chloroplasten beim Welken einschichtiger Moosblättchen, S. 291).

Innere Reize.

SENN versuchte nun experimentelle Hinweise dafür zu erhalten, daß sich der „Fugenwandreiz" mit der zuvor bewiesenen Chemotaxis identifizieren läßt. Naheliegend ist der Gedanke einer CO_2-Wirkung: Das im Dunkeln bei der Atmung entstehende CO_2 diffundiert an den freien Wänden schneller hinaus als an den Fugenwänden und lockt daher die Chloroplasten an diese; doch dürfte dann Rotlicht nicht wie Dunkelheit wirken, da hier die Photosynthese besonders stark ist. Außerdem muß diese Hypothese deshalb fallengelassen werden, weil die Dunkelbewegung auch in stark mit CO_2 angereicherter Luft noch stattfindet (10% CO_2-

Gehalt). Erfolgreicher waren die Versuche SENNS, den Fugenwandreiz durch die chemotaktisch wirksamen Salze zu ersetzen, indem durch allseitige Zufuhr solcher Stoffe (besonders $MgSO_4$) eine Abstumpfung erzielt werden konnte: Nach dem Weberschen Gesetz kann unter diesen Umständen die geringe Differenz zwischen Fugen- und Außenwänden nicht mehr wahrgenommen werden.

Verschiedene weitere Versuche führten SENN allerdings zu der Überzeugung, daß es sich nicht um eine einfache Wirkung der Salze handeln kann, sondern um komplizierte Verbindungen, an deren Bildung diese Salze und „organische Wanderstoffe" maßgebend beteiligt sind. Durch unterschiedliche Zusammensetzung des Transpirationsstromes bei Licht und Dunkelheit soll dann im Licht eine Anreicherung dieser komplizierten Chemotactica in den Außenwänden erreicht und damit unter diesen Umständen die Wirkung des Fugenwandreizes aufgehoben werden. Die Unmöglichkeit, durch Rotlicht trotz hoher photosynthetischer Wirksamkeit Schwachlichtbewegung auszulösen, führt jedoch auch zur Ablehnung dieser Hypothese. Außerdem ist für das Zustandekommen einer Chemotaxis ein chemischer Gradient erforderlich, der aber zwischen zwei Zellen mit gleichem Stoffwechsel kaum entstehen dürfte, so daß damit die Erklärung der Fugenwandwirkung als positiver Chemotaxis wohl nicht mehr in Frage kommt; so ist wohl auch die Kritik FITTINGS (1909) an der Sennschen Hypothese aufzufassen.

In ähnlicher Weise will SENN auch für die Karyostrophe, d. h. die Zusammenballung der Chloroplasten um den zentral gelegenen Kern, chemische Reize, die vom Kern ausgehen, verantwortlich machen, wobei unter besonderen Bedingungen dieser Einfluß stärker ist als der Fugenwandreiz, so daß in diesem Fall auch in solchen Zellen Karyostrophe eintreten kann, in denen die normale Dunkelstellung Apostrophe ist.

Eine Zusammenballung der Chloroplasten in Starklicht oder Dunkelheit, unabhängig von der Lage des Zellkerns (Systrophe), die SENN (1919) ohne nähere Erklärungsmöglichkeit als gegenseitige Anziehung der Chloroplasten bezeichnet, möchte KÜSTER (1910), der diese Erscheinung in plasmolysierten Zellen beobachtete, mit der Karyostrophe unter einheitlichem Gesichtspunkt erklären. Er lehnt auch deshalb die chemotaktische Wirkung des Kernes ab, weil sich in vielen von ihm beobachteten Fällen nicht nur Chloroplasten, sondern auch leblose Plasmaeinschlüsse (z. B. Eiweißkristalle) um den Kern zusammenballen. Er faßt die Systrophen- und Karyostrophenbewegungen als passiven Transport auf, hervorgerufen durch Gradienten im physikalischen Zustand des Cytoplasmas[1].

Unterschiede zwischen dem „chemotaktischen" Verhalten der Chloroplasten gegenüber dem Fugenwand- und dem Kernreiz bestehen nach SENN in der Abhängigkeit der Empfindlichkeit vom Stärkegehalt: Die Reaktion auf den Fugenwandreiz ist um so stärker, je größer der Stärkegehalt der Chloroplasten ist (also gerade entgegengesetzt wie die phototaktischen Reaktionen), während die Kernlage auch von ganz stärkefreien Chloroplasten eingenommen werden kann. Ganz entsprechend verhalten sich die Leukoplasten, nur mit dem Unterschied, daß hier die Komplizierung durch die phototaktischen Bewegungen entfällt (s. unten).

Eine weitere Beobachtung, die auf richtende Einflüsse chemischer Art innerhalb der Zelle deutet, teilte BORODIN (1869, Abb. 11) mit. Bei *Stellaria media* kann die Dunkellage in der subepidermalen Mesophyllschicht insofern modifiziert sein, als einzelne Chloroplasten auch die an die Epidermis grenzende Wand aufsuchen, dort aber nur die Stellen besetzen, an denen die antiklinen Wände der Epidermiszellen ansetzen. Die gleiche Erscheinung beschreibt SENN (1908) bei *Lemna* und (1919) etwas modifiziert bei *Taonia*, indem es sich hier gerade um eine Lagerung an den Innenwänden der assimilierenden Rindenschicht handelt und zwar dort, wo die antiklinen Wände der darunterliegenden Markschicht ansetzen.

[1] Dagegen machte SENN (1919) an Braunalgen die Beobachtung, daß im Plasma liegende Fucosanbläschen die Chloroplastenbewegung nicht mitmachen, und sieht darin ein Argument für seine Theorie der aktiven Bewegung. Die damit zusammenhängenden Fragen werden im 2. Teil dieses Bandes (IX. Bewegungsmechanismen) besprochen.

Noch ein „innerer Reiz" muß besprochen werden, der bisher nicht berücksichtigt wurde. In mehrschichtigen Geweben, besonders in Palisadenzellen, besetzen die Chloroplasten in Schwachlichtlage bevorzugt die freien, d. h. die an Intercellularen grenzenden Wände und meiden die Fugenwände, sofern entweder infolge diffuser Beleuchtung keine nennenswerten Intensitätsdifferenzen in der Zelle bestehen oder bei geeigneter Intensität die Verteilung derselben in der Zelle so ist, daß an keiner Stelle unteroptimale Beleuchtung herrscht (SENN 1908, 1919).

Darin ist der Grund zu suchen, daß auch die Schwachlichtbewegung anfangs von manchen Autoren allein auf eine tonische Wirkung des Lichtes zurückgeführt werden konnte. Das Licht wäre in diesem Falle nur ein „diffuser Reiz", der die Reaktionsfähigkeit der Chloroplasten auf die inneren Reize beeinflussen würde. Doch wurde bereits erwähnt, daß der richtende Einfluß der Intensitätsverteilung des Lichtes bei den Chloroplastenbewegungen eindeutig nachgewiesen ist (S. 279; vgl. hierzu auch die Untersuchungen von SENN 1919 an *Phaeophyceen*).

Da diese Bevorzugung der freien Wände auch noch in CO_2-freier Atmosphäre beobachtet werden kann (SENN), ist der CO_2-Gehalt der Intercellularen dafür nicht verantwortlich. Dagegen könnte es sich nach SENN um chemotaktisch wirksame Stoffe handeln, die sich in diesen Wandpartien angehäuft haben und die durch genügend langes Wässern (mehrtägige Infiltration mit Wasser) ausgewaschen werden können. Jede weitere Präzisierung dieser Hypothese bezüglich der Natur der wirkenden Stoffe stößt jedoch wieder auf die im Zusammenhang mit den Fugenwandreizen erwähnten Schwierigkeiten (vgl. S. 303f.).

Auch der umgekehrte Fall kann beobachtet werden: Sind infolge schwacher Lichtbrechung die Beleuchtungsverhältnisse bei *Starklicht* so wenig unterschiedlich innerhalb der Zelle, daß ein Aufsuchen schwächer beleuchteter Zellpartien nicht möglich ist, so tritt Dunkellage, also Fugenwand- oder Kernlage ein (z. B. *Zanardinia*, mit Wasser injizierte *Phaseolus*blätter = Apostrophe; *Padina*, *Dictyota* = Karyostrophe; SENN 1908, 1919). Hierher gehört auch die Karyostrophe in Starklicht beim *Striatella*typ (Meeresdiatomeen), die ohne Rücksicht auf die Intensitätsverteilung erfolgt. Über die Natur des „Fugenwand-" oder „Kernreizes" kann natürlich auch hier noch nichts ausgesagt werden.

Warum nun die Chloroplasten (bei Ausschaltung der richtenden Wirkung des Lichtes) je nach Beleuchtungsstärke von den Fugenwänden (bzw. vom Zellkern) oder von den freien Wänden „chemotaktisch angelockt" werden, kann wohl nur mit einer Tonusänderung erklärt werden, also mit einer Umstimmung der Reaktionsfähigkeit der Chloroplasten oder der für die Bewegung verantwortlichen Systeme (im weitesten Sinne).

Schließzellen.

Zu den Chloroplastenbewegungen, die überwiegend durch innere Reize hervorgerufen oder gesteuert werden, die aber nur unter Vorbehalt im Abschnitt „Chemotaxis"[1] behandelt werden, gehören wohl auch die von WEBER (1925, 1926) beschriebenen Bewegungen in den Schließzellen. Zwar wurden bis jetzt zu wenig Arten untersucht, als daß schon klare Gesetzmäßigkeiten erkennbar wären, doch ist so viel sicher, daß die Änderungen im Plasmazustand, die für die Öffnungs- und Schließbewegungen verantwortlich sind, auch Chloroplastenverlagerungen zur Folge haben. So befinden sich die Plastiden bei geöffneter Spalte an der Rückenwand der Schließzellen *(Chrysanthemum)* bzw. sie liegen dem langgestreckten Kern auf der Rückenwandseite an *(Tradescantia)*, während sie sich beim Welken an die Pole der Zelle bzw. des gestreckten Kernes („Kernpollage") begeben. Weitere Verlagerungen werden beobachtet, wenn das Blatt vergilbt, die Schließzellen aber noch am Leben bleiben. Im übrigen soll nach SENN die normale Schwachlichtlage in den Schließzellen die Brennpunktlage sein (Chloroplasten an der Innenwand).

[1] Gerade bei diesen Bewegungen könnte auch ein physikalischer Gradient im Plasma für die Chloroplastenverteilung verantwortlich sein.

Traumatotaxis.

Unter den Erscheinungen, die auf Chemotaxis zurückgeführt werden, darf schließlich nicht die positive Traumatotaxis vergessen werden, die in der Nachbarschaft verwundeter Zellen auftritt (SENN). Da sich jedoch in diesem Falle auch eine „traumatotaktische" Ansammlung des Plasmas und des Kernes an der der Verletzung zugekehrten Seite der Zelle vollzieht, muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß hierbei die Chloroplasten nur passiv mit dem gesamten Plasma verlagert werden (SENN; KÜSTER 1956). Dieser Vorbehalt dürfte wohl nicht für die negative Traumatotaxis der Chloroplasten in Zellen gelten, die lokal von einem parasitischen Pilz *(Botrytis cinerea)* infiziert werden, da sich hier der Plasmaschlauch nicht an der Bewegung beteiligt (NORDHAUSEN 1899).

b) Thermotaxis.

Werden Zellen einseitig stark abgekühlt, so wandern die Chloroplasten nach der wärmeren Seite der Zelle. Dies beobachtete KRAUS (1874) im Palisadenparenchym der Blätter verschiedener höherer Pflanzen bei Bereifung der Blattoberseite, und SENN bestätigte diesen Befund (1909) und erweiterte ihn durch Versuche an *Funaria*blättchen, die auf der einen Seite mit Wasser von 17°, auf der anderen mit Wasser von 1° C in Berührung waren (1908). Eine thermotaktische Reaktion auf überoptimale Temperaturen wurde bis jetzt noch nicht mit Erfolg untersucht.

c) Geotaxis.

Eine echte Geotaxis kommt den Plastiden vermutlich nicht zu, indem alle bisher bekannten Fälle (von SENN 1908 zusammengefaßt und typisiert) sich zwanglos als rein physikalisch und passiv bedingtes Absinken der schwereren (meist stärkereichen!) Plastiden im spezifisch leichteren Cytoplasma erklären lassen. Hierher gehört z. B. auch die Alge *Ulothrix radicans*, bei der der Chloroplast in Dunkelheit ans untere Ende der Zelle sinkt, während er sich im Licht phototaktisch einstellt, und *Ulothrix zonata*, bei der der Chloroplast unter allen Beleuchtungsverhältnissen ausschließlich von der Schwerkraft gerichtet wird.

d) Anhang: Die Bewegung der Leukoplasten.

Da die Leukoplasten einerseits (wie bereits erwähnt) auf Lichtreize nicht reagieren können, andererseits jedoch der Wirkung der von den Fugenwänden und dem Kern ausgehenden „Reize" unterliegen und schließlich durch die Schwerkraft passiv verlagert werden können, ergeben sich für die Leukoplasten folgende Lagemöglichkeiten: Fugenwandlage (Apostrophe), Kernlage (Karyostrophe) und Lage am tiefsten Punkt der Zelle (wohin sie oft gemeinsam mit dem Kern verlagert werden, so daß es sich auch in diesem Falle noch um eine Karyostrophe handeln würde). Die Bewegungen zwischen diesen Extremlagen verlaufen ganz wie die entsprechenden der Chloroplasten, insbesondere in Abhängigkeit vom Stärkegehalt. Bemerkenswert ist, daß Leukoplasten, die durch Schwerkraftwirkung ans untere Ende der Zelle verlagert wurden, entgegen der Schwerkraft wieder aufsteigen, sobald sie genügend von ihrer Stärke verloren haben (SENN 1908).

Chlorophyllarme oder stärkereiche Chloroplasten, die gewissermaßen den anatomischen Übergang von den Chloroplasten zu den Leukoplasten darstellen, nehmen auch reizphysiologisch eine Zwischenstellung ein, indem sie je nach der gegebenen Kombination der Bedingungen mehr wie die Chloroplasten reagieren (Überwiegen der photischen Reaktionen) oder mehr wie die Leukoplasten (alleinige Reaktion auf innere Reize) (SENN 1908).

3. Die physiologischen und ökologischen Auswirkungen der Chloroplastenverlagerungen.

Schon SACHS (1859) hatte festgestellt, daß die Farbintensität und -tiefe der Blätter sich mit der Intensität des einstrahlenden Lichtes verändert. Er hatte Blätter, die durch aufgelegte Bleistreifen teilweise beschattet wurden, dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt und nach kurzer Zeit an den besonnten Stellen ein helleres Grün als an den beschatteten erhalten. BÖHM (1863) vermutete als Ursache hierfür die von ihm entdeckte Chloroplastenbewegung, und BORODIN (1869) konnte die Richtigkeit dieser Auffassung experimentell an mehreren Pflanzen beweisen. Einen Fall extremer Durchlässigkeitserhöhung teilt SENN mit: Werden Blätter konstant senkrecht besonnt und dann mit Wasser injiziert, so erscheinen sie farblos, sofern sie genau in der Bestrahlungsrichtung betrachtet werden; je größer der Betrachtungswinkel zur ursprünglichen Beleuchtungsrichtung wird, desto mehr kommt die Chlorophyllfarbe wieder zum Vorschein. STAHL (1909) entwickelte die Sachssche Methode zu einem instruktiven Demonstrationsversuch weiter, indem er die Blätter nach ungleicher Beleuchtung auf Photopapier legte und dieses exponierte. Damit war der Grund gelegt zur Anwendung der Durchlässigkeitsmessung als Maß für die Chloroplastenverlagerung, wie sie sich in den Arbeiten von BABUŠKIN, BIEBL und SEYBOLD findet.

Wenn nun in zahlreichen Fällen der Einfluß der Chloroplastenverteilung auf die Lichttransmission der Blätter in keiner Weise bezweifelt werden kann, so mahnen doch die Versuche BIEBLs (1955) und die Berechnungen SEYBOLDs (1955) zur Vorsicht vor Verallgemeinerungen. BIEBL verfolgte den Tagesgang der Lichttransmission im Vergleich zum Tagesgang der Beleuchtungsstärke an verschiedenen Pflanzen und konnte bei mehreren Arten Transmissionsänderungen beobachten, die genau der Erwartung entsprachen; neben Pflanzen, die überhaupt keinen solchen Tagesgang zeigten, fand er jedoch auch solche, die auf zunehmende Beleuchtungsstärke gerade mit abnehmender Transmission antworteten. Da bei einem dieser „invers" reagierenden Objekte *(Sambucus nigra)* normale Verlagerung der Chloroplasten nachgewiesen werden konnte[1], müssen wir annehmen, daß nicht nur Chloroplastenverlagerungen ohne nennenswerte Transmissionsänderungen möglich sind, sondern daß auch Transmissionsänderungen aufteten können, die nicht durch Chloroplastenverlagerungen verursacht werden (vgl. auch SEYBOLD 1955).

SEYBOLD, der bei Untersuchungen über die Wellenlängenabhängigkeit der Starklichtbewegung aus Reflexion und Transmission eindeutig auf Chloroplastenverlagerung in dünnen Blättern schließen konnte (1956), zeigt an Hand theoretischer Berechnungen, daß bei *mehrschichtigen* Blättern die Chloroplastenverlagerung nicht notwendig zu merklichen Änderungen der Transmission führen muß (1955). So ermittelt er für ein konstruiertes 5schichtiges Modellgewebe sogar völlige Gleichheit der Transmissionswerte bei Starklicht- und Schwachlichtlage der angenommenen 20 Chloroplasten je Zelle, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Chloroplastenlage der untereinanderliegenden Zellschichten ideal alterniert. Diese Voraussetzung dürfte jedoch nur in den seltensten Fällen zutreffen, da ja die Chloroplasten sich in Starklichtlage nicht an morphologisch definierten

[1] Wird ein Teil des Blattes nach der Stahlschen Methode $^1/_2$ Std der Sonne ausgesetzt, so wird die Transmission, ganz wie zu erwarten, bedeutend erhöht; die *langsam* zunehmende Beleuchtungsstärke im Tagesgang dagegen bedingt bei der gleichen Pflanze die erwähnte Transmissions*minderung*. Ein exakter Nachweis für die Verlagerungsfähigkeit der Chloroplasten ist damit natürlich noch nicht erbracht (vgl. die Kritik SEYBOLDs), doch soll hier besonders auf die unterschiedliche Wirkung kurzfristiger plötzlicher und langfristiger allmählicher Intensitätserhöhung der Beleuchtung hingewiesen werden.

Orten der Zelle befinden, sondern dort, wo die geringste Beleuchtungsstärke herrscht; doch will der Autor mit dieser Berechnung auch nur einen Grenzfall als Denkmöglichkeit andeuten, indem er selbst auf seine (später zu besprechenden) *Messungen* mehr Wert legt als auf Berechnungen, die sich notwendig auf vereinfachende Annahmen stützen müssen.

Welche Bedeutung haben nun die Chloroplastenbewegungen für die Energetik des Blattes? Lange Zeit galt es als selbstverständlich, daß die Schwachlichtlage eine maximale Absorption und damit eine optimale Ausnutzung der eingestrahlten Lichtenergie bewirkt (vgl. auch Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 26. Aufl. 1954, S. 306), während die Starklichtlage die Pflanze vor zu starker Absorption schützen sollte, sei es, daß diese Absorption eine Chlorophyllzerstörung oder eine zu große Erwärmung bedingen (STAHL 1909, HABERLANDT 1924, S. 253) oder einen Teilprozeß der Photosynthese unphysiologisch intensivieren würde[1]. Versuche und Berechnungen, die in den letzten Jahren durchgeführt wurden, konnten jedoch diese Auffassung nicht in vollem Maße bestätigen. Diese Befunde sind unter folgenden beiden Gesichtspunkten zu besprechen: Welchen Einfluß hat die Chloroplastenverlagerung auf die Absorption, und welche Beziehungen bestehen zwischen Chloroplastenlage, Photosynthese und destruktiven Lichtwirkungen?

Die theoretischen Berechnungen SEYBOLDS hatten schon gezeigt, daß eine Abhängigkeit der Transmission von der Chloroplastenlage nicht notwendig bestehen muß; das gilt naturgemäß in gleicher Weise für die Absorption. Weiterhin führte er aber Messungen der drei Größen Transmission, Reflexion und Absorption durch, aus denen hervorgeht, daß bei mehrschichtigen Blättern im Bereich maximaler Chlorophyllabsorption die Transmission unter 10% (im Durchschnitt etwa 5%) des einfallenden Lichtes beträgt, während die Absorption sich im Bereich von 80% hält. Eine geringfügige Veränderung der Absorption von einigen Prozenten, die auf die Energetik sicher noch ohne erkennbare Wirkung bleibt, kann daher schon eine Verdoppelung oder Halbierung der Transmission zur Folge haben, und eine größere relative Änderung der Transmissionswerte hat BIEBL (1954/55) in seinen oben erwähnten Versuchen niemals gefunden. Die Chloroplastenbewegungen können also die Absorption im Blatt kaum beeinflussen, selbst wenn sie starke Transmissionsänderungen zur Folge haben. Zu ähnlichen Schlüssen gelangte ZURZYCKI [6] auf Grund seiner Berechnungen, die sich auf Messungen der Chloroplastengröße (Fläche und Dicke) in Starklicht- und Schwachlichtlage gründen[2]. Die Absorption (in Prozenten des einfallenden Lichtes) wird durch den Übergang in Starklichtlage bei *Funaria* und *Lemna* nur um 2—16% herabgesetzt (vgl. Tabelle 4; die Schwankungsbreite der Zahlen ist durch die Unsicherheit bedingt, mit der die Extinktionswerte angenommen wurden; die Werte der zweiten Spalte dürften die wahrscheinlichsten sein). Grundsätzlich stärkere Wirkungen sind nur in den Fällen zu erwarten, in denen ein *einzelner* Chloroplast die Flächenstellung mit der Profilstellung vertauscht, und so zeigt Tabelle 4 für die Epidermis von *Selaginella Martensii* immerhin eine Reduktion der Absorption um (6—)20 (—36)% und für *Mougeotia* sogar um (22—)37(—65)%.

[1] MOSEBACH [2] betont, daß der Übergang zur „Schutzstellung" (Starklichtstellung) bei *Mougeotia* auf einem ökologisch sehr sinnvollen Mechanismus beruht, indem diese Stellung bei um so geringeren Beleuchtungsstärken eintritt, je höher die CO_2-Spannung des Mediums ist (s. S. 292). Da jedoch nur Blaulicht die Starklichtbewegung auslösen kann, vermutet MOSEBACH, daß hier ein blauempfindlicher Teilvorgang der Photosynthese maßgebend ist.

[2] In diesen Berechnungen mußte allerdings vereinfachend angenommen werden, daß die Beleuchtungsstärke über den ganzen Querschnitt der bestrahlten Zelle gleich ist; doch wissen wir, daß infolge der Lichtbrechung die Chloroplasten, die den Fugenwänden anliegen, ohnehin weniger stark beleuchtet werden, so daß die berechneten Absorptionsunterschiede sicher zu gering sind (ZURZYCKI, brieflicher Hinweis).

Die teleologische Deutung der Starklichtbewegung als *Schutzfunktion* verliert jedoch noch weiter an Boden durch den Vergleich der durch die Starklichtlage erreichten Absorptionsverminderung mit der hierzu erforderlichen Intensitätserhöhung der Beleuchtung, wie sie ZURZYCKI [6] nebeneinanderstellt (vgl. Tabelle 4). So ist etwa bei *Selaginella* eine Steigerung der Beleuchtungsstärke auf das 30fache, bei *Lemna* auf das 15fache nötig, um die erwähnten Absorptionsverminderungen vollständig hervorzubringen; die absolute Absorption steigt dabei auf das 24-[1] bzw. 14fache[1]! Entsprechende Überlegungen könnten für den Übergang aus der Dunkel- in die Schwachlichtlage angestellt werden („Erhöhung der Absorption" unter Bedingungen, die für die Photosynthese günstig sind).

Tabelle 4. *Prozentuales Verhältnis der Lichtabsorption* $\frac{\text{Chloroplasten in Starklichtstellung } (J_{a2})}{\text{Chloroplasten in Schwachlichtstellung } (J_{a1})}$ *unter der Annahme verschiedener Extinktionswerte (E), und Verhältnis der Beleuchtungsstärken, bei denen gerade noch Schwachlichtlage möglich ist (i_1, beginnende Starklichtbewegung) bzw. gerade vollständige Starklichtlage erreicht ist (i_2).* (Nach ZURZYCKI [6].)

	$\frac{J_{a2}}{J_{a1}}$ % für $\log E =$			$\frac{i_1}{i_2}$ % bzw. $\frac{i_2}{i_1}$	
	3,5	4,0	4,5		
Mougeotia . . .	78	63	35	31 19[1]	3,2 5,3[1]
Selaginella . . .	94	80	64	3	30
Funaria	98	95	87	7,8	13
Lemna	98	94	84	6,7	15

[1] Werte unter anderen Versuchsbedingungen: vgl. S. 284 (Tabelle 1).

Während nach diesen Ausführungen nicht mit einem nennenswerten Einfluß der Chloroplastenverteilung auf die Energetik des Blatts gerechnet werden kann[2],

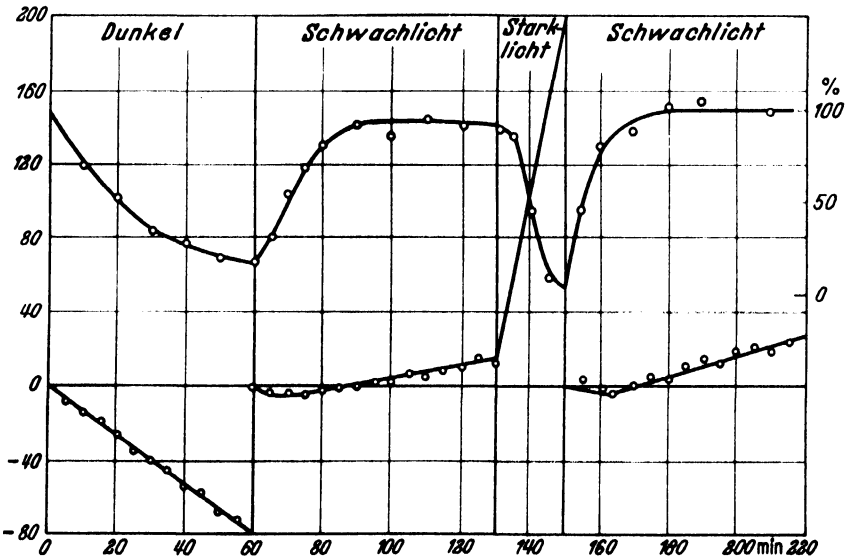


Abb. 15. Chloroplastenbewegung und Gaswechsel bei *Lemna* unter verschiedenen Lichtbedingungen, die über den Kurven angegeben sind. Abszisse: Zeit. Ordinaten: Links O_2-Verbrauch (—) bzw. -Ausscheidung (+) in 10^{-3} mm³, untere Kurve. Rechts prozentuale Schwachlichtlage (vgl. Abb. 3), obere Kurve. Schwachlicht = 200 Lux; Starklicht = 12500 Lux. (Nach ZURZYCKI [10].)

kommt ZURZYCKI [10] auf Grund seiner Photosyntheseversuche zu einem etwas abweichenden Ergebnis. Werden bei *Lemna* oder *Funaria* die Chloroplasten veranlaßt, Dunkellage einzunehmen und wird anschließend die O_2-Entwicklung in Schwachlicht verfolgt, so erreicht diese ihre volle Größe erst $^1/_2$—1 Std nach Beginn der Beleuchtung (Abb. 15, die Photosynthese ist bei der hier verwendeten

[1] 80% von 30 bzw. 94% von 15, vgl. Tabelle 4.
[2] Vgl. Anmerkung 2 auf der vorigen Seite.

Beleuchtungsstärke so schwach, daß anfangs der Kompensationspunkt nicht erreicht wird). Der Einwand, daß es sich hier um eine „lag period" handeln könnte, wird wohl dadurch widerlegt, daß die gleiche Erscheinung auch zu beobachten ist, wenn dem Schwachlicht nicht Dunkelheit, sondern Starklicht vorausgegangen war, das ebenfalls ein Abwandern der Chloroplasten nach den antiklinen Wänden veranlaßt (vgl. Abb. 15). Dabei ist die volle Assimilationsgröße etwa zu der Zeit erreicht, zu der auch die Chloroplasten volle Schwachlichtlage eingenommen haben. Ergänzt werden diese Befunde durch Versuche an *Mougeotia*, die grundsätzlich die gleiche Reaktion zeigt, bei der aber durch entsprechende Belichtung (Schwachlicht→Dunkel→Schwachlicht) dafür gesorgt werden kann, daß sich die Chloroplasten bei Beleuchtungsbeginn bereits in Flächenstellung befinden. In diesem Falle läuft die O_2-Entwicklung sofort mit voller Stärke an (Abb. 16). *Spirogyra*, die keine typischen Chloroplastenbewegungen ausführen kann[1], reagiert auf entsprechende Behandlungen unter allen Bedingungen mit einer von Anfang an gleichmäßigen O_2-Ausscheidung.

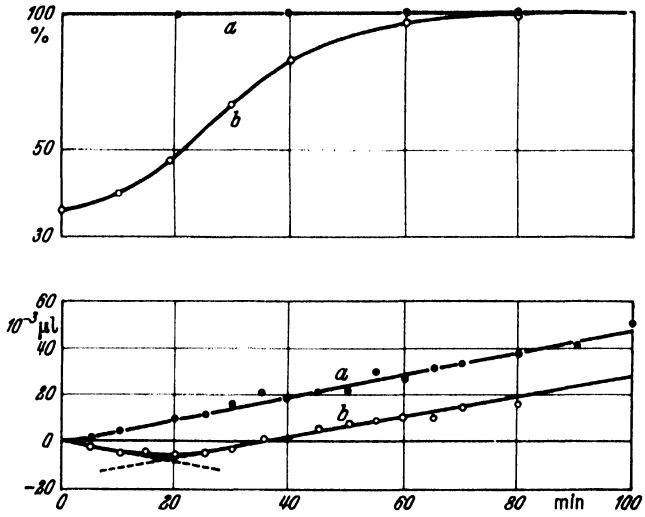


Abb. 16. Chloroplastenbewegung und Gaswechsel bei *Mougeotia*, wenn Dunkelheit durch Schwachlicht (430 Lux) ersetzt wird. *a* Chloroplast von Anfang an in Flächenstellung; *b* Chloroplast bei Versuchsbeginn in Profilstellung. Abszisse: Zeit nach Beleuchtungswechsel. Ordinaten: Prozentuale Flächenstellung (oben); O_2-Verbrauch (—) bzw. -Ausscheidung (+) in 10^{-3} mm³ (unten). (Nach ZURZYCKI [10].)

Leider lassen die Versuche noch keine Aussage über die wirklichen Verhältnisse zwischen dem Anfangswert und dem konstanten Wert der Photosynthese zu, da die Daten naturgemäß nur die „apparente Assimilation" (also die Differenz zwischen Photosynthese und Atmung) angeben und die Atmung nicht in streng vergleichbaren Parallelversuchen gemessen wurde. Daß die Atmung selbst unabhängig von der Chloroplastenstellung ist, wird in zusätzlichen Kontrollen sichergestellt.

Eine voll befriedigende Deutung der Ergebnisse ist wohl noch nicht möglich. Bei *Mougeotia* ist man versucht, eine Wirkung der rechnerisch nachgewiesenen Absorptionsänderung anzunehmen, aber bei *Lemna* und *Funaria* dürfte diese Erklärung versagen (vgl. Tabelle 4!), auch unter Berücksichtigung der Einschränkung auf S. 308, Anmerkung 2. Auch die von ZURZYCKA [2] und ZURZYCKI [6] zur Erklärung der unterschiedlichen Wellenlängenabhängigkeiten (S. 286ff.) vorgeschlagene Hypothese, daß die Absorption in den Chlorophyllen oder in den Carotinoiden wirksamer ist, je nachdem, ob die Strahlen den Chloroplasten von der Fläche oder von der Kante treffen, dürfte bis jetzt kaum eine experimentelle Stütze finden und sich daher nicht auf diese Ergebnisse anwenden lassen. Wenn aber die Chloroplastenbewegung nicht die *Ursache* für die unterschiedliche Assimilation ist, kann sie vielleicht als Ausdruck einer plasmatischen Zustandsänderung gelten, die in gleicher Weise Chloroplastenlagerung und Assimilation beeinflußt. Es müssen wohl noch weitere Versuche abgewartet werden.

Der Übergang von Schwachlicht zu Starklicht ergibt dagegen bei allen genannten Objekten übereinstimmend eine sofort mit voller Intensität einsetzende starke O_2-Entwicklung (Abb. 15), so daß hier also keine Abhängigkeit von der Chloroplastenverteilung bzw. von einem diese bedingenden Faktor besteht. Doch ist das nicht verwunderlich, da die Photosynthese in so starkem Licht nicht mehr von der Beleuchtungsstärke abhängig ist.

[1] Vgl. jedoch die Möglichkeit zu erheblichen Veränderungen der Chloroplastenoberfläche unter dem Einfluß des Lichtes (S. 312).

Weiterhin vergleicht ZURZYCKI [10] die Abhängigkeit der Chloroplastenverteilung und der Photosynthese von der Beleuchtungsstärke im stationären Zustand, also nachdem das zu der betreffenden Intensität gehörende Gleichgewicht eingestellt ist. Der Übergang von Schwachlicht- zu Starklichtlage beginnt bei der Beleuchtungsstärke, bei der der geradlinige Anstieg der Photosynthesekurve einer Krümmung Platz macht, und volle Starklichtlage ist bei der Beleuchtungsstärke erreicht, bei der die Photosynthesekurve im Sättigungsbereich angelangt ist. Was nun als Ursache und was als Wirkung aufzufassen ist, kann auch hier wohl vorläufig noch nicht entschieden werden.

Eine eigenartige Beobachtung BABUŠKINS [2] an Tabak muß noch erwähnt werden, ohne daß zur Zeit schon eine Erklärung möglich wäre: Im stationären Zustand verläuft die Abhängigkeit der Photosynthese von der Beleuchtungsstärke nicht in einem gleichmäßigen Anstieg, sondern dieser ist an zwei Stellen durch eine starke Depression der Kurve unterbrochen. Diese beiden Sprünge liegen gerade bei den Intensitäten, bei denen die Chloroplasten von der Vorder- bzw. Hinterwand in Starklichtlage abwandern (Abb. 17). Daß es sich dabei nicht um eine *Folge* der Chloroplastenbewegung (und damit etwa veränderter Absorptionsverhältnisse) handelt, geht eindeutig daraus hervor, daß diese Depression auch in Kurzzeitversuchen gefunden wurde, in denen die Chloroplasten noch nicht die Möglichkeit zur Verlagerung hatten — eine weitere Mahnung zur Vorsicht bei Befunden, die eine Abhängigkeit der Photosynthese von der Chloroplastenverteilung nahelegen.

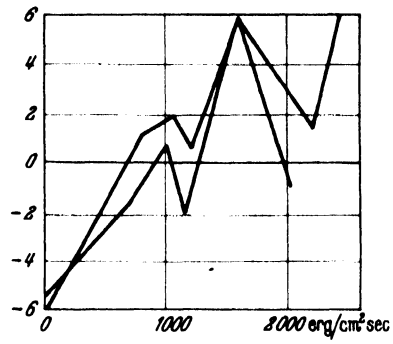


Abb. 17. Abhängigkeit der Photosynthese von der Beleuchtungsstärke bei *Nicotiana*. Abszisse: Bestrahlungsintensität (436 mμ). Ordinate: O_2-Verbrauch (—) bzw. -ausscheidung (+). Beginn der Starklichtbewegung an der Vorderwand bei 1100—1150 erg/cm² · sec, an der Hinterwand bei 1600 bis 1650 erg/cm² · sec. Dargestellt sind zwei verschiedene Versuche. (Nach BABUŠKIN [2].)

Schließlich vergleicht ZURZYCKI [12] an *Lemna trisulca* die Lichtabhängigkeit verschiedener Zellschädigungen mit den durch diese starken Beleuchtungsstärken hervorgerufenen anatomischen und Lageveränderungen der Chloroplasten. Daß die Starklichtlage etwa bei den Beleuchtungsstärken eintritt, bei denen auch die Photosynthese ihre Sättigung erreicht, wurde schon erwähnt; weitere Steigerung der Beleuchtungsstärke auf etwa das 5fache bedingt dann Zusammenballungen der Chloroplasten, und etwa gleichzeitig machen sich die ersten Anzeichen einer Photosynthesehemmung bemerkbar, die allerdings zunächst noch reversibel, später jedoch, wenn sie ein stärkeres Ausmaß erreicht hat, mindestens teilweise irreversibel ist. Eine zeitliche Übereinstimmung zwischen dem Zustandekommen der Ballungen und dem Wirksamwerden der Photosynthesehemmung besteht nicht, letzteres ist der schnellere Vorgang, die Atmung bleibt dagegen völlig unbeeinflußt. Noch weitere Erhöhung der Beleuchtungsstärke führt schließlich zu einer Auflösung der Ballungen, die Chloroplasten verteilen sich über die Zelle unter gleichzeitiger Ausbleichung der Chlorophylle. Sobald der letzte Chloroplast einer Zelle farblos ist, tritt der Zelltod ein (das Ausbleichen ist noch ein an die Lebenstätigkeit gebundener Vorgang). Für jeden der genannten Vorgänge gibt es ein notwendiges Minimum der Beleuchtungsstärke; oberhalb desselben kann die Intensität in einem gewissen Grade durch die Beleuchtungszeit ersetzt werden.

4. Die Gestaltsänderungen der Chloroplasten.

Grundsätzlich können die Chloroplasten in zweierlei Gestalt vorkommen: Abgeflacht, ausgebreitet, so daß die Oberfläche im Vergleich zum Volumen groß ist, und kontrahiert, also mit möglichst kleiner Oberfläche. Der Wechsel zwischen diesen beiden Formen wird durch eine Anzahl von Faktoren bewirkt. In der vorliegenden Zusammenstellung interessiert naturgemäß in erster Linie der Lichtfaktor, doch ist es auch hier unzweckmäßig, die Lichtwirkung allein, losgelöst von den übrigen Faktoren zu besprechen.

Unter Lichtbedingungen, die Schwachlichtlage der Chloroplasten hervorrufen oder zulassen, haben diese meist ausgebreitete Gestalt oder, allgemeiner ausgedrückt, größere Oberfläche als in Starklicht und Dunkelheit (vgl. z. B.

PETELER 1939 an *Melosira*). Die Kontraktion in Starklicht und in Dunkelheit scheint nun aber nicht völlig parallel zu den durch diese Bedingungen ebenfalls ausgelösten Verlagerungen zu verlaufen. So soll in Starklicht die Kontraktion ausbleiben können, was SENN damit erklärt, daß die Chloroplasten sich schneller in die weniger stark beleuchteten Zellpartien begeben als sie durch Kontraktion reagieren können; gestützt wird diese Auffassung durch Beobachtungen SENNs, nach denen schnell verlagernde Chloroplasten keine Gestaltsänderung zeigen, wohl aber solche, die langsamer mit Verlagerung reagieren.

Im Palisadenparenchym ist die Starklichtbewegung nicht von einer Kontraktion begleitet, doch konnte SENN in umfangreichen Versuchen auch nicht den Befund STAHLS (1880) bestätigen, daß in diesen Geweben die Gestaltsänderung gerade umgekehrt verläuft, d. h. daß die Starklichtbewegung von einer Abplattung begleitet ist.

Andererseits soll die Dunkelkontraktion bereits durch sehr schwache Beleuchtung ausgelöst werden, die noch nicht den Übergang in Dunkellage gestattet; daher konnte SENN durch starke Beschattung von *Funaria*-Pflanzen kontrahierte Chloroplasten in typischer Schwachlichtlage erhalten.

Sehr ausgeprägt ist die Gestaltsänderung bei *Mougeotia*, wo der Chloroplast im kontrahierten Zustand etwa nur halb so lang ist wie im ausgebreiteten; diese Kontraktion erfolgt im Starklicht sehr bald nach vollendeter Starklichtbewegung (und stört dann naturgemäß die quantitative Auswertung von Versuchen), während sie bei Verdunkelung erst nach 11 Tagen beobachtet wurde (SENN). Auch von einer brasilianischen *Spirogyra*-Art beschreibt GESSNER (1930; 1942, S. 79) starke Kontraktion des Chloroplasten. Im Schatten sind die Spiralbänder etwa doppelt so breit wie in der Sonne und lassen kaum noch einen Zwischenraum erkennen.

Abweichend davon fand MOORE [1] bei *Selaginella Martensii*, daß der einzige Chloroplast durch Sonnenlicht und Dunkelheit starke Zerklüftungen erleidet.

In allen bis jetzt daraufhin untersuchten Fällen benötigt die Kontraktion bei Verdunkelung bedeutend mehr Zeit als die Ausbreitung bei Wiederbelichtung, ganz analog zu den Verhältnissen bei der Dunkel- und Schwachlichtbewegung (SENN, PETELER), während die Kontraktion in Starklicht sehr schnell erfolgen kann. Ferner scheinen Unterschiede in der Art der Kontraktion zu bestehen, indem diese im Dunkeln gewöhnlich regelmäßig kugelig, im Starklicht dagegen häufig unregelmäßig erfolgt oder sogar in einer Einrollung der Ränder (*Funaria*; SENN 1908) oder des ganzen Chloroplasten besteht (Braunalge *Phyllitis*; SENN 1919).

Die Abhängigkeit der Bewegungen von der Wellenlänge des Lichtes scheint bisher nur für die Ausbreitung im Schwachlicht untersucht worden zu sein. Hier wirkt der kurzwellige, nicht aber der langwellige Anteil des sichtbaren Bereiches (SENN).

Reversible Größenänderungen von Chloroplasten durch Licht verschiedener Wellenlängen gibt MOHR (1956) für Farnprotonemen an *(Dryopteris filix mas)*: Vergrößerung in Blaulicht, Verkleinerung in Rotlicht.

Die Temperaturabhängigkeit der Chloroplastengestalt kann dahingehend zusammengefaßt werden, daß die Chloroplasten nur in einem mittleren Temperaturbereich ausgebreitet, bei zu hoher oder zu niederer Temperatur dagegen kontrahiert sind. Selbstverständlich lassen sich keine allgemeingültigen Temperaturgrenzen angeben. Die Kältekontraktion tritt bei *Mougeotia* etwa unterhalb 10^0 auf, während bei *Amaranthus* die Chloroplasten sich erst oberhalb 18^0 ausbreiten. Auch gewisse Adaptationserscheinungen gibt es, indem *Funaria*-Chloroplasten um so stärker abgekühlt werden müssen, um Kontraktion zu zeigen, je niedriger die

Temperatur der Vorbehandlung war (SENN). Entsprechendes gilt für die obere Temperaturgrenze, bei der noch die ausgebreitete Gestalt möglich ist.

Herabsetzung der Hydratur — sei es durch Welken oder durch Einwirkung hypertonischer Lösungen — veranlaßt die Chloroplasten ebenso wie Mangel an Nährsalzen zur Kontraktion (SENN) oder hindert die Ausbreitung im Schwachlicht (PETELER), während Erhöhung der Hydratur (Leitungswasser statt des schwach salzhaltigen Ostseewassers, das das normale Biotop für die hier untersuchte *Melosira* darstellt) Geschwindigkeit und Ausmaß der Oberflächenvergrößerung im Schwachlicht steigert (PETELER). Eine durch schädliche Stoffe (hypotonische NaCl-Lösung, Methylenblau) hervorgerufene Kontraktion geht nach einiger Zeit zurück, sofern die Schädigung nicht zu stark ist (KLEBS 1883, SENN). Narkose in einem Ausmaß, das die Dunkel- und Schwachlichtbewegung bereits hemmt (2% Ätherwasser; vgl. S. 292), ist noch ohne Einfluß auf die durch Temperaturänderung ausgelösten Gestaltsänderungen (SENN).

Schließlich bewirkt auch mechanische Reizung Chloroplastenkontraktion, sei es, daß das Blatt experimentell geschüttelt oder gestoßen wird (KLEBS 1883, SENN), sei es daß die Chloroplasten bei der Verlagerung eine starke Reibung erfahren. Diesen letztgenannten Fall studierte SENN bei der Diatomee *Striatella*; er konnte durch geeignete Versuchsbedingungen Verlagerung ohne Gestaltsänderung erreichen und glaubt in der Reibung der Chloroplasten am Kern (beim Einnehmen der Kernlage in Starklicht, hoher Temperatur oder nach mechanischer Reizung) den auslösenden Faktor für die Kontraktion zu sehen. Andererseits fand PETELER bei *Melosira* keinen Einfluß einer mechanischen Reizung auf die Chloroplastengestalt.

Daß auch das Alter der Pflanzen einen Einfluß auf die Chloroplastengestalt sowie die Fähigkeit zur Gestaltsänderung haben kann, zeigte SENN an einigen höheren Pflanzen, deren Chloroplasten in der Jugend kontrahiert waren, ohne daß es möglich gewesen wäre, sie zur Ausbreitung zu bringen; von einem gewissen Alter an (das durch Änderung der Standortbedingungen modifiziert werden konnte) begannen sie in der oben beschriebenen Weise zu reagieren, und mit weiter zunehmendem Alter wurde es immer schwerer und schließlich unmöglich, sie wieder zur Kontraktion zu veranlassen. SENN führt Beobachtungen an, die darauf hinweisen, daß die Kontraktion nicht ein Vorgang verminderter Lebenstätigkeit, sondern ein aktiver Prozeß ist, vergleichbar etwa der aktiven Kontraktion von *Rhizopoden* oder *Heliozoen* bei Über- oder Unterschreiten des optimalen Temperaturbereiches.

5. Theoretische Schlußbetrachtung.

Die physiologische Analyse hat besonders 3 Fragenkomplexe zu klären, die mehr oder weniger miteinander verknüpft sind:

1. Wirkt das Licht als *richtender* Reiz auf die Chloroplasten („Phototaxis") oder bestimmt es nur durch *tonische* Einflüsse, wie die Chloroplasten auf die sonstigen in der Zelle wirkenden Faktoren reagieren?

2. Wird der Lichtreiz im Plastiden oder im Plasma perzipiert?

3. Ist die Chloroplastenbewegung Ausdruck einer partiellen Verlagerung des Cytoplasmas, bei der die Chloroplasten passiv mitgeführt werden, oder bewegen sich diese innerhalb des im wesentlichen ruhenden Plasmas?

Zu 1: Zahlreiche Versuche lassen eindeutig erkennen, daß die Lichtverteilung innerhalb der Zelle von großer Bedeutung für die Chloroplastenverteilung ist und zwar sowohl für die Schwachlicht- als auch für die Starklichtlage (vgl. S. 279). Doch können auch Hinweise für das Vorhandensein einer tonischen Lichtwirkung genannt werden. Mindestens muß es auf einen tonischen Einfluß zurückgeführt werden, daß die Chloroplasten je nach Beleuchtungsstärke positiv oder negativ

phototaktisch reagieren. Aber auch die Bevorzugung der freien Wände in Schwachlicht, der Fugenwände in Starklicht und Dunkelheit (sofern sich der richtende Einfluß des Lichtes nicht geltend machen kann; vgl. S. 305), geben einen Hinweis auf Tonusänderungen; denn die Annahme SENNs, daß die Fugenwände in Dunkelheit durch den gleichen chemischen (stoffwechselbedingten) Reiz die Chloroplasten anlocken wie die freien Wände in Schwachlicht, dürfte den Tatsachen kaum gerecht werden, zumal dann nicht die Fugenwandwirkung in Starklicht erklärt wäre. Hier ist wohl die Annahme einer lichtbedingten Umstimmung der Chloroplasten bzw. des Systems Chloroplasten-Cytoplasma nicht zu umgehen, so daß die Vorstellung SCHIMPERs (1885) zutreffen würde, daß an der Bewegung taktische und tonische Wirkungen beteiligt sind, die im normalen Fall in gleicher Richtung wirken. Diese Auffassung SCHIMPERs ist nur in 2 Punten zu modifizieren: Die tonische Wirkung wird nicht durch die *Schwankung* der Beleuchtung hervorgerufen (Übergangsreiz), wie dieser Forscher annahm, sondern der Tonus ist abhängig von der Beleuchtungs*stärke* und (in gewissen Grenzen) unabhängig davon, ob diese durch eine Lichtsteigerung oder -schwächung erreicht wurde; und die taktische Bewegung besteht nicht darin, daß die Chloroplasten solche Zellwände aufsuchen, an denen sie Flächen- bzw. Profilstellung einnehmen können, sondern daß ihre Bewegung durch Gradienten der Lichtabsorption gerichtet wird. Die Theorie der doppelten Wirkungsweise des Lichtes hat den Vorteil, daß die als Sonderfall behandelten Typen sich zwanglos einordnen lassen: Der *Striatella*typ weicht dann nur insofern von den übrigen ab, als hier die taktische Wirkung fehlt, und ebenso könnte die tagesperiodische Bewegung von *Selaginella serpens* als Tonusänderung gedeutet werden, die allerdings hier durch eine indirekte Lichtwirkung (Regulierung der endogenen Rhythmik) hervorgerufen wird.

Zu 2: Die Hypothese einer Reizaufnahme im Plasma [wie sie etwa von STAHL (1880) geäußert, von späteren Autoren aber wieder fallengelassen wurde] kommt nur für einen Bewegungstyp in Frage, der nicht an ein Plastidenpigment gebunden ist, also (solange die Frage der Rotlichtwirkung bei der Starklichtbewegung nicht endgültig geklärt ist) zunächst nur für die Schwachlichtbewegung. Die Konsequenz dieser Hypothese wäre die Annahme, daß durch die Beleuchtung ein physikalischer oder chemischer Gradient im Plasma hergestellt würde, der die Bewegung richtet („Anziehungszentren" nach STAHL), gleichgültig ob im übrigen die aktive oder passive Bewegung der Chloroplasten vertreten wird. Für diese Auffassung würden die Fälle sprechen, in denen eine Nachwirkung des Lichtes gefunden wurde: *Mougeotia* (S. 300f.); Latenzzeit bei der Dunkelbewegung (S. 282); Bewegung von Starklicht- zu Dunkellage über Schwachlicht- als Zwischenlage (S. 282). Ob das Aufsuchen der Brennpunktlage, also eine Bewegung gerade von der Lichtquelle weg, als Argument für eine Absorption im Plasma gedeutet werden darf, läßt sich noch nicht übersehen, und das gleiche gilt für die Chloroplastenverlagerung bei Partialbeleuchtung eines *Vaucheria*fadens (vgl. S. 283).

Gegen diese Hypothese, also für eine direkte Lichtabsorption in den Chloroplasten, würde der Versuch von SENN sprechen, in dem die *Funaria*-Chloroplasten in Schwachlicht nur die Vorderwand besetzen, obwohl auch die Rückwand optimal beleuchtet ist, weil am Rande der Rückwand im parallelen Licht infolge der Lichtbrechung ein Streifen unbelichtet bleibt. Dieser (bis jetzt wohl alleinstehende) Versuch sollte nachgeprüft werden.

Die Beteiligung der Photosynthese darf, insbesondere im Hinblick auf das Aktionsspektrum der Schwachlichtbewegung, nicht als Argument für die Absorption der phototaktisch wirksamen Strahlung in den Chloroplasten gewertet werden, sondern könnte eher mit dem Phototonus zusammenhängen. Hier liegen wohl die wesentlichsten Probleme, die in Zukunft zu klären sind, wobei die Frage nach dem *Ort* der wirksamen Lichtabsorption klar zu gliedern ist in die Teil-

bewegungen (Starklicht- und Schwachlichtbewegung) und in die Teil*wirkungen* (Phototaxis und Phototonus).

Zu 3: Die Frage nach dem Bewegungsmodus und der Bewegungsursache gehört in das Kapitel über die Mechnik der Bewegung (2. Teilband, IX); hier soll nur auf einige neue Arbeiten kurz hingewiesen werden. Das von SENN als Bewegungsursache postulierte Peristromium, eine plasmatische Hülle des Chloroplasten, wurde von STRUGGER (1956) elektronenmikroskopisch aufgefunden. JAROSCH (1956) beschreibt plasmatische Fibrillen, die sich im Plasma in Längsrichtung bewegen, und in günstigen Fällen sah er derartige Fibrillen an rotierenden oder sich verlagernden Chloroplasten angeheftet. Schließlich verdient Beachtung die kinematographische Analyse der Chloroplastenbewegung durch ZURZYCKA und ZURZYCKI [11]. Nach den hypothetischen Vorstellungen der letztgenannten Autoren, die sich auf diese Untersuchungen gründen, ruft Starklicht photodinetisch starke Plasmaströmung unter gleichzeitiger Abnahme der Viscosität hervor, die Chloroplasten werden von der Strömung erfaßt und bewegen sich so lange mehr oder weniger ungeordnet, bis sie zufällig eine weniger stark beleuchtete Stelle gefunden haben, an denen diese Strömungen weniger intensiv sind (Starklichtlage an den schwächer beleuchteten Wänden); die plasmatische Umordnung ruft Spannungen hervor (Dehnung plasmatischer Fibrillen), die sich nach Fortfall der auslösenden Ursachen, also im Schwachlicht, wieder ausgleichen können (Kontraktion der Fibrillen), und zwar in ähnlicher Weise wie bei der Rückverlagerung nach einer Zentrifugierung. Auf die in diesem Zusammenhang interessanten Beziehungen zwischen Chloroplastenbewegung und Plasmaströmung bei der Starklichtbewegung sowie zwischen der Rückverlagerung nach Zentrifugierung und Schwachlichtbewegung kann auch erst im Kapitel über die Mechanik eingegangen werden.

Literatur.

BABUŠKIN, L. N.: [1] Die Adaptation des phototaktischen Apparates der Chloroplasten an die Lichtintensität. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **102**, 1215—1218 (1955) [Russisch]. — [2] Beziehungen zwischen der Phototaxis der Chloroplasten und der Photosynthese. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **103**, 507—510 (1955) [Russisch]. — [3] Das Aktionsspektrum der Chloroplasten-Phototaxis. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **103**, 333—335 (1955) [Russisch]. — BIEBL, R.: Lichttransmission und Chloroplastenbewegung. Flora (Jena) **141**, 163—177 (1954). — Tagesgänge der Lichttransmission verschiedener Blätter. Flora (Jena) **142**, 280—294 (1955). — BÖHM, J. A.: Beiträge zur näheren Kenntnis des Chlorophylls. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **22**, 479ff. (1856). — Über die Ursache des abwechselnden Erbleichens und Dunkelwerdens der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **47** (II), 352ff. (1863). Beide Arbeiten zit. nach SENN 1908. — BORODIN, J.: Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. Acad. Imp. Sci. **12**, 432—447 (1868). — Über die Wirkung des Lichtes auf die Vertheilung der Chlorophyllkörner in den grünen Theilen der Phanerogamen. Bull. Acad. Imp. Sci. **13**, 567—586 (1869). — Über die Wirkung der Temperatur auf die Anordnung der Chloroplasten (1872). Autoreferat in Bot. Ztg **67** (II), 274—276 (1909). — BUDER, J.: Zur Kenntnis phototaktischer Richtungsbewegungen. Jb. wiss. Bot. **58**, 105—220 (1917). — BUSCH, G.: Über die photoperiodische Formänderung der Chloroplasten von *Selaginella serpens*. Biol. Zbl. **72**, 598—629 (1953).

DEMOOR, J.: Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archives de Biol. **13**, 163—244 (1895).

FITTING, H.: Referat über SENN, Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzen-Chromatophoren. Z. Bot. **1**, 145—147 (1909). — Untersuchungen über den Protoplasmaströmung auslösenden Reizstoff in den Blattextrakten von *Vallisneria*. Jb. wiss. Bot. **78**, 319—398 (1935). — FRANK, B.: Über lichtwärts sich bewegende Chlorophyllkörner. Bot. Ztg **29**, 209—225 (1871). — Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. Jb. wiss. Bot. **8**, 216—303 (1872).

GESSNER, F.: Gestaltänderung an Spirogyra-Chromatophoren. Mikroskopie Naturfreunde (Berl.) **8**, 367—369 (1930). — Die Leistungen des pflanzlichen Organismus. In v. BERTALANFFYS Handbuch der Biologie, Bd. IV, S. 34—187. Potsdam: Athenaion 1942.

Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924. — Haupt, W.: Chloroplastenbewegung (Sammelref.). Z. Bot. **44**, 455—462 (1956).

Jarosch, R.: Plasmaströmung und Chloroplastenrotation bei *Characeen*. Phyton (Argent.) **6**, 87—107 (1956). — Jost, L.: Reizerscheinungen der Pflanzen. II. Taxien. In Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 8, S. 359—376. Jena: Gustav Fischer 1933.

Klebs, G.: Über die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, H. 2, 233 (1883). — Kraus, G.: Untersuchungen, die winterliche Färbung grüner Pflanzentheile betreffend. Bot. Ztg **37**, 406—408 (1874). — Küster, E.: Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf die Orientierungsbewegungen der Chromatophoren. Ber. dtsch. bot. Ges. **23**, 254—256 (1905). — Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. Ber. dtsch. bot. Ges. **24**, 255—259 (1906). — Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora (Jena) **100**, 267—287 (1910). — Die Pflanzenzelle, 3. Aufl. Jena: Gustav Fischer 1956.

Lewis, I. J.: The action of light on *Mesocarpus*. Ann. of Bot. **12**, 418—421 (1898). — Linsbauer, K., u. E. Abranowicz: Untersuchungen über die Chloroplastenbewegung. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **118**, 137—182 (1909).

Mainx, F.: Untersuchungen über den Einfluß von Außenfaktoren auf die phototaktische Stimmung. Arch. Protistenkde **68**, 105—176 (1929). — Micheli, M.: Quelques observations sur la matière colorante de la chlorophylle. Arch. Sci. phys. et natur. nouv. Période (Génève) **29**, 25ff. (1867). Zit. nach Senn 1908. — Mohr, H.: Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen vom Licht. Planta (Berl.) **47**, 127—158 (1956). — Moore (Spencer le Marchant): [1] Studies in vegetable biology. III. The influence of light upon protoplasmic movement. J. Linnean Soc., Bot. **24**, 200—251, 351—389 (1888). — [2] Photolysis in *Lemna trisulca*. J. Linnean Soc., Bot. **26**, 353—358 (1888). Beide Arbeiten zit. nach Zander in Justs Bot. Jber. **16**. — Mosebach, G.: [1] Über die Polarisierung der *Equisetums*spore durch das Licht. Planta (Berl.) **33**, 340—387 (1943). — [2] Zur Phototaxis von *Mougeotia (Mesocarpus)*. Planta (Berl.) **52**, 3—46 (1958).

Nienburg, W.: Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der *Equisetums*pore. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 95—99 (1924). — Nordhausen, M.: Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. Jb. wiss. Bot. **33**, 1—46 (1899).

Oltmanns, F.: Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora (Jena) **75**, 183—266 (1892).

Peteler, K.: Amöboide Formänderungen der Diatomeen-Plastiden. Protoplasma (Wien) **32**, 9—19 (1939).

Reuter, L.: A contribution to the cell-physiologic analysis of growth and morphogenesis in fern prothallia. Protoplasma (Wien) **42**, 1—29 (1953).

Sachs, J.: Über das abwechselnde Erbleichen und Dunkelwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Ber. Verhd. sächs. Ges. Wiss., Math.-physik. Kl. **11**, 226ff. (1859). Zit. nach Senn 1908. — Sauvageau, C.: Sur le mouvement propre des chromatophores. C. r. Acad. Sci. (Paris) **165**, 158—159 (1917). — Schimper, A. F. W.: Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jb. wiss. Bot. **16**, 1—247 (1885). — Schürhoff, P. N.: Die Plastiden. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 1, Abt. 1. Berlin: Gebrüder Borntträger 1924. — Schweickerdt, H.: Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*. Jb. wiss. Bot. **68**, 79—134 (1928). — Senn, G.: Les chromatophores de quelques plantes vasculaires dépourvues de chlorophylle. Arch. Sci. phys. et natur. (Génève) **24**, 499 (1907). Zit. nach Senn 1908. — Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1908. — Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. Ber. dtsch. bot. Ges. **27**, 12—27 (1909). — Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. Z. Bot. **11**, 81—141 (1919). — Seybold, A.: Beiträge zur Optik der Laubblätter. Beitr. Biol. Pflanz. **31**, 499—513 (1955). — Hat die Chloroplastenverlagerung in Laubblättern eine Bedeutung? Naturwiss. **43**, 90—91 (1956). — Stahl, E.: Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg **38**, 297, 321, 345, 361, 377, 393, 409 (1880). — Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht, Vergilbung und Etiolement. Jena: Gustav Fischer 1909. — Stange, L.: Untersuchungen über die Umstimmungs- und Differenzierungsvorgänge in regenerierenden Zellen des Lebermooses *Riella*. Z. Bot. **45**, 197—244 (1957). — Strugger, S.: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Chloroplasten von *Chlorophytum comosum*. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 177—178 (1956). — Suessenguth, K.: Über den tagesperiodischen Farbwechsel von *Selaginella serpens* Spring. Biol. Zbl. **43**, 123—129 (1923).

Voerkel, S. H.: Untersuchungen über die Phototaxis der Chloroplasten. Planta (Berl.) **21**, 156—205 (1934).

WEBER, F.: Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schließzellen. Jb. wiss. Bot. **64**, 687—701 (1925). — Lageveränderungen der Chloroplasten in Schließzellen. Planta (Berl.) **1**, 374—378 (1925). — Der Zellkern der Schließzellen. Planta (Berl.) **1**, 441—471 (1926). — WIESNER, J.: Untersuchungen über die Farbstoffe einiger für chlorophyllfrei gehaltener Phanerogamen. Jb. wiss. Bot. **8**, 575—594 (1872).

ZURZYCKA, A., and J. ZURZYCKI: [1] The influence of temperature on phototactic movements of chloroplasts. Acta Soc. Bot. Polon. **20**, 665—680 (1950). — ZURZYCKA, A.: [2] The influence of the wavelength of light on the movements of chloroplasts in *Lemna trisulca* L. Acta Soc. Bot. Polon. **21**, 17—37 (1951). — ZURZYCKA, A., and J. ZURZYCKI: [3] The influence of some metallic ions on the phototactic movements of chloroplasts. Acta Soc. Bot. Polon. **21**, 113—124 (1951). — ZURZYCKI, J., and A. ZURZYCKA: [4] Investigation on the phototactic movements of chloroplasts in *Selaginella Martensii* Spring. Bull. Acad. Sci. Cracovie B **1**, 235—251 (1951). — ZURZYCKA, A., and J. ZURZYCKI: [5] Studies on the phototactic movements of chloroplasts. I. Acta Soc. Bot. Polon. **22**, 667—678 (1953). — ZURZYCKI, J.: [6] Arrangement of chloroplasts and light absorption in plant cell. Acta Soc. Bot. Polon. **22**, 299—320 (1953). — ZURZYCKI, J., and A. ZURZYCKA: [7] Kinematographic method of chloroplast movement analysis. Acta Soc. Bot. Polon. **22**, 679—687 (1953). — ZURZYCKA, A., and J. ZURZYCKI: [8] Studies on the phototactic movements of chloroplasts. II. Acta Soc. Bot. Polon. **23**, 279—288 (1954). — ZURZYCKI, J., and A. ZURZYCKA: [9] Influence of some catalyst poisons on phototactic movements of chloroplasts. Acta Soc. Bot. Polon. **24**, 663—674 (1955). — ZURZYCKI, J.: [10] Chloroplasts arrangement as a factor in photosynthesis. Acta Soc. Bot. Polon. **24**, 27—63 (1955). — ZURZYCKA, A., and J. ZURZYCKI: [11] Cinematographic studies on phototactic movements of chloroplasts. Acta Soc. Bot. Polon. **26**, 177—206 (1957). — ZURZYCKI, J.: [12] The destructive effect of intense light on the photosynthetic apparatus. Acta Soc. Bot. Polon. **26**, 157—175 (1957). — [13] Persönliche Mitteilung, unveröffentlicht (1957).

Addendum.

Inzwischen liegt ein erster Hinweis auf das verantwortliche Pigment bei der Schwachlichtbewegung von *Mougeotia* vor [W. HAUPT, Naturwiss. **45**, 273—274 (1958)]: Das in höheren Pflanzen weitverbreitete Hellrot-Dunkelrot-System muß auch hier eine maßgebliche Bedeutung haben, da die Wirkung einer kurzen Hellrotbelichtung (679 mμ) durch anschließende Dunkelrotbelichtung (733 mμ) wieder aufgehoben wird (Versuche mit Interferenzfiltern). Die spezifische Wirkung dieses Dunkelrotbereiches ist nachgewiesen und wird nicht etwa durch eine unspezifische Infrarotwirkung vorgetäuscht. Über die Natur der (viel schwächeren) Blauwirkung, die nicht auf einer Verunreinigung mit Hellrot beruht, kann noch nichts ausgesagt werden.

Die Phototaxis der Algen.

Von

W. Haupt.

Mit 21 Abbildungen.

1. Allgemeines.

a) Begriffsbestimmungen.

Unter Phototaxis verstehen wir durch Licht orientierte Ortsveränderungen freibeweglicher Organismen. Dabei kann der Einfluß des Lichtes in zwei grundsätzlich verschiedenen Weisen erfolgen: Bei der *topischen* Reaktionsweise steht die Bewegungsrichtung in Beziehung zur Licht*richtung*. Die Organismen bewegen sich also normalerweise auf die Lichtquelle zu bzw. von ihr weg (positiv bzw. negativ topische Phototaxis). Bei der *phobischen* Reaktionsweise dagegen bewirkt eine zeitliche *Intensitätsänderung* des Lichtes eine Bewegungsreaktion, die in ihrer Richtung nur von der Organisation des Objektes bestimmt wird und daher unabhängig ist von der Richtung des Lichtes; solche phobischen Reaktionen können dadurch zu orientierter Ansammlung im Raume führen, daß die Organismen im räumlich inhomogenen Lichtfeld infolge ihrer Eigenbewegung diesen räumlichen Gradienten in einen zeitlichen transformieren und somit an bestimmten Stellen des Raumes zur Reaktion gezwungen werden. Im Falle positiv phobischer Phototaxis wird auf diese Weise der Organismus daran gehindert, vom Licht in den Schatten zu schwimmen; ein heller Bereich im sonst dunkleren Feld hält als „Lichtfalle" die Organismen fest, wenn sie zufällig einmal hineingelangt sind. Im Falle negativ phobischer Phototaxis findet das Umgekehrte statt, die Lichtfalle entleert sich. Die phobische Reaktion wird also durch Erniedrigung (+ Phototaxis) oder durch Erhöhung der Beleuchtungsstärke (— Phototaxis) ausgelöst.

Auf verschiedene ältere Synonyme des Begriffspaares „topische" und „phobische" Phototaxis soll hier nicht näher eingegangen werden; erwähnt sei nur, daß ROTHERT (1901), auf den diese Unterscheidung zurückgeht, von „strophischer" und „apobatischer" Phototaxis sprach und daß NAGEL (1901), ausgehend von den Verhältnissen bei tierischen Objekten, den Begriff „Taxis" nur für die topischen Reaktionen angewendet wissen wollte. Eine ausführliche Diskussion von Nomenklaturfragen findet sich bei MASSART (1902); doch dürfte derartigen Erörterungen nur noch historisches Interesse zukommen. Die heute gebräuchlichen Begriffe stammen von PFEFFER (1904).

Die Abgrenzung der beiden Reaktionstypen gegeneinander ist jedoch nicht immer so eindeutig, wie es den Anschein haben könnte, indem die Begriffe von den verschiedenen Autoren zum Teil unterschiedlich definiert werden. So ist etwa nach HARTMANN (1953, S. 804) kennzeichnend für die *Phobo*taxis ein *zeitlicher Wechsel* der Beleuchtungsstärke am *gleichen Ort* des Körpers, auf den der Organismus naturgemäß nur mit einer endogen festgelegten Reaktion antworten kann; für die *Topo*taxis dagegen kommt es auf *gleichzeitige örtliche Unterschiede* der Reizintensität an *verschiedenen Stellen* des Körpers an, auf die der Organismus mit Einstellung in die Reizrichtung reagiert.

Nach dieser Definition wären also auch solche Fälle zur Phobotaxis zu rechnen, in denen zwar eine Orientierung nach der Lichtrichtung erfolgt, diese aber durch eine Summierung

von Intensitätswechsel-Reizen an einem Punkte der Zelle (Photoreceptor) zustande kommt. Ein solcher Reaktionsmodus, der sich z. B. bei *Euglena* und *Ceratium* findet, erhielt von JENNINGS die Bezeichnung „Pseudotopotaxis" (vgl. METZNER 1923). Zur echten Phototopotaxis wären dann nach dieser Abgrenzung der Begriffe nur wenige Fälle mit Sicherheit zu rechnen. Eine solche durchgehende Klassifizierung nach dem Reaktionsmodus würde aber überdies erfordern, daß wir diesen Reaktionsmodus schon in allen Fällen kennen; daß das nicht der Fall ist, wird sich im folgenden zeigen.

Weitaus zweckmäßiger erscheint daher die Definition, wie sie von BUDER und seinen Schülern vorgenommen wird (vgl. NULTSCH, DREWS). Jede Orientierung nach der Lichtrichtung ist danach eine echte Topotaxis, ganz gleich, auf welchem Wege sie zustande kommt; methodisch muß daher dafür Sorge getragen werden, daß eine Bewegung in Richtung der Lichtstrahlen möglich ist. Für die Phobotaxis ist dagegen die Reaktion auf einen einmaligen zeitlichen Wechsel der Beleuchtungsstärke (unabhängig von der Lichtrichtung) charakteristisch, methodisch am einfachsten realisierbar durch die Erzeugung verschieden stark beleuchteter Felder, wobei die Bewegung in Richtung der Lichtstrahlen mechanisch verhindert wird.

Ansammlungen, die unter diesen Bedingungen zustande kommen, dürfen jedoch erst dann wirklich als Phobotaxis aufgefaßt werden, wenn die „Schreckreaktion" der einzelnen Individuen mikroskopisch nachgewiesen ist (vgl. die Untersuchungen BUDERS [1915] an Purpurbakterien). Die Gründe hierfür sind folgende: Einmal kann die „Lichtfalle" als sekundäre Lichtquelle topisch auf empfindliche Organismen wirken wie etwa in den Versuchen von OLTMANNS (1917) sowie BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN (1956), in denen die *Euglenen* von allen Seiten gerichtet auf die „Lichtfalle" zuströmten, also nicht zufällig in sie hineingerieten; auch HALLDAL (1958) macht auf die Möglichkeit aufmerksam. Zum anderen können photokinetische Erscheinungen eine Phobotaxis vortäuschen.

Unter *Photokinese* verstehen wir die Abhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit von der Lichtintensität; diese kann in Extremfällen so ausgeprägt sein, daß unterhalb einer gewissen minimalen Intensität überhaupt keine Bewegung mehr möglich ist (positive Photokinese) oder daß die Bewegung gerade durch Licht gehemmt wird und nur bis zu einer bestimmten maximalen Intensität möglich ist; in solchen Fällen wird jeder Organismus, der zufällig in die Lichtfalle hineinkommt, unbeweglich, so daß auch auf diese Weise schließlich eine erhebliche Ansammlung zustande kommen kann, oder umgekehrt besteht nur innerhalb der Lichtfalle Beweglichkeit, außerhalb jedoch nicht, so daß die im Dunkeln befindlichen Organismen keine Möglichkeit mehr haben, ins Helle zu kommen. Derartige photokinetische Entleerungen der Lichtfalle werden wir bei der Besprechung der *Cyanophyceen*-Phototaxis kennenlernen (DREWS). Theoretisch wurden diese Möglichkeiten von CLAYTON (1957) durchgerechnet und in Formeln dargestellt. Der Autor weist außerdem darauf hin, daß unter bestimmten Voraussetzungen ein photokinetischer Effekt auch eine Phobotaxis gerade kompensieren kann.

Normalerweise ist der gleiche Organismus bei niederen Beleuchtungsstärken positiv, bei höheren negativ phototaktisch[1], dazwischen liegt ein Intensitätsbereich der Beleuchtung, in dem weder positive noch negative Reaktion auftritt und der deshalb als *Indifferenzzone* (BUDER 1917), *Neutralpunkt* (LUNTZ 1932) oder *Umschlagpunkt* (MAINX 1929) bezeichnet wird[2]. Bei topisch reagierenden Pflanzen ist die Bewegung in diesem Umschlagbereich entweder völlig ungerichtet (HOLMES 1903), oder die Organismen schwimmen mehr oder weniger senkrecht[3]

[1] Vgl. hierzu jedoch S. 341 f.

[2] Dagegen dürfte der Begriff „Optimum" (OLTMANNS 1917) für diesen Intensitätsbereich weniger empfehlenswert sein, da er zweideutig sein kann; so verstehen MAINX und WOLF (1940) darunter gerade die Beleuchtungsstärke, bei der die positive Reaktion optimal erfolgt, also am schnellsten und präzisesten (s. S. 346).

[3] Eine Bewegung senkrecht zur Lichtrichtung gibt auch BOLTE (1920) für eine kurze *zeitliche* Indifferenzperiode zwischen negativem und positivem Verhalten von *Pandorina* an. Außerdem beobachtete sie ein Kreiseln der Kolonien auf der Stelle, bevor die Bewegung in der neuen Richtung aufgenommen wurde.

zur Lichtrichtung (LUNTZ 1932 bei *Volvox*), wobei insbesondere bei waagerechter Beleuchtung die Schwerkraft für die Bewegungsrichtung bestimmend werden kann (OLTMANNS 1917 an *Volvox*). Die Höhe dieses Umschlagpunktes ist variabel und von der augenblicklichen Disposition des Organismus abhängig, die wir mit STRASBURGER (1878) als „Stimmung" bezeichnen. Ein Einfluß äußerer oder innerer Faktoren auf die Lage des Umschlagpunktes führt demnach zu einer „Stimmungsänderung"; schlägt hierdurch bei einer bestimmten Beleuchtungsstärke positive Phototaxis in negative um oder umgekehrt, so sprechen wir von „Stimmungswechsel".

b) Übersicht über die Erscheinungen.

Im folgenden soll versucht werden, zunächst eine kurze Übersicht über das Vorkommen phototaktischer Reaktionen in den verschiedenen Gruppen der niederen Pflanzen zu geben. Dabei beschränken wir uns auf die freibeweglichen *Organismen*, da die entsprechenden Bewegungserscheinungen bei *Zellorganellen* bereits in einem besonderen Artikel besprochen wurden (HAUPT, S. 278—317 dieses Bandes).

Lichtwirkungen auf die Bewegung der *Bakterien* beschränken sich auf wenige, relativ gut abzugrenzende Gruppen. Sie wurden bereits von ENGELMANN studiert (z. B. 1881, 1883) und sind in den letzten Jahren so eingehend untersucht und analysiert worden, daß ihnen ein besonderer Artikel in diesem Handbuch gewidmet ist (CLAYTON, S. 371—387 dieses Bandes). Die Reaktionen sind ausschließlich phobisch.

Bei *Cyanophyceen* ist die Entdeckung phototaktischer Reaktionen wohl auf mehr zufällige Beobachtungen von COHN (1863) zurückzuführen. Die Phototaxis wurde in der Folgezeit an Oscillatoriaceen und Nostocaceen untersucht (insbesondere *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Anabaena*); sie kann positiv oder negativ sein. Nachgewiesen sind sowohl phobische als auch topische Reaktionen (s. S. 350ff.).

Wohl am allgemeinsten verbreitet und am intensivsten untersucht ist die Phototaxis bei den *geißeltragenden Organismen*, die daher auch die ausführlichste Behandlung erfordern. Da jedoch nur ganz wenige Modellobjekte in dem entsprechenden Abschnitt (S. 321ff.) besprochen werden können, sei eine Übersicht vorangestellt (Tabelle 1), die einen Eindruck von der Vielzahl der untersuchten Objekte gibt, ohne daß jedoch Vollständigkeit erreicht werden könnte (was insbesondere für die Aufzählung der Autoren gilt). Um das Bild abzurunden, sind auch die verstreuten Angaben über Phototaxis bei flagellatenartigen Stadien niederer Pilze mit in die Tabelle aufgenommen worden.

Mit wenigen Ausnahmen dürfte es sich bei all diesen Beobachtungen um topische Reaktionen handeln, wie schon aus den Versuchsanordnungen hervorgeht, doch kommt bei einigen hierher gehörenden Objekten nachweislich auch phobische Phototaxis vor: Euglenales (BUDER 1917, MAST 1914, BANCROFT 1913, PRINGSHEIM 1908), Dinoflagellatae (METZNER 1929), Volvocales (OLTMANNS 1917, MAST 1916 und 1926).

Unter den pennaten *Diatomeen* ist die Phototaxis nicht allgemein verbreitet, doch wurde sie für eine Anzahl von Arten nachgewiesen (STAHL 1880, VERWORN 1889), und zwar kommen sowohl phobische als auch topische Reaktionen vor (NULTSCH 1956, s. S. 361ff.).

Einige *Desmidiaceen*, die zur freien Ortsbewegung befähigt sind, reagieren topophototaktisch (ADERHOLD 1888), und selbst *Spirogyra*fäden können sich an der Lichtseite eines Gefäßes ansammeln (WINKLER 1902, s. S. 363 ff.).

Tabelle 1. *Übersicht über phototaktische Erscheinungen bei Flagellaten und flagellatenartigen Stadien.*

Objekte	Autoren
Euglenales *Euglena, Lepocinclis, Phacus, Trachelomonas*	Cohn (1863), Famintzin (1867), Engelmann (1882), Buder (1917), Mast (1917), Oltmanns (1917), Brucker (1954)
Cryptomonadinae *Chilomonas, Cryptomonas*	Strasburger (1878), Jennings (1910), Pringsheim (1923, 1937), Luntz (1931a)
Chrysomonadinae *Synura*	Mainx (1929), Luntz (1935)
Dinoflagellatae *Ceratium, Goniaulax, Gymnodinium, Hemidinium, Peridinium, Prorocentrum*	Pringsheim (1912), Metzner (1929), Halldal (1958)
Einzellige Volvocales *Carteria, Chlamydomonas, Chlorogonium, Dunaliella, Haematococcus*	Famintzin (1867), Strasburger (1878), Buder (1917), Schulze (1927), Mainx (1929), Blum und Fox (1933), Halldal (1958)
Koloniebildende Volvocales *Chlamydobotrys, Eudorina, Gonium, Pandorina, Spondylomorum, Stephanosphaera, Volvox*	Cohn (1853), Famintzin (1867), Oltmanns (1892, 1917), Jacobsen (1910), Mast (1916—1927), Buder (1917), Schulze (1927), Mainx (1929), Luntz (1931—1935)
Gameten und Zoosporen höherer Algen *Botrydium, Bryopsis, Chaetomorpha, Draparnaldia, Hydrodictyon, Monostroma, Oedogonium, Sphaeroplea, Ulothrix, Ulva*	Treviranus (1817), Famintzin (1867), Strasburger (1878), Klebs (1896), Mainx (1929), Haxo und Clendenning (1953)
Acetabularia, Acicularia, Batophora, Cymopolia	Hämmerling (1944)
Cutleria, Scytosiphon; *Cystosira* (Spermatozoiden), *Fucus* (dgl.)	Famintzin (1867), Strasburger (1878), Jennings (1910), Mosebach (1938), Manton und Clarke (1956), Manton (1957)
Begeißelte Stadien niederer Pilze *Chytridium vorax, Polyphagus euglenae, Rhizophidium pollinis, Rh. sphaerotheca, Synchytrium taraxaci*	Strasburger (1878), Fischer (1882), Rothert (1901), Müller (1911)

Schließlich muß in dieser Übersicht noch die Ausbreitung einiger *Myxomyceten* erwähnt werden, die durch Licht in bestimmte Richtung gelenkt werden können (z. B. Stahl 1884). Auch diese Lichtwirkung soll hier kurz besprochen werden, obwohl sie formal nicht mehr unter den Titel des Beitrages fällt (s. S. 365).

2. Die Phototaxis begeißelter Algen.

a) Der Photoreceptor.

Voraussetzung für eine umfassende und kritische Besprechung der Versuchsergebnisse über phototaktische Reaktionen der Flagellaten ist eine Kenntnis der Problematik über die Lokalisierung der Lichtempfindlichkeit in der Zelle, also des Photoreceptors. Da wir andererseits unsere Kenntnisse über denselben zum größten Teil phototaktischen Versuchen verdanken, müssen im folgenden einige Versuchsergebnisse zunächst in Kürze vorweggenommen werden, um dann später im Zusammenhang ihre eingehende Würdigung zu erfahren.

Fast alle phototaktisch reagierenden Flagellaten besitzen ein Stigma („Augenfleck"), das rein äußerlich an die Augen niederer Tiere erinnert. Deshalb wurde schon frühzeitig als selbstverständliche Tatsache angenommen, daß dieser Augenfleck das „Auge" der Flagellaten sei (vgl. auch die englische Bezeichnung „eyespot"). Hierfür sprach insbesondere auch die qualitative Übereinstimmung der phototaktisch wirksamen Spektralbereiche (violett, blau und eventuell grün) mit der Absorption des Stigmapigmentes (das daher orange bis rot erscheint). Auch TCHAKHOTINE (1936) sieht im Stigma das „Auge" des Flagellaten, da er bei *Euglena* durch UV-Bestrahlung (280 mμ) desselben den Organismus „blenden" konnte; d. h. nachdem die Zelle ihre durch die UV-Bestrahlung verlorene Beweglichkeit wiedererlangt hatte, überschritt sie die Grenzen einer Lichtfalle ohne jede Reaktion, während die Kontrollen ausgeprägt phobisch reagierten.

Demgegenüber machte bereits STRASBURGER (1878) darauf aufmerksam, daß es auch vereinzelt Phototaxis ohne Augenfleck gibt, und ENGELMANN (1882) konnte bei *Euglena* phobische Reaktion auslösen, wenn das farblose Vorderende beschattet wurde, gleichgültig, ob die Beschattung den Augenfleck selbst mit erfaßte oder nicht; doch bezweifelt LUNTZ (1931a), ob ENGELMANN wirklich eine so scharfe Schattengrenze erzeugen konnte, daß seine Schlußfolgerungen zwingend sind. Dieser Autor sieht ebenso wie PRINGSHEIM (1937) und wohl auch HARTSHORNE (1953) im Stigma die lichtempfindlichste Stelle innerhalb des insgesamt ebenfalls empfindlichen Plasmas, womit die Vorstellungen STRASBURGERS über den Sitz der Lichtempfindlichkeit allgemein im Plasma präzisiert worden sind. Diese Auffassung würde einerseits die zahlreichen Fälle erklären, in denen miteinander nahe verwandte Arten (oder Rassen einer Art) mit Stigma phototaktisch reagieren, ohne Stigma jedoch nicht (PRINGSHEIM 1937, BUDER 1917), andererseits wären aber auch die Ausnahmen, die wir kennen, mit dieser Vorstellung noch vereinbar (z. B. phototaktische Reaktion ohne Augenfleck bei *Chilomonas*; LUNTZ 1931a).

Im folgenden wird sich zwar zeigen, daß diese Hypothese nicht mehr ausreicht; trotzdem ist es angebracht, kurz den Bau und die Entstehung des Stigmas zu besprechen. PRINGSHEIM (1937) gibt hierzu eine gute Übersicht. Danach kann sich das Stigma in manchen Fällen wie ein Selbstteilungskörper verhalten, es teilt sich bei der Zellteilung in 2 Tochterstigmen *(Euglena)*. In den meisten Fällen jedoch erhalten die Tochterzellen neue Stigmen, ohne daß das alte mit verwendet würde; allerdings läßt sich die Möglichkeit noch nicht ausschließen, daß diese neuen Stigmen aus zunächst farblosen Grundkörpern gebildet werden, die ihrerseits vom alten Stigma abstammen und damit doch Selbstteilungskörper wären. Daß das Stigma mit den Plastiden homolog ist oder von diesen gebildet wird, bezeichnet PRINGSHEIM als unwahrscheinlich, jedenfalls in der Verallgemeinerung auf *alle* Flagellaten. Dagegen zeigen neue elektronenmikroskopische Untersuchungen, daß in manchen Algengruppen das Stigma eindeutig als Teil eines Chromatophoren aufzufassen ist; übereinstimmend liegt es bei *Fucus* und *Scytosiphon* (Spermatozoiden) sowie *Chromulina* innerhalb der Chloroplastenmembran (MANTON und CLARKE 1956, MANTON 1957, ROUILLER und FAURÉ-FREMIET 1958).

Anatomisch besteht das eigentliche Stigma aus einer dichteren plasmatischen Grundsubstanz, in die pigmenthaltige Öltröpfchen eingelagert sind. Ein charakteristischer Feinbau konnte bei *Euglena* elektronenmikroskopisch nicht gefunden werden (WOLKEN 1957), während die von den oben angeführten Autoren untersuchten Stigmen von Fucaceen-Spermatozoiden und *Chromulina* einen komplizierten Aufbau aus zahlreichen Kammern aufweisen.

Das Pigment besteht aus Carotinoiden: Bei *Astasia quartana* vermutlich aus Carotin (PRINGSHEIM und MAINX 1926), bei *Euglena* wahrscheinlich aus Astaxanthin (BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN) oder β-Carotin + Astaxanthin (WOLKEN und SHIN).

Unter dem Eindruck des Vergleiches mit den Lichtsinnesorganen niederer Tiere untersuchte MAST in mehreren Arbeiten sehr eingehend die Stigmen der

Volvocales, insbesondere der koloniebildenden (z. B. 1927a, 1932). Bei diesen Organismen sollen die Stigmen komplizierter gebaut sein und nicht nur aus der pigmenthaltigen Substanz bestehen; der Pigmentkappe schreibt MAST in Analogie zu den tierischen Augen lediglich die Bedeutung zu, das Licht nur aus einer bestimmten Richtung an die lichtempfindliche Zone gelangen zu lassen, aus allen anderen Richtungen jedoch abzuschirmen. Die lichtempfindliche Zone (die auch noch zum Stigma im weiteren Sinne zu rechnen ist) liegt als plasmatische Schicht der konkaven Außenseite der Pigmentkappe an (vgl. Abb. 1), da eine plötzliche Verdunkelung allein der Konkavseite die gleiche Reaktion hervorruft wie eine Totalverdunkelung des Stigmas. Außerdem fordert die Theorie der periodischen Verdunkelung als Erklärung für die topotaktische Orientierung (s. unten) bei den koloniebildenden Volvocales, daß die lichtempfindliche Schicht außerhalb von der Pigmentschicht liegt.

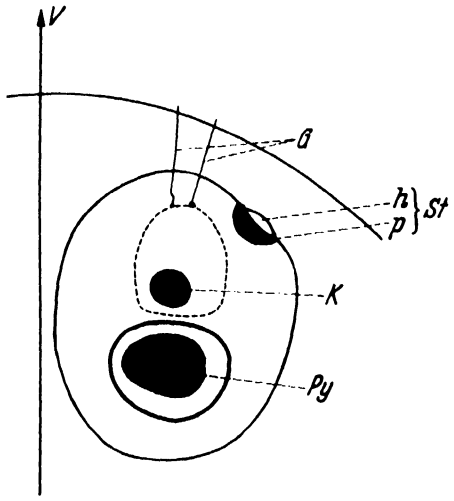


Abb. 1.

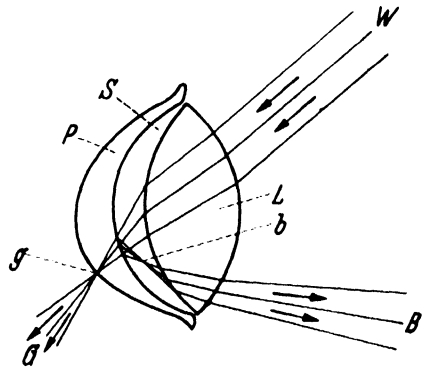


Abb. 2.

Abb. 1. Ausschnitt aus dem Vorderteil einer *Gonium*-Kolonie in der Nähe der Längsachse (Pfeil) mit einer genau median geschnittenen Einzelzelle. *St* Stigma mit Pigmentkappe (*p*) und Hyalinteil (*h*); *K* Zellkern; *Py* Pyrenoid; *G* basaler Teil der Geißeln; *V* vorn (Bewegungsrichtung). (Nach MAST 1916.)

Abb. 2. Schematische Darstellung eines Stigmas von *Volvox* (Längsschnitt) mit Strahlengang bei schräg einfallendem Licht. *P* Pigmentkappe; *S* lichtempfindliche Schicht; *L* Linse (hyaliner Teil des Stigmas); *W* Strahlengang des einfallenden weißen Lichts; *B* Strahlengang des an der Pigmentkappe reflektierten blauen Anteils mit Brennpunkt *b*; *G* Strahlengang des die Pigmentkappe durchsetzenden gelbroten Anteils mit Brennpunkt *g* (der nicht notwendig auf der Begrenzung der Pigmentkappe liegen muß). (Nach MAST 1927a.)

Allerdings gelang es bis jetzt nicht, diese Schicht anatomisch-cytochemisch zu charakterisieren oder gar in feinere Strukturen aufzulösen, die mit der Reizaufnahme in Beziehung stehen könnten (MAST 1916); eine solche Mikrostruktur wäre aber zu fordern, wenn die Folgerungen von MAST und JOHNSON (1932) zutreffen sollten, daß verschiedene Regionen der sensiblen Schicht verschieden empfindlich sind (also etwa bei *Gonium* das Zentrum 9mal so empfindlich wie die Randbezirke). Doch erscheint es fraglich, ob so weitgehende Folgerungen notwendig sind, um die Ergebnisse einer Orientierung nach zwei Lichtquellen zu erklären.

Als dritten Bestandteil des Augenflecks der *Volvocales* gibt MAST schließlich noch eine Linse[1] an, die mikroskopisch direkt sichtbar sein kann, aber insbesondere durch ihre Wirkung erkennbar wird. Unter geeigneten Bedingungen ist es nach diesem Autor nämlich möglich, bei *Volvox* den Strahlengang des Lichtes in dem durch das Plasma gebildeten trüben Medium zu verfolgen und so die Strahlenbrechung durch die „Sammellinse" zu erkennen. Die Pigmentschicht

[1] Eine Kombination einer Linse mit einer Pigmentmasse findet sich auch in den sog. „Ocelli" der marinen *Peridineen*-Familie *Warnowiaceae* (vgl. LINDEMANN 1928, ZIMMERMANN 1930). Auf den Bau dieser hochspezialisierten Zellorganelle soll hier nicht eingegangen werden, da die Phototaxis dieser Verwandtschaftsgruppe noch nicht näher untersucht worden ist. Außerdem ist es nach LINDEMANN sehr fraglich, ob die Ocelli mit den Stigmen homologisiert werden dürfen.

soll darüber hinaus an der konkaven Oberfläche die Eigenschaft selektiver Reflexion besitzen, indem die langwelligen Strahlen eindringen können und (meist innerhalb des Pigmentes) zum Brennpunkt gesammelt werden, während die kurzwelligen Strahlen reflektiert werden und dadurch gerade in der lichtempfindlichen Schicht einen Brennpunkt bilden (Abb. 2). Beide Brennpunkte konnte MAST (1927a) sichtbar machen und ihre seitliche Verschiebung demonstrieren, wenn das Licht nicht senkrecht, sondern schräg einfällt; und daß es sich dabei nicht etwa um Lumineszenzerscheinungen handelt, weist er weiter nach, indem hinter einem Rotfilter nur noch der gelbe, hinter einem Blaufilter dagegen nur noch der blaue Focus erkennbar bleibt. Schließlich verfolgt der Autor die Verhältnisse während der Degeneration, die mit dem Absterben der Zelle verknüpft ist: Schon bevor morphologische Änderungen erkennbar werden, verschwindet der blaue Brennpunkt, während der gelbe noch sichtbar bleibt, wenn das Pigment bereits zu zerfallen beginnt; die Linse ist dann also noch intakt ebenso wie die Geißeln, die sich in diesem Zeitpunkt noch bewegen. Bei *Chlamydomonas* soll die Linse eine viel größere Brennweite haben als bei *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox*, und MAST postuliert daraus eine größere Wirksamkeit des Systems bei den letztgenannten Formen gegenüber *Chlamydomonas*, ohne daß bis jetzt experimentelle Belege dafür vorhanden wären.

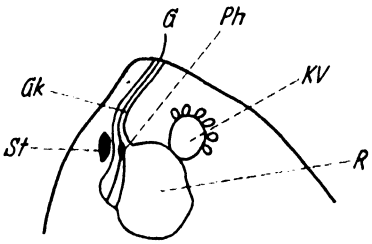


Abb. 3. Vorderende einer *Euglena*. *G* Geißel; *Gk* Geißelkanal; *R* Reservoir; *KV* kontraktile Vacuole; *Ph* Photoreceptor (paraflagellares Körperchen); *St* Stigma. (Nach GÖSSEL 1957.)

Gegen die Linsenfunktion des hyalinen Teils auf der Konkavseite der Pigmentkappe wendet sich LUNTZ (1931a) aus physikalischen Gründen, wie auch schon MAST selbst darauf hinweist, daß unterhalb 20 μ Durchmesser mit einer exakten Linsenwirkung eigentlich nicht mehr gerechnet werden kann, während die von ihm beschriebenen Linsen höchstens 3 μ Durchmesser besaßen; andererseits beobachtete MAST sogar die Brennpunkte noch bei 1 μ großen Linsen. Auch HALLDAL (1958) weist nachdrücklich darauf hin, daß diese Vorstellung MASTs physikalisch unhaltbar ist. Weiterhin wendet sich LUNTZ gegen die selektive Reflexion. Hierzu sei bemerkt, daß eine selektiv blau und violett reflektierende, dagegen rot und gelb durchlassende Schicht dem Beobachter in Aufsicht blau erscheinen müßte; dies hat MAST (1927a) tatsächlich an *Volvox*, *Pandorina* und *Eudorina* beobachtet und eindrucksvoll demonstriert, wenn Sonnenlicht unter bestimmten Winkeln auf die Stigmen fiel. Bestätigungen von anderen Autoren liegen jedoch bis jetzt nicht vor.

Wenn wir auch sicher sind, daß die sehr ins Detail gehenden Angaben MASTs sich nicht in vollem Umfange bestätigen lassen, so dürfte doch das Grundsätzliche zutreffen, daß die lichtempfindliche Substanz nicht mit dem Stigmapigment identisch ist, sondern dieses vielmehr für periodische Beschattung jener Substanz sorgt. Eine Übertragung dieser Verhältnisse auf einzellige Organismen vom Typ *Euglena* führt fast zwangsläufig zu den Vorstellungen, die wir heute vom Photoreceptorsystem dieser Zellen haben. Das eigentliche Stigma ist bei *Euglena* eine unregelmäßig begrenzte Masse von Pigmentgranula (im Gegensatz zu dem mehr homogenen Stigma der *Volvocales* mit wohldefinierter Begrenzung; HARTSHORNE) und weist stets eine deutliche Lagebeziehung zur Geißelbasis auf, indem es der als Reservoir bezeichneten Erweiterung des Geißelkanals auf der dorsalen Seite anliegt (Abb. 3). Falls das Stigma auch hier als Schattenspender fungieren soll, müßte die lichtempfindliche Substanz ventral von diesem liegen; diese Forderung erfüllt eine Verdickung der Geißelbasis, das „paraflagellare Körperchen", das aus diesem Grunde von HAYE (1930) die Bezeichnung „Photo-

receptor" erhielt (vgl. Abb. 3). Dieser Photoreceptor ist trotz seiner engen Lagebeziehung zum Stigma ein selbständiges Organell, wie unter anderem die Untersuchung von VÁVRA (1956) zeigt, der bei einem *Euglena*-Stamm als Ernährungsmodifikation Verlust des Stigmas erhielt ohne daß auch das „paraflagellare Körperchen" (der Photoreceptor) verlorenging. Wichtiger noch ist der Nachweis von GÖSSEL (1957) an zwei farblosen *Euglenen* ohne Stigma, daß die Form mit mikroskopisch sichtbarem Photoreceptor phototaktisch reagieren kann, während die ohne denselben nicht lichtempfindlich ist.

Von ausschlaggebender Bedeutung für die Frage nach der Aufnahme des Lichtreizes bei *Euglena* sind die Untersuchungen über die Aktionsspektren der verschiedenen Reaktionen, die weiter unten noch eingehender besprochen werden sollen. Zunächst absorbiert das Stigma-Carotin bis etwa 600 mμ (GÖSSEL 1957), während phototaktische Reaktionen bei *Euglena* kaum über 500 mμ möglich sind. Ferner bestehen Unterschiede in den Aktionsspektren zwischen topischer und phobischer Reaktion, wie das zu erwarten ist, wenn die topische Reaktion auf periodischer Beschattung beruht, also von der Absorption im Photoreceptor und im Schattenspender abhängt, die phobische Reaktion aber allein das Absorptionsspektrum des Photoreceptors in ihrem Aktionsspektrum wiedergibt. Schließlich bestehen bemerkenswerte Unterschiede im Aktionsspektrum der topischen Reaktion zwischen Rassen derselben *Euglena*-Art mit und ohne Stigma (GÖSSEL, vgl. hierzu S. 334). Daraus geht zugleich hervor, daß topische Reaktionen nicht notwendig an das Vorhandensein des Stigmas gebunden sind, wenngleich in den meisten Fällen das Stigma zur Schattenbildung kaum entbehrlich sein dürfte oder zum mindesten die topische Reaktion wesentlich besser in Erscheinung treten läßt (z. B. HARTSHORNE an *Chlamydomonas*). Andererseits findet sich auch eine Angabe, daß eine *Astasia*- und eine *Polytoma*-Art nicht phototaktisch reagieren, obwohl sie ein Stigma besitzen (PRINGSHEIM 1923).

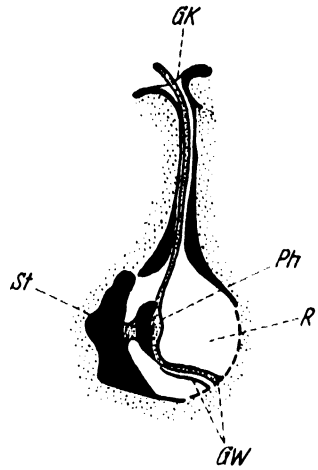


Abb. 4. Augenfleckregion einer *Euglena* stärker vergrößert. *GK* Geißelkanal mit Geißel; *GW* Geißelwurzel; *R* Reservoir; *Ph* Photoreceptor mit chromophilem (schwarz) und chromophobem Anteil (punktiert); *St* Stigma. (Nach CHADEFAUD und PROVASOLI 1939.)

Über den Bau und die Topographie des Photoreceptors von *Euglena* liegen einige Untersuchungen vor. Nach HAMBURGER (1911) und nach HAYE (1930) ist dieser nicht ein Teil der Geißel, sondern liegt ihr oberhalb des Basalkorns auf der Dorsal- (also auf der dem Stigma zugekehrten) Seite oder auch ringsum auf[1]. Eine eindeutig bestimmte Form besitzt der Photoreceptor nicht, sondern kann seine Form amoeboid verändern, ohne daß wir dafür bis jetzt die Ursachen kennen. CHADEFAUD und PROVASOLI (1939) geben an, daß dieses Organell aus zwei verschiedenen Substanzen besteht, einer chromophilen und einer chromophoben, und daß eine plasmatische Verbindung zur dorsalen Wand des Reservoirs besteht, wodurch der Photoreceptor in noch engere Beziehung zum Stigma tritt (Abb. 4).

Über die Natur des lichtempfindlichen Stoffes im Photoreceptor können wir bis jetzt nur Vermutungen äußern, die sich auf das Aktionsspektrum der phobischen Reaktion gründen; dieses hat nämlich bei *Euglena* große Ähnlichkeit mit dem Absorptionsspektrum eines noch unbekannten Pigmentes in der Basis der

[1] Die Lage des Photoreceptors dicht oberhalb (CHADEFAUD und PROVASOLI) oder unterhalb der Gabelung der Geißel (HAMBURGER) kann nicht als durchgehend gültige Charakterisierung verwendet werden, da manche Eugleniden nur eine einfache Geißelwurzel besitzen, z. B. *Phacus pleuronectes*, *Euglena pisciformis* (HAYE).

Avena-Koleoptile, das auch an der phototropischen Reaktion derselben beteiligt zu sein scheint (BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN). Nach der relativ großen phototaktischen Wirksamkeit ultravioletter Strahlen im Bereich von 366 mμ bei *Chilomonas* (LUNTZ 1931a) zu urteilen, könnte man ein weiteres Absorptionsmaximum der fraglichen Substanz in diesem Bereich vermuten. Doch ist es in Anbetracht der später zu erörternden Aktionsspektren von HALLDAL (vgl. S. 336) bedenklich, ohne weiteres das Photoreceptor-Pigment bei Formen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen für identisch anzusehen.

Schon auf Grund der engen Verbindung mit der Geißelbasis ist es naheliegend, daß der Photoreceptor als Steuerzentrum für die Geißelbewegung fungieren kann. Dies trifft nach den Beobachtungen von MAINX (1927a) tatsächlich zu, indem isolierte Geißeln nur dann noch einige Minuten selbsttätig beweglich bleiben, wenn sie das paraflagellare Körperchen enthalten.

Vergleichen wir nun, wie HAYE es vorschlägt, den Photoreceptor von *Euglena* mit der lichtempfindlichen Substanz, die bei den Volvocales dem Augenfleck anliegen bzw. einen Teil desselben darstellen soll[1], so besteht ein wichtiger Unterschied darin, daß bei *Euglena* die oben besprochene unmittelbare räumliche Beziehung zur Geißelbasis gegeben ist, während bei den Volvocales der „Photoreceptor" räumlich weit von der Geißel getrennt ist (Abb. 1 und 5; immerhin besteht oft doch eine topographische Beziehung zwischen Stigma und Geißeln, indem jenes nach BUDER bei *Chlamydomonas* in der Ebene liegt, die durch die beiden Geißeln gebildet wird).

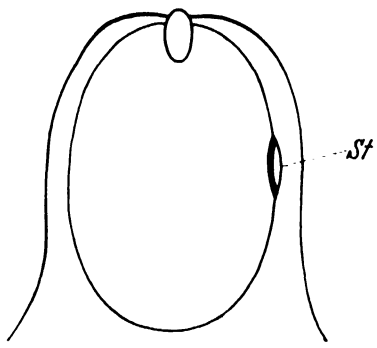


Abb. 5. *Chlamydomonas*-Art mit median durchschnittenem Stigma (*St*). (Nach MAST 1927a.)

Eine notwendige Folgerung wäre dann eine Reizleitung vom Photoreceptor zum Reaktionsort, also zur Geißelbasis. Dieses „special conducting system", das etwa den Neuronemen bei *Paramaecium* entsprechen dürfte, wird von MAST (1927a) postuliert, konnte aber bisher bei Volvocales cytologisch noch nicht nachgewiesen werden (HARTSHORNE 1953). Dagegen sind jetzt bei Braunalgen mehrfach derartige Verbindungen zwischen Stigma und Geißelbasis elektronenmikroskopisch aufgefunden worden (vgl. MANTON und CLARKE 1956 sowie MANTON 1957).

Einen Einwand gegen die Auffassung des Stigmas als Lichtschirm macht LUNTZ (1931a): Das *topo*taktische Aktionsspektrum müßte bei Zutreffen der Lichtschirmtheorie eine Funktion der Absorptionsspektren von Pigment und Photoreceptor sein, während *Phobo*taxis und Photo*kinese* nur von der Absorptiok im Photoreceptor abhängen dürften. Zwischen den topischen und phobischen Aktionsspektren bestehen zwar tatsächlich bei *Euglena* charakteristische Unterschiede, wie schon erwähnt wurde (vgl. auch S. 333f.), doch stimmen bei *Volvox, Eudorina* und *Chlamydomonas* die Aktionsspektren von Topotaxis und Photokinese merkwürdig gut überein (LAURENS und HOOKER 1920, LUNTZ 1931a; vgl. Abb. 14, S. 336). So müssen wir wohl HARTSHORNE recht geben, der davor warnt, die für *Euglena* aufgestellte Theorie gar zu unbedenklich zu verallgemeinern, und PRINGSHEIM (1937) fordert, daß in jedem Falle die morphologischen und bewegungsphy-

[1] Daß übrigens auch in diesem Falle Stigma und Photoreceptor noch als selbständige Organelle aufzufassen sind, geht aus dem schon erwähnten Ergebnis von HARTSHORNE hervor, daß eine *Chlamydomonas*form ohne Stigma (offensichtlich auch ohne die farblose Grundsubstanz desselben) noch phototaktisch reagieren kann.

siologischen Beziehungen zwischen Stigma, Geißel und Bewegungsrichtung geprüft werden müssen, ehe ein sicheres Urteil über den jeweiligen Photoreceptor und über den Mechanismus der topotaktischen Orientierung abgegeben werden kann.

b) Die Phototaxis einzelliger Flagellaten.

Die phobische Phototaxis.

Im Gegensatz zu photokinetischen Reaktionen, die eine Dauerwirkung des Lichtes auf die Geißelaktivität darstellen, kommen die phobischen Reaktionen durch schnelle Änderungen der Beleuchtungsstärke (J) zustande; hier ist also die Änderung mit der Zeit maßgebend $\left(\frac{dJ}{dt}\right)$. Gemeinsam ist beiden Wirkungen jedoch, daß sie durch einen diffusen (ungerichteten) Reiz ausgelöst werden. Die phobische Reaktion wird in der Literatur unter anderem als Schreckreaktion, Schockreaktion oder motor-reflex bezeichnet; sie ist, wie schon einleitend hervorgehoben, in Ablauf und Richtung im Organismus festgelegt, allenfalls kann die Reizintensität die Reaktionsstärke bestimmen. Diese Reaktionsweise wurde bei den Purpurbakterien eingehend studiert (vgl. CLAYTON, S. 371 ff. dieses Bandes), spielt aber auch bei einzelligen Flagellaten eine große Rolle und läßt sich am besten an *Euglena* demonstrieren. Dieser Einzeller bewegt sich bekanntlich mit dem Geißelende voran unter Rotation um seine Längsachse vorwärts. Dabei bildet die Längsachse des Körpers einen spitzen Winkel mit der Bewegungsrichtung, so daß die Rotation zur Bewegung auf einem Kegelmantel führt mit der Dorsalseite nach außen (unter Dorsalseite verstehen wir die Seite, auf der sich das Stigma befindet und auf der die Geißelspalte von der größeren „Lippe" begrenzt wird). Eine plötzliche Änderung der Beleuchtungsstärke führt zu einer momentanen Änderung der Schlagrichtung der Geißel, wodurch die Zelle einen Drehimpuls nach der Dorsalseite hin erhält. Dieser Drehimpuls kann so stark sein, daß die Zelle eine größere Zahl solcher Kreiseldrehungen ausführt (4—6 bei *Euglena*, PRINGSHEIM 1908; für eine Art der nahe verwandten Gattung *Phacus* gibt PRINGSHEIM 1912b sogar bis zu 75 Kreiseldrehungen auf einen Reiz hin an!); ein sehr schwacher Drehimpuls dagegen bewirkt nur eine vorübergehende Erweiterung des Kegelmantels (BANCROFT 1913). Die Änderung des Geißelschlages, die zu diesem Drehimpuls führt, hat BANCROFT studiert. Die Geißel ist normalerweise auf der Ventralseite nach rückwärts gekrümmt; infolge der Reizung läßt diese Krümmung im proximalen Teil der Geißel vorübergehend nach, so daß sie nun nach ventral-seitwärts schlägt und so den zusätzlichen Impuls nach dorsal bewirkt (vgl. Abb. 6).

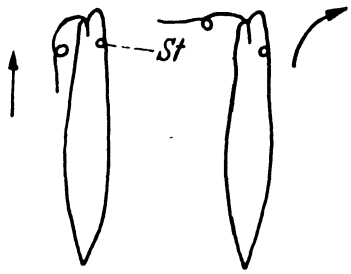


Abb. 6. Richtung des Geißelschlages bei *Euglena*, links bei normaler Vorwärtsbewegung, rechts bei phobischer Reizung (Einschwenken nach dorsal). *St* Stigma. Pfeile = Bewegungsrichtung. (Nach BANCROFT 1913.)

Die Wiederaufnahme der normalen Bewegung erfolgt naturgemäß stets in einer anderen Richtung als vor der Reizung (JENNINGS 1910). Wie groß diese Abweichung der Bewegungsrichtung ist, hängt von der Stärke des nach dorsal gerichteten Drehimpulses ab, die ihrerseits eine Funktion der Reizstärke sein dürfte; doch ist diese Beziehung zwischen Reiz- und Reaktionsstärke wohl noch nicht exakt untersucht worden. BANCROFT gibt merkwürdigerweise für *Euglena* an, daß die „Schockbewegung" bei geringeren Intensitätsunterschieden stärker und ungeordneter verläuft als bei größeren. Die Reizstärke scheint weiterhin für die Länge der Latenzzeit verantwortlich zu sein, indem die Reaktion um so später erfolgt, je schwächer der Intensitätsunterschied ist; als Folge davon wird

im Lichtfallenversuch die Hell-Dunkel-Grenze um so weiter überschritten, bevor die Reaktion einsetzt, je geringer der Unterschied der Beleuchtungsstärken ist (BÜNNING und TAZAWA 1957).

Ähnlich liegen die Verhältnisse nach METZNER (1929) bei den von ihm untersuchten Peridineen, die hauptsächlich durch die rückwärts gerichtete Längsgeißel vorwärts bewegt werden, während die Quergeißel die Rotation und ebenfalls einen gewissen Vortrieb erzeugt. Der Reiz verursacht hier ein einmaliges kräftiges Schlagen der Längsgeißel nach ventralvorwärts, wodurch die Zelle eine Abweichung der Bewegungsrichtung nach ventral erleidet, die ebenfalls zu einem regelrechten Überschlagen („Purzelbaum") führen kann (vgl. Abb. 7).

Als auslösender Reiz wurde bisher allgemein eine Änderung der Beleuchtungsstärke[1] genannt. Diese kann positiv oder negativ sein, je nach dem Reaktionsvermögen der Organismen und der gerade herrschenden Beleuchtungsstärke. So fand z. B. OLTMANNS (1917) bei *Euglena* in niederen Beleuchtungsstärken positive Reaktionen (die Organismen werden durch die Schreckreaktion am Verlassen der Lichtfalle gehindert, während sie ungehindert in sie eindringen können), bei höheren Beleuchtungsstärken gerade negative Reaktionen (Entleerung der Lichtfalle). Dazwischen ist natürlich ein Intensitätsbereich, in dem weder positive noch negative Reaktion eintritt, wie dies auch BANCROFT (1913) angibt.

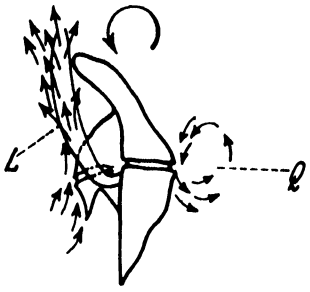


Abb. 7. Geißelbewegung eines *Ceratium* im Augenblick einer phobischen Reaktion. *L* Die normalerweise nach hinten (im Bild unten) schlagende Längsgeißel, kenntlich an ihrem Schwingungsraum und den durch ihre Bewegung verursachten Teilchenströmen (kleine Pfeile); *Q* durch die Tätigkeit der Quergeißel erzeugte Teilchenströme. Starker Pfeil = Drehung des Organismus, die durch den Ventralschlag der Längsgeißel hervorgerufen wird. (Nach METZNER 1929.)

Nach OLTMANNS soll allerdings die Reaktionsweise bei der positiven und negativen Reaktion nicht ganz identisch sein: Wenn Verdunkelung als Reiz wirkt, tritt die Reaktion in der beschriebenen „klassischen" Art ein, die Reaktion auf Intensitätserhöhung dagegen ist noch von heftigen Krümmungen der Zelle begleitet. Möglicherweise liegt aber hier auch eine zusätzliche Wirkung starker Beleuchtung vor. OLTMANNS beschreibt nämlich noch eine weitere Reaktion: Sofern die Zellen aus Dunkelheit plötzlich in sehr starkes Licht gebracht werden, erstarrt für kurze Zeit jede Bewegung völlig, wobei die Geißel ruht. Auch nach dieser Reaktion wird die Bewegung in beliebiger Richtung wieder aufgenommen.

Daß in anderen Fällen nur positive Reaktionen gefunden wurden (z. B. OLTMANNS an *Chlamydomonas* unter sonst gleichen Bedingungen), ist nicht erstaunlich und läßt sich zwanglos so erklären, daß hier der Umschlagpunkt zwischen beiden Reaktionsrichtungen höher als die höchste verwendete Intensität lag.

Die topische Phototaxis.

Im Gegensatz zu den phobischen Reaktionen werden die topischen durch eine zeitlich konstante Beleuchtung aus bestimmter Richtung ausgelöst und bestehen darin, daß die Organismen sich auf die Lichtquelle zu (+) oder von ihr weg (—) bewegen. Bei den hier zu besprechenden begeißelten Organismen kommt diese gerichtete Bewegung durch einen Steuermechanismus zustande, der eine aktive Einstellung des Körpers in die Lichtrichtung ermöglicht; daß ein solches Steuervermögen aber nicht notwendige Bedingung für das Zustandekommen topischer Orientierung ist, wird aus den Abschnitten über die Phototaxis der Blaualgen und Diatomeen noch hervorgehen.

Als Modellbeispiel für die Reaktionen eines einzelligen Flagellaten soll zunächst das Verhalten von *Euglena* besprochen werden, da dieses Objekt wohl am

[1] Eine eingehende Analyse dieses „Übergangsreizes" ist leichter möglich bei den langsamer reagierenden Blaualgen und wurde von HARDER bei diesen vorgenommen; es kann daher auf den entsprechenden Abschnitt des vorliegenden Artikels (S. 350ff.) verwiesen werden.

gründlichsten studiert wurde. Insbesondere wurde die positiv topische Reaktion untersucht und analysiert, die uns nun beschäftigen soll. Sie erfordert in günstigen Fällen relativ geringe Strahlungsintensitäten. So fand GÖSSEL (1957) z. B. für einen farblosen Stamm ohne Augenfleck von *E. gracilis* als Schwellenwert für die positiv topische Phototaxis im wirksamsten Spektralbereich (410 mμ) 0,4 bis 2,1 erg/cm^2/sec[1].

Die früher viel diskutierte Frage, ob die topisch phototaktisch reagierende Pflanze sich tatsächlich in die Richtung der Lichtstrahlen einstellt oder ob sie sich nach einem Intensitätsgefälle der Beleuchtung orientiert, wurde endgültig von BUDER (1917) geklärt, indem er nicht nur mit dem normalerweise verwendeten divergenten Licht arbeitete, sondern auch mit parallelem und sogar mit konvergentem. Während im parallelen Licht die Beleuchtungsstärke überall gleich ist, gelangen die Organismen im konvergenten Licht sogar in immer geringere Beleuchtungsstärken, wenn sie sich auf die Lichtquelle zu bewegen und umgekehrt. Die Richtung der Lichtstrahlen ist nach diesen Versuchen allein ausschlaggebend. Darüber hinaus weist aber BUDER darauf hin, daß die Frage überhaupt oft falsch gestellt oder aufgefaßt wurde, so etwa wenn CHMIELEVSKY (1904) betont, daß sich positiv phototaktische Organismen im Wassertropfen auf die dem Licht abgewandte Seite begeben, weil dort infolge der Strahlenbrechung die stärkste Beleuchtung herrscht, oder wenn JACOBSEN (1910) meint, daß durch die Richtung der Lichtstrahlen die Richtung des Intensitätsgefälles im Medium festgelegt wird. Nun kann aber ein Intensitätsunterschied der Beleuchtung *im Medium* als solcher von der Pflanze nicht perzipiert werden (die Pflanze kann nicht „wissen", daß in einiger Entfernung eine „optimale" Intensität herrscht), sondern höchstens ein Intensitätsunterschied an verschiedenen Stellen des Körpers. BUDER berechnet jedoch, daß bei den stark konvergierenden Strahlen seines Versuches die Intensitätssteigerung der Beleuchtung etwa 10% je Millimeter betrug, bezogen auf die Dimensionen eines Flagellaten kann hier also noch kaum ein Empfindungsvermögen für Beleuchtungsunterschiede am Körper erwartet werden (und trat ja auch in den Versuchen nicht auf). Auch die Umwandlung des räumlichen in ein zeitliches Intensitätsgefälle durch die schnelle Bewegung reicht offensichtlich nicht aus, um im konvergenten Licht die Wirkung der Lichtrichtung überzukompensieren (für einen Extremfall in seinen Versuchen berechnet BUDER eine Beleuchtungsänderung von 4% je Sekunde).

Andererseits kommt natürlich auch nicht eine reine Wirkung der Lichtrichtung an sich in Frage, ohne Rücksicht auf die Intensitätsverteilung, wie sie SACHS (1887, S. 736) für den Phototropismus annahm und HOLMES (1903) für die Phototaxis von *Volvox* zur Diskussion stellte. Diese Vorstellung würde etwa bedeuten, daß die Richtung, in der die Lichtstrahlen das Plasma durchsetzen, zu einer Polarisierung der plasmatischen Struktur führt[2] (gleichgültig, ob wir dabei an das Plasma allgemein oder an einen spezifischen Photoreceptor denken). Vielmehr kommt die Perzeption der Lichtrichtung so zustande, daß die Lichtstrahlen infolge ihres Durchgangs durch den Organismus an diesem selbst ein Intensitätsgefälle der Beleuchtung erzeugen, das normalerweise mit der Richtung der Lichtstrahlen zusammenfällt. Soll sich diese Überlegung auch auf unsere Objekte übertragen lassen, die nur eine so eng begrenzte lichtempfindliche Stelle besitzen, daß an dieser ein räumliches Intensitätsgefälle nicht auftreten kann, so müssen wir die Rotation dieser Organismen um ihre Achse berücksichtigen. Hier hilft ein anschauliches Modell von BANCROFT (1913), der die *Euglena* mit einem *Amphipoden*

[1] In den Untersuchungen von LUNTZ (1931a) lag die Schwelle bei *Chlamydomonas* sogar noch um eine Größenordnung tiefer.

[2] Vgl. hierzu auch NUERNBERGK (1928).

vergleicht, dessen eines Auge verklebt ist und der sich rotierend bewegt; dadurch befindet sich das intakte Auge abwechselnd auf der Licht- und der Schattenseite des Organismus. Auf unsere Verhältnisse übertragen muß also gefordert werden, daß der Photoreceptor je nach Richtung des Strahleneinfalls verschieden starke Intensität erhält; hierfür aber ist wohl die nächstliegende Erklärung wieder die Funktion des Stigmas als Lichtschirm.

Damit kommen wir nun zur Frage, wie im einzelnen die Orientierung nach der Lichtrichtung bei *Euglena* (und ähnlich reagierenden Objekten) zustande kommt. Nach JENNINGS ist die topische Orientierung nichts anderes als eine Summe von phobischen Reaktionen. Solange das Licht nicht genau von vorn kommt, bedingt die Rotation um die Längsachse eine ständig wechselnde Lage des Photoreceptors zur Lichtquelle und bei jeder Umdrehung wird dieser einmal beschattet; eine solche periodische Beschattung ist sogar ohne Mitwirkung des Stigmas in gewissem Ausmaße durch unterschiedliche Absorption im Plasma möglich, bedingt durch den dorsiventralen Bau der Zelle. Jede Beschattung führt zu einer „Schreckreaktion", die nach JENNINGS völlig der echten phobischen Reaktion gleichzusetzen ist, d. h. also, daß die Wiederaufnahme der Bewegung in mehr oder weniger zufällig geänderter Richtung erfolgt, bis schließlich nach dem Prinzip von „Versuch und Irrtum" die richtige Richtung gefunden ist. Damit verträgt sich allerdings nicht das häufig zu beobachtende sehr plötzliche Einschwenken in die neue Lichtrichtung. Demgegenüber weist BUDER darauf hin, daß jede dieser einzelnen „phobischen" Reaktionen in klarer Beziehung zur Lichtrichtung steht; denn die Reaktion bewirkt stets eine Abweichung aus der ursprünglichen Bewegungsrichtung nach der Lichtquelle hin, da sie stets nur dann eintritt, wenn die Dorsalseite zum Lichte gekehrt ist, und da (wie weiter oben ausgeführt wurde) eine schwache phobische Reaktion ja lediglich in einer geringfügigen Wendung nach dorsal besteht. Daß tatsächlich das Einschwenken in die Lichtrichtung jeweils nur in bestimmter Reizlage erfolgt, konnten MAST (1911) und BUDER (1917) direkt beobachten: Langsam reagierende Individuen beginnen bei einem Wechsel der Lichtrichtung nicht alle gleichzeitig zu schwenken, sondern stets dann, wenn das Stigma zum Licht gerichtet ist (vgl. auch die Befunde von METZNER an Peridineen; s. unten). Außerdem gibt BANCROFT (1913) an, daß ein Lichtblitz von $^1/_{10}$ sec für eine topische Orientierung noch nicht genügt, wohl aber bei hinreichend starker Beleuchtung $^1/_3$—1 sec, und daß in diesen Versuchen die *Euglena* für eine volle Rotation um die Längsachse etwa $^1/_2$ sec benötigte. Daß diese phototaktische Präsentationszeit mit abnehmender Beleuchtungsstärke größer wird, spricht wohl nicht (wie BANCROFT meint) gegen diesen Orientierungsmechanismus. Wie wirksam im übrigen das System der periodischen Beschattung zu sein scheint, geht noch aus der Beobachtung von BANCROFT hervor, daß sich selbst solche Individuen einwandfrei topotaktisch orientieren können, deren Rotationsgeschwindigkeit durch Viscositätserhöhung des Mediums auf ein Fünftel herabgesetzt wurde.

Grundsätzlich gleich wie bei *Euglena* soll die topische Orientierung nach JENNINGS z. B. bei *Cryptomonas*, *Chlamydomonas* und den Zoosporen von *Cutleria* erfolgen, und nach METZNER (1929) finden wir den gleichen Mechanismus auch bei Peridineen *(Ceratium* und *Peridinium)*, bei denen sich infolge der Größe und der relativ geringen Geschwindigkeit sogar die Teilreaktionen besonders gut beobachten lassen. So verläuft das Einschwenken in die Lichtrichtung bei den *Peridineen* nicht in einem ganz gleichmäßigen Bogen, sondern die Objekte schwimmen geradeaus, solange das Licht von der Dorsalseite kommt; bei Beleuchtung der Ventralseite dagegen erfolgt jedesmal ein kurzes Einschwenken in die neue Richtung, die im übrigen nicht exakt mit der Lichtrichtung übereinstimmt, so daß diese nicht in einer ebenen, sondern in einer Raumkurve erreicht wird. Die genauere Analyse zeigt, daß diese Reaktion nicht eigentlich bei *Beleuchtung* der Ventralseite eintritt, sondern erst in dem Augenblick, in dem sich die Ventralseite *aus der Lichtrichtung herausdreht*, so daß die Geißelbasis

durch die undurchsichtige Zellwand beschattet wird (vgl. Abb. 8; einen Augenfleck besitzen die untersuchten Arten nicht). Die Reaktion besteht wie bei der phobischen Phototaxis in einem Ventral-vorwärtsschlagen der Geißel, wodurch die Ablenkung aus der bisherigen Bahn nach ventral zustande kommt. Nur ist die Reaktion viel schwächer als die typische Schreckreaktion beim völligen Ausschalten des Lichtes.

Wenn wir uns in diesem Sinne die topische Orientierung aus einer Anzahl einzelner phobischer Reaktionen zusammengesetzt denken, die immer gerade „im richtigen Augenblick" einsetzen, so müßte unter gegebenen Bedingungen das Vorzeichen der Reaktion sowie das Reaktionsvermögen überhaupt für phobische und topische Phototaxis stets übereinstimmen. Doch gibt es in dieser Beziehung einige noch nicht geklärte Widersprüche. So fand BANCROFT, daß durch Verdunkelung unempfindlich gewordene *Euglenen* im Lichte die topische Reaktionsfähigkeit schneller wiedererlangten als die phobische, während die negativ phobische Reaktion schneller als die negativ topische ermüdete. Weiterhin fanden

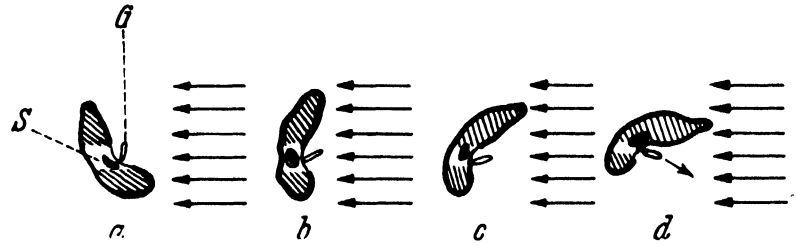


Abb. 8. Schematische Darstellung der Orientierung eines *Ceratium* bei einseitiger Beleuchtung (Pfeile), 4 aufeinanderfolgende Stadien (*a*—*d*). Die im Querschnitt getroffene Zelle bewegt sich unter Rotation aus der Papierebene heraus auf den Beschauer zu. Der Schattenwurf innerhalb der Zelle durch die gepanzerten Wandpartien ist durch Schraffur gekennzeichnet. Bei *d* wird die lichtempfindliche Stelle (*S*) beschattet, die Geißel (*G*) schlägt nach vorn, wodurch die Bewegung der Zelle in Pfeilrichtung abgelenkt wird (vgl. Abb. 7). (Nach METZNER 1929.)

sich unter bestimmten Bedingungen Kulturen, die mit zunehmender Beleuchtungsstärke von positiver zu negativer Topotaxis umschlugen, während die phobische Reaktion noch positiv blieb und eine erheblich stärkere Erhöhung der Beleuchtungsstärke zum Umschlagen erforderte. BANCROFT fand sogar Kulturen, die in allen Beleuchtungsstärken negative Topotaxis zeigten, phobisch aber je nach Beleuchtungsstärke positiv oder negativ reagierten, und schließlich konnte negative Phobotaxis bei starker Beleuchtung mit ausgeprägt positiver Topotaxis verbunden sein. Auch BUDER beschreibt ähnliche Beobachtungen[1]. MAST (1914) weist jedoch darauf hin, daß solche Befunde so lange nicht beweiskräftig sein können, als die Intensitätsänderungen der Beleuchtung, die experimentell zur Auslösung der phobischen Reaktion erzeugt werden, und die, die bei konstant seitlich einfallendem Lichte durch die periodische Verdunkelung entstehen, nicht mit Sicherheit in der gleichen Größenordnung liegen. Außerdem bedürfen wohl diese in Weißlicht aufgetretenen Unstimmigkeiten einer erneuten Nachprüfung in Anbetracht der im nächsten Abschnitt zu besprechenden Verschiedenheit der Aktionsspektren für topische und phobische Reaktionen.

Eine weitere Beobachtung, die sich nicht mit der Theorie der periodischen Beschattung als einziger Ursache für die topische Orientierung verträgt, findet sich bei STAHL (1880). Danach sollen *Euglenen*, die mit dem Hinterende am Substrat festsitzen und dadurch an der Rotation um die Längsachse gehindert werden, sich ebenfalls mit dieser Längsachse in die Lichtrichtung einstellen, insbesondere nach vorangegangener Kontraktion (eine Reaktion, die wegen der fehlenden freien Beweglichkeit hier als Phototropismus zu bezeichnen wäre). Dieses Ergebnis scheint seither weder bestätigt noch ausdrücklich bestritten worden zu sein.

Abgesehen von diesen Vorbehalten ist es darüber hinaus fraglich, ob für alle begeißelten Einzeller diese Summierung phobischer Einzelreize als Erklärungsmöglichkeit für die Topotaxis ausreicht. BANCROFT (1913) führt als Argument gegen diese Vorstellung an, daß *Euglenen*

[1] Selbst bei JENNINGS (1910) findet sich beiläufig die Angabe, daß einzelne Individuen innerhalb einer sonst positiv topischen Kultur zwar negativ topotaktisch waren, phobisch aber auf Licht*schwächung* (also positiv) reagierten. Vgl. hierzu GERISCH 1959 (s. S. 370).

unbeirrt in der Lichtrichtung schwimmen, wenn sie durch Berührung von Fremdkörpern einen mechanischen Ablenkreiz erfahren; die Orientierung soll also aktiv beibehalten werden, ohne daß die Organismen erst periodische Beschattung am Photoreceptor erfahren. MAST (1914) wendet jedoch ein, daß die Beleuchtung nicht nur orientierend wirkt, sondern auch die Aktivität der Vorwärtsbewegung erhöht, wodurch die Reizbarkeit durch andere Faktoren herabgesetzt sein könnte; das gleiche gilt für *Volvox* (MAST 1926). Weiter sei hier noch einmal daran erinnert, daß bei vielen Formen der Augenfleck keine Lagebeziehung zur Geißelbasis erkennen läßt, wie das etwa Abb. 5 für eine *Chlamydomonas*-Art zeigt (MAST 1927a) und daß eine den Reiz leitende Verbindung zwischen dem mutmaßlichen Ort des Photoreceptors und der Geißelbasis nur in der Hypothese existiert (mit wenigen Ausnahmen; vgl. S. 326).

Negativ topische Phototaxis wurde bei Einzellern wiederholt beschrieben, so etwa von BUDER (1917) für *Chlamydomonas* und *Carteria*, von BANCROFT (1913) für *Euglena*, von MAINX (1929) für *Haematococcus* und *Chlorogonium* oder von HALLDAL (1958) für die von ihm untersuchten Volvocales und Peridineen. Über den Mechanismus der negativen Topotaxis liegen keine ins einzelne gehenden Hypothesen vor, doch wird im allgemeinen eine Reaktionsweise angenommen, die der für die positive mit umgekehrten Vorzeichen gleicht; die einzelnen phobischen Teilreaktionen würden dann nicht durch periodische Beschattung, sondern Erhellung des Photoreceptors ausgelöst. Möglicherweise ist diese Auffassung jedoch zu einfach; nach HALLDAL (1958) ist der anatomische Bau, insbesondere die Stellung der Geißelbasis in bezug auf die Bewegungsrichtung, dafür entscheidend, ob eine periodische Beschattung des Photoreceptors an der Geißelbasis zu positiver, periodische Erhellung zu negativer Topotaxis führt oder gerade umgekehrt diese zu positiver und jene zu negativer. Außerdem stellt BUDER die Alternative zur Diskussion, daß beim Reaktionstyp *Euglena* sowohl die positive als auch die negative Topotaxis durch periodische Beschattung hervorgerufen wird, wobei dann die Reaktion in Falle negativer Topotaxis mit umgekehrtem Vorzeichen verlaufen müßte und die Beziehung zur negativen *Phobo*taxis nicht so eng wäre. Diese Alternative würde der Vorstellung von ROTHERT (1901) entsprechen, daß bei der Phobotaxis der Unterschied zwischen positiver und negativer Reaktion in der Reizaufnahme, bei der Topotaxis dagegen in der Reaktion selbst begründet ist.

Die Aktionsspektren.

Die ersten exakten Angaben über das phototaktische Aktionsspektrum von *Euglena* verdanken wir ENGELMANN (1882), der eine maximale Ansammlung im Mikrospektrum bei 470—490 mμ fand. Auch nach MAST (1917) ist dieser Bereich am wirksamsten, und OLTMANNS gibt zusätzlich ein Nebenmaximum bei etwa 405 mμ an. Die Ergebnisse von MAST und OLTMANNS gelten sowohl für die positive als auch für die negative Reaktion, diejenigen von MAST außer für verschiedene *Euglena*-Arten auch noch für *Phacus* und *Trachelomonas*. Nach der Versuchsanordnung könnte angenommen werden, daß ENGELMANN und OLTMANNS die *phobische* Reaktion untersucht haben (Projektion eines Mikrospektrums als Lichtfalle), während bei MAST eindeutig die *topische* Reaktion vorlag; doch ist nach dem eingangs Gesagten bei der Beurteilung von Lichtfallenversuchen Vorsicht geboten, solange nicht tatsächlich phobische Reaktionsweise des einzelnen Individuums beobachtet wird. Neuerdings gibt HALLDAL (1958) eine einleuchtende Erklärung dafür, wie rein topisch reagierende Organismen zu Bewegungen quer zur Lichtrichtung und Ansammlung in einem „Optimum" veranlaßt werden können, obwohl sie sich (definitionsgemäß) ausschließlich nach der Lichtrichtung orientieren.

Aktionsspektren für eindeutig phobische Reaktionen liegen erst in den Arbeiten von BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN (1956) sowie GÖSSEL (1957) vor.

Danach liegt bei *Euglena gracilis* das Wirkungsmaximum für die negative Phototaxis (deren *phobische* Natur durch BÜNNING und TAZAWA [1957] eindeutig sichergestellt wurde) bei 410 mμ, während bei 450 und 480 mμ noch Nebenmaxima auftreten (Abb. 9). Über 500 mμ sinkt die Wirkung schnell auf Null ab, der Bereich unter 400 mμ wurde in diesem Zusammenhang nicht geprüft. Bemerkenswert ist, daß in diesen Versuchen die Aktionsspektren in ihrem allgemeinen Verlauf übereinstimmen, gleichgültig, ob es sich um die grüne Form mit Stigma, einen farblosen Stamm mit Stigma oder einen farblosen ohne Stigma handelt. Damit dürfte die Kritik HALLDALS (1958) hinfällig sein, daß in den Versuchen von BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN (*Euglena gracilis*, grüne Form) der Einfluß der Photosynthese zu einer Verfälschung der phototaktischen Schwellenwerte geführt haben könnte, da das Photosynthesespektrum in diesem Bereich eine große Ähnlichkeit mit dem von diesen Autoren angegebenen Aktionsspektrum der negativen Phototaxis haben soll.

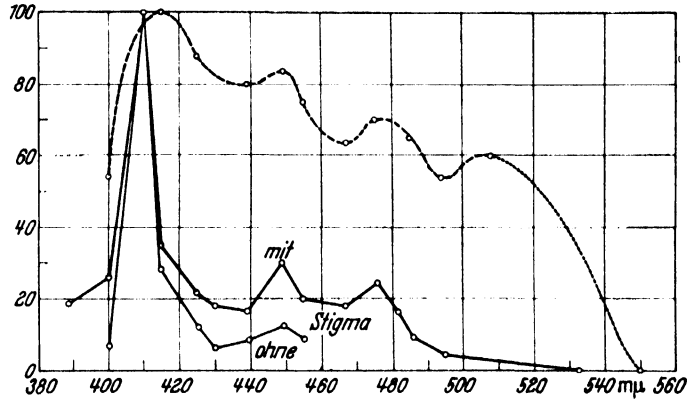


Abb. 9. Aktionsspektrum der negativ phobischen Phototaxis von *Euglena gracilis*, grüne Form mit Stigma (gestrichelte Kurve) und farblose Formen mit und ohne Stigma (ausgezogene Kurven). Abszisse: Wellenlänge. Ordinate: Phototaktische Empfindlichkeit in relativen Einheiten, in allen Fällen unabhängig voneinander maximaler Wert = 100 gesetzt. (Nach BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN 1956 und GÖSSEL 1957.)

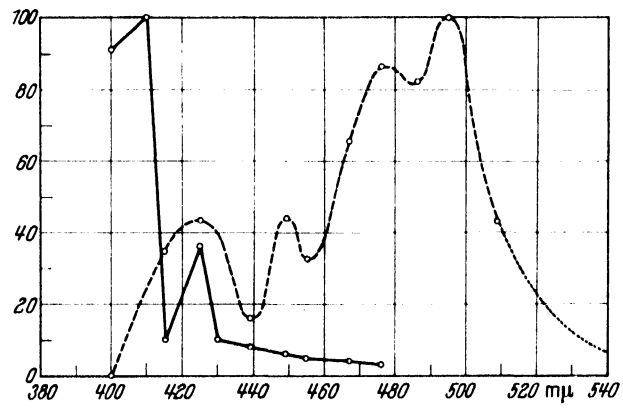


Abb. 10. Aktionsspektrum der positiv topischen Phototaxis von *Euglena gracilis*, grüne Form mit Stigma (gestrichelte Kurve) und farblose Form ohne Stigma (ausgezogene Kurve). Abszisse: Wellenlänge. Ordinate: Phototaktische Empfindlichkeit wie in Abb. 9. (Nach BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN 1956 und GÖSSEL 1957.)

In diesem Zusammenhang könnten noch die Ergebnisse von BÜNNING und GÖSSEL (1958) von Interesse sein, nach denen das Aktionsspektrum der negativ phobischen Phototaxis bei *Euglena* (grüne Form) von der Vorbehandlung abhängen kann: Dunkel-adaptierte Zellen zeigen das in Abb. 9 dargestellte Aktionsspektrum, während in Kulturen, die einige Stunden vorbelichtet worden sind, ein ausgeprägtes Wirkungsmaximum bei 467 mμ (und ein Nebenmaximum bei 425 mμ) liegt. Demgegenüber sind die Unterschiede, die WOLKEN und SHIN (1958) in den Aktionsspektren (s. unten) helladaptierter, dunkeladaptierter und dunkelkultivierter *Euglenen* fanden, nur quantitativer Art. Wie die Befunde der erstgenannten Autoren zu deuten sind, ist noch völlig unklar, doch mahnen sie zu weiterer Vorsicht bei der Beurteilung von Aktionsspektren. Dieser Vorbehalt gilt auch für die Ausführungen der folgenden Abschnitte.

Wenn also einmal das Stigma überhaupt ein anderes Absorptionsspektrum besitzt (Absorption bis etwa 600 mμ, Maximum etwa zwischen 450 und 480 mμ) und zum anderen offensichtlich ohne Einfluß auf das Aktionsspektrum der phobischen Reaktion ist, kann es bei der Reizaufnahme dieser Reaktion keine Bedeutung haben. Da zudem die phobische Reaktion für ihr Zustandekommen keiner periodischen Beschattung bedarf, liegt es nahe, vom phobotaktischen Aktionsspektrum auf das Absorptionsspektrum der lichtempfindlichen Substanz

zu schließen. Diese scheint nach dem Kurvenverlauf nicht Riboflavin zu sein; auf die Ähnlichkeit mit einem noch unbekannten Pigment der *Avena*-Koleoptile wurde schon hingewiesen.

Die Untersuchung der positiv *topischen* Phototaxis bei den gleichen Stämmen von *Euglena gracilis* führte zu bemerkenswerten Ergebnissen. Im Gegensatz zur phobischen Reaktion hat nämlich die topische ihr Hauptmaximum erst bei etwa 495 mμ — in Übereinstimmung mit den älteren Befunden — und ein deutliches Nebenmaximum bei 425 mμ (BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN). Dies gilt jedoch nur für die grüne Form, während GÖSSEL für die schon genannte farblose Form ohne Augenfleck ein stark abweichendes Aktionsspektrum fand; wie Abb. 10 zeigt, läßt sich nur das Nebenmaximum bei 425 mμ mit dem „Normalspektrum" parallelisieren, während das Hauptmaximum bei 410 mμ liegt. Diese offensichtliche Abhängigkeit des Aktionsspektrums vom Vorhandensein oder Fehlen des Stigmas[1] ist ein schwerwiegendes Argument für eine Beteiligung desselben am Zustandekommen der topischen Phototaxis; da jedoch auch ohne Stigma noch eine topische Reaktion möglich ist, kann dieses, wie schon oben ausgeführt, keine *notwendige* Bedingung der Phototaxis sein. Wenn wir die Theorie der periodischen Beschattung zugrundelegen, erklären sich die verschiedenen Aktionsspektren zwanglos in folgender Weise: Die phobische Reaktion ist nur abhängig von der Absorption im Photoreceptor (Maximum 410 mμ), während die topische Reaktion außerdem von der Wirksamkeit des Beschattungspigmentes abhängt. Die Wellenlängen, die von diesem maximal absorbiert werden, müssen am Photoreceptor maximale Intensitätsschwankungen ergeben und daher zu einem phototaktischen Maximum führen, wenn sie überhaupt vom Photoreceptor absorbiert werden (495 mμ), andererseits kann sich das Absorptionsmaximum des Photoreceptors nur im Aktionsspektrum auswirken, wenn in diesem Bereich für genügend starke periodische Beschattung gesorgt ist. Das Aktionsspektrum der topischen Reaktion setzt sich also zusammen aus den Absorptionsspektren von Photoreceptor und Schattenspender. Da auch die stigmenlose Form topisch reagiert, muß in diesem Falle das Plasma (etwa infolge unterschiedlicher Dichte) für die periodische Beschattung verantwortlich sein; dies dürfte sich im Nebenmaximum bei 425 mμ äußern, das sich sowohl bei der stigmentragenden als auch bei der stigmenlosen Form vorfindet.

Leider haftet diesen Gedankengängen noch ein schwerwiegender Unsicherheitsfaktor an: Sowohl in den Versuchen von BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN als auch in denen von GÖSSEL konnte nur die positive Topotaxis mit der negativen Phobotaxis verglichen werden (positiv phobische Reaktion konnten BÜNNING und TAZAWA an ihrem Objekt nicht nachweisen); während aber für jene eine periodische *Beschattung* maßgebend sein soll, kommt diese gerade durch eine einmalige *Intensitätserhöhung* zustande, und wir sind noch nicht sicher, daß positive und negative Reaktionen auf dem gleichen Primärprozeß basieren (vgl. hierzu HOLMES 1903, BUDER 1917, MAST 1932, MAINX und WOLF 1940 sowie GÖSSEL 1957)[2].

Eine weitere Unsicherheit in der Ausdeutung der eben erwähnten Aktionsspektren ergibt sich aus den Berechnungen von HALLDAL (1958). Danach ist die Perzeption eines Beleuchtungsunterschiedes möglich, wenn der Intensitätsunterschied mindestens 10% beträgt, und eine Beschattung dieses Ausmaßes soll das Stigmapigment über einen weiten Wellenlängenbereich hinweg gewährleisten, so daß dieses nicht zum begrenzenden Faktor werden kann und höchstens für *geringfügige* Verschiebungen der Wirkungsmaxima verantwortlich sein könnte. Daß derartige Verhältnisse sich tatsächlich im Aktionsspektrum auswirken können, zeigt die Verschiebung der spektralen Wirkungsgrenzen bei der roten Modifikation von *Dunaliella salina* im Vergleich zur grünen, wie sie BLUM und FOX (1933) fanden. Diesen Überlegungen ist die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes zugrunde gelegt, die HALLDAL über einen weiten Intensitätsbereich bestätigen konnte; doch muß hier an die Untersuchungen

[1] Diese Unterschiede sind um so bemerkenswerter, als beide Untersuchungen mit den gleichen Filtersätzen ausgeführt wurden.

[2] Als weitere Komplikation war wohl bei GÖSSEL, nach der Versuchsanordnung zu urteilen, an der negativen Phototaxis auch noch eine topische Komponente beteiligt.

von SCHLEGEL (1956) erinnert werden, nach denen für die Unterschiedsempfindlichkeit der Purpurbakterien nur in einem mittleren Bereich das Webersche Gesetz gilt, während im Intensitätsbereich der Schwelle und auch der Indifferenzzone die Unterschiede viel größer werden müssen, um noch perzipiert zu werden.

Wichtiger noch scheint der Einwand HALLDALS zu sein, daß im Falle positiv und negativ topischer Reaktion an ein und demselben Objekt (Volvocales) die Aktionsspektren exakt übereinstimmen (s. unten), obwohl bei Beleuchtung von hinten (negative Reaktion) eine außerordentlich starke zusätzliche Schattenwirkung durch die Plastidenpigmente zu erwarten ist, wie nach dem anatomischen Bau z. B. einer *Ulva*-Gamete ohne weiteres einleuchtet. HALLDAL möchte daher doch im Aktionsspektrum der Topotaxis das Absorptionsspektrum der uns unbekannten lichtempfindlichen Substanz im Photoreceptor repräsentiert sehen.

Eine Annäherung der verschiedenen Auffassungen kann erst erhofft werden, wenn die experimentellen Befunde über allen Zweifel erhaben sind. Bis jetzt aber ist das in den vorangegangenen Abschnitten entworfene Bild noch stark idealisiert. Das zeigen nicht nur die erwähnten Unterschiede der Aktionsspektren an ein und demselben Objekt nach verschiedenen Vorbehandlungen, sondern auch die neuesten Ergebnisse von WOLKEN und SHIN (1958) an *Euglena gracilis* (grüne Form). Danach ist sogar die einzige seit etwa 50 Jahren als endgültig gesicherte Tatsache wieder zweifelhaft geworden, daß bei *Euglena* nur kurzwellige Strahlung Phototaxis auslösen kann. Die Autoren fanden nämlich einen Wiederanstieg der phototaktischen Empfindlichkeit oberhalb 600 mμ (Maximum etwa 630 mμ) und zwar unabhängig von der Vorbehandlung (s. S. 333). Da die Methodik jedoch keine eindeutige Trennung zwischen Phobo- und Topotaxis erlaubt und zudem vielleicht photokinetische Effekte (vgl. S. 319 und 348ff.) nicht völlig ausgeschlossen sind, bedürfen die Ergebnisse dringend einer Bestätigung. Aus dem gleichen Grunde können auch die geringfügigen Abweichungen im blauen Bereich von den oben beschriebenen Verhältnissen sowie gewisse Unterschiede zwischen der Wirkung polarisierten und unpolarisierten Lichtes noch nicht als endgültig betrachtet werden. Immerhin verdient die Verwendung polarisierten Lichtes auf diesem Gebiet überhaupt Beachtung (vgl. hierzu in anderem Zusammenhang auch JAFFE 1956).

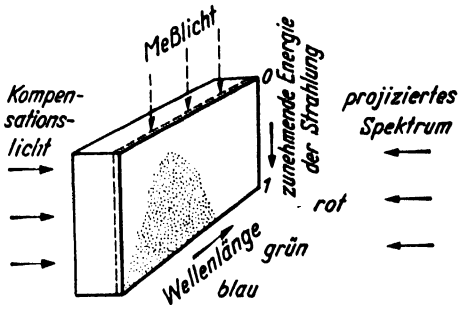


Abb. 11. Versuchsanordnung zur Gewinnung eines topo-phototaktischen Aktionsspektrums. Die Küvette wird von links mit Weißlicht konstant und homogen beleuchtet, von rechts mit einem Spektrum, dessen Intensität nach oben gesetzmäßig bis auf den Wert Null abnimmt. Dargestellt ist die Ansammlung positiv-phototaktischer Organismen auf der Seite des Spektrums, erkennbar nach Einschalten des spaltförmigen Meßlichtes von oben, das an den Zellen den Tyndall-Effekt erzeugt. (Nach HALLDAL 1958.)

An einigen weiteren Objekten hat HALLDAL (1958) sehr exakte Aktionsspektren der Topo-Phototaxis ermittelt. An diesen ist mancherlei bemerkenswert. Zunächst ist die Methodik zu nennen, die in einem einzigen Versuch ein vollständiges Aktionsspektrum liefern kann (das allerdings noch gewisser Umrechnungen bedarf, wenn auf Quantenbedarf bezogen werden soll). Abb. 11 zeigt dies besser als jede Erläuterung. An den Ergebnissen fällt einmal eine verblüffende Übereinstimmung der Aktionsspektren aller untersuchten Volvocales auf (Abb. 12); auch für *Ulva*-Gameten sind die Abweichungen von den in Abb. 12 gezeigten Kurven unbedeutend und nicht signifikant. Der allgemeine Verlauf entspricht zudem etwa dem topotaktischen Aktionsspektrum grüner *Euglenen* (s. oben, Abb. 10), von kleineren Unterschieden abgesehen, die methodisch bedingt sein könnten — HALLDAL verwendete spektral zerlegtes Licht im Kompensationsverfahren (vgl. Abb. 11), BÜNNING und SCHNEIDERHÖHN arbeiteten mit Interferenzfiltern und bestimmten den Schwellenwert —. Fernerhin

gibt HALLDAL an, daß in allen Fällen die Aktionsspektren für positive und negative Topotaxis identisch sind.

Unerwartete Verhältnisse finden wir jedoch dann in der Gruppe der Peridineen. Während *Peridinium* und *Goniaulax* in ihrem Aktionsspektrum noch

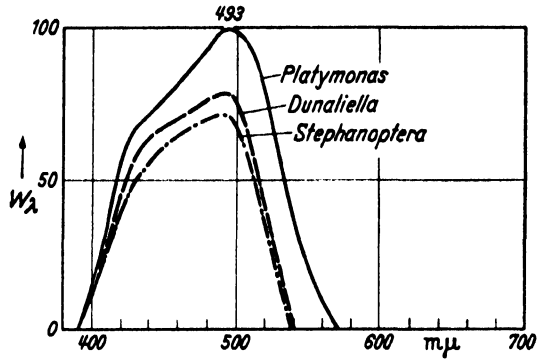


Abb. 12. Aktionsspektren der positiv- und negativ-topischen Phototaxis von *Platymonas subcordifolius*, *Dunaliella viridis*, *D. salina*, *D. cf. euchlora* und *Stephanoptera gracilis*. Abszisse: Wellenlänge; Ordinate: Relativer Wirkungsgrad, bezogen auf eingestrahlte Quanten. (Nach HALLDAL 1958.)

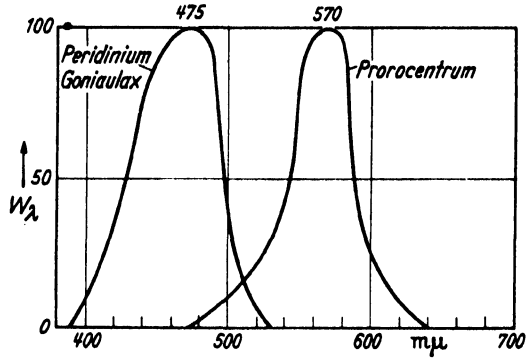


Abb. 13. Aktionsspektren der positiv-topischen Phototaxis von *Peridinium trochoideum*, *Goniaulax catenella* und *Prorocentrum micans*. Abszisse: Wellenlänge; Ordinate: Relativer Wirkungsgrad, bezogen auf eingestrahlte Quanten. (Nach HALLDAL 1958.)

weitgehend den Volvocales ähnlich sind, wenngleich eine Übereinstimmung zweifelhaft erscheint, weicht *Prorocentrum* vollständig von allen bisher bekannten Gesetzmäßigkeiten ab, indem das Wirkungsmaximum der Phototaxis im Gelbgrünen liegt (vgl. Abb. 13). Hier haben wir mit Sicherheit eine andere lichtempfindliche Substanz im Photoreceptor; doch gelang es HALLDAL nicht, Unterschiede im Farbstoffgehalt zwischen *Prorocentrum* und *Peridinium* zu finden, die mit der Reizaufnahme in Verbindung gebracht werden könnten, weder im Absorptionsspektrum lebender Zellen noch bei papierchromatographischer Untersuchung der fettlöslichen Pigmente.

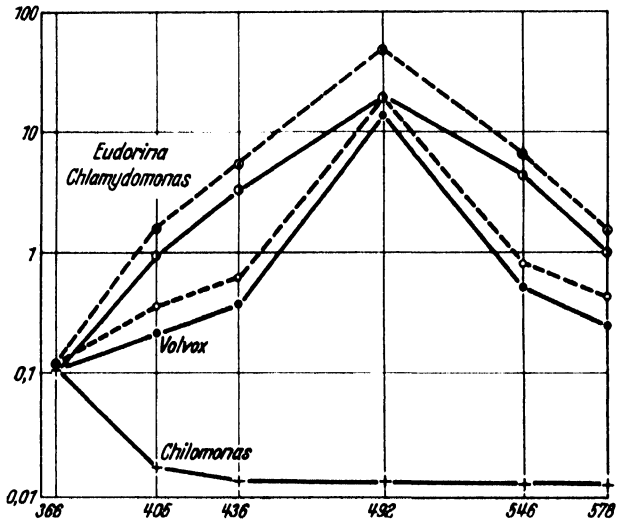


Abb. 14. Aktionsspektrum der positiv topischen Phototaxis von *Chilomonas* im Vergleich mit einigen grünen Flagellaten. Abszisse: Wellenlänge. Ordinate: Phototaktische Empfindlichkeit (ausgezogene Kurven) in absoluten Einheiten (1: erg/cm² sec in logarithmischem Maßstab) für den Schwellenwert; die einzelnen Kurven sind daher auch *absolut* streng miteinander vergleichbar. Für die grünen Flagellaten ist außerdem die Bewegungsschwelle angegeben (gestrichelte Kurven; s. S. 349). (Nach LUNTZ 1931a.)

Prorocentrum unterscheidet sich von den übrigen untersuchten Peridineen dadurch, daß die Bewegung mit der Geißel voran erfolgt.

Wenn somit das topotaktische Wirkungsmaximum bei etwa 495 mμ weit verbreitet zu sein scheint, dürfte geringfügigen Abweichungen, die sich in früheren Arbeiten finden, nicht zu viel Gewicht beigelegt werden; so soll etwa *Chlamydomonas* nach OLTMANNS (1917) und MAST (1917) erst zwischen 500 und 510 mμ maximal reagieren. Dagegen bedarf die Angabe von METZNER (1929) einer Bestätigung und näheren Analyse, daß bei *Ceratium* positiv *phobische* Reaktionen außer in Blaulicht auch in sehr starkem Rotlicht ausgelöst werden können, während die positive *Topo*taxis nur im Blaulicht zustande kommt.

Von besonderem Interesse wäre noch der langwellige UV-Bereich, doch liegen darüber bis jetzt nur einige Daten von LUNTZ (1931a) vor. Nach diesem Autor benötigt *Chlamydomonas* (ebenso wie *Eudorina*) bei 366 mμ 170mal soviel Energie für die phototaktische Reaktion wie bei 492 mμ, während eine farblose *Chilomonas*-Art ohne Stigma gerade bei 366 mμ maximal phototaktisch reagiert (Abb. 14). Besondere Bedeutung gewinnen die Befunde dadurch, daß ein absoluter Vergleich der verschiedenen Spektralbereiche in ihrer Wirkung auf die verschiedenen Objekte in diesen Versuchen möglich ist. So ist die für die topische Orientierung erforderliche Schwellenenergie bei 366 mμ für *Chilomonas* die gleiche wie für *Chlamydomonas* (sowie *Eudorina* und *Volvox*); während aber bei den letztgenannten Arten die Empfindlichkeit mit zunehmenden Wellenlängen ansteigt, sinkt sie bei *Chilomonas* schnell ab. LUNTZ sieht darin einen Hinweis auf eine allgemeine Lichtempfindlichkeit des Plasmas bei allen Objekten.

c) Die Phototaxis koloniebildender Flagellaten.

Die Reaktionen von Zellverbänden lassen sich im wesentlichen erklären aus der Summe der Reaktionen der Einzelzellen. So kann etwa bei *Gonium* entweder plötzliche Schwächung oder Steigerung der Beleuchtungsstärke (je nach Intensität und Stimmung) bei den Einzelzellen eine kurzzeitige Änderung im Geißelschlag herbeiführen, die weitgehend den phobischen Reaktionen der einzelligen Flagellaten entspricht; infolge des symmetrischen Baues der Kolonie führt die Summe dieser phobischen Reaktionen der Einzelzellen jedoch zu einer allgemeinen Beschleunigung der Kolonie unter Beibehalten der bisherigen Bewegungsrichtung (MAST 1916). Bezogen auf die Kolonie als Ganzes dürfen wir daher nicht von phobischer Phototaxis sprechen, da typische Ansammlungen oder Entleerungen der Lichtfalle auf diese Weise nicht zustande kommen können. Grundsätzlich das gleiche gilt für kugelförmige Kolonien wie *Pandorina* und *Eudorina*.

Noch vielseitiger ist das Verhalten von *Volvox*. Hier führt unter den gleichen Bedingungen sowohl eine plötzliche Intensitätsminderung als auch eine Intensitätserhöhung der Beleuchtung zu einer Reaktion: Die normalerweise schräg nach hinten schlagenden Geißeln werden im ersten Falle kurzzeitig zur Schlagrichtung genau nach hinten umgestimmt, im zweiten Falle zur Schlagrichtung genau seitlich. Da diese Reaktionen jedoch auch hier allseitig symmetrisch erfolgen, führen sie ebenfalls nur zu einer allgemeinen *Beschleunigung* der Vorwärtsbewegung unter gleichzeitiger *Erniedrigung* der Rotationsgeschwindigkeit, bzw. umgekehrt zu einer Intensivierung der Rotation auf Kosten der Vorwärtsbewegung (MAST 1926). Vgl. S. 370.

Die gleichen Reaktionen, die bei einer allgemeinen Änderung der Beleuchtungsstärke allseitig erfolgen, müssen während der normalen Vorwärtsbewegung bei jeder einzelnen Zelle der Kolonien periodisch auftreten, wenn das Licht von der Seite kommt und damit die Einzelzelle abwechselnd verschiedene Orientierung zum Licht einnimmt. Diese Änderungen der Geißelschlagrichtung konnte MAST (1926) eindrucksvoll bei *Volvox* an den Bewegungen kleiner Fremdkörper demonstrieren, die die Flüssigkeitsströme an der Kolonie anzeigen, wenn diese an der Fortbewegung und Rotation gehindert ist. Abb. 15 zeigt zunächst die Flüssigkeitsströme und damit die Geißelschlagrichtung bei zeitlich und räumlich konstanter Beleuchtung. Wird nun eine solche Kolonie zunächst von vorn und dann plötzlich von der Seite beleuchtet, so nehmen die von den Geißeln erzeugten Flüssigkeitsströme für etwa 2,5 sec eine mehr schräge Richtung ein (Abb. 16), die Geißeln haben also ihre Schlagrichtung geändert, in Übereinstimmung mit den oben mitgeteilten Ergebnissen. Die Tatsache, daß nach dieser kurzen Zeit der Geißelschlag wieder in der alten Richtung erfolgt, obwohl das Licht weiterhin von der Seite kommt, zeigt deutlich, daß die Lichtrichtung nur infolge eines Intensitätswechsels der Beleuchtung wahrgenommen werden kann, der im Falle des

geschilderten Versuches durch den plötzlichen Richtungswechsel des Lichtes, im Falle der normalen Orientierung jedoch durch die Rotation hervorgerufen wird. Solange das Licht von der Seite kommt, erfahren stets die auf die lichtabgewandte Flanke gelangenden Zellen diese Lichtschwächung und reagieren mit einer Beschleunigung der Vorwärtskomponente, so daß die Kolonie stetig in die Lichtrichtung einschwenkt.

Speziell bei *Volvox* wird diese Reaktion der ganzen Kolonie noch dadurch unterstützt, daß die jeweils auf die Lichtseite gelangenden Zellen dort die umgekehrte Reaktion ausführen. Daß beide Reaktionen in so kurzen Abständen tatsächlich abwechselnd möglich sind, geht wieder aus den Untersuchungen von MAST (1926) an *Volvox* mit Hilfe der Beobachtung der von den Geißeln erzeugten Flüssigkeitsströme hervor. Wird eine Reaktion durch Beschattung ausgelöst und die frühere Beleuchtung wiederhergestellt, bevor die Reaktion abgeklungen ist (also früher als nach 2—3 sec), so wird hierdurch die Reaktion sofort abgebrochen. Das umgekehrte gilt sinngemäß für die durch Beleuchtung hervorgerufene Reaktion. Da zudem eine volle Umdrehung der Kolonie etwa 2—5 sec erfordert, wird jede Reaktion stets in einem Zeitpunkt ausgelöst, in dem die entgegengesetzte mindestens teilweise schon autonom abgeklungen ist.

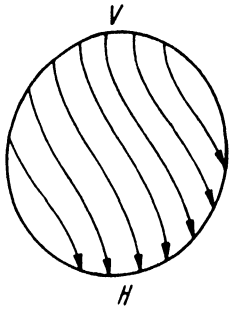


Abb. 15. Schematische Darstellung einer *Volvox*-Kolonie, die an der Rotation und Fortbewegung gehindert wird. Die Pfeile stellen die Flüssigkeitsströme dar (erkennbar an der Bewegung kleiner Fremdkörper), die durch die Geißelbewegung der Einzelzellen erzeugt werden. Die Längsachse der Kolonie (vorn-hinten) durch *V*—*H* bezeichnet. (Nach MAST 1926).

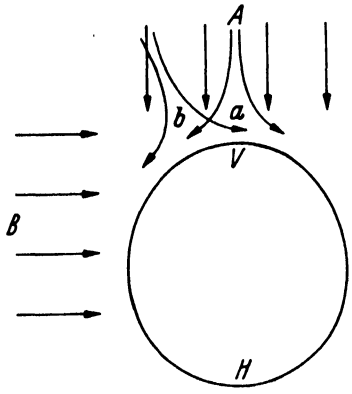


Abb. 16. Eine an der Rotation und Fortbewegung gehinderte *Volvox*-Kolonie wird zunächst konstant von vorn beleuchtet (gerade Pfeile *A*), die Geißelbewegung aller Zellen lenkt die Flüssigkeitsströme in Richtung der gebogenen Pfeile *a*. Plötzlicher Wechsel der Lichtrichtung (gerade Pfeile *B*) bewirkt vorübergehende Ablenkung der Flüssigkeitsströme gemäß *b*. *V*—*H* Längsachse. (Nach MAST 1926.)

Daß bei *Volvox* für das Zustandekommen der periodischen Beschattung tatsächlich die Richtung verantwortlich ist, in der das Licht die Einzelzelle trifft, und nicht etwa die Lichtschwächung, die beim Durchgang der Lichtstrahlen durch die ganze Kolonie entsteht, zeigt ein Versuch von MAST (1926), in dem eine längshalbierte Kolonie sich noch nach dem Licht orientieren konnte. Dies führt zwangsläufig zu der früher erläuterten Auffassung, daß sich der Photoreceptor jeder Einzelzelle auf der Außenseite des Lichtschirms, also der Pigmentkappe des Stigmas, befinden muß und dadurch immer dann weniger stark beleuchtet wird, wenn die Zelle sich auf der lichtabgewandten Seite der Kolonie befindet. MAST (z. B. 1926) weist darauf hin, daß die Lage des Stigmas in jeder Einzelzelle verschieden ist (bezogen auf die Symmetrieachse dieser Zelle) und zwar so, daß es (bezogen auf die Kolonie als Ganzes) stets nach schräg vorwärts-auswärts gerichtet ist. Bei den höher differenzierten Kolonien sind bekanntlich die Stigmen vorn größer als hinten; auf die Bedeutung dieser anatomischen Polarität für die phototaktische Orientierung wird auf S. 340 hingewiesen.

Beiläufig sei noch die früher diskutierte Möglichkeit erwähnt, daß bei *Volvox* die ungleiche Beleuchtung auf Licht- und Schattenseite auf photo*kinetischem* Wege ungleichen Geißelschlag bewirken und dadurch zur Orientierung führen könnte. Da jedoch bei *Volvox* die Geschwindigkeit mit steigender Beleuchtungsstärke (in gewissen Grenzen) zunimmt, könnte eine positive Orientierung auf diese Weise nur zustande kommen, wenn die ganze Kolonie als Sammellinse wirken und dadurch die „Schattenseite" mehr Licht empfangen würde als die Lichtseite. Abgesehen von dem geschilderten Versuch MASTS mit halben Kolonien wies bereits HOLMES

(1903) darauf hin, daß sich Kolonien, die zahlreiche Tochterkugeln enthalten, ebenso exakt orientieren können wie solche, bei denen die „Linsenwirkung" nicht durch Tochterkolonien gestört wird.

Negativ topophototaktische Kolonien der Volvocales verhalten sich in allem genau umgekehrt: Auf der Lichtseite wird infolge der Intensitätssteigerung die Vorwärtskomponente auf Kosten der Rotationskomponente intensiviert (MAST 1916), und wenn es sich um *Volvox* handelt, wird zusätzlich auf der Schattenseite die Vorwärtskomponente gehemmt (hervorgerufen durch die Schwächung der Beleuchtung). Entsprechend reagieren solche negativ topischen Kolonien dann auch entgegengesetzt wie oben beschrieben gerade auf eine allgemeine Intensitätssteigerung mit kurzzeitiger Beschleunigung der Vorwärtsbewegung und Verzögerung der Rotation, und umgekehrt beantwortet *Volvox* dann auch eine Lichtschwächung mit Verlangsamung der Vorwärtsbewegung (MAST 1926).

Aktionsspektren liegen für eine Anzahl von koloniebildenden Formen vor. *Volvox* und *Gonium* haben im Bereich um 490 mμ maximale phototaktische Empfindlichkeit (LAURENS und HOOKER 1920, MAST 1917), übereinstimmend mit der positiv topischen Phototaxis der meisten grünen Einzeller (s. S. 334ff.), während MAST für *Pandorina*, *Eudorina* und *Spondylomorum* ein Maximum erst bei etwa 530 mμ angibt, also noch weiter nach dem langwelligen, als es für *Chlamydomonas* gefunden wurde (s. oben, S. 336). Die Grenze der Wirksamkeit nach der langwelligen Seite liegt bei den erstgenannten Objekten zwischen 500 und 550 mμ, bei den letztgenannten zwischen 600 und 650 mμ. MAST betont, daß diese Angaben sowohl für positive als auch für negative Reaktionen gelten. Wenn demgegenüber nach LUNTZ (1931a) das Maximum bei *Eudorina* schon bei 492 mμ erreicht sein soll, so muß dazu bemerkt werden, daß dieser Autor mit Spektrallinien arbeitete und die von ihm verwendete nächsthöhere Wellenlänge erst 546 mμ war (vgl. Abb. 14).

Diese Aktionsspektren wurden mit unterschiedlichen Methoden gewonnen. LUNTZ verwendete die Schwellenwerte als Maßstab, also die geringsten Intensitäten, die gerade noch eine Orientierung ermöglichen (in gleicher Weise wurde auch von BÜNNING und SCHNEIDER-HÖHN sowie GÖSSEL bei *Euglena* verfahren); LAURENS und HOOKER dagegen bestimmten die Präsentationszeit bei energiegleicher Strahlung, also die kürzeste notwendige Bestrahlungszeit. MAST schließlich bestrahlte seine Kulturen gleichzeitig mit zwei senkrecht zueinander stehenden Lichtquellen, einer weißen und der zu untersuchenden monochromatischen; die Beleuchtungsstärke des Weißlichts wurde so lange variiert, bis sich die Organismen genau in die Winkelhalbierende einstellten, und damit war ein Maß für die Wirksamkeit des monochromatischen Lichtes gewonnen.

d) Besonderheiten der topotaktischen Reaktion.

Zunächst soll uns das Verhältnis der für positive und negative Phototaxis in Frage kommenden Beleuchtungsstärken bzw. Strahlungsenergien interessieren. Wie unterschiedlich dieses Verhältnis sein kann, geht aus den Angaben von LUNTZ (1932) hervor. Während für *Volvox* der Umschlagpunkt zwischen positiver und negativer Phototaxis erst erreicht wird, wenn die Strahlung das 10^4fache bis 10^5fache der für die positive Reaktion nötigen Schwelle beträgt, genügt für diesen Umschlagpunkt bei *Chlorogonium* bereits die $2^1/_2$fache Schwellenenergie. Daß dieses Verhältnis zwischen der Höhe des Umschlagpunktes und der Schwelle nicht konstant ist, sondern von den verschiedensten Faktoren modifiziert werden kann, wird weiter unten noch gezeigt werden (vgl. S. 346).

Die Orientierung bei Beleuchtung mit 2 Lichtquellen wurde quantitativ eingehend von BUDER (1917) untersucht. Sofern die Beleuchtung von beiden Lichtquellen gleich ist, stellen sich die Organismen in die Richtung der Winkelhalbierenden, wie kaum anders zu erwarten ist. Dies gilt nicht nur für rechte und spitze

Winkel, sondern auch in gewissem Ausmaße für stumpfe; noch bei 140° traf das bei den von BUDER untersuchten Einzellern zu (während bei 160° nur noch zufallsmäßig verteilte Bewegungsrichtungen beobachtet werden konnten). MAINX und WOLF dagegen geben für *Pandorina* an, daß diese Beziehung nicht für Winkel über 90° gilt. Das mag mit dem anatomischen Bau solcher Kolonien zusammenhängen, bei denen die Vorderseite wesentlich lichtempfindlicher ist als die Hinterseite der Kugel (s. unten). Bei ungleich starker Belichtung von 2 Lichtquellen, zunächst senkrecht zueinander, fand BUDER eine eindrucksvolle Gültigkeit des Resultantengesetzes, indem die Flagellaten *(Euglena, Chlamydomonas, Carteria)* sich in die Richtung der Diagonale des Kräfteparallelogramms einstellen, wenn die Beleuchtungsstärke jeweils als Vektor aufgetragen wird, und zwar in gleicher Weise bei positiver und negativer Phototaxis; auch für ungleich starke Beleuchtung unter einem Winkel von 112° trifft dies zu.

Nach MAST und JOHNSON (1932) gilt das Resultantengesetz jedoch nicht für alle Organismen in gleicher Exaktheit. So konnten diese Autoren zwar bei *Euglena rubra* volle Übereinstimmung mit den berechneten Werten erzielen und damit die Ergebnisse BUDERs an Einzellern bestätigen, jedoch fanden sich bei *Volvox* und *Gonium pectorale* auffallende und gesetzmäßige Abweichungen von der Tangensbeziehung, die das Resultantengesetz im Falle rechtwinklig sich kreuzender Strahlen ausdrückt. Lag die Resultante zwischen 10° und 45°, so zeigte die von den Organismen eingeschlagene Richtung einen zu großen Winkel, zwischen 0° und 10° dagegen einen zu kleinen. Auch dies dürfte wieder irgendwie mit dem anatomischen Bau zusammenhängen.

Im Zusammenhang mit ihren Versuchen weisen MAST und JOHNSON noch darauf hin, daß die Gültigkeit des Resultantengesetzes nicht notwendig auch auf eine Gültigkeit des Reizmengengesetzes (im Sinne einer Proportionalität zwischen Reizmenge und Reaktionsstärke) schließen läßt, wie BUDER meint. Gleichgewichtslage (und damit „Reizlosigkeit") ist erreicht, sobald der Körper sich so eingestellt hat, daß von beiden Seiten gleiche Reizung eintritt; zwar muß in jeder anderen Lage der eine Reiz stärker sein als der andere und damit auch so lange eine stärkere Reaktion hervorrufen, bis die Gleichgewichtslage wieder erreicht ist, aber diese stärkere Reaktion braucht nicht in einem *Proportionalitätsverhältnis* zur stärkeren Reizung zu stehen.

BUDER macht weiterhin wahrscheinlich, daß die Konstruktion des Kräfteparallelogramms nicht nur die resultierende Richtung liefert, sondern daß auch die Länge des Resultantenvektors eine Bedeutung hat, indem die Orientierung um so exakter, die Streuung um so geringer ist, je größer dieser Vektor ist, der gewissermaßen als „Intensität der Reaktion" das Ausmaß der Steuertätigkeit der Geißel darstellt; einen Hinweis auf eine solche Beziehung zwischen Reizstärke und Exaktheit der Orientierung findet der Autor auch darin, daß beim experimentellen Wechsel der Lichtrichtung der Bogen, der von den Organismen durchlaufen wird, um so flacher ist, je geringer die Helligkeit ist. Daß im übrigen das Resultantengesetz dort eine Grenze finden muß, wo wir mit der Beleuchtungsstärke in den Bereich des Umschlagpunktes kommen, versteht sich wohl von selbst (BUDER).

Werden phototaktische Organismen von zwei entgegengesetzten Seiten beleuchtet, so entscheidet die stärkere Beleuchtung über die Bewegungsrichtung; erst wenn die Beleuchtungsstärken gleich oder nahezu gleich sind, kommt es zu unorientierten Bewegungen. Die Unterschiedsempfindlichkeit dürfte für die verschiedenen Objekte verschieden sein. Einen Sonderfall beschreiben MAINX und WOLF: Wird positiv phototaktische *Pandorina* von entgegengesetzten Seiten gleichstark beleuchtet, so strebt sie entweder der einen oder der anderen Lichtquelle zu; welcher, darüber entscheidet der Zufall. Da bei dieser Alge praktisch nur die Vorderhälfte lichtempfindlich ist, hat das von hinten kommende Licht weniger steuernden Einfluß als das von vorn kommende, so daß die Individuen sich nach *der* Lichtquelle richten, der zufällig das Vorderende mehr genähert ist. Sofern zuvor bereits eine einseitige Orientierung induziert worden war (einseitige Beleuchtung), schwimmen bei nun zweiseitiger Beleuchtung naturgemäß alle Individuen

nach *einer* Lichtquelle. In Beleuchtungsstärken, in denen *Pandorina* negativ phototaktisch reagiert, ruft antagonistische gleichstarke Beleuchtung eine Bewegung quer zur Lichtrichtung hervor. Nach MAINX und WOLF können bei *Pandorina* die gleichen Erscheinungen wie bei antagonistischer Beleuchtung auch schon beobachtet werden, wenn die beiden Lichtquellen einen Winkel zwischen 90° und 180° bilden.

Die Unterschiedsempfindlichkeit kann nicht nur mit verschieden starker Beleuchtung aus entgegengesetzten Richtungen gemessen werden, sondern auch mit der speziellen Versuchsanordnung von MAINX und WOLF (1940). Hier wurde *Pandorina* zunächst gleichstark aus entgegengesetzten Richtungen beleuchtet (Abstumpfungslicht) und nun zusätzlich die Beleuchtungsstärke eines senkrecht dazu gerichteten Lichtstrahles bestimmt, die eine Orientierung in dieser Richtung hervorrufen kann (Orientierungslicht). Wie zu erwarten, muß das Orientierungslicht um so stärker sein, je größer die Beleuchtungsstärke des Abstumpfungslichtes ist; dabei ist das Webersche Gesetz annähernd gültig. Wird durch gewisse Versuchsbedingungen die normale Empfindlichkeit erhöht (Herabsetzung der Schwelle gegen einseitiges Licht), so wird auch die Abstumpfung geringer, d. h. es genügt dann schon eine geringere Beleuchtungsstärke des Orientierungslichtes.

Erwähnenswert ist noch eine Angabe von MAST (1917), daß *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* von der durch die Beleuchtung festgelegten Orientierungsrichtung etwas nach links abweichen und zwar um so stärker, je weniger ausgeprägt die phototaktische Orientierung dieser Objekte ist. Man könnte dieses Verhalten vielleicht mit der Rotation in Zusammenhang bringen.

e) Die Abhängigkeit der phototaktischen Reaktionen von verschiedenen Faktoren.

Daß das phototaktische Reaktionsvermögen bei den einzelnen Objekten sehr verschieden sein kann, ist fast selbstverständlich. Schon COHN (1853) benutzte diese Tatsache, um die positiv phototaktische *Stephanosphaera* von dem unter gleichen Bedingungen negativ reagierenden *Haematococcus* zu trennen. Doch zeigen auch verschiedene Rassen der gleichen Art unterschiedliches Verhalten, worauf z. B. MAINX (1927b) hingewiesen hat. Aber sogar ein und dasselbe Individuum kann je nach den inneren und äußeren Bedingungen verschieden reagieren. Nachdem wir jedoch wissen, daß im Normalfall ein phototaktischer Organismus bei niederen Beleuchtungsstärken positiv, bei höheren negativ reagiert, liegt es nahe, die genannten Unterschiede allein darauf zurückzuführen, daß der Umschlagpunkt (s. oben, S. 320) im einen Fall tiefer, im anderen Fall höher als die gerade verwendete Beleuchtungsstärke lag. Tatsächlich hat in den meisten Fällen eine genauere Analyse gezeigt, daß die Faktoren, die einen negativ reagierenden Organismus positiv machen, den Umschlagpunkt in höhere Beleuchtungsstärken verlegen und umgekehrt. Dies soll im folgenden als Erhöhung bzw. Erniedrigung der Stimmung oder allgemein als „Stimmungswechsel" bezeichnet werden.

Auf welche Weise ein solcher Stimmungswechsel zustande kommt, wissen wir nicht. MAST (1919) stellte die Hypothese auf, daß alle Faktoren, die eine negativ reagierende *Volvox*-Kugel zu positiver Reaktion umstimmen, eine Permeabilitätserhöhung hervorrufen; auch beim eigentlichen Reizvorgang wären nach dieser Vorstellung Permeabilitätsänderungen im Spiel.

Eine völlig neue Betrachtungsweise dieser Frage wird durch die Mitteilung von HALLDAL (1957) notwendig. Der zu den Volvocales gehörende Flagellat *Platymonas subcordifolius* ist in allen untersuchten Beleuchtungsstärken positiv phototaktisch, wenn im Kulturmedium das Verhältnis von Mg- zu Ca-Ionen größer als 6:1, negativ dagegen, wenn dieses Verhältnis kleiner als 6:1 ist. Weitere Arten, die weniger intensiv untersucht wurden, scheinen sich ganz

entsprechend zu verhalten. Hiermit könnte die Beobachtung HALLDALs zusammenhängen, daß die Organismen kurz nach Übertragung in frisches Medium stets negativ reagieren, um dann nach einigen Stunden oder Tagen positiv zu werden. In den folgenden Abschnitten können diese Gesetzmäßigkeiten, die den früheren Autoren nicht bekannt waren, noch nicht mit berücksichtigt werden, da es sich hierbei um eine Zusammenfassung der bisher bekannten Einflüsse auf die Stimmung und den Reaktionssinn handelt. Die Ergebnisse HALLDALs werden jedoch bei zukünftigen Forschungen stark beachtet werden müssen.

Innere Faktoren.

MAINX (1929) und LUNTZ (1931a) konnten bei *Volvox* zeigen, daß der Umschlagpunkt bei um so geringeren Beleuchtungsstärken liegt, je älter die Kolonie ist (und gegebenenfalls je weiter die in ihnen gebildeten Eier bzw. die aus diesen entstehenden Parthenosporen entwickelt sind), in Übereinstimmung mit den weniger detaillierten Angaben der früheren Untersucher für andere Objekte (z. B. STRASBURGER 1878). Außerdem soll aber auch die Breite des Umschlagbereiches mit zunehmendem Alter größer werden (MAINX).

Nicht zu verwechseln mit diesen Einflüssen des individuellen Alters ist die von LUNTZ (1931a) bei *Eudorina* festgestellte Abhängigkeit vom Alter der Kultur, die sich zudem nicht auf den Umschlagpunkt, sondern auf die Schwelle bezieht; die Ursachen, die zu einem Ansteigen der Empfindlichkeit während der ersten 4—5 Tage und einem Wiederabfallen bis zur völligen Unempfindlichkeit nach 28 Tagen führen, sind noch nicht geklärt.

OLTMANNS (1892) gibt an, daß bei *Volvox* weibliche Kolonien tiefer gestimmt sind als ungeschlechtliche. Ein sehr auffallender Stimmungswechsel kann bei der Kopulation mancher Gameten beobachtet werden, die vorher positiv, nach derselben als Planozygoten jedoch streng negativ phototaktisch reagieren. Dies wurde z. B. festgestellt bei *Monostroma*, *Hydrodictyon*, verschiedenen *Dasycladaceen* (z. B. *Acetabularia)* und *Ulva* (STRASBURGER 1878, MAINX 1929, HÄMMERLING 1944, HAXO und CLENDENNING 1953). In einem Extremfall *(Cymopolia)* setzten sich die Planozygoten bereits 2 min nachdem die Gameten zusammengebracht wurden am negativen Rande des Kulturgefäßes fest (HÄMMERLING).

Schließlich teilt PRINGSHEIM (1912a) mit, daß bei vielen Schwärmern die Stimmung ständig einem autonomen Wechsel unterworfen ist, so daß die Organismen unter geeigneten Bedingungen dauernd hin- und herschwimmen, also sich abwechselnd positiv und negativ verhalten.

Abgesehen von diesen Einflüssen auf die *Stimmung* sind innere Ursachen auch für Unterschiede in der *Reaktionsfähigkeit* anzunehmen. So kann etwa mit zunehmendem Alter die Präzision der phototaktischen Reaktion nachlassen (MAST 1926, ROTHERT 1901), kleinere Exemplare von *Haematococcus* oder *Ulothrix*-Schwärmern können sich genauer orientieren als größere (STRASBURGER), oder mit zunehmender Einlagerung von Reservestoffen geht bei *Euglena* die Orientierungsfähigkeit verloren (TERNETZ 1912, MAINX 1927b). Auch der Chlorophyllgehalt soll eine Rolle spielen, indem nach TERNETZ die negative Phototaxis bei *Euglena gracilis* besser zum Ausdruck kommt, wenn die Chloroplasten in Dunkelkulturen ausgebleicht sind. Schließlich fand POHL (1948) eine tagesrhythmische Schwankung des Orientierungsvermögens bei *Euglena gracilis*, die nicht nur auf Außenfaktoren beruht. BRUCE und PITTENDRIGH (1956) konnten am gleichen Objekt weitere eindeutige Belege dafür beibringen, daß diese Erscheinungen auf endogen-rhythmische Schwankungen der inneren Bedingungen zurückgeführt werden müssen[1] und daß die Periodenlänge der Schwankungen weitgehend tem-

[1] BRUCKER (1954) lehnt dagegen für die von ihm untersuchten Objekte jede endogen-tagesrhythmische Schwankung der Empfindlichkeit ab.

peratur*unabhängig* ist. Aus methodischen Gründen konnten allerdings weder POHL noch BRUCE und PITTENDRIGH in ihren Versuchen eine klare Entscheidung darüber treffen, ob der Einfluß dieser Tagesrhythmik tatsächlich die eigentliche phototaktische Empfindlichkeit oder nur allgemein die Beweglichkeit modifiziert.

Stoffliche Einflüsse.

Für die Höhe der Stimmung scheint unter anderem der Stoffwechsel maßgebend zu sein, doch sind die Angaben über den Einfluß des O_2- und des CO_2-Partialdruckes nicht ganz einheitlich. So soll nach STRASBURGER die Stimmung bei guter Durchlüftung der Kulturflüssigkeit niedriger sein als bei schlechter, und speziell für *Gonium* gibt ROTHERT (1903) das gleiche an, während sich nach diesem Autor *Chlamydomonas* gerade umgekehrt verhalten soll. Da andere Autoren eine Wirkung des Sauerstoffs nicht finden konnten (MAINX 1929, SCHULZE 1927, BLUM und FOX 1933, BRUCKER 1954), muß jedoch damit gerechnet werden, daß der Effekt schlechter Durchlüftung auch auf der Anreicherung stoffwechselhemmender Substanzen beruhen kann, zumal derartige Wirkungen bekannt sind; so wird die Stimmung nicht nur durch Narkotica wie Äther und Chloroform erhöht (MAST 1918, ROTHERT 1903, MAINX 1929) sondern auch durch H_2S (JACOBSEN 1910).

Steigender CO_2-Gehalt des Mediums soll nach LOEB (1906) und SCHULZE (1927) die Stimmung erhöhen[1], während nach STRASBURGER keine Stimmungsänderung durch CO_2 erfolgt. Daß die Beleuchtungsschwelle der positiven Phototaxis durch steigende CO_2-Konzentration gerade erniedrigt wird (BRUCKER 1954), steht nicht notwendig im Widerspruch zur umgekehrten Wirkung auf die Höhe des Umschlagpunktes, wie weiter unten noch ausgeführt wird. Dagegen kann noch nicht in allen Fällen eindeutig entschieden werden, ob hier wirklich reine CO_2-Wirkungen vorliegen oder ob es sich auch um p_H-Effekte handelt. Eine *Erhöhung* der H-Ionen-Konzentration erhöht nämlich die Stimmung nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren, die sich damit befaßt haben, auch wenn es sich nur um geringfügige p_H-Änderungen handelt (MAINX und WOLF 1940: p_H 6,5→6,0), doch gibt LOEB an, daß die p_H-Wirkung viele Stunden bestehenbleibt, während die CO_2-Wirkung bereits nach 10—20 min abgeklungen ist (Verbrauch des CO_2 infolge Photosynthese ?). Nicht so einheitlich ist die Reaktion auf *Erniedrigung* der H-Ionen-Konzentration; diese kann ebenfalls eine Stimmungserhöhung oder aber eine Erniedrigung der Stimmung mit sich bringen (MAINX 1929).

Aus diesen Ergebnissen darf aber nicht geschlossen werden, daß die Höhe der Stimmung eine Funktion des p_H-Wertes ist; denn MAST (1918, 1919) und MAINX (1929) konnten zeigen, daß die Organismen sich nach einiger Zeit an den neuen p_H-Wert gewöhnen, daß also unter diesen neuen Bedingungen allmählich die alte Stimmung wiederhergestellt wird. Diese Rückkehr zur alten Stimmung kann einige Stunden benötigen, oder aber auch so schnell gehen, daß eine Stimmungsänderung überhaupt nicht eintritt, wenn die p_H-Verschiebung hinreichend langsam vorgenommen wird. Ein derartiges Zurückgehen des Stimmungswechsels („Rückschläge" nach MAINX) trotz Fortdauer der neuen Bedingungen teilte übrigens auch schon ROTHERT (1903) für die Chloroformwirkung mit. Andererseits kann eine durch Außeneinflüsse hervorgerufene Stimmungsänderung noch eine gewisse Zeit bestehenbleiben, wenn der Ausgangszustand wiederhergestellt ist („Nachwirkungen" nach MAINX, für den Lichteinfluß auch schon von STRASBURGER bei *Haematococcus* beschrieben), und ROTHERT fand, daß bei seinen Objekten nicht nur durch Chloroform die Stimmung vorübergehend erhöht wurde, sondern auch umgekehrt nach Entfernen des Narkoticums die Stimmung zunächst unter die der unbehandelten Kontrolle sank.

[1] Vielleicht erklärt ein derartiger CO_2-Effekt auch die Beobachtung von SCHULZE, daß *Chlamydobotrys* in sterilisierten Kuhmistauszügen negativ, in Rohauszügen jedoch positiv phototaktisch reagiert (CO_2-Anreicherung durch die Bakterien).

Konzentrationseffekte liegen vermutlich vor, wenn MAST (1918) angibt, daß die Stimmung durch reines Wasser erhöht, durch Konzentrationserhöhung (im alkalischen Bereich) dagegen erniedrigt wird. Auch diese Stimmungsänderungen sind nur vorübergehender Natur und daher als Reaktionen auf Übergangsreize aufzufassen.

Durch stoffliche Wirkungen kann natürlich nicht nur die Höhe der Stimmung modifiziert werden, sondern ganz allgemein auch das phototaktische Reaktionsvermögen. ROTHERT (1903) konnte zeigen, daß der Verlust der phototaktischen Empfindlichkeit bei Äther- oder Chloroformnarkose nicht notwendig mit dem Verlust der Beweglichkeit parallel läuft; während *Euglena viridis* tatsächlich Phototaxis zeigt, solange sie beweglich ist (entsprechend den Beobachtungen STRASBURGERS an zahlreichen Objekten), verschwindet bei *Pandorina* die phototaktische Reaktion früher als die Beweglichkeit. Außerdem sollen die Beziehungen zwischen Dosis und Einwirkungszeit der Narkotica für beiderlei Wirkungen verschieden sein. Eine allgemeine Abnahme der phototaktischen Reaktionsfähigkeit als Folge veränderter Substratbedingungen geben auch FAMINTZIN (1867) und KLEBS (1896) an; während jedoch dieser einen Verlust der Reizbarkeit bei *Zugabe* von Nährlösung oder Zucker beobachtete, trat die gleiche Wirkung bei jenem Autor gerade beim *Verdünnen* des normalen Substrats auf[1]. Nach HALLDAL (1958) läßt sich die phototaktische Empfindlichkeit beliebig variieren durch die Wahl geeigneter Substratbedingungen und Kulturdichte. Hierher gehört vielleicht auch noch die Beobachtung von LUNTZ (1931) an *Chlamydomonas*, daß die Schwelle der phototaktischen Empfindlichkeit bei Verwendung von Agar als Substrat etwa 10mal so hoch liegt wie in flüssigem Substrat.

Temperaturwirkungen.

Erhöhung der Temperatur scheint im allgemeinen den Umschlagpunkt in höhere Beleuchtungsstärken zu verlegen und umgekehrt (MAST 1918, 1919; JACOBSEN 1910 an verschiedenen Volvocales); dagegen fand MAINX (1929) bei *Gonium*, *Eudorina* und *Synura* eine Erniedrigung der Stimmung sowohl durch Temperaturerhöhung als auch durch Temperaturerniedrigung um je 4—5°. STRASBURGER (1878) unterscheidet dauernde Stimmungsänderungen durch Temperaturänderungen und kurzfristige als Übergangsreaktionen auf plötzlichen Temperaturwechsel. In beiden Fällen ruft zunehmende Temperatur Stimmungserhöhung hervor und umgekehrt.

Die Abhängigkeit der Stimmung vom Licht.

Stimmungswechsel, die durch Licht hervorgerufen werden, sind wohl am gründlichsten untersucht worden. Doch sind die Ergebnisse der einzelnen Autoren so uneinheitlich, daß es nicht leicht ist, sich ein klares Bild über diese Lichtwirkungen zu machen. Hierzu nur einige Beispiele: Den klassischen Angaben von STRASBURGER (1878) und OLTMANNS (1892, 1917), daß die Stimmung durch entsprechend lange Vorbelichtung erhöht werden kann und umgekehrt, stehen Befunde von JACOBSEN (1910), MAST (1918), MAINX (1929) sowie MAINX und WOLF (1940) gegenüber, nach denen Vorbehandlung mit starkem Licht gerade die Stimmung herabsetzt, während Vorverdunkelung oder Lichtschwächung dieselbe erhöht. Hierzu mag auch die Erniedrigung der Stimmung bei einem tierischen Objekt durch UV-Bestrahlung zählen, wie sie LOEB (1906) von *Balanus*-Larven beschreibt.

Vermutlich handelt es sich bei diesen Lichtwirkungen überhaupt um einen Komplex mehrerer Faktoren; denn MAINX (1929) weist darauf hin, daß jede Beleuchtung eines grünen Organismus durch Einschalten der Photosynthese notwendig die inneren und äußeren Bedingungen ändert, und den Einfluß der CO_2- und H-Ionen-Konzentration oder der Reservestoffeanreicherung lernten wir ja schon kennen. So konnte z. B. erst neuerdings BRUCKER (1954) wahrscheinlich machen, daß die von ihm untersuchte Adaptationswirkung bei *Lepocinclis*,

[1] Möglicherweise wurde aber bei FAMINTZIN gerade der Umschlagpunkt erreicht, da in diesen Versuchen einzelne Individuen noch reagierten und zwar teilweise positiv, teilweise negativ.

Euglena, *Chlamydomonas* und *Chlamydobotrys* nur indirekt über die Änderung des CO_2-Gehaltes der Umgebung zustande kommt (vgl. auch MOSEBACH 1958 bei der Phototaxis der *Mougeotia*-Chloroplasten[1]); für diese Lichtwirkung (die übrigens hier nicht die Stimmung ändert, d. h. den Umschlagpunkt verschiebt, sondern die Lage der Beleuchtungsschwelle für die positive Reaktion erhöht) möchte der Autor daher den Begriff „Adaptation" nicht verwendet wissen.

Im einzelnen ist an diesen Versuchen BRUCKERS bemerkenswert, daß zwar die „Adaptation" um so schneller geht, je höher die Beleuchtungsstärke ist, daß jedoch der erreichte Endzustand (die Höhe der Schwelle) unabhängig von der Beleuchtungsstärke ist; umgekehrt geht bei Wiederverdunkelung die Adaptation um so schneller zurück, je geringer die Beleuchtungsstärke gewesen war, die diesen Zustand hervorgerufen hatte. Unterhalb einer gewissen Beleuchtungsstärke kann die Beleuchtung beliebig ausgedehnt werden, ohne daß irgendeine Wirkung auf die Höhe der Schwelle bemerkbar wird; es liegt nahe, bei dieser Beleuchtungsstärke den Kompensationspunkt der Photosynthese zu suchen.

MAST (1919) konnte andererseits bei seinen Umstimmungsversuchen an *Volvox* und *Pandorina* zeigen, daß die verschiedenen Spektralbereiche nicht nach Maßgabe ihrer photosynthetischen, sondern im Verhältnis ihrer phototaktischen Wirksamkeit für die Adaptationserscheinungen verantwortlich sind, daß also nur *violettes*, *blaues* und *grünes* Licht wirksam ist, nicht aber gelbes und rotes.

Mit diesem Ergebnis setzt sich MAST allerdings in Widerspruch zu TERRY (1906), der an *Volvox* die Abhängigkeit der galvanotaktischen Stimmung von der Vorbelichtung untersuchte und dabei überwiegend eine Wirkung des *roten* Lichtes feststellte. Wie weiter unten noch auszuführen ist, wird die galvanotaktische Stimmung von Außenfaktoren gewöhnlich in gleicher Weise wie die phototaktische geändert (MAST 1927c).

Vorausgesetzt, daß der Befund von MAST über die Stimmungsänderung durch Blaulicht richtig ist, wäre damit neben einer indirekten Lichtwirkung, die über die Photosynthese geht, auch eine direkte wahrscheinlich gemacht, und auf ein Vorherrschen des einen oder anderen Faktors im Einzelfall dürfte ein Teil der angeführten Widersprüche in der Literatur zurückzuführen sein, aber zum Teil ist sicher auch die Nichtbeachtung des zeitlichen Verlaufes der Adaptation durch die meisten Autoren schuld, deren Aufklärung durch MAST in Angriff genommen wurde.

Dieser Autor (insbesondere 1919, 1927b und 1932) untersucht die Richtung der phototaktischen Orientierung (+ oder —) bei *Volvox* in Abhängigkeit von der Adaptation an bestimmte Beleuchtungsstärken bei kürzer oder länger andauernden Intensitätsänderungen, insbesondere auch den zeitlichen Verlauf der Reaktion. Wenn hier somit zwar nicht die Lage des Umschlagpunktes bestimmt wurde, so läßt doch das Vorzeichen der Orientierung Schlüsse auf dieselbe zu. Nach MAST „adaptiert" sich *Volvox* an jede Beleuchtungsstärke (einschließlich der Intensität „Null"), sofern sie lange genug einwirkt: gleichgültig, ob die phototaktische Reaktion zunächst positiv oder negativ ist, verhält sich der Organismus schließlich indifferent gegen das Licht, bevorzugt also keine durch die Lichtstrahlen vorgezeichnete Richtung mehr. Daß in diesem adaptierten Zustand jedoch nicht etwa die phototaktische Reaktionsfähigkeit verlorengegangen ist, zeigt das Verhalten bei Änderungen der Beleuchtungsstärke. Wird diese herabgesetzt, so reagiert das Objekt einige Zeit negativ, um dann über ein Indifferenzstadium in positive Phototaxis umzuschlagen, bis schließlich die Adaptation an die neue Beleuchtungsstärke vollzogen ist. Die positive Phase löst um so schneller die negative ab, je größer die Herabsetzung der Beleuchtung war, während bei sehr geringfügiger Intensitätsabnahme die negative Phototaxis direkt in den Zustand der Adaptation übergehen kann. Ebenso wie schwache, dauernde Herabsetzung der Beleuchtungsstärke wirkt auch sehr kurzfristige starke Schwächung derselben (2—5 sec genügen!). Erhöhung der Intensität ergibt in jeder Hinsicht genau das umgekehrte Bild und ist überdies auch gültig für dunkeladaptierte Kolonien[2].

[1] Bei diesem Objekt fand der gleiche Autor daneben aber auch eine direkte Lichtwirkung; vgl. S. 298 dieses Bandes.

[2] Bei *Pandorina* scheint nach sehr starker Intensitätserhöhung (Dunkelheit → 16000 Lux) nicht nur auf die positive Phase eine negative, sondern auf diese nach etwa 12 Std noch einmal eine positive zu folgen (MAST 1919); andererseits beobachtete BOLTE (1920) (mehr als Nebenergebnis bei photokinetischen Untersuchungen) gerade umgekehrt bei Beleuchtung dunkeladaptierter *Pandorinen* zuerst eine kurzdauernde negative Reaktion, an die sich dann eine bleibende positive anschloß.

Völlig anders verhalten sich Individuen, die noch nicht adaptiert sind. Eine *Volvox*-Kolonie, die etwa bei der herrschenden Beleuchtungsstärke noch positiv reagiert, wird durch Erhöhung derselben vorübergehend negativ, bis der Indifferenzzustand der Adaptation erreicht ist, während Erniedrigung der Intensität nur den Adaptationsvorgang etwas verzögert. Kurze, nach Sekunden zählende Erhöhungen der Beleuchtungsstärke induzieren eine negative Phototaxis, die um so länger vorhält, je größer der Intensitätssprung war, die aber schließlich noch einmal in positive Reaktion übergeht, bevor der Organismus adaptiert ist. Negativ reagierende Kolonien verhalten sich in allem genau umgekehrt. MAST (1932) nimmt an, daß im Zustand der Adaptation das photochemische System so stabil ist, daß die bei der Rotation auftretenden Beleuchtungsunterschiede in den einzelnen Zellen keine Reaktion (Änderung der Schlagrichtung der Geißeln) auslösen können, sondern daß dazu erst größere Intensitätssprünge ausreichen, wie sie experimentell erzeugt werden. Bei einer quantitativen Untersuchung des Verlaufes der Adaptation kommt MAST (1932) zu dem Ergebnis, daß die Adaptation an starke Beleuchtung etwa 400mal schneller erfolgt als an Dunkelheit, indem dunkeladaptierte Kolonien nach einer nur 0,05 min dauernden Beleuchtung mit etwa 22000 Lux mindestens 20 min erneut verdunkelt werden müssen, um den alten Adaptationszustand wieder zu erlangen.

Erinnern wir uns jedoch daran, daß die Primärreaktion bei *Volvox* möglicherweise eine Sonderstellung einnimmt, indem eine Änderung des Geißelschlages nicht nur auf momentane Schwächung *oder* Verstärkung der Beleuchtung (je nach augenblicklicher Stimmung) erfolgt, sondern stets *sowohl* durch Erhöhung *als auch* durch Erniedrigung der Beleuchtungsstärke in entgegengesetztem Sinne, so erscheint es sehr fraglich, ob diese und noch andere, sehr ins einzelne gehende Ergebnisse an *Volvox* ohne weiteres auf andere phototaktisch reagierende Organismen übertragen werden dürfen. Mindestens bei Einzellern liegen keine Anhaltspunkte dafür vor, daß sich die Organismen so sehr an die herrschende Beleuchtungsstärke „gewöhnen", daß sie in derselben phototaktisch indifferent werden[1] (ohne im übrigen ihre Reaktionsfähigkeit zu verlieren).

Auch für den Lichtfaktor läßt sich ein Beispiel anführen, in dem nicht die Stimmung, sondern die Reaktionsfähigkeit geändert wird: Nach OLTMANNS (1917) reagieren *Euglenen* empfindlicher phototaktisch, wenn sie eine gewisse Zeit in Dauerlicht gehalten wurden. Da dieses Dauerlicht am Photoreceptor möglicherweise einen ständigen Beleuchtungswechsel hervorruft, wäre an eine Parallele zu der von HARDER bei *Nostoc* beobachteten Empfindlichkeitserhöhung durch wiederholte Reizung zu denken (vgl. S. 357).

Beziehungen zwischen Schwellenwert und Umschlagpunkt.

In einzelnen Fällen wurde bereits auch über die Wirkung verschiedener Faktoren auf die Höhe der Beleuchtungsschwelle für die positive Phototaxis berichtet. Nun konnten MAINX (1929) sowie MAINX und WOLF (1940) für eine Anzahl von Objekten (*Synura* und einige Volvocales) zeigen, daß alle Faktoren, die einen Einfluß auf die Lage des Umschlagpunktes haben, die Beleuchtungsschwelle in entgegengesetzter Richtung verschieben; eine Stimmungs*erhöhung* äußert sich danach also gleichzeitig in einer *Herabsetzung* der Schwelle. Ganz entsprechende Verhältnisse fand SCHLEGEL (1956) bei der phobischen Phototaxis der Purpurbakterien. MAINX und WOLF führen außerdem noch den Begriff des „Optimums" ein, mit dem sie (im Gegensatz zu OLTMANNS) den Bereich zwischen Schwelle und Umschlagpunkt bezeichnen, in dem die phototaktische Orientierung am schnellsten und präzisesten verläuft. Dieses Optimum wird stets in gleicher Richtung verschoben wie der Umschlagpunkt, und außerdem wird die Orientierungsgeschwindigkeit in diesem Optimum um so größer, in je höhere Beleuchtungsstärken das Optimum verschoben wird (im Negativbereich wird dann die Orientierungsgeschwindigkeit gerade kleiner). Als Folge dieser Verhältnisse wirkt sich eine Stimmungserhöhung stets als Verbreiterung des positiv wirkenden Intensitätsbereiches aus, und Organismen, die ausschließlich negativ reagieren, können als so niedrig gestimmt aufgefaßt werden, daß Schwelle und Umschlagpunkt bei der gleichen Beleuchtungsstärke liegen [dies würde etwa zutreffen für alte *Volvox*-Kolonien (MAINX 1929) oder für die stets nur negativ reagierenden saprophytischen *Flagellaten* (PRINGSHEIM 1937)].

[1] Diesen indifferenten Endzustand bezweifelt MAINX (1929) sogar für *Volvox*.

MAINX (1929) vertritt die Auffassung, daß in jedem phototaktischen Organismus stets gleichzeitig die positive und die negative Reaktion abläuft, daß beide Reaktionen unterschiedlich durch äußere und innere Faktoren[1] beeinflußt werden und daß diese sowie die Beleuchtungsstärke darüber entscheiden, welche der beiden Reaktionen stärker ist und damit für die Orientierung der Organismen ausschlaggebend wird. Eine ähnliche Vorstellung entwickelt auch LUNTZ (1932), und HOLMES (1903) diskutierte sogar die Möglichkeit, daß die Wirkung des Lichtes auf die Geißelaktivität für positive und negative Phototaxis über zwei verschiedene Receptorsysteme geht.

f) Die Beziehungen zwischen der Phototaxis und anderen Taxien.

Für die Frage nach den Orientierungsmechanismen ist ein Vergleich zwischen den verschiedenen Taxien von Interesse. So deutet etwa die Angabe von MÜLLER (1911), daß bei *Rhizophidium pollinis* die phototaktische Empfindlichkeit stets parallel zur chemotaktischen schwankt, darauf hin, daß hier wohl weniger das Receptor- als vielmehr das Aktionssystem von diesen Schwankungen betroffen wird. Andererseits fand SCHULZE (1927) bei *Chlamydobotrys*, daß steigende CO_2-Konzentrationen (beginnend bei der Konzentration = Null) zuerst nur die phototaktische Reaktionsrichtung umkehren und erst viel später die geotaktische.

Interessanter sind die vergleichenden Untersuchungen zwischen Photo- und Galvanotaxis. Während BANCROFT (1913) noch die Auffassung vertritt, daß beide Reaktionen grundsätzlich auf die gleiche Weise zustandekommen, weisen MAST und LUNTZ einige bemerkenswerte Unterschiede nach. So kommt, wie bereits ausgeführt, bei *Volvox* die phototaktische Orientierung dadurch zustande, daß die Schlag*richtung* der Geißeln verändert wird; bei der galvanischen Reizung dagegen wird die Drehung der Kolonie dadurch hervorgerufen, daß die Geißeln auf der einen Seite zum Stillstand kommen oder langsamer schlagen (MAST 1926). Ist somit der Mechanismus bei beiden Taxien verschieden, so scheint nach MAST (1927c) die Stimmung für beide Reaktionsarten stets gleichzeitig geändert zu werden, indem positiv phototaktische *Volvox*-Kolonien sich immer galvanotaktisch zur Kathode wenden, negativ phototaktische dagegen zur Anode; im ersten Falle sind die Kolonien negativ geladen, wandern also im Kataphoreseversuch zur Anode (entgegengesetzt zum galvanotaktischen Orientierungsbestreben), im zweiten Falle ist die Ladung positiv. Jeder Faktor, der die phototaktische Orientierungsrichtung umkehrt, kehrt danach auch das Vorzeichen der galvanotaktischen Orientierung um[2].

Nicht so absolut ist jedoch diese Koppelung nach den Untersuchungen von LUNTZ (1935) bei *Eudorina* und *Synura*. Dieser Autor stellte zunächst die Schwelle und den Umkehrpunkt für die Phototaxis („Lichtschwelle", „Lichtumkehrpunkt") fest sowie die Stromstärken, die gerade beginnende Galvanotaxis („Stromschwelle") bzw. Umkehr der galvanotaktischen Orientierung bewirken („Stromumkehrpunkt"). Stehen die Objekte nun unter dem gleichzeitigen Einfluß von Licht und Strom, so ist nach dem oben Gesagten zu erwarten, daß Umkehr der galvanotaktischen Orientierung nicht nur durch Erhöhung der Stromstärke („primäre Umkehr der Galvanotaxis"), sondern auch durch Erhöhung der Beleuchtungsstärke parallel zur Umkehr der phototaktischen

[1] Nach MAINX hat es den Anschein, als ob äußere Faktoren im wesentlichen nur die positive Phototaxis beeinflussen, während innere (wie z. B. das Alter) auch die negative modifizieren können. So erklärt der Autor, daß manche Objekte (z. B. *Eudorina*) mit zunehmendem Alter indifferent, d. h. phototaktisch unempfindlich werden.

[2] Die Abhängigkeit der galvanotaktischen Stimmung von der Vorbelichtung wurde von TERRY (1906) und BANCROFT (1907) untersucht.

Orientierung ausgelöst werden kann („sekundäre Umkehr der Galvanotaxis"). Hierbei ergeben sich nun folgende interessante Verhältnisse: Solange die Stromstärke die Schwelle nicht überschreitet, kann auch eine noch so starke Erhöhung der Beleuchtungsstärke über den Umkehrpunkt hinaus die Galvanotaxis nicht umkehren (diese bleibt kathodisch); eine sekundäre Galvanotaxisumkehr ist nur möglich, wenn die Stromschwelle um ein gewisses Ausmaß überschritten ist. Aber auch wenn diese Bedingung erfüllt ist, kann Galvanotaxisumkehr nicht schon erfolgen, wenn der Lichtumkehrpunkt gerade erreicht ist, sondern auch dieser muß um ein gewisses Maß überschritten werden, gleichgültig, wie stark der Strom (zwischen Stromschwelle und Stromumkehrpunkt) ist. Beide Reize können sich in ihrer stimmungsändernden Wirkung also nicht summieren.

Umgekehrt kann durch einen Strom, der über dem Stromumkehrpunkt liegt, zugleich mit der Galvanotaxis auch die Phototaxis umgekehrt werden („sekundäre Umkehr der Phototaxis"); hierfür gelten dann die ganz entsprechenden Gesetzmäßigkeiten.

Ein weiterer Unterschied macht sich noch bei sekundärer Galvanotaxisumkehr durch Starklicht bemerkbar: Die zunächst kathodisch reagierenden Kolonien behalten nach Einschalten des Starklichts erst noch 2—3 min ihre alte Galvanotaxis bei, um erst dann zu anodischer Reaktion umzukehren, während sie die negative Phototaxis sofort zeigen.

Hier kann noch hinzugefügt werden, daß LUNTZ keine grundsätzlichen Unterschiede fand, wenn er statt Kolonien Einzelzellen der gleichen Organismen verwendete, sei es, daß er diese experimentell erzeugte, sei es, daß sie im Verlaufe der Alterung oder Fortpflanzung entstanden. Nur mußten in diesem Falle zur Erzeugung sekundärer Galvanotaxisumkehr die Überschreitungen von Stromschwelle und Lichtumkehrpunkt größer sein als bei Kolonien, woraus der Autor auf das Fehlen eines regulierenden Faktors bei den Einzelzellen schließt. Interessant ist, daß unvollständige Kolonien (selbst wenn sie nur zweizellig sind) sich quantitativ wie vollständige Kolonien, nicht wie Einzelzellen verhalten.

Eine Beziehung zwischen Phototaxis und Geotaxis teilt schließlich OLTMANNS (1892, 1917) mit. Danach sollen weibliche Kolonien von *Volvox* in der phototaktischen Indifferenzzone sich ständig vertikal auf- und abwärtsbewegen, wobei die Abwärtsbewegung in einem passiven Absinken besteht, die periodisch durch negative Geotaxis abgelöst wird. Ebenso wird im inhomogenen Lichtfeld mit waagerechtem Gradienten die „optimale Intensität"[1] nicht auf direktem waagerechten Wege aufgesucht, sondern ebenfalls gekoppelt mit rhythmischem Auf und Ab: Nach passivem senkrechten Absinken steigt die Kolonie schräg auf, bedingt durch negative Geo- und positive Phototaxis, wobei der Aufstieg um so steiler erfolgt, je näher sich die Kolonie schon dem „Optimum" befindet. Das passive Absinken soll immer mit dem Hinterende nach unten erfolgen.

g) Photokinese.

Die einleitend erwähnte Möglichkeit, daß photokinetische Reaktionen zu Resultaten führen können, die sich mit echter Phototaxis verwechseln lassen, rechtfertigt wohl eine kurze Behandlung der Photokinese in diesem Rahmen.

Eine Abhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit von der Beleuchtungsstärke ist unter den Flagellaten wohl nicht so allgemein verbreitet wie die phototaktische Reaktionsfähigkeit, doch fehlen hierüber noch systematische Untersuchungen. Insbesondere bietet diese Frage auch gewisse methodische Schwierigkeiten, weshalb nicht alle Befunde kritiklos übernommen werden können. So weist etwa MAINX (1929) darauf hin, daß bei gleicher Absolutgeschwindigkeit (gemessen an dem wirklich zurückgelegten Weg) die scheinbare Geschwindigkeit (gemessen an der kürzesten Entfernung zwischen zwei Punkten zu Beginn und zu Ende eines Zeitabschnittes) um so größer sein muß, je genauer der Organismus in seiner Bewegung durch das Licht gerichtet wird. Dieser Forscher bestreitet für seine

[1] Optimum hier im Sinne OLTMANNS' gebraucht, also die Beleuchtungsstärke des Umschlagpunktes.

Objekte überhaupt das Vorkommen einer Photokinese (*Volvox aureus, Eudorina, Gonium pectorale, Haematococcus, Chlorogonium* und *Synura)*, übereinstimmend mit den Angaben von HAXO und CLENDENNING (1953) für die Gameten von *Ulva* oder von MAST und GOVER (1922) für *Euglena gracilis* und *Phacus pleuronectes*. Die letztgenannten Autoren betonen aber, daß im Gegensatz zur Lichtunabhängigkeit der Geschwindigkeit (bei Verhältnissen der Beleuchtungsstärken bis 10:1) während relativ kurzer Versuche eine langfristige Verdunkelung (oder auch bereits sehr schwache Beleuchtung) die Organismen veranlaßt, in den Ruhezustand überzugehen.

Bei *Volvox* dagegen weist MAST (1926) eine klare Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Beleuchtungsstärke nach, sofern die Kolonien aus der Dunkelheit in nicht zu starkes Licht gebracht werden (da sehr bald eine Maximalgeschwindigkeit erreicht wird, ist bei höheren Beleuchtungsstärken diese Abhängigkeit nicht mehr vorhanden). Auch HOLMES (1903) hatte schon eine ähnliche Gesetzmäßigkeit angegeben, doch konnte MAST darüber hinaus zeigen, daß diese Lichtwirkung nur die *Intensität* des Geißelschlages modifiziert (Amplitude, Frequenz oder Schlaggeschwindigkeit), nicht aber die *Schlagrichtung*, indem das Verhältnis zwischen Vorwärtsbewegung und Rotation unter diesen Umständen stets das gleiche bleibt. Auch OLTMANNS (1917) fand, daß *Volvox* mit zunehmender Beleuchtungsstärke immer beweglicher wird, wobei eine längere Beleuchtung noch einige Zeit nachwirkt; auch bei *Euglena* soll die Beweglichkeit (und Reizbarkeit) mit zunehmender Beleuchtung gesteigert werden.

Sehr exakte Untersuchungen stellte LUNTZ an (1931a, b, 1932), in denen er für einige Objekte, die in Dunkelheit unbeweglich sind, die niedrigste Beleuchtungsstärke bzw. Strahlungsintensität bestimmte, die gerade Bewegung auslöst. Diese „Bewegungsschwelle" steht qualitativ und quantitativ in enger Beziehung zur Reizschwelle der topischen Phototaxis, indem sie jeweils etwa $^2/_3$ derselben beträgt und das gleiche Aktionsspektrum wie jene aufweist (*Volvox, Eudorina, Chlamydomonas*; vgl. Abb. 14, S. 336). Die Präsentationszeit (t) ist abhängig von der Strahlungsintensität (J), so daß in diesem Bereich die photokinetische Wirkung eine Funktion der „Lichtmenge" ($J \cdot t$) ist, während bei längerer Einwirkung nur noch die Intensität maßgebend zu sein scheint. Schließlich versucht der Autor, die Abhängigkeit der Bewegungsgeschwindigkeit von der Strahlungsintensität empirisch mit einer Formel zu erfassen.

Nach WOLKEN und SHIN (1958) läßt sich Photokinese auch bei *Euglena* demonstrieren; allerdings wird die Sättigung bereits bei etwa 400 Lux erreicht. Das mag der Grund sein, warum die Erscheinung bei diesem Objekt den früheren Autoren verborgen blieb (s. oben MAST und GOVER). Bei Verwendung von polarisiertem Licht sollen die Organismen noch empfindlicher reagieren, sofern es sich um die Bewegung in der Polarisationsebene handelt; die Maximalgeschwindigkeit ist in diesem Falle etwas höher und wird schon bei etwa 130 Lux erreicht. Wieweit hieran etwa eine phototaktische Komponente beteiligt ist, werden weitere Untersuchungen zu entscheiden haben; möglicherweise wurde auch durch den Polarisator die spektrale Zusammensetzung des Weißlichtes geändert. — Von besonderem Interesse ist das von diesen Autoren angegebene Aktionsspektrum der Photokinese, das außer einem steilen Gipfel bei etwa 460 mμ ein ausgeprägtes Maximum zwischen 600 und 650 mμ aufweist. Für den blauen Bereich berechnen die Autoren, daß die im Stigma absorbierte Lichtenergie größenordnungsmäßig mit der thermischen Anregungsenergie für die Bewegung übereinstimmt. Doch kann daraus in Anbetracht der Rotwirkung wohl kaum der Schluß gezogen werden, daß das Stigma der photokinetische Receptor ist.

Eine weitere Komplizierung tritt nun durch die Untersuchungen von MAINX und WOLF (1940) ein, nach denen eine beschleunigende Wirkung des Lichtes nur bei Beleuchtung von vorn erkennbar wird, dagegen eine zusätzliche Beleuchtung von hinten die Geschwindigkeit wieder verringert (Objekt: *Pandorina*). Damit dürfte die Gültigkeit einiger älterer Ergebnisse noch zweifelhafter werden.

Eine gewisse Beziehung zu photokinetischen Wirkungen hat wohl auch die von BANCROFT (1913) mitgeteilte Beobachtung, daß die unter Rotation sich vorwärts bewegende *Euglena* einen um so weiteren Kegelmantel beschreibt, je größer die Beleuchtungsstärke ist.

Von einer etwas abweichenden Definition der Photokinese geht BOLTE (1920) aus, in dem sie die Zeit ermittelt, die der Organismus in Licht bzw. Dunkelheit verbringen muß, bis er seine Beweglichkeit eingebüßt hat (Zeit bis zum Eintritt der Licht- bzw. Dunkelstarre), und umgekehrt, wie lange die entgegengesetzte Bedingung wirken muß, um die Beweglichkeit wieder herzustellen. Erwähnenswert ist von diesen Versuchen hier nur, daß nicht alle phototaktisch reagierenden Flagellaten sich auch als photokinetisch erweisen (s. oben) und umgekehrt; ferner daß alle untersuchten farblosen Formen weder phototaktisch noch photokinetisch reagieren, daß unter den grünen Formen sowohl positiv als auch negativ photokinetische gefunden werden und daß in keinem Falle eine positive Photokinese bei höheren Beleuchtungsstärken in eine negative umschlägt (also im Gegensatz zur Phototaxis).

Auch ein Umschlagen anderer Art wurde bei photokinetischen Erscheinungen bis jetzt nicht gefunden und ist auch wohl kaum zu erwarten, nämlich daß bei höchsten Beleuchtungsstärken die Reaktionsrichtung sich umkehrt, der Organismus also rückwärts schwimmt (LUNTZ 1932).

Ebenso wie die phototaktische Reaktion ist auch die photokinetisch beeinflußte Bewegungsgeschwindigkeit nicht nur eine Funktion von der augenblicklich herrschenden Beleuchtungsstärke bzw. Strahlungsintensität, sondern auch abhängig von den zuvor herrschenden Lichtbedingungen und dem durch diese hervorgerufenen Adaptationszustand. Solche Einflüsse einer Vorbelichtung oder Vorverdunkelung auf die Beziehungen zwischen Strahlungsintensität und Bewegungsgeschwindigkeit untersuchte LUNTZ (1931b) bei *Eudorina*. Um einen physiologischen Maßstab zu verwenden, werden die Strahlungsintensitäten stets als Vielfache der Schwellenintensität angegeben (Bewegungsschwelle, s. oben, S. 349); damit sind die Intensitätsangaben zugleich unabhängig von der Wellenlänge des Lichtes. Sind die Organismen $^1/_2$—1 Std an die Schwellenintensität adaptiert, so ist im folgenden die Bewegungsgeschwindigkeit um so größer, je höher die nun eingestrahlte Intensität ist, wobei dieser Anstieg bereits bei der Intensität = 1 beginnt, während bei der Intensität = 1000 die maximal mögliche Geschwindigkeit erreicht ist. Verdunkelung von $^1/_2$ Std ändert an diesen Verhältnissen noch nichts, dagegen bewirkt 1—2stündige Verdunkelung schon eine Dunkeladaptation, als deren Folge nun in allen Intensitäten die Geschwindigkeit größer ist und bereits bei der Intensität = 30 das Maximum erreicht hat. Sind die Organismen schließlich an Intensitäten adaptiert, die oberhalb der Schwelle liegen, so beginnt ein photokinetischer Einfluß auf die Geschwindigkeit erst oberhalb der Intensitäten = 100—300 (je nach Höhe der Adaptation).

3. Phototaxis bei Cyanophyceen.

a) Allgemeines.

Die meisten Autoren, die sich mit der Blaualgen-Phototaxis beschäftigt haben, untersuchten die topische Wirkung des Lichtes, also die Ansammlung der Fäden an der Licht- oder Schattenseite des Kulturgefäßes. Daß aber auch typisch phobische Lichtreaktionen möglich sind, zeigen die Lichtfallenversuche von NIENBURG (1916), die dann von HARDER (1918, 1920) und SCHMID (1918, 1923) weitergeführt wurden. DREWS (1957) konnte neuerdings nachweisen, daß im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Flagellaten die topische Orientierung in keinem der uns bekannten Fälle auf phobische Teilreaktionen zurückgeführt werden kann und daß es sich auch in der primären Lichtwirkung um zwei ganz verschiedene Vorgänge handelt.

Bevor die beiden Reaktionsarten behandelt werden, muß jedoch noch kurz zusammengefaßt werden, was wir bei Cyanophyceen über Photokinese wissen. Abgesehen von Angaben, die sich nur auf den Unterschied zwischen Licht und Dunkel beziehen, liegen vergleichende Geschwindigkeitsmessungen bei verschiedenen Beleuchtungsstärken von NIENBURG, HARDER sowie SCHMID (1923) vor; danach nimmt die Geschwindigkeit normalerweise mit der Licht-

intensität zu (vgl. Tabelle 2). Auf der anderen Seite gibt es dann Arten, die selbst nach wochenlanger Verdunkelung noch keine Abnahme der Geschwindigkeit erkennen lassen (*Oscill. jenensis*; SCHMID 1921). Nach SCHMID ist in solchen Fällen damit zu rechnen, daß die photokinetische Reaktionsfähigkeit trotzdem nicht fehlt, die Abhängigkeit der Bewegung von der Beleuchtungsstärke jedoch nur kurzfristig besteht, bis sich die Pflanze an die neuen Beleuchtungsverhältnisse adaptiert hat. Interessant ist, daß bei *Nostoc punctiforme* nach HARDER (1918) nur die primären Hormogonien Photokinese zeigen, nicht aber die sekundären (solche Hormogonien, die nicht aus Dauerzellen, sondern aus Kolonien hervorgegangen sind).

Tabelle 2. *Geschwindigkeit eines primären Hormogoniums von Nostoc punctiforme bei verschiedenen Beleuchtungsstärken (Mittelwerte aus mehreren Messungen).* (Nach HARDER 1918.)

Zeit in Sekunden, in der eine Strecke von 6,7μ zurückgelegt wurde, bei			
3 MK	31 Mk	117 MK	16000 MK
22,6	8,8	6,8	6,7

b) Die phobische Phototaxis.

Die Reaktion.

Die „Schreckreaktion" bei plötzlichen Änderungen der Beleuchtungsstärke ist bei Cyanophyceen mehr als bei anderen Organismengruppen einer genauen Analyse zugänglich, bedingt durch die geringe Bewegungsgeschwindigkeit und die damit verbundene relative träge Reaktionsweise. Die meisten der bisher untersuchten phototaktischen Hormogonales zeigen positive Reaktion, werden also durch plötzliche *Erniedrigung* der Beleuchtungsstärke zur Umkehr veranlaßt und sammeln sich daher in der Lichtfalle an (*Phormidium*- und *Oscillatoria*-Arten, Hormogonien von *Nostoc*; HARDER, NIENBURG, DREWS), ohne daß es bis jetzt gelungen wäre, in besonders hohen Beleuchtungsstärken bei den gleichen Arten negative Phobotaxis zu erzwingen (HARDER 1920). Dagegen kommt bei *Oscill. jenensis* ausschließlich negative Reaktion vor, d. h. Umkehr der Bewegungsrichtung gerade bei Intensitäts*erhöhung* der Beleuchtung (SCHMID 1923; photokinetisch verhält sich diese Art ebenso wie die positiv phobotaktischen: um so schnellere Bewegung, je größer die Beleuchtungsstärke ist).

Die durch die Änderung der Beleuchtungsstärke hervorgerufene Reaktion ist ein komplizierter Vorgang, der sich aus mehreren Teilprozessen zusammensetzt: Verlangsamung der Bewegung, Ruheperiode, Wiederbeginn der Bewegung, normalerweise in entgegengesetzter Richtung. Von der Größenordnung des Zeitbedarfs vermittelt Abb. 18, S. 354 einen Eindruck. Die Unabhängigkeit dieser Teilprozesse voneinander konnte HARDER nachweisen, indem auch Abweichungen vom typischen Verlauf auftreten können (Richtungswechsel unvermittelt ohne merkliche Verlangsamung und ohne Ruheperiode; Wiederaufnahme der Bewegung ohne Umkehr, d. h. in der alten Richtung; nachträgliche Umkehr nach Wiederbeginn der Bewegung in der alten Richtung); die Versuchsbedingungen, die zu solchen abnormen Reaktionen führen, werden weiter unten noch zu besprechen sein.

Die Kennzeichnung des Reizanlasses.

Wie schon einleitend ausgeführt, kann die zeitliche Änderung der Beleuchtungsstärke am Objekt experimentell in zweierlei Weise erzielt werden: Durch einheitliche Änderung der Beleuchtung im ganzen Beobachtungsfeld oder durch Bewegung der Organismen im zeitlich konstanten, aber räumlich inhomogenen Lichtfeld (Lichtfalle). Da im ersten Falle die ganze Pflanze gleichzeitig vom Reiz erfaßt wird, ist diese Methode besonders geeignet für quantitative Untersuchungen des

Reizanlasses und liegt den im folgenden zu besprechenden Ergebnissen HARDERs an *Nostoc punctiforme* zugrunde. Das räumlich inhomogene Lichtfeld dagegen ist dann unersetzlich, wenn die Zone der Reizaufnahme lokalisiert werden soll.

Bei HARDER (1920) diente als Reiz ein plötzliches Abschalten oder Abschwächen der Beleuchtung. Es ist klar, daß eine solche Intensitätsänderung nur wirksam werden kann, wenn 1. der Intensitätssprung groß genug ist, 2. die vorhergehende höhere Beleuchtungsstärke (im folgenden stets „Lichtperiode" genannt) lange genug gewirkt hat, 3. die erniedrigte Beleuchtungsstärke bzw. Dunkelheit („Beschattungsperiode") hinreichend lange einwirkt und 4. der Intensitätssprung schnell genug erfolgt. Die Schwellenwerte dieser Größen stehen in einer gewissen Beziehung zueinander, so daß es also nicht eine für alle Fälle konstante „Unterschiedsschwelle der Beleuchtungsstärke", „Lichtpräsentationszeit"[1] und „Beschattungspräsentationszeit"[1] gibt.

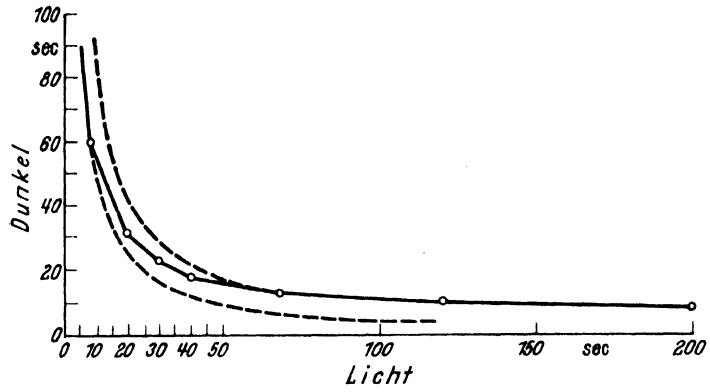


Abb. 17. Phobische Phototaxis bei *Nostoc*. Beziehung zwischen Licht- und Beschattungspräsentationszeit bei konstanter Beleuchtungsstärke. Die ausgezogene Kurve gibt die zu jeder Beleuchtungszeit (Lichtperiode) gehörende Beschattungspräsentationszeit an (hier: Dunkelheit), die gerade eine Umkehr des Hormogoniums bewirken kann. Die beiden gestrichelten Kurven bezeichnen den theoretisch denkbaren Fall, daß das Produkt aus Licht- und Beschattungspräsentationszeit eine Konstante wäre. (Nach HARDER 1920, leicht verändert.)

Zunächst wird die Beschattungszeit so lang gewählt, daß die Reaktionsmöglichkeit durch sie nicht begrenzt wird. Dann ist die Lichtpräsentationszeit, also die für das Eintreten der Reaktion gerade notwendige vorherige Beleuchtungszeit, um so größer, je geringer der Unterschied der Beleuchtungsstärken ist. Die einfache Beziehung des Reizmengengesetzes gilt jedoch hier nicht, sondern der Zeitfaktor ist wirksamer als der Intensitätsfaktor, im Gegensatz zu zahlreichen anderen pflanzlichen Reizreaktionen, bei denen eine Erhöhung der Intensität stärker wirkt als eine Verlängerung der Einwirkungsdauer (vgl. z. B. Phototropismus von *Phycomyces* oder *Avena*). Dies ist offensichtlich bedingt durch die abstumpfende Wirkung hoher Beleuchtungsstärken auf die Empfindlichkeit gegen nachfolgende Beschattung; die Abstumpfung kann nämlich so weit gehen, daß bei hohen Beleuchtungsstärken eine weitere Intensitätserhöhung sogar wieder eine Zunahme der notwendigen Beleuchtungszeit erfordert. Aus dem gleichen Grunde ist bei Konstanz der (überschwellig gewählten) Beleuchtungs- und Beschattungszeit das Webersche Gesetz nicht gültig, indem das Verhältnis der Beleuchtungsstärken in der Licht- und Beschattungsperiode mit zunehmender Beleuchtungsstärke immer größer werden muß, um noch eine Reaktion hervorzurufen. Umgekehrt wird dieses Verhältnis aber auch wieder größer, wenn die Beleuchtungsstärke so gering wird, daß wir in diesem Falle in den Bereich der Schwellenintensität kommen. Nach DREWS können die Verhältnisse jedoch auch anders liegen, indem dieser Autor die Reaktion bei folgenden Intensitätsänderungen erhielt: 3,3→0,6 MK, 100→10 MK, 300→200 MK.

Wird nun andererseits das Verhältnis der Beleuchtungsstärken konstant gehalten, so kann die Beschattungszeit um so kürzer sein, je länger die Lichtperiode ausgedehnt wird und umgekehrt, ohne daß jedoch das Produkt beider Zeiten

[1] Da die Verdunkelung den eigentlichen Reiz darstellt, spricht HARDER statt von Licht- und Beschattungspräsentationszeit auch von Stimmungs- und Reizpräsentationszeit.

eine Konstante wäre; auch hier macht sich nämlich die Abstumpfung durch Licht bemerkbar, indem die Beschattungspräsentationszeit nicht im gleichen Maße abnimmt wie die Lichtpräsentationszeit zunimmt (das Produkt aus beiden Zeiten nimmt also mit längerer Beleuchtungszeit zu; Abb. 17).

Endlich kann auch die Dauer der Lichtperiode konstant gehalten und die Beziehung zwischen Intensitätssprung und Beschattungszeit untersucht werden. Hier ist die Abstumpfung mit zunehmender Beleuchtungsstärke (Beschattung = völlige Dunkelheit) so stark, daß die zu erwartende Verkürzung der Beschattungspräsentationszeit kaum eintritt oder daß sogar bei hohen Beleuchtungsstärken die Beschattung wieder länger dauern muß, um noch eine Reaktion auszulösen.

Als Folge dieser Gesetzmäßigkeiten läßt sich die Beziehung der Schwellenwerte zueinander ableiten, wenn alle drei verändert werden: Werden Beleuchtungsstärke und Dauer der Lichtperiode so variiert, daß die Lichtmenge konstant bleibt, so ist die Beschattungspräsentationszeit (Beschattung = Verdunkelung) um so größer, je höher die Beleuchtungsstärke war (vgl. Tabelle 3, die zugleich einen Eindruck von der Größenordnung der Schwellenwerte vermittelt); aber auch umgekehrt nimmt bei schwacher, sehr lange dauernder Beleuchtung in der Lichtperiode die Beschattungspräsentationszeit wieder zu, wenn die Lichtperiode noch weiter verlängert wird, offenbar bedingt durch das dann erfolgende Abklingen des Reizes (bzw. besser der in der Lichtperiode erzeugten Stimmung).

Tabelle 3. *Beziehungen zwischen Beleuchtungsstärke, Dauer der Lichtperiode und Beschattungspräsentationszeit bei der phobischen Umkehrreaktion von Nostoc. Beschattung: Völlige Dunkelheit.* (Nach HARDER 1920, Tabelle 10.)

Lichtmenge	Beleuchtungsstärke	Dauer der Lichtperiode	Beschattungspräsentationszeit
MK · sec	MK	sec	sec
60000	100	600	25
	250	240	35
	500	120	70
	750	80	130
3000	25	120	20
	50	60	60
	100	30	360

Über die Geschwindigkeit, mit der die Änderung der Beleuchtungsstärken erfolgen muß, liegen genauere Angaben nur von DREWS vor. Danach muß bei *Phormidium uncinatum* die Beleuchtungsstärke von 600 auf 0,6 MK erniedrigt werden, wenn diese Lichtschwächung allmählich (im Verlaufe einer Minute) erfolgt, während bei plötzlicher Änderung z. B. eine Schwächung von 3,3 auf 0,6 MK genügt. Auch NIENBURG hatte schon beobachtet, daß bei plötzlicher Totalverdunkelung eines Fadens von *Osc. cortiana* die Reaktionszeit (Zeit bis zur Bewegungsumkehr) 2 min beträgt, beim Hinauskriechen aus der Lichtfalle jedoch 10 min.

Aktionsspektrum der phobischen Phototaxis.

Alle Autoren, die sich mit der Wellenlängenabhängigkeit der phobischen Reaktion befaßt haben, stimmen darin überein, daß die maximale Empfindlichkeit hierfür im langwelligen Bereich des sichtbaren Spektrums liegt. HARDER (1920) konnte in seinen Versuchen die Dunkelheit durch Blaulicht ersetzen (gefiltert durch 3 cm fast gesättigte Kupferoxyd-Ammoniak-Lösung), ohne die Ergebnisse zu beeinträchtigen. Nach DANGEARD (1910, 1927, 1928) ist die Lage der Empfindlichkeitsmaxima im Spektrum von Art zu Art etwas verschieden. Solche Artverschiedenheiten teilt auch DREWS mit, der bei Verwendung von Interferenzfiltern im Lichtfallenversuch für *Osc. mougeotii* den Bereich von etwa 510 bis 770 mμ wirksam fand, für das allgemein empfindlichere *Phormidium uncinatum* dagegen den ganzen sichtbaren Bereich mit einem deutlichen Maximum bei etwa 615—765 mμ, während Wellenlängen unter 550 mμ nur schwach wirksam waren. Allerdings war das monochromatische Licht bei DREWS nicht energiegleich.

DANGEARD (1927, 1928) fand bei *Oscillatoria*-Arten im Mikrospektrum starke Ansammlungen im Grenzbereich Rot/Infrarot, nämlich bei etwa 720 mμ (Grenze bei 740 mμ), und gibt an, daß in diesem Spektralbereich auch ein weiteres Photosynthesemaximum zu beobachten sei, parallel zu verstärkter Absorption der Organismen bei 720 mμ (1927, S. 200ff.). DUYSENS (1952) konnte allerdings bei *Oscillatoria* über 700 mμ weder Photosynthese noch nennenswerte Absorption nachweisen.

Beziehungen zwischen Reizstärke und Reaktionsmodus.

Nach den Ausführungen über den Reizanlaß ist dieser ein Komplex aus mehreren Faktoren; je nach der Intensität der einzelnen Faktoren kann die Reaktion typisch, wie oben beschrieben, ablaufen, oder sie kann in verschiedener Weise modifiziert sein. Das ist dadurch erklärbar, daß die Teilreaktionen, aus denen sich die Gesamtreaktion zusammensetzt, unterschiedlich auf die einzelnen Faktoren des Reizanlasses ansprechen. Ein Beispiel hierfür ist die Beleuchtungsstärke während der Beschattungsperiode, die auf die Reaktionszeiten von Stillstand und Wiederbeginn der Bewegung entgegengesetzt einwirkt: Je höher diese Beleuchtungsstärke ist, desto später kommt der Faden zum Stillstand, desto

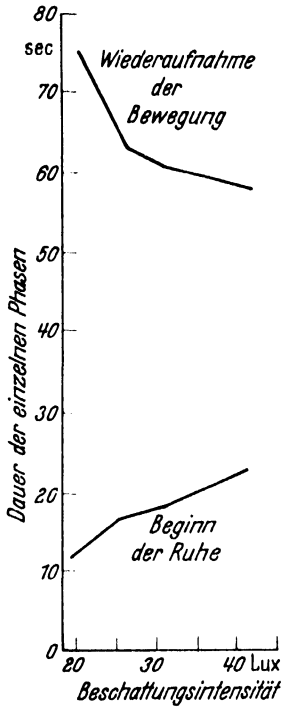


Abb. 18.

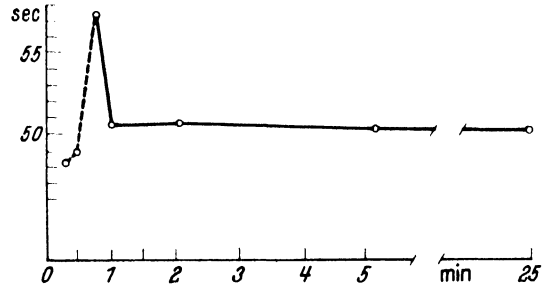


Abb. 19.

Abb. 18. Phobische Phototaxis bei *Nostoc*. Abhängigkeit der Teilreaktionen von der Beleuchtungsstärke während der Beschattungsperiode (Abszisse; „Beschattungsintensität" nach HARDER) unter sonst konstanten Bedingungen (Lichtperiode: 800 Lux, 45 sec; Beschattung bis Versuchsende). Ordinate: Zeit nach Beginn der Reizung (Lichtschwächung). Der Beginn der Ruhe und die Wiederaufnahme der Bewegung werden durch die Beleuchtungsstärke während der Beschattungsperiode gegensätzlich beeinflußt. (Nach HARDER 1920, leicht verändert.)

Abb. 19. Phobische Phototaxis bei *Nostoc*. Abhängigkeit der Reaktionszeit für die Wiederaufnahme der Bewegung (Ordinate) von der Dauer der Lichtperiode (Abszisse). Im Bereich der punktierten Kurve erfolgt Wiederbeginn der Bewegung in der alten Richtung, im Bereich der ausgezogenen Kurve erfolgt Umkehr der Bewegungsrichtung. Gipfelpunkt der Kurve = Umkehrschwelle. (Nach HARDER 1920, leicht verändert.)

früher aber beginnt auch die Bewegung wieder (s. Abb. 18). Dieser zuletzt genannte Effekt hat vielleicht nicht direkt etwas mit dem Reiz zu tun, sondern ist eine Komplikation photokinetischer Art; wird nämlich, nachdem der Faden bereits in Ruhe ist, nachdem die Reaktion also schon begonnen hat, die Pflanze wieder beleuchtet, so läßt sich dadurch der Wiederbeginn der Bewegung (unabhängig von der Reizstärke) gesetzmäßig beschleunigen: Der Teil der Ruhezeit (für völlige Dunkelheit berechnet), in dem die Pflanze beleuchtet wird, verkürzt sich um einen bestimmten Prozentsatz, der von der Beleuchtungsstärke dieser „Nachbelichtung" abhängig ist.

Eine andere Wirkung auf die Teilreaktionen hat die Dauer der Lichtperiode. Ist diese zu kurz, so bleibt die Umkehr aus; die Reaktion verläuft zwar typisch, doch setzt sich der Faden nach der Ruheperiode in der alten Richtung

in Bewegung (bei noch weiterer Verkürzung der Beleuchtungszeit unterbleibt auch der Stillstand und es tritt nur eine vorübergehende Verlangsamung ein). Mit zunehmender Dauer der Lichtperiode nimmt die Reaktionszeit für die Wiederaufnahme der Bewegung in alter Richtung so lange zu, bis die „Umkehrschwelle" erreicht ist, d. h. die Beleuchtungszeit, die nun zur typischen Reaktion mit Umkehr führt. Mit weiterer Verlängerung der Lichtperiode über diesen Punkt hinaus nimmt dann die Reaktionszeit für den Bewegungsbeginn in neuer Richtung etwas ab, erreicht aber bald einen konstanten Wert (Abb. 19).

Noch klarer lassen sich Wiederaufnahme der Bewegung und Umkehr bei zu kurzer Beschattung voneinander trennen; in diesem Falle wird nämlich die Bewegung nach der Ruheperiode zunächst wieder in der alten Richtung aufgenommen, bis dann nach einem zweiten Stillstand (diesmal ohne meßbare Ruheperiode) plötzlich Umkehr erfolgt. Dabei ist dann die Reaktionszeit (Zeitabschnitt vom Beginn der Beschattungsperiode bis zum Wiederbeginn der Bewegung) für die Umkehr bemerkenswerterweise ebenso groß wie in den Fällen, in denen diese Umkehr gerade noch typisch erfolgt, also unabhängig davon, ob zuvor die Bewegung bereits in der alten Richtung wieder aufgenommen worden war oder ob sich der Faden noch in Ruhe befand.

Solche abnormen Reaktionen fand HARDER zwar sehr selten; wenn sie jedoch auftraten, so waren sie an dem betreffenden Hormogonium beliebig oft reproduzierbar.

Tabelle 4. *Die Summierung unterschwelliger Reize bei der phobischen Phototaxis von Nostoc-Hormogonien. Regelmäßiger Wechsel von 60 sec Weißlicht (400 Lux) und 120 sec Blaulicht (= Beschattung).* (Nach HARDER 1920.)

Reizung Nr.	Reaktionszeit in sec für die Wiederaufnahme der Bewegung	
	ohne Umkehr	mit Umkehr
1	61	—
2	—	90
3	65	—
4	—	74
5	66	—
6	—	80
7	66	—
8	—	69
9	66	—
10	—	105
11	66	—
12	—	67
13	67	—
14	—	69
15	67	—
16	—	75

Unterschwellige Reize, d. h. Reize, bei denen die Licht- oder Beschattungspräsentationszeit oder die Schwelle des Intensitätssprunges nicht erreicht wird, können sich summieren, gleichgültig, ob der Reiz überhaupt nicht zur Reaktion führt oder ob er nur zum Stillstand mit nachfolgender Wiederaufnahme der Bewegung in alter Richtung führt. Tabelle 4 gibt als Beispiel einen Versuch HARDERS, bei dem der Reiz konstant blieb, aber mit großer Regelmäßigkeit nur jedes zweite Mal eine Umkehr auslöste. Da jedoch der Effekt eines solchen unterschwelligen Reizes recht schnell abklingt (im Verlaufe weniger Minuten), ist eine Summation nur sehr beschränkt möglich; nur in wenigen Fällen fand HARDER eine Summation von mehr als zwei derartigen Reizen. Immerhin kann diese Nachwirkung unterschwelliger Reize zu erheblichen Störungen in den Versuchen führen, die nach HARDER zweckmäßigerweise dadurch ausgeschaltet werden, daß man jeweils zwischen zwei Reizungen einen mit Sicherheit überschwelligen Reiz einschiebt; ist nämlich erst einmal die Reaktion typisch abgelaufen, so bleiben keine Nachwirkungen unterschwelliger Reize mehr zurück.

Die Lokalisierung von Reizaufnahme und Reaktion; Reizleitung.

Die Versuche von NIENBURG, SCHMID und DREWS erwecken zunächst den Anschein als ob die Möglichkeit der Reizaufnahme auf das jeweilige Vorderende beschränkt sei; während Beschattung des vorderen Fadenabschnittes von etwa 30%[1] (NIENBURG) bzw. 5% (DREWS) die Reaktion bereits in den meisten Fällen auslösen kann, bleibt eine Beschattung des hinteren Abschnittes fast stets wirkungslos, selbst wenn der größte Teil des Fadens beschattet wird. Auch die alleinige Verdunkelung eines mittleren Fadenabschnittes von etwa 50% führt

[1] Beschattung von weniger als 30% war bei dem Objekt von NIENBURG wirkungslos.

nicht zur Reaktion. Grundsätzlich stimmen die Ergebnisse von SCHMID hiermit überein, nur daß bei seinem Objekt der Reiz gerade in einer Beleuchtung bestand.

Unter Vorderende wird hier nicht eine anatomische Charakterisierung verstanden, sondern das bei der augenblicklichen Bewegungsrichtung vorangehende Ende[1]. Sobald Bewegungsumkehr erfolgt ist, wird das neue Vorderende reizempfindlich. DREWS spricht von einer „temporär durch die Bewegung induzierten Polarität". Das macht es schon wahrscheinlich, daß grundsätzlich jede Zelle den Reiz aufnehmen kann. Dafür spricht weiter, daß die Reaktion um so sicherer eintritt, je größer die gereizte Oberfläche des Fadens, je größer also die Anzahl gereizter Zellen ist; daß allerdings eine Proportionalität zwischen dieser Größe der gereizten Oberfläche und der Reaktionsgeschwindigkeit besteht, wie NIENBURG meint, wird sowohl von SCHMID (1923) als auch von DREWS bestritten. Schließlich sind Teilstücke, die durch Zerschneiden des Fadens erhalten werden, sofort zu typischen Umkehrreaktionen fähig (SCHMID 1921), und in manchen Fällen reagieren verschiedene Abschnitte eines Fadens unterschiedlich und voneinander unabhängig (HARDER 1918, s. unten).

Nach dem, was wir bis jetzt über den Bewegungsmechanismus der Blaualgen wissen (SCHULZ 1955), ist anzunehmen, daß auch die *Reaktion* (Stillstand, Umschaltung der Bewegung) in allen Zellen stattfinden kann und muß. Insbesondere weist SCHMID (1921) darauf hin, daß es energetisch und materialmäßig (sofern Schleimproduktion oder ein ähnlicher Mechanismus als bewegende Kraft angesehen wird) unmöglich ist, eine einzelne oder wenige Zellen für die Bewegung des ganzen Fadens verantwortlich zu machen. Gestützt wird diese Auffassung durch die Ergebnisse HARDERS (1918) über nicht-synchrones Verhalten der Abschnitte eines Fadens. So konnte bei gleichmäßiger Reizung des ganzen Fadens die auf den Stillstand folgende Wiederaufnahme der Bewegung in den verschiedenen Teilstücken nach verschieden langer Zeit erfolgen oder es konnte sogar ein Teil die Bewegung in der alten Richtung wieder aufnehmen, der andere Teil aber in umgekehrter, woraus dann natürlich entweder ein Zerreißen des Fadens oder Schlingenbildung resultierte. HARDER fand bisweilen selbst Fäden, die aus drei voneinander unabhängigen Teilen bestanden.

Der Einwand, es habe sich hierbei vielleicht um selbständig gewordene Fäden gehandelt, die nur noch lose zusammenhingen, wird wohl dadurch entkräftet, daß ein Zerreißen bei entgegengesetzter Bewegungsrichtung oft gar nicht eintrat, sondern daß die Fadenstücke bis zu 10 min einen „Kampf" um die einzuschlagende Richtung vollführten, wobei der Gesamtfaden unter zitternden, ruckartigen Bewegungen an einer Stelle liegen blieb.

Wenn also die Reizaufnahme grundsätzlich in jeder Zelle stattfinden kann und auch die Reaktion nicht auf bestimmte Zellen beschränkt ist, trotzdem aber nur eine Reizung des Vorderendes wirksam wird, müssen wir annehmen, daß das Vorderende als eine Art Steuer- und Koordinationszentrum für die Bewegung wirkt und daß eine Reaktion nur eintritt, wenn der Reiz dieses Zentrum selbst trifft oder zu diesem Zentrum geleitet wird; NIENBURG schließ aus seinen Versuchen, daß eine solche Reizleitung nur möglich ist, wenn das Fadenstück zwischen gereizter Zelle und Vorderende ebenfalls beschattet ist, daß aber der Reiz über ein beleuchtetes Fadenstück nicht geleitet werden kann. Auf einen unvollkommenen Reizleitungsmechanismus oder mangelnde Koordinierung deutet eine Beobachtung von SCHMID (1918) hin: bei alleiniger Reizung des Vorderendes der sehr langen Fäden von *Osc. jenensis* (5—11 mm!) reagiert häufig überhaupt

[1] Daß bei unterschiedlicher morphologischer Ausbildung der Spitzenzellen sich beide Enden trotzdem physiologisch völlig gleich verhalten und auch hier nur die momentane Bewegungsrichtung eine Rolle spielt, konnte DREWS an *Phormidium uncinatum* nachweisen.

nur die vordere Hälfte des Fadens, während die hintere gar nicht beeinflußt wird oder die Bewegung höchstens verlangsamt.

Die früher vertretene Ansicht (besonders FECHNER 1915 bezüglich der Chemotaxis), daß die *Reizaufnahme* an der (in Bewegungsrichtung liegenden) Spitze, die *Reaktion* dagegen am Ende des Fadens erfolgt, dürfte durch die hier mitgeteilten Versuche und Überlegungen hinfällig geworden sein, ebenso aber auch die Auffassung von NIENBURG, daß bei der Umkehr der *Stillstand* im wesentlichen auf die Spitze, die *Wiederaufnahme der Bewegung* in der neuen Richtung dagegen auf das Hinterende lokalisiert ist.

Die Reaktionsfähigkeit unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren.

Daß eindeutige phobische Reaktionen nur innerhalb gewisser Temperaturbereiche möglich sind, teilte SCHMID (1918) mit. Nach DREWS reagieren lange Fäden schlechter als kurze. Interessanter sind die Ergebnisse von HARDER (1920) über die Wirkung vorangegangener Reizungen auf die Empfindlichkeit. Während normalerweise die Reizbarkeit eines Organismus durch wiederholte Reizung abgestumpft wird, werden die *Nostoc*-Hormogonien hierdurch gerade erst sensibilisiert, wie Tabelle 5 zeigt.

Tabelle 5. *Die sensibilisierende Wirkung wiederholter Reizung auf die Nostoc-Hormogonien. Kultur vor Versuchsbeginn in Dauerverdunkelung.* Reiz = Verdunkelung von 120 sec. (Nach HARDER 1920.)

Reizung Nr.	Dauer der Lichtperiode (900 MK) sec	Reaktion
1	240	nein
2	280	nein
3	320	nein
4	*340* Schwelle!	nein
5	360	ja
6	300	ja
7	180	ja
8	120	ja
9	60	ja
10	60	ja
18	45	ja
19	45	ja
20	*40* Schwelle!	nein

Selbst eine Anzahl unterschwelliger Reize kann die Empfindlichkeit erhöhen. Der umgekehrte Vorgang, das Wiederabklingen der Empfindlichkeit bei längerem Fehlen von phobischen Reizen, scheint nach HARDER langsamer vonstatten zu gehen. Der Autor konnte sich maximal empfindliches und daher einheitliches Material verschaffen, indem er die Algen vor dem Versuch mindestens 6 Std lang einem ständigen zweiminütigen Wechsel von Licht und Dunkelheit aussetzte.

Daß die Unterschiede in der Empfindlichkeit von Art zu Art recht erheblich sein können, zeigt DREWS (vgl. auch Tabelle 6, S. 361): Während bei *Phormidium uncinatum* eine Lichtfalle von 0,09 MK gerade noch eine Ansammlung bewirken kann, muß bei *Osc. mougeotii* die Beleuchtungsstärke mindestens 27 MK betragen (daß unterhalb dieser Schwellenintensität im Gegenteil eine *Entleerung* der Lichtfalle zu beobachten ist, konnte DREWS auf Photokinese zurückführen: Die Individuen bewegen sich nur im Bereich der Lichtfalle; sobald sie zufällig aus dieser hinausgelangt sind, hört die Bewegung auf. Es handelt sich hier also nicht etwa um negative Phototaxis).

Weitere Literaturangaben beziehen sich weniger auf die eigentliche Reaktionsfähigkeit als vielmehr auf Störungen durch autonom eintretende Umkehrreaktionen. Nach DREWS gibt es in jeder Kultur neben den „stetigen Fäden", die höchstens alle 30—60 min ohne erkennbare Ursache die Bewegungsrichtung wechseln, auch „unruhige Fäden", die alle 5—10 min autonom umkehren. Solche unruhigen Fäden, die die Beurteilung phobischer Reizreaktionen erheblich erschweren (wenn nicht unmöglich machen), treten bei *Nostoc* nach HARDER (1920) insbesondere auf, wenn die Hormogonien zu jung[1], zu alt oder zu schlecht ernährt sind, aber auch in zu starkem oder zu schwachem Licht; ferner sind primäre Hormogonien (s. S. 351) stetiger als sekundäre.

Von methodischer Bedeutung ist noch die Beobachtung HARDERS, daß in älteren Kulturen durch Beleuchtung senkrecht zum Substrat die Fäden veranlaßt werden können, sich nicht geradlinig, sondern in Kreisbahnen zu bewegen; die Bewegung solcher „Drehfäden" kann dann stundenlang ohne Verschieben des Präparates mikroskopisch verfolgt werden.

[1] Trotzdem können selbst extrem junge Hormogonien, die nur aus 2 Zellen bestehen, unter günstigen Bedingungen schon zu phobischer Umkehr veranlaßt werden.

Anhang: Der Einfluß des Lichtes auf den Ausbreitungszustand von Aggregationskolonien.

Eine Erscheinung, die gewisse Beziehungen zu phobischen Reaktionen zu haben scheint, beschreibt FUNK (1920, 1923) von *Oscillatoria amphibia*, die stets in größeren Kolonien vereinigt lebt. Jede Erhöhung der Beleuchtungsstärke ruft bei dieser Pflanze ebenso wie mechanische Reizung eine vorübergehende auffallende Kontraktion der Kolonie hervor; für diese Reaktion genügt eine Beleuchtung von 1 min, und nach 10 min ist die Kontraktion bereits vollständig. Entsprechend kann plötzliche Lichtschwächung zur Ausbreitung der Kolonie führen. Die Verhältnisse werden dadurch noch komplizierter, daß außerdem offenbar zu jeder Beleuchtungsstärke ein bestimmter Ausbreitungszustand der Kolonie als Gleichgewichtszustand gehört. Die von FUNK vorgeschlagene Erklärung, daß die am Rande der Kolonie befindlichen Fäden sich negativ (topo-)phototaktisch ins Innere der Kolonie zurückziehen, dürfte wohl zu einfach sein. Zwar ist dieser Organismus tatsächlich phototaktisch sehr niedrig gestimmt, aber die gleiche Erscheinung läßt sich auch noch im Bereich sehr geringer Beleuchtungsstärken beobachten, in denen die Pflanze positiv phototaktisch reagiert.

c) Die topische Phototaxis.

Die einseitige Ausbreitung von Kulturen.

Verschiedene *Oscillatoria*-Arten und verwandte Formen orientieren sich im einseitig einfallenden Licht, indem sie entweder nur positiv reagieren oder in niederen Beleuchtungsstärken sich mehr nach der Lichtseite, in höheren mehr nach der Schattenseite des Kulturgefäßes ausbreiten (FAMINTZIN 1867, HANSGIRG 1882, PIEPER 1915, NIENBURG 1916, DREWS 1957). Als ausschließlich negativ phototaktisch bezeichnet SCHMID (1923) die normalerweise braun gefärbte *Osc. jenensis*[1]. Daß diese Orientierung nur durch die Richtung des Lichtes und nicht etwa durch einen Intensitätsabfall im Kulturgefäß zustande kommt, ist nach den Ausführungen auf S. 329 ohne weiteres klar, insbesondere unter Berücksichtigung der noch viel langsameren Bewegung der Blaualgen. Zudem konnte in manchen Fällen beobachtet werden, daß die Fäden sich überwiegend mit ihrer Längsachse in die Lichtrichtung einstellen, was besonders für *Nostoc* und *Anabaena* angegeben wird (PRINGSHEIM 1912a, 1914, DREWS), aber auch bei *Oscillatorien* festgestellt wurde (PIEPER 1915; wenn auch nicht unwidersprochen, vgl. NIENBURG). Damit dürfen nicht die Krümmungen festsitzender *Tolypothrix*-Fäden verwechselt werden, die MANTEN (1948) eingehend untersuchte; hierbei handelt es sich um Wachstumsbewegungen wie bei typischen Tropismen höherer Pflanzen. Über etwaige Beziehungen zwischen solchen Reaktionen und der taktischen Orientierung freibeweglicher Fäden ist noch nichts bekannt.

FUNK (1920, 1923) beschreibt eine Krümmung der Enden langgestreckter Kolonien von *Osc. amphibia* in die Lichtrichtung, die offensichtlich durch Orientierung der einzelnen Fäden zu erklären ist. Da der Autor bei dieser Art topische Ansammlungen von Einzelfäden an der Licht- oder Schattenseite des Kulturgefäßes beobachtete (je nach Beleuchtungsstärke), darf als sicher angenommen werden, daß die genannten Krümmungen hier auf dem gleichen Orientierungsmechanismus wie die Phototaxis beruhen.

Genauer wurde die phototaktisch orientierte Ausbreitung von PIEPER und DREWS untersucht. Der letztgenannte Autor fand bemerkenswerte Unterschiede zwischen *Oscillatoria*, *Phormidium* einerseits und *Anabaena* andererseits, die mit dem Orientierungsmechanismus zusammenhängen (s. unten, S. 359f.); so strahlt *Oscillatoria* allseitig vom Impffleck aus (nach PIEPER in den ersten 2 Std in allen Richtungen gleichmäßig, bedingt durch negative Chemotaxis), wobei allmählich (meist nach einigen Stunden) die Ausbreitung nach der Lichtseite überwiegt,

[1] Das gleiche gilt wohl nach WINOGRADSKY (1887) für eine nicht näher bestimmte *Beggiatoa*-Art.

während bei *Anabaena* sich von vornherein die Fäden nur auf der Lichtseite vom Impfklumpen ablösen — immer unter der Voraussetzung positiver Phototaxis.

Von Interesse ist die Beobachtung von PIEPER an *Osc. formosa*, daß eine 5—10minütige Beleuchtung mit optimaler Beleuchtungsstärke genügt, um nach $2^1/_2$ Std eine asymmetrische Ausbreitung der Kulturen erkennen zu lassen.

Das Aktionsspektrum.

Die Angaben über den wirksamen Spektralbereich gehen weit auseinander. Während nach VERWORN (1889) die Orientierung bei *Glaucothrix* (= *Plectonema*) *gracillima* durch den gesamten sichtbaren Bereich ausgelöst wird, fand DREWS bei Verwendung von Glas- und Interferenzfiltern wirksamere und weniger wirksame Bereiche. Allerdings verhalten sich die einzelnen Arten recht verschieden: Die empfindlich topotaktische *Osc. mougeotii* reagiert mindestens ab 400 mμ bis etwa 730 mμ, wobei der Bereich 500—600 mμ deutlich weniger wirksam ist; die ebenso empfindliche, aber viel träger reagierende *Anabaena variabilis* spricht auf den Bereich 500—670 mμ an, und das weniger empfindliche *Phormidium uncinatum* orientiert sich nicht in Wellenlängen oberhalb 600 mμ (untere Grenze $<$ 400 mμ). Der letzte Fall ist besonders bemerkenswert, weil für die phobische Reaktion von *Phormidium uncinatum* gerade der Bereich oberhalb 600 mμ maximal wirksam ist (s. S. 353). DANGEARD (1927) fand bei einer nicht näher bestimmten *Oscillatoria* stärkste Ansammlung an der lichtseitigen Wand des Kulturgefäßes im Bereich 520 bis 590 mμ; Wellenlängen $<$ 520 mμ waren unwirksam, $>$590 mμ nur schwach wirksam (*l. c.*, S. 120).

Völlig abweichend sind die Ergebnisse von PIEPER, nach denen bei *Osc. formosa* oberhalb 575 mμ in allen Beleuchtungsstärken (soweit sie überschwellig sind) positive, unterhalb 500 mμ stets negative Topophototaxis auftritt, während der Übergangsbereich (500—550 mμ) wie Weißlicht wirkt (positiv in geringen und mittleren, negativ in hohen Beleuchtungsstärken); bestätigt findet PIEPER diese antagonistische Wirkung von Blau und Rot darin, daß Einschalten eines Rotfilters in den Strahlengang die positive Reaktion gegenüber dem ungefilterten Weißlicht verstärkt. Alle diese Daten reichen jedoch nicht aus, um genaue Aktionsspektren aufzustellen, aus denen sich ein Hinweis auf die verantwortlichen Pigmente ergeben würde[1]. Im übrigen wäre wohl bei einer kritischen Nachuntersuchung dieser uneinheitlichen Ergebnisse noch mehr als bisher der Intensitätsfaktor zu berücksichtigen, aber auch eine eventuelle Verunreinigung des monochromatischen Lichtes durch infrarote Strahlung (vgl. auch den Beitrag Chloroplastenbewegung, S. 287).

Der Mechanismus der topotaktischen Reaktion.

DREWS machte die bedeutungsvolle Entdeckung, daß es bei den Blaualgen zwei grundsätzlich verschiedene Typen topotaktischer Orientierung gibt, die im folgenden als *Oscillatoria*-Typ und *Anabaena*-Typ bezeichnet werden sollen. Zwar sind die Ergebnisse noch nicht von anderen Autoren bestätigt worden, doch geben die später zu besprechenden Untersuchungen von NULTSCH an Diatomeen auch den Folgerungen DREWS' erhöhte Sicherheit.

Die von DREWS untersuchten Oscillatoriaceen sind zu keiner aktiven Einstellung in die Lichtrichtung fähig; nur die Fäden, die zufällig mit ihrer Längsachse in der Lichtrichtung liegen oder mit dieser einen Winkel $<45^0$ bilden, bewegen sich auf die Lichtquelle zu. Hierbei sind 2 Fälle zu unterscheiden:

[1] Eine solche genaue Analyse gelang bisher nur im Falle der photo*tropischen* Wachstumskrümmung von *Tolypothrix*, bei der dem β-Carotin eine entscheidende Bedeutung zuzukommen scheint (MANTEN 1948).

Die „unruhigen Fäden" (häufige autonome Umkehr, s. oben, S. 357) werden durch die Lichtrichtung so beeinflußt, daß die Umschaltung der Bewegungsrichtung etwas hinausgezögert wird, wenn sie sich zur Lichtquelle hin bewegen[1], dagegen etwas beschleunigt, wenn sie sich von der Lichtquelle weg bewegen (manchmal wird auch die Geschwindigkeit bei der Bewegung in Lichtrichtung noch etwas beschleunigt und umgekehrt), die „Hinwegstrecke" ist also stets größer als die „Rückwegstrecke". Daraus resultiert eine sehr allmähliche Annäherung an die Lichtquelle. Die „stetigen Fäden" dagegen (die lange Zeit in der gleichen Richtung kriechen), werden durch Licht, das von hinten kommt, innerhalb von 2—5 min zur Umschaltung der Bewegungsrichtung veranlaßt (je größer der Winkel zwischen Lichtrichtung und Bewegungsrichtung ist, desto länger ist möglicherweise die Latenzzeit). Fäden, die quer zur Lichtrichtung kriechen (oder auch schon unter einem Winkel $> 45^0$), können nur dann reagieren, wenn sie im Laufe der Zeit durch zufällige Richtungsänderungen in eine günstigere Lage kommen, d. h. einen spitzeren Winkel mit der Lichtrichtung erreichen; doch führen diese zufälligen Änderungen ebenso oft in ungünstige wie in günstige Lagen, so daß auch umgekehrt einzelne Fäden, die phototaktisch auf die Lichtquelle zu kriechen, allmählich in eine Richtung quer zum Lichteinfall gelangen und so an der phototaktischen Bewegung der übrigen Fäden nicht mehr teilnehmen können. DREWS konnte beobachten, wie auf diese Weise eine Zonierung eintritt, indem die quergestellten Fäden naturgemäß immer mehr hinter den längsgestellten zurückbleiben mußten.

Vielleicht kann hier auch die Erklärung für die eigentümliche „Diaphototaxis" gesucht werden, die PIEPER (1913) bei *Osc. formosa* in bestimmten Beleuchtungsstärken fand; gemeint ist damit eine Anordnung der Fäden quer zur Lichtrichtung, die PIEPER für eine aktive Orientierung hielt und die stets in bestimmten Zonen auftrat.

Im Gegensatz zu den Oscillatoriaceen kommt bei *Anabaena* die Orientierung durch aktive Einstellung in die Lichtrichtung zustande, die Umkehrreaktion spielt dagegen für die Topotaxis hier keine Rolle. Auch bei diesem Objekt sind wieder 2 Fälle zu unterscheiden (DREWS): Fäden, die mit einem Ende voran kriechen (gerade Fäden) und U-förmig gebogene Fäden, die mit der Krümmung voran wandern (U-Fäden). Wird eine Gruppe von geraden Fäden, die parallel in gemeinsamer Gallerte liegen, seitlich beleuchtet, so krümmt sich der Verband allmählich in die Lichtrichtung; am einzelnen Faden läßt sich das weniger klar beobachten als in der Kolonie, in der sich die individuellen Unterschiede ausgleichen. Wird ein gerader Faden nun der Länge nach halbseitig beleuchtet, so wendet er sich wie erwartet deutlich um einige Grade nach der beleuchteten Seite, die Orientierung wird also tatsächlich durch die unterschiedliche Beleuchtung auf Licht- und Schattenseite des Fadens hervorgerufen. Viel exakter erfolgt die Orientierung bei den U-Fäden, die normalerweise die Spitze eines phototaktisch wandernden Stranges bilden. U-Fäden kommen dadurch zustande, daß zwei Fadenabschnitte sich in entgegengesetzter Richtung bewegen; die Bewegung dieser Fadenabschnitte ist so koordiniert, daß der U-Faden seine Gestalt mehrere Stunden lang beibehält. Die Mittellinie des „U" wird durch Regulation der Geschwindigkeit beider Schenkel aktiv in die jeweilige Lichtrichtung (bzw. in die Winkelhalbierende der Richtungen zweier gleichstarker Lichtquellen) eingestellt.

DREWS macht darauf aufmerksam, daß *Oscillatoria* sich unter Rotation um die Längsachse vorwärtsbewegt, *Anabaena* dagegen ohne Rotation, und hält einen kausalen Zusammenhang mit dem Unterschied zwischen *Oscillatoria*-Typ und *Anabaena*-Typ der topischen Orientierung für wahrscheinlich. Dieser Auffassung entsprechen jedoch bis jetzt noch nicht alle Beobachtungen. So wurde aktive Krümmung in die Lichtrichtung von SCHMID an *Symploca muscorum*

[1] Auch HARDER (1918) beobachtete beiläufig einen Einfluß einseitiger Beleuchtung auf die autonome Umkehr (s. unten, S. 361).

beobachtet; dabei wird besonders darauf hingewiesen, daß diese (mehrere Stunden in Anspruch nehmende) Einstellung unter gleichzeitiger dauernder Rotation um die Längsachse vor sich geht. Das gleiche dürfte für *Oscillatoria formosa* gelten, deren Orientierung PIEPER (1915) beschrieb: Zunächst krümmt sich das Vorderende um einige Grade zum Licht, anschließend folgt das Hinterende ruckartig nach und der Faden bewegt sich einige Minuten in der neuen Richtung. Dieser Prozeß wiederholt sich so lange, bis die Bewegungsrichtung mit der Lichtrichtung übereinstimmt. Eine aktive Einstellung teilt schließlich auch VERWORN für *Glaucothrix (Plectonema) gracillima* mit. Diese Organismen würden also nach dem *Anabaena*-Typ reagieren, während umgekehrt *Nostoc punctiforme* (als naher Verwandter von *Anabaena*) offenbar auch nach dem *Oscillatoria*-Typ reagieren kann; jedenfalls gibt HARDER an, daß bei jungen Hormogonien, die häufige autonome Umkehr zeigen, diese Umkehr durch einseitiges Licht unterdrückt werden kann.

Die Reaktionsfähigkeit unter dem Einfluß innerer und äußerer Faktoren.

Die auch hier selbstverständlichen Unterschiede in der Empfindlichkeit verschiedener Arten sind im Falle von *Phormidium uncinatum* und *Oscill. mougeotii* von besonderem Interesse, weil diese beiden Arten sich bezüglich topotaktischer und phobotaktischer Empfindlichkeit gerade entgegengesetzt verhalten (DREWS; vgl. Tabelle 6), ein Befund, der wohl noch dringend einer Bestätigung bedarf.

Tabelle 6.

Objekt	Empfindlichkeitsschwelle in MK (Weißlicht)	
	für die Topotaxis	für die Phobotaxis
Phormidium uncinatum.	35	0,09
Oscillatoria mougeotii. .	0,8	27

Wie auch bei anderen Lichtreaktionen ist die Beleuchtung der Kulturen vor dem Versuch für die Reaktionsfähigkeit von Bedeutung; so sind nach PIEPER dunkel vorkultivierte Pflanzen bei Versuchsbeginn empfindlicher (sofern nicht mit zu starker Beleuchtung gearbeitet wird).

Auch das Substrat kann das Reaktionsvermögen beeinflussen (PRINGSHEIM 1914), und besonders wichtig ist eine Berücksichtigung des Kulturalters, indem die Algen nach PIEPER (1915) am besten in den ersten Stunden nach der Übertragung auf frisches Substrat reagieren und nach VERWORN im Anschluß an phototaktische Verlagerung durch Änderung der Beleuchtungsverhältnisse nicht noch einmal zur Neuorientierung zu bringen sind. Solche Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit können einfach bedingt sein durch unterschiedliche Beweglichkeit; in manchen Fällen ändert sich jedoch auch die Empfindlichkeit bei gleichbleibender Beweglichkeit (PIEPER).

Einen noch nicht näher untersuchten Effekt auf die topische Orientierungsfähigkeit teilt DREWS mit: Wird die schwach positiv reagierende *Oscillatoria limosa* einer UV-Strahlung ausgesetzt, so verhält sie sich anschließend einige Wochen oder Monate negativ phototaktisch.

4. Phototaxis bei Diatomeen.

a) Die Topotaxis.

Ansammlungen von pennaten *Diatomeen* an der lichtzu- oder -abgewandten Seite des Kulturgefäßes, die als topische Phototaxis aufgefaßt werden müssen, wurden von einigen älteren Autoren beschrieben (COHN 1863, MIQUEL 1892). STAHL (1880) und VERWORN (1889) stellten bei niederen Beleuchtungsstärken positive, bei höheren dagegen negative Phototaxis fest[1], und die Stimmung kann wie bei den Flagellaten von der Vorbelichtung abhängig sein, indem eine *Stauroneis*-Art normalerweise ausschließlich negativ reagiert, nach 14tägiger starker Vorbelichtung jedoch je nach Beleuchtungsstärke positiv oder negativ (VERWORN). In den Versuchen RICHTERS (1903) wird der Reaktionssinn offenbar durch die Kulturbedingungen beeinflußt (positive Reaktion bei Impfung auf Agarplatten, negative in Stichkulturen); vgl. hierzu die Beobachtungen von HALLDAL (s. S. 341).

[1] Die Zweifel RICHTERS (1903) an der Existenz negativer Reaktionen sind durch die Kritik BUDERS an den diesbezüglichen Auffassungen von CHMIELEVSKY (1904) hinfällig geworden.

Nach VERWORN ist nur der kurzwellige Anteil der sichtbaren Strahlung wirksam. HEIDINGSFELD (1943) und NULTSCH (1956) konnten die Grenzen genauer festlegen: Positive Phototaxis von *Navicula Buderi*, *Amphora montana* und drei *Nitzschia*-Arten wird durch Wellenlängen unter 550 mμ hervorgerufen, die negative von *Navicula radiosa* unterhalb 480 mμ. Die Grenze nach dem UV ist nicht bekannt.

Nachdem schon STAHL (1880) bei *Navicula* beobachtet hatte, daß eine aktive Einstellung in die Lichtrichtung nicht erfolgt, sondern die Pflanze sich im Laufe der Hin- und Herbewegung der Lichtquelle immer mehr nähert, studierte jetzt NULTSCH die Mechanik der topotaktischen Orientierung sehr eingehend. Danach entspricht der „*Navicula*-Typ" völlig dem „*Oscillatoria*-Typ" der Blaualgen mit unruhigen Fäden (s. S. 359f.). Komplizierter ist der „*Nitzschia*-Typ", bei dem die Bewegung bogenförmig verläuft; hauptsächlich scheint hier die Annäherung an die Lichtquelle so zustandezukommen, daß die Bewegungsabschnitte in Lichtrichtung weniger stark gekrümmt sind als in anderen Richtungen, so daß in diesem Falle die einmal eingeschlagene Richtung länger beibehalten werden kann (Abb. 20). Da bei *Nitzschia* das Ausmaß der Bahnkrümmung davon abhängt, ob die Zelle mit dem Kiel oder mit der Seite auf der Unterlage gleitet, wäre es denkbar, daß die Beleuchtungsverhältnisse an den entgegengesetzten Seiten einer Zelle darüber entscheiden, welche Lage die Zelle einnimmt. Diese Betrachtungsweise ist jedoch stark idealisiert; denn im Gegensatz zu *Navicula* wird die „günstige" Bewegungsrichtung oder Form der Bewegungsbahnen durchaus nicht einigermaßen gesetzmäßig beibehalten oder angestrebt, sondern lediglich bei einer Beobachtung über längere Zeitabschnitte hinweg kommt eine solche Bevorzugung in gewissem Ausmaße statistisch zum Ausdruck. Das gleiche gilt für weitere Unterschiede in dem sehr komplizierten Bewegungsverlauf, die der Organismus in den Dienst der topotaktischen Orientierung stellen kann. Ein steuernder Einfluß der Lichtrichtung ist also auch beim *Nitzschia*-Typ nicht festzustellen.

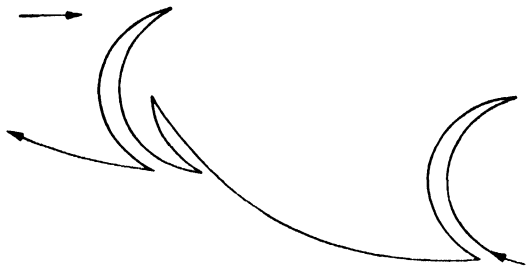


Abb. 20. Topische Phototaxis bei *Diatomeen*. Schematisierte Bewegungsbahn einer *Nitzschia* bei einseitig einfallendem Licht (Pfeil). (Nach NULTSCH 1956.)



Abb. 21. Topische Phototaxis bei *Diatomeen*. Schematisierte Bewegungsbahn einer *Amphora* bei einseitig einfallendem Licht (Pfeil). (Nach NULTSCH 1956.)

Erwähnt sei schließlich noch der „*Amphora*-Typ", der dem *Navicula*-Typ ähnlich ist, bei dem jedoch die Zelle vor jeder Bewegungsumkehr aus der Richtung ausschert (Abb. 21); hier könnte der Eindruck entstehen, als ob ein primitiver Steuermechanismus mit im Spiel ist. Doch kann dieser hypothetische Steuermechanismus nicht verhindern, daß die „richtige" Bewegungsrichtung immer wieder verlassen wird. Auch die Beobachtung MEINHOLDS (1911), daß manche Arten sich bei mittlerer Beleuchtungsstärke senkrecht zur Lichtrichtung, bei hoher jedoch in die Lichtrichtung einstellen, scheint auf gewisse Möglichkeiten der Steuerung zu deuten und legt zudem rein äußerlich einen Vergleich mit der Chloroplastendrehung von *Mougeotia* nahe.

b) Die Phobotaxis.

Phobische Reaktionen sind bei den *Diatomeen* wegen der häufigen autonomen Umkehrreaktionen am einzelnen Individuum nicht immer leicht zu erkennen; doch konnte NULTSCH in Lichtfallenversuchen feststellen, daß eine Umkehr nach

Überschreiten der Licht- bzw. Schattengrenze zumeist dann erfolgt, wenn die Zelle durchschnittlich zu $^1/_2$—$^1/_1$ ihrer Länge ins Licht (bzw. Dunkel) eingetaucht ist („durch Licht bzw. Dunkel induzierte vorzeitige Umkehr").

Bemerkenswerterweise stimmt somit die Reaktion sehr genau mit der von METZNER (1919) beobachteten „induzierten phobischen Phototaxis" einer kleinen *Navicula* überein, die normalerweise auf plötzliche Beleuchtung nicht reagiert, nach Zusatz geringer Mengen von Eosin, Erythrosin oder Methylenblau zum Kulturmedium jedoch typische Schreckbewegungen ausführt, sobald die Zelle zu $^1/_2$—$^2/_3$ ihrer Länge in den beleuchteten Bereich hineingefahren ist. Entsprechend den Verhältnissen bei Cyanophyceen konnte NULTSCH auch bisweilen eine *unvollständige* Schreckreaktion beobachten, indem die Zelle nach dem Stillstand die Bewegung in der alten Richtung wieder aufnahm.

Das Aktionsspektrum der phobischen Reaktionen ist komplizierter als das der topischen. Zunächst stimmt es im kurzwelligen Bereich mit diesem überein, doch kommt hinzu, daß auch im langwelligen Bereich Ansammlungen in der Lichtfalle bzw. Entleerungen derselben zu beobachten sind. Während jedoch im Blaulicht „randscharfe" Ansammlungen bzw. Entleerungen entstehen, die unbedenklich als direkte Lichtwirkungen aufgefaßt werden können, bilden die Ansammlungen innerhalb oder außerhalb der Lichtfalle bei Verwendung von Rotlicht (550 bis 700 mμ) zum Teil unscharfe Ränder aus und fehlen völlig, wenn O_2 im Überschuß vorhanden ist. Hier scheint also einerseits Aërotaxis gegenüber Sauerstoff im Spiel zu sein, die zu einer Ansammlung an den Stellen führt, an denen belichtete Organismen photosynthetisch O_2 produzieren (Ansammlung innerhalb der Lichtfalle, positive „Phototaxis"), während andererseits die negative „Phototaxis" im Rotlicht (Ansammlung außerhalb der Lichtfalle) mit der schon lange bekannten Tatsache erklärt werden könnte, daß die Diatomeen für ihre Bewegung besonders stark vom Vorhandensein von Sauerstoff abhängig sind, so daß sie unter ungünstigen Belüftungsverhältnissen nur beweglich sind, wenn sie Photosynthese durchführen können (ENGELMANN 1882); diese „aërokinetische" Entleerung der Lichtfalle würde somit in Parallele stehen zu der für *Oscillatoria mougeotii* beschriebenen photokinetischen Entleerung.

Entsprechend den auf S. 358 geschilderten Verhältnissen bei *Oscillatoria amphibia* gibt FUNK (1923) an, daß Kolonien von *Homoiocladia* sich bei überoptimaler Beleuchtung zusammenziehen und daß das gleiche bei *Bacillaria paradoxa* gerade umgekehrt bei Verdunkelung erfolgt. In all diesen Fällen wird die Kontraktion auch durch mechanische Reizung ausgelöst.

c) Photokinese.

Außer der „photokinetischen Wirkung", die auf die photosynthetische O_2-Produktion und damit auf Aërokinese zurückgeführt werden kann, scheint es auch echte Photokinese zu geben; denn NULTSCH konnte das Licht nicht völlig durch reichliche Belüftung ersetzen. Eine auffallende Photokinese, verbunden mit Phototaxis, beobachteten LEGLER und SCHINDLER (1940); bei heller Durchleuchtung des Gesichtsfeldes im Mikroskop wurden auch die Individuen negativ phototaktisch, die vorher unbeweglich waren. Farblose, d. h. plastidenfreie Diatomeen *(Nitzschia leucosigma* und *N. putrida)* zeigen dagegen weder phototaktische noch photokinetische Reaktionen (BENECKE), obwohl sie grundsätzlich Lichtreize perzipieren und mit Reizplasmolyse beantworten können.

5. Phototaxis bei Conjugaten.

a) Desmidiales.

Die Pflanzen dieser Conjugaten-Gruppe bewegen sich bekanntlich durch Ausscheiden von Gallerte ausschließlich auf festem Substrat (KLEBS 1885), wobei 2 Fälle[1] zu unterscheiden sind: Die meisten Desmidiales sitzen dem Substrat

[1] Auf diese beiden Typen hat ADERHOLD (1888) die ursprünglich von KLEBS aufgestellten 4 Typen reduziert.

stets mit dem gleichen Zellpol auf und scheiden an diesem Pol Gallerte ab, wodurch eine langsam gleitende Bewegung zustande kommt (*Pleurotaenium*-Typ); dabei bildet gewöhnlich die jüngere Zellhälfte den freien Pol (BRAUN 1850, KLEBS). *Closterium moniliforme* dagegen legt nach einer gewissen Zeit den bis dahin freien Zellpol dem Substrat auf, beginnt an diesem mit der Gallertabscheidung und erhebt den anderen Pol über das Substrat. Nach diesem „*Closterium*-Typ" reagieren vermutlich auch andere stark gekrümmte *Closterien*. Hier ist offenbar ein periodischer Wechsel einer Zellpolarität im Spiel, der nach STAHL alle 6—8 min (33° C) bzw. alle 15—35 min (17° C) erfolgt[1].

Unabhängig von diesen Unterschieden im Bewegungsmodus besteht die Wirkung einseitigen Lichtes in beiden Fällen darin, daß das freie Ende sich in Richtung der Lichtstrahlen stellt, wodurch bei *Closterium* ohne weiteres die Richtung des Überschlagens (der „Purzelbäume") gegeben ist, während bei *Pleurotaenium* das Rutschen offenbar auch nur in einer bestimmten Richtung in bezug auf den Zellbau erfolgen kann. Die Einstellung der Zelle in die Lichtrichtung ist also das wesentliche Moment bei der Analyse der Phototaxis dieser Formen.

Wie diese Einstellung jedoch zustande kommt, wissen wir nicht; ob das ausgiebige Kreisen, das die Zelle mit ihrem freien Ende vollführt, in einer kausalen Beziehung zum Orientierungsmechanismus steht, ist noch nicht untersucht worden.

Die Einstellung der Zelle bezieht sich nach ADERHOLD nur auf die Projektion der Lichtrichtung auf die Substratebene, unabhängig vom Einfallswinkel des Lichtes zum Substrat; entsprechend wird das Ausmaß der Erhebung des freien Endes (der Erhebungswinkel) nicht durch den Einfallswinkel des Lichtes bestimmt, wie STAHL meinte, sondern scheint artspezifisch festgelegt zu sein (ADERHOLD, KLEBS 1885).

Nur unter extremen Bedingungen macht *Closterium* hiervon eine Ausnahme, indem nach STAHL bei Beleuchtung senkrecht von unten das freie Ende sich dem Substrat auflegt (also dem Lichte zukehrt), das bisherige Substratende jedoch sich vom Lichte weg vom Substrat erhebt. Der periodische Wechsel des Substratpoles bewirkt in diesem Falle dann nur einen Wechsel der Auflagestelle ohne gerichtete Ortsbewegung.

In intensivem Lichte tritt bei den meisten Formen negative Phototaxis auf, die im Prinzip wohl ebenso verläuft wie die positive, nur mit umgekehrtem Vorzeichen (ADERHOLD); die Ansicht STAHLS, daß die *Closterien* in diesem Falle mit ihrer Längsachse senkrecht zum Lichteinfall stehen, ist nach ADERHOLD darauf zurückzuführen, daß diesem Autor noch nicht der artspezifische „Eigenwinkel" der Erhebung über das Substrat bekannt war. Eine Einstellung besonderer Art, die STAHL für *Micrasterias* angibt, wird von ADERHOLD bestritten, daß nämlich bei schwacher Beleuchtung die Zelle ihre Breitseite dem Lichte zukehrt, bei starker Beleuchtung dagegen die Schmalseite (vgl. hierzu die entsprechenden Beobachtungen an Diatomeen auf S. 362).

Die Beleuchtungsstärke, bei der ein Umschlagen von positiver zu negativer Phototaxis erfolgt, ist wie in den bisher besprochenen Fällen von inneren und äußeren Faktoren abhängig. Das gleiche gilt für die Reaktionsfähigkeit, die z. B. reservestoffreichen Zellen völlig abgehen kann; aber auch reaktionsfähige Individuen weisen einen Wechsel von starker und schwacher Bewegungsfreudigkeit auf, der vielleicht durch den Materialverbrauch bei der Gallertabscheidung bedingt ist (KLEBS, ADERHOLD). Am schnellsten und exaktesten orientieren sich die langgestreckten Formen, während z. B. bei *Micrasterias rotata* nur nach sehr langer Beobachtungszeit eine schwache Reaktion erkennbar wird. Bemerkenswert ist der Befund von PRINGSHEIM (1912c), daß auch in Agar eingeschlossene Desmidiaceen sich bewegen und sich phototaktisch orientieren können.

[1] Mit großer Skepsis sei die Beobachtung ADERHOLDS wiedergegeben, daß *Micrasterias rotata* bisweilen wie ein Zahnrad auf dem Substrat rollt.

Die Leistungsfähigkeit der phototaktisch orientierten Bewegung sei gekennzeichnet durch die Angabe, daß im günstigsten Falle *Closterium aerosum* in 30 sec 112 μ zurücklegte (*Pleurotaenium*-Typ; KLEBS), während langsam reagierende Formen (*Cosmarium, Euastrum, Staurastrum*) in einer Stunde nur um 20—170 μ vorwärtskamen (ADERHOLD). Empfindliche Arten verschwinden bei Besonnung innerhalb einer Stunde im Schlamm und kommen im Verlaufe eines halben Tages wieder hervor, wenn die Sonne durch diffuses Licht ersetzt wird.

b) Zygnemales.

Spirogyra-Arten krümmen sich phototropisch in die Lichtrichtung. Da sie auch in gewissem Ausmaße zu freier Ortsbewegung in Richtung ihrer Längsachse befähigt sind, kann daraus eine phototaktische Bewegung resultieren, die bei niederen Beleuchtungsstärken positiv, bei hohen dagegen negativ ist (OLTMANNS 1892, WINKLER 1902). Dabei können Strecken von 30—40 cm zurückgelegt werden (die hierzu erforderliche Zeit gibt WINKLER leider nicht an). In „optimaler Beleuchtungsstärke" (die also weder positive noch negative Phototaxis auslöst) sollen sich die Fäden senkrecht zur Lichtrichtung einstellen (OLTMANNS). WINKLER rechnet damit, daß grundsätzlich gleiche Verhältnisse bei *Zygnema* und *Mougeotia* vorliegen.

Die Ortsbewegungen (die stets an den Kontakt mit einem Substrat gebunden sind) werden auf Krümmungen einzelner Zellen zurückgeführt (WINKLER), die ihrerseits durch wechselweise ungleiches Wachstum antagonistischer Flanken erklärt werden können (HOFMEISTER 1874, OLTMANNS, WINKLER).

6. Phototaxis bei Myxomyceten.

Über die Phototaxis von Myxomyceten-Plasmodien liegen nur vereinzelte Untersuchungen vor. Eine negative Phototaxis dürfte nach BARANETZKY (1876) und STAHL (1884) für einige Arten als sicher nachgewiesen gelten (*Aethalium septicum, Didymium Libertianum, Did. spec., Physarum spec.*), wobei nur die kurzwellige Strahlung wirksam ist (BARANETZKY). Dagegen konnten die Angaben über positive Phototaxis (HOFMEISTER 1867 für Arten mit dünnflüssigen Plasmodien, STRASBURGER 1878 für schwache Beleuchtung oder ältere Plasmodien, die zur Fruchtkörperbildung übergehen) bisher nicht eindeutig bestätigt werden, da die Bewegung der Plasmodien auch durch eine Anzahl anderer Faktoren gerichtet werden kann (STAHL 1884). Im Gegenteil fand STAHL in allen Fällen, in denen überhaupt noch eine Empfindlichkeit vorhanden war, stets negative Reaktion, auch in geringsten Beleuchtungsstärken.

Dagegen gibt OLIVE (1902) für die von ihm untersuchten Acrasieen *Dictyostelium* und *Polysphondylium* an, daß die zur Fruchtkörperbildung schreitenden Pseudoplasmodien positiv phototropisch (bezogen auf das Pseudoplasmodium als Ganzes) bzw. phototaktisch (bezogen auf die einzelnen Amoeben) reagieren, so daß die Richtung, in der sich der Fruchtkörper erhebt, eine Resultante zwischen dieser Lichtwirkung und dem Bestreben ist, senkrecht vom Substrat weg zu wachsen. Pseudoplasmodien von *Dict. discoideum*, die vor der Fruchtkörperbildung noch auf dem Substrat kriechen, sind auch in diesem Stadium positiv phototaktisch; da hierbei alle Wellenlängen zwischen 400 und 700 mμ wirksam sind und diese Art zudem thermotaktisch schon auf einen Temperaturgradienten von 0,05°/cm reagiert, nehmen BONNER und Mitarbeiter (1950) an, daß die einseitige Beleuchtung über eine ungleiche Erwärmung wirkt. Ob dies auch für die Acrasieen von OLIVE zutrifft, kann noch nicht entschieden werden. Bei den zu Beginn dieses Kapitels aufgeführten Myxomyceten-Plasmodien liegt sicher eine echte Lichtwirkung vor, wie die spektrale Empfindlichkeitsverteilung zeigt.

7. Abschließende Betrachtungen über topische und phobische Phototaxis.

Die topische Phototaxis im Sinne unserer Definition (vgl. S. 319) zeigt in den verschiedenen Pflanzengruppen eine Vielfalt der Orientierungsmechanismen. Das primitivste Verhalten liegt wohl vor, wenn das Licht lediglich darüber bestimmt, welcher der beiden gleichberechtigten Pole des Organismus bei der Bewegung vorangeht, sofern die Längsachse zufällig gerade ungefähr mit der Lichtrichtung übereinstimmt. Eine Einstellung der Längsachse in die Lichtrichtung

ist der Pflanze jedoch nicht möglich und ebensowenig ein aktives Beibehalten dieser Richtung (*Oscillatoria*- und *Navicula*-Typ; vgl. S. 359 u. 362). Wenn solche Formen zugleich auch phobotaktisch empfindlich sind, ist die *Reaktion* in beiden Fällen die gleiche (Bewegungsumkehr), der *Reizanlaß* jedoch grundsätzlich verschieden: Hinreichend lange dauernde Belichtung entgegengesetzt zur Bewegungsrichtung führt zur topischen Umkehr, plötzliche Verdunkelung des augenblicklichen Vorderendes dagegen führt zur phobischen Umkehr; daß zudem die Aktionsspektren sich grundsätzlich unterscheiden können, wurde am Beispiel des *Phormidium uncinatum* gezeigt; S. 359.

Als eine gewisse Andeutung eines Steuervermögens kann das Verhalten des *Nitzschia*-Types aufgefaßt werden, indem die Zelle bei „richtiger" Lage zur Lichtquelle mit ihrer Längsachse länger in der gleichen Richtung bleiben kann als in „falscher" Lage, in der die Richtung schneller geändert wird (vgl. S. 362). Auch beim *Amphora*-Typ könnte ein primitives Steuervermögen vorliegen (S. 362), das jedoch noch näher untersucht werden müßte.

Einer aktiven Einstellung in die Reizrichtung begegnen wir dann beim *Anabaena*-Typ. Die Orientierung wird hier offenbar durch dauernde Absorptionsdifferenzen zwischen den beiden Flanken des Fadens bewirkt, der Reiz trifft also verschiedene reizempfindliche Stellen des Körpers mit verschiedener Intensität, aber zeitlich konstant (vgl. S. 360). Damit wäre bei diesen Organismen allein die Voraussetzung erfüllt, die zur Bezeichnung „Topotaxis" in dem von der *Primärwirkung* ausgehenden Sinne berechtigen würde („Eutopotaxis" nach METZNER 1923).

Euglena schließlich orientiert sich nach einem anderen Prinzip, indem nur eine streng lokalisierte Stelle reizempfindlich ist, deren Lage durch den asymmetrischen Bau der Zelle und ihre Rotation um die Längsachse jedoch ständig wechselt, so daß dieser Flagellat während der Bewegung gewissermaßen abwechselnd ein rechtes und linkes „Auge" hat. Entsprechend muß der Reiz in einem ständigen Intensitätswechsel der Beleuchtung bestehen; hier ist also der *Reizanlaß* der gleiche wie bei der Phobotaxis, während die topische Teil*reaktion* sich von der phobischen Reaktion wenigstens graduell unterscheidet.

Die koloniebildenden Flagellaten (z. B. *Volvox*) sind zwar auf entgegengesetzten Seiten lichtempfindlich wie die *Anabaenen*, infolge der ständigen Achsendrehung liegen die Verhältnisse jedoch auch hier so wie bei den einzelligen Flagellaten, so daß eine Orientierung theoretisch schon zustande kommen müßte, wenn alle Zellen der Kolonie bis auf eine ihre Bewegung einstellen würden; durch das Zusammenwirken aller Zellen wird jedoch die Wirksamkeit des Steuermechanismus bedeutend erhöht. Zurückgreifend auf die Anfang des Jahrhunderts heftig umstrittene Frage, ob für die topotaktische Orientierung eine *kontinuierliche* Reizung notwendig ist, für die das Reizmengengesetz gilt ($J \cdot t$; z. B. BANCROFT 1913), oder ob der *Intensitätswechsel* der Beleuchtung $\left(\frac{dJ}{dt}\right)$ ausschlaggebend ist (JENNINGS 1910, MAST 1914), dürfen wir vielleicht sagen, daß der *Anabaena*-Typ mittels kontinuierlicher Reizung orientiert wird, während für den *Euglena*-Typ die Intensitätswechseltheorie gilt.

Phobische Reaktionen begegnen uns nicht in gleicher Mannigfaltigkeit, doch treten auch hier bemerkenswerte Unterschiede auf, insbesondere wenn wir noch die an anderer Stelle besprochenen Bakterien[1] in die Betrachtung einschließen. Der Reizanlaß ist naturgemäß überall der gleiche. Die Reaktion ist abhängig von den Polaritätsverhältnissen des Organismus, d. h. davon, ob es eine festgelegte Vorn-Hinten-Polarität gibt oder ob diese jeweils nur von der Bewegung temporär

[1] Vgl. den Beitrag von CLAYTON, S. 371 dieses Bandes.

induziert wird. Im ersten Falle bleibt eine phobische Umkehr nicht auf die Dauer bestehen, sondern wird nach einiger Zeit autonom wieder von einer Bewegung in der alten Richtung abgelöst *(Chromatium)*, oder es findet überhaupt keine Umkehr, sondern nur eine vorübergehende Richtungsabweichung der Bewegung statt *(Euglena)*. Im zweiten Falle *(Oscillatoria, Navicula)* besteht die phobische Reaktion in einer einfachen Umkehr der Bewegung und damit zugleich der temporären Polarität. Daß diese Umkehr nicht ein notwendiger Bestandteil der phobischen Reaktion ist, geht aus den Untersuchungen an *Nostoc* hervor (vgl. S. 354f.).

Der Gedanke liegt nahe, daß es eine primäre phobische Reaktion gibt, die für alle Fälle gültig ist, nämlich den Bewegungsstillstand, während die erwähnten Unterschiede erst einen akzessorischen Prozeß betreffen, der die Art der Wiederaufnahme der Bewegung bestimmt und vom Bau des Organismus abhängig ist. Doch weist MANTEN auf grundsätzliche Unterschiede zwischen den phobischen Reaktionen der Purpurbakterien einerseits, der Flagellaten andererseits hin: Während bei jenen die Phobotaxis in ursächlichem Zusammenhange mit der Photosynthese zu stehen scheint, laufen bei den Flagellaten beide Vorgänge mit Sicherheit über ganz verschiedene Systeme[1]. Die phobische Phototaxis der Cyanophyceen könnte nach diesem Kriterium vielleicht an die der Purpurbakterien angeschlossen werden. Andererseits besteht aber eine Gemeinsamkeit zwischen Flagellaten und Purpurbakterien darin, daß bei höheren Beleuchtungsstärken negativ phobische Reaktion an die Stelle der positiven treten kann (vgl. SCHLEGEL 1956), während bei Cyanophyceen eine solche Reaktionsumkehr bis jetzt noch nicht beobachtet wurde.

Literatur.

ADERHOLD, R.: Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jena. Z. Naturwiss. **22** (N. F. **15**), 310—342 (1888).

BANCROFT, F. W.: The mechanism of the galvanotropic orientation in *Volvox*. J. of Exper. Zool. **4**, 157—163 (1907). — Heliotropism, differential sensibility and galvanotropism in *Euglena*. J. of Exper. Zool. **15**, 383—428 (1913). — BARANETZKI, J.: Influence de la lumière sur les Plasmodia des *Myxomycètes*. Mém. Soc. des Sci. nat. Cherbourg **19**, 321—359 (1876). — BENECKE, W.: Über farblose *Diatomeen* der Kieler Föhrde. Jb. wiss. Bot. **35**, 535 (1900). — BLUM, H. F., and D. L. FOX: Light responses in the brine Flagellate Dunaliella salina with respect to wave length. Univ. Calif. Publ. Physiol. **8**, 21—30 (1933). — BOLTE, E.: Über die Wirkung von Licht und Kohlensäure auf die Beweglichkeit grüner und farbloser Schwärmer. Jb. wiss. Bot. **59**, 287—324 (1920). — BONNER, J. T., W. W. CLARKE, CH. L. NEELY and M. K. SLIFKIN: The orientation to light and the extremely sensitive orientation to temperature gradients in the slime mold *Dictyostelium discoideum*. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **36**, 149—158 (1950). — BRAUN, A.: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Freiburg i. Br. 1850. — BRUCE, V. G., and C. S. PITTENDRIGH: Temperature independence in a unicellular „clock". Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. **42**, 676—682 (1956). — BRUCKER, W.: Beiträge zur Kenntnis der Phototaxis grüner Schwärmzellen. Arch. Protistenkde **99**, 294—327 (1954). — BUDER, J.: Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktion auf Lichtreize. Pringsh. Jb. wiss. Bot. **56**, 529—584 (1915). — Zur Kenntnis phototaktischer Richtungsbewegungen. Jb. wiss. Bot. **58**, 105—220 (1917). — BÜNNING, E., u. I. GÖSSEL: Mündl. Mitteilung. — BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDERHÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktionen von *Euglena*. Arch. Mikrobiol. **24**, 80—90 (1956). — BÜNNING,

[1] Diese völlige Unabhängigkeit zwischen Phototaxis und Photosynthese bei grünen Formen kommt z. B. zum Ausdruck in dem völligen Fehlen quantitativer Beziehungen. So erreicht nach HAXO und CLENDENNING (1953) die phototaktische Orientierungsgeschwindigkeit von *Ulva*-Gameten bereits bei einer Beleuchtungsstärke von etwa 100 f. c. ihre Sättigung, während der Kompensationspunkt der Photosynthese bei 1500 f. c. und deren Sättigungsbereich oberhalb 2000 f. c. liegt. Doch sind derartige Feststellungen mit Weißlicht in Anbetracht der völlig verschiedenen Aktionsspektren von Phototaxis und Photosynthese kaum noch notwendig.

E., u. M. TAZAWA: Über die negativ-phototaktische Reaktion von *Euglena*. Arch. Mikrobiol. **27**, 306—310 (1957).

CHADEFAUD, M., et L. PROVASOLI: Une nouvelle Euglène graciloide: *Euglena gracilis* Klebs var. *urophora* n. var. Archives de Zool. **80**, 55—60 (1939). — CHMIELEVSKY, V.: Über Phototaxis und die physikalischen Eigenschaften der Kulturtropfen. Beih. bot. Zbl. **16**, 53—66 (1904). — CLAYTON, R.: Patterns of accumulation resulting from taxes and changes in motility of micro-organisms. Arch. Mikrobiol. **1957**. — COHN, F.: Über eine neue Gattung aus der Familie der Volvocinen. Z. wiss. Zool. **4**, 77—116 (1853). — Verhalten der grünen mikroskopischen Pflanzen und Thiere zum Lichte. Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur **41**, 102—105 (1863).

DANGEARD, P.-A.: Les Spectrogrammes en physiologie végétale. Bull. Soc. bot. France **57**, 91—93 (1910). — Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne et les questions qui s'y rattachent. Botaniste **19**, 1—422 (1927). — Le déterminisme des mouvements chez les organismes inférieurs. Ann. de Protistol. **1**, 3 (1928). — DREWS, G.: Die phototaktischen Reaktionen einiger *Cyanophyceen*. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 259—262 (1957). — DUYSENS, L. N. M.: Transfer of excitation energy in photosynthesis. Diss. Utrecht 1952.

ENGELMANN, TH. W.: Zur Biologie der Schizomyzeten. Pflügers Arch. **26**, 537—545 (1881). — Über Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pflügers Arch. **29**, 387—400 (1882). — Bacterium photometricum. Pflügers Arch. **30**, 95—124 (1883).

FAMINTZIN, A.: Die Wirkung des Lichts auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Jb. wiss. Bot. **6**, 1—44 (1867). — FECHNER, R.: Die Chemotaxis der *Oscillarien* und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Z. Bot. **7**, 289—364 (1915). — FISCHER, A.: Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. Pringsh. Jb. wiss. Bot. **13**, 286—371 (1882). — FUNK, G.: Über das Verhalten der *Oscillatoria amphibia* Ag. im Kolonieverband. Ber. dtsch. bot. Ges. **38**, 267—274 (1920). — Über Bewegungen der Kolonien von *Oscillatoria amphibia* Ag. Beih. bot. Zbl. **39** (I), 257—320 (1923).

GÖSSEL, I.: Über das Aktionsspektrum der Phototaxis chlorophyllfreier *Euglenen* und über die Absorption des Augenflecks. Arch. Mikrobiol. **27**, 288—305 (1957).

HÄMMERLING, J.: Zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung verschiedener Dasycladaceen. Arch. Protistenkde **97**, 7—56 (1944). — HALLDAL, P.: Importance of calcium and magnesium ions in phototaxis of motile green algae. Nature (Lond.) **179**, 215—216 (1957). — Action spectra of phototaxis and related problems in Volvocales, *Ulva*-Gametes and Dinophyceae. Physiol. Plantarum (Copenh.) **11**, 118—153 (1958). — HAMBURGER, C.: Studien über *Euglena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. **1911**, 4. Abh. — HANSGIRG, A.: Neue Beobachtungen über die Bewegungen der Oscillarien. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag, Sitzgsber. vom 9. Juni 1882. Ref. Bot. Zbl. **12**, 361 (1882). — HARDER, R.: Über die Bewegung der Nostocaceen. Z. Bot. **10**, 177—244 (1918). — Über die Reaktionen freibeweglicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Z. Bot. **12**, 353—462 (1920). — HARTMANN, M.: Allgemeine Biologie, 4. Aufl. Stuttgart 1953. — HARTSHORNE, J. N.: The function of the eyespot in *Chlamydomonas*. New Phytologist **52**, 292—297 (1953). — HAXO, F. T., and K. A. CLENDENNING: Photosynthesis and phototaxis in *Ulva lactuca* gametes. Biol. Bull. **105**, 103—114 (1953). — HAYE, A.: Über den Exkretionsapparat bei den Protisten, nebst Bemerkungen über einige andere feinere Strukturverhältnisse der untersuchten Arten. Arch. Protistenkde **70**, 1—86 (1930). — HEIDINGSFELD, J.: Phototaktische Untersuchungen an *Navicula radiosa*. Diss. Breslau 1943. (Unveröffentlicht, zit. nach NULTSCH 1956.) — HOFMEISTER, W.: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Über die Bewegungen der Fäden der *Spirogyra princeps*. Jhefte Ver. vaterl. Naturkde Württemberg **30**, 211—226 (1874). — HOLMES, S. J.: Phototaxis in *Volvox*. Biol. Bull. **4**, 319—326 (1903).

JACOBSEN, H. C.: Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. Z. Bot. **2**, 145—188 (1910). — JAFFE, L.: Effect of polarized light on polarity of Fucus. Science (Lancaster, Pa.) **123**, 1081—1082 (1956). — JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. Deutsch von E. MANGOLD. Leipzig u. Berlin 1910.

KLEBS, G.: Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Zbl. **5**, 353—367 (1885). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

LAURENS, H., and H. D. HOOKER: Studies on the relative physiological value of spectral lights. J. of Exper. Zool. **30**, 345—368 (1920). — LEGLER, F., u. H. SCHINDLER: Zentrifugierungsversuche an Diatomeenzellen. Protoplasma (Wien) **33**, 469—473 (1940). — LINDEMANN, E.: Peridineae. In ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 2, S. 3—104 Leipzig 1928. — LOEB, J.: Über die Erregung von positivem Heliotropismus durch Säure, insbesondere Kohlensäure, und von negativem Heliotropismus durch ultraviolette Strahlen. Pflügers Arch. **115**, 564—581 (1906). — LUNTZ, A.: Untersuchungen über die Phototaxis. I. Die absoluten Schwellenwerte und die relative Wirksamkeit von Spektralfarben bei grünen und farblosen Einzelligen. Z. vergl. Physiol. **14**, 68—92 (1931a). — II. Lichtintensität und Schwimmgeschwindigkeit bei *Eudorina elegans*. Z. vergl.

Physiol. **15**, 652—678 (1931b). — III. Die Umkehr der Reaktionsrichtung bei starken Lichtintensitäten und ihre Bedeutung für eine allgemeine Theorie der photischen Reizwirkung. Z. vergl. Physiol. **16**, 204—217 (1932). — Über die Regulation der Reizbeantwortung bei koloniebildenden grünen Einzelligen (Versuche an *Synura* Petersenii Korsh. und *Eudorina elegans*). Arch. Protistenkde **86**, 90—112 (1935).

MAINX, F.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. I. Morphologische Beobachtungen, Methoden und Erfolge der Reinkultur. Arch. Protistenkde **60**, 305—354 (1927a). — II. Untersuchungen über die Ernährungs- und Reizphysiologie. Arch. Protistenkde **60**, 355—414 (1927b). — Untersuchungen über den Einfluß von Außenfaktoren auf die phototaktische Stimmung. Arch. Protistenkde **68**, 105—176 (1929). — MAINX, F., u. H. WOLF: Reaktionsintensität und Stimmungsänderung in ihrer Bedeutung für eine Theorie der Phototaxis. Arch. Protistenkde **93**, 105—120 (1940). — MANTEN, A.: Phototaxis, Phototropism and Photosynthesis in Purple Bacteria and Blue-green Algae. Diss. Utrecht 1948. — MANTON, I.: Observations with the electron microscope on the internal structure of the zoospore of a brown alga. J. of Exper. Bot. 8, 294—303 (1957). — MANTON, I., and B. CLARKE: Observations with the electron microscope on the internal structure of the spermatozoid of *Fucus*. J. of Exper. Bot. **7**, 416—432 (1956). — MASSART, J.: Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe. Biol. Zbl. **22**, 9, 41, 65 (1902). — MAST, S. O.: Orientation in *Euglena* with some Remarks on Tropisms. Biol. Zbl. **34**, 641—664 (1914). — The process of orientation in the colonial organism, *Gonium pectorale*, and a study of the structure and function of the eyespot. J. Exper. Zool. **20**, 1—12 (1916). — The relation between spectral color and stimulation in the lower organisms. J. Exper. Zool. **22**, 472—528 (1917). — Effects of chemicals on reversion in orientation to light in the colonial form, *Spondylomorum quaternarium*. J. of Exper. Zool. **26**, 503—520 (1918). — Reversion in the sense of orientation to light in the colonial forms, *Volvox globator* and *Pandorina morum*. J. of Exper. Zool. **27**, 367—390 (1919). — Reactions to light in *Volvox*, with special reference to the process of orientation. Z. vergl. Physiol. **4**, 637—685 (1926). — Structure and function of the eye-spot in unicellular and colonial organisms. Arch. Protistenkde **60**, 197—220 (1927a). — Reversal in photo-orientation in *Volvox* and the nature of photic stimulation. Z. vergl. Physiol. **5**, 773—738 (1927b). — Response to electricity in *Volvox* and the nature of galvanic stimulation. Z. vergl. Physiol. **5**, 739—761 (1927c). — The rate of adaptation to light and to darkness in *Volvox globator*. Z. vergl. Physiol. **17**, 664—658 (1932). — MAST, S. O., and M. GOVER: Relation between intensity of light and rate of locomotion in *Phacus pleuronectes* and *Euglena gracilis* and its bearing on orientation. Biol. Bull. **43**, 203—209 (1922). — MAST, S. O., and P. L. JOHNSON: Orientation in light from two sources and its bearing on the function of the eyespot. Z. vergl. Physiol. **16**, 252—274 (1932). — MEINHOLD, TH.: Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Beitr. Biol. Pflanz. **10**, 353—378 (1911). — METZNER, P.: Über die Wirkung photodynamischer Stoffe auf *Spirillum volutans* und die Beziehungen der photodynamischen Erscheinungen zur Phototaxis. Biochem. Z. **101**, 33—53 (1919). — Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. Naturwiss. **11**, 365—372, 395—399 (1923). — Bewegungsstudien an *Peridineen*. Z. Bot. **22**, 225—265 (1929). — MIQUEL, P.: De la culture artificielle des diatomées. Le diatomiste **1**, 94 (1892). — MOSEBACH, G.: Über den Einfluß des Lichts auf die Polarisierung des befruchteten Eies von *Cystosira barbata* Ag. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 210—225 (1938). — Zur Phototaxis von *Mougeotia (Mesocarpus)*. Planta (Berl.) **52**, 3—46 (1958). — MÜLLER, F.: Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen von *Chytridiaceen* und *Saprolegniaceen*. Jb. wiss. Bot. **49**, 421—521 (1911).

NAGEL, W. A.: Phototaxis, Photokinesis und Unterschiedsempfindlichkeit. Bot. Z. **59**, 287—299 (1901). — NIENBURG, W.: Die Perzeption des Lichtreizes bei den *Oscillarien* und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. Z. Bot. **8**, 161—193 (1916). — NUERNBERGK, E.: Phototropismus und Phototaxis bei Pflanzen. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII/1, S. 36—59. 1928. — NULTSCH, W.: Studien über die Phototaxis der *Diatomeen*. Arch. Protistenkde **101**, 1—68 (1956).

OLIVE, E. W.: Monograph of the *Acrasieae*. Proc. Boston Soc. Nat. History **30**, 451—513 (1902). — OLTMANNS, F.: Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora (Jena) **75**, 183—266 (1892). — Über Phototaxis. Z. Bot. **9**. 257—338 (1917).

PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904. — PIEPER, A.: Die Diaphototaxis der *Oscillarien*. Ber. dtsch. Bot. Ges. **31**, 594—599 (1913). — Die Phototaxis der *Oscillarien*. Diss. Berlin 1915. — POHL, R.: Tagesrhythmus im phototaktischen Verhalten der *Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. **3b**, 367—374 (1948). — PRINGSHEIM, E. G.: Über die Herstellung von Gelbfiltern und ihre Verwendung zu Versuchen mit lichtreizbaren Organismen. Ber. dtsch. bot. Ges. **26a**, 556—565 (1908). — Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin **1912a**. — Das Zustandekommen der taktischen Reaktionen. Biol. Zbl. **32**, 337—365 (1912b).— Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. I. Mitt. Die Kultur von Algen

in Agar. Cohns Beitr. Biol. Pflanz. **11**, 305—333 (1912c). — Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. III. Mitt. Zur Physiologie der Schizophyceen. Beitr. Biol. Pflanz. **12**, 49—108 (1914). — Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten. *(Polytoma, Astasia* und *Chilomonas.)* Beitr. allg. Bot. **2**, 88—137 (1923). — Über das Stigma der farblosen Flagellaten. Cytologia, Fuji Jubiläumsband, S. 234—255. 1937. — Pringsheim, E. G., u. F. Mainx: Untersuchungen an *Polytoma uvella* Ehrb. Planta (Berl.) **1**, 583—623 (1926).

Richter, O.: Reinkulturen von Diatomeen. Ber. dtsch. bot. G. **21**, 493—506 (1903). — Rothert, W.: Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora (Jena) **88**, 371—421 (1901). — Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jb. wiss. Bot. **39**, 1—70 (1903). — Rouiller, Ch., et E. Fauré-Fremiet: Structure fine d'un flagellé chrysomonadien: *Chromulina psammobia.* Exper. Cell Res. **14**, 47—67 (1958).

Sachs, J.: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1887. — Schlegel, H. G.: Vergleichende Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit einiger Purpurbakterien. Arch. Protistenkde **101**, 69—97 (1956). — Schmid, G.: Zur Kenntnis der *Oscillarien*bewegung. Flora (Jena) **111**, 327—379 (1918). — Beiträge zur Kenntnis der *Oscillarien*bewegung. Jb. wiss. Bot. **60**, 572—627 (1921). — Das Reizverhalten, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria Jenensis.* Jb. wiss. Bot. **62**, 328 (1923). — Schulz, G.: Bewegungsstudien sowie elektronenmikroskopische Membranuntersuchungen an Cyanpohyceen. Arch. Mikrobiol. **21**, 335—370 (1955). — Schulze, B.: Zur Kenntnis einiger Volvocales. *(Chlorogonium, Haematococcus, Stephanosphaera, Spondylomoraceae* und *Chlorobrachis.)* Arch. Protistenkde **58**, 508—576 (1927). — Stahl, E.: Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg **38**, 297—413 (1880). — Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg **42**, 145 (1884). — Strasburger, E.: Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.

Tchakhotine, S.: La fonction du stigma chez le flagellé *Euglena*, étudiée au moyen de la micropuncture ultraviolette. C. r. Soc. Biol. Paris **121**, 1162—1165 (1936). — Ternetz, C.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Jb. wiss. Bot. **51**, 435 bis 514 (1912). — Terry, O. P.: Galvanotropism of *Volvox.* Amer. J. Physiol. **15**, 235—243 (1906). — Treviranus, L. C.: Vermischte Schriften anat. u. physiol. Inhalts **2**, 71—92 (1817).

Vávra, J.: Ist der Photoreceptor eine unabhängige Organelle der Eugleniden? Arch. Mikrobiol. **25**, 223—225 (1956). — Verworn, M.: Psycho-physische Protisten-Studien. Jena 1889.

Winkler, E.: Krümmungsbewegungen von *Spirogyra.* Diss. Leipzig 1902. — Winogradsky, S.: Über Schwefelbakterien. Bot. Ztg **45**, 493ff. (1887). — Wolken, J. J.: A comparative study of photoreceptors. Trans. New York Acad. Sci., Ser. II **19**, 315—327 (1957). — Wolken, J. J., and E. Shin: Photomotion in Euglena gracilis. I. Photokinesis. II. Phototaxis. J. Protozool. **5**, 39—46 (1958).

Zimmermann, W.: Neue und wenig bekannte Kleinalgen von Neapel. I.—V. Z. Bot. **23**, 419—442 (1930).

Die Besprechung der Ergebnisse von Drews gründet sich auch auf das Manuskript der vorgesehenen ausführlichen Veröffentlichung, das der Autor zur Verfügung stellte.

Nachtrag bei der Korrektur. Die bisherigen Auffassungen über den phototaktischen Orientierungsmechanismus von *Volvox* und anderen koloniebildenden Volvocales, die dieser Darstellung zugrunde gelegt sind (vgl. S. 337ff.), sind nicht so gut gesichert, wie es scheinen könnte. Nach Untersuchungen von G. Gerisch (Arch. Protistenkde **1959**, im Druck), die Referent im Manuskript einsehen konnte, trifft die von Mast angegebene Änderung der Geißelschlagrichtung als Reaktion auf Intensitätsänderungen der Beleuchtung mindestens nicht allgemein zu. Bei *Pleodorina* und *Volvox aureus* besteht nach Gerisch die Schreckreaktion in jedem Falle in einem einige Sekunden dauernden Stillstand der Geißel, so daß Translokation und Rotation stets gleichsinnig beeinflußt werden. Die Schreckreaktion wird als spezifische Sperrstellung der Geißel direkt beobachtet, außerdem aber auch an Hand der Bewegungsgeschwindigkeit bei wechselnder Beleuchtungsstärke demonstriert. — Ob eine Reaktion auf Erhöhung oder Erniedrigung der Beleuchtungsstärke eintritt, ist nicht nur von der augenblicklichen Beleuchtungsstärke abhängig, sondern auch von der Dauer der unterbrechenden Phasen abweichender Intensität. Insbesondere wird hier erstmalig ein Beleuchtungswechsel angewendet, der zeitlich in der gleichen Größenordnung liegt wie der infolge Rotation bei seitlicher Beleuchtung auftretende Intensitätswechsel. Unter diesen Voraussetzungen (und nur unter diesen!) tritt Schreckreaktion bei positiv phototaktischen Kolonien von *Pleodorina* (1300 Lux) ausschließlich auf Intensitätssteigerung, bei negativen (330000 Lux) ausschließlich auf Intensitätserniedrigung ein, also gerade umgekehrt wie von Mast für *Gonium* angegeben. Aus der Berücksichtigung dieser Tatsache ergeben sich neue Gesichtspunkte zur Frage des Photoreceptors der Volvocales.

Phototaxis of purple bacteria.

By

Roderick K. Clayton.

With 2 figures.

I. Introductory remarks.

Phototaxis in the purple bacteria is linked to the absorption of energy by the type of chlorophyll which is present. Taxes in general appear to be related, in the purple bacteria, to the metabolic activities which support growth. In the green algae, flagellates, and gametes of higher plants phototaxis in not related to energy absorbed by chlorophyll.

Upon these facts, which reveal the uniqueness of bacterial phototaxis, one can base the hope that a comparative study of taxis in bacteria, in algae, in protozoa, and in other organisms will lead to an understanding of the mechanisms involved in behavioral responses. The value of comparative considerations can only be preserved, in this review, if we make frequent reference to the behavior of algae and other forms. Moreover, we cannot restrict our attention to phototaxis, because information derived from the study of chemotaxis (especially of aerotaxis) is essential to an understanding of phototaxis.

The bacterium studied most frequently with regard to its tactic responses (KNIEP 1906; MOLISCH 1907; METZNER 1920; SCHRAMMECK 1934; MANTEN 1948a, b; THOMAS and NIJENHUIS 1950; THOMAS and GOEDHEER 1953; CLAYTON 1953a—c, 1955c, 1958; SCHLEGEL 1956) has been the non-sulfur purple phototroph *Rhodospirillium rubrum* (= *R. photometricum* Molisch, *R. giganteum* Molisch, *R. longum* Hama, and *R. gracile* Hama; see VAN NIEL 1944). The sulfur purple bacteria of the genus *Chromatium* (whose taxonomy with regard to species is not yet settled) have received frequent attention (MOLISCH 1907; BUDER 1915; DUYSENS 1952; SCHLEGEL 1956); the "*Bacterium photometricum*" of ENGELMANN (1883)is likely to have been a *Chromatium*. Other varieties have been studied sporadically; for example *Thiospirillum jenense* (BUDER 1915; SCHLEGEL 1956) and *Rhodospirillum molischianum* (DUYSENS 1952).

II. The comparative physiology of purple bacteria and of other phototrophs.

To provide a background for an understanding of mechanism in tactic phenomena, we shall describe briefly the physiology of phototrophs, emphasizing some comparative aspects of metabolism, pigmentation, and locomotor activity.

A. Metabolism.

The comparative biochemistry of photosynthesis, elucidated initially by C. B. VAN NIEL, has been reviewed frequently (VAN NIEL 1952, 1954; GEST 1951; see also Vol. V of this Encyclopedia). The primary photochemical act in

all cases is thought to be the photolysis of water, yielding an oxidizing fragment, denoted formally as (OH), and a reducing fragment, denoted (H). The reducing fragment leads to the conversion of CO_2, or equivalent matter, to more reduced molecules and ultimately to cellular constituents. The oxidizing fragment is removed, in the green plants, with the concomitant evolution of oxygen. In the purple and green bacteria the reduction of (OH) is coupled, via the "electron transport chain" (cytochromes, *etc.*), with the oxidation of organic substrates, H_2, H_2S, or other appropriate hydrogen donors. Here no oxygen is evolved, as was shown conclusively by MOLISCH (1907).

Some of the purple bacteria (as well as many other phototrophs) can grow vigorously through respiration; here the oxidation of substrates, the transfer of electrons to oxygen, and many synthetic activities proceed largely via pathways which are involved also in phototrophy.

B. Pigments and their activity in photosynthesis.

The rôle of accessory pigments in photosynthesis has been studied extensively by DUYSENS (1952) and has been reviewed by BLINKS (1954). Carotenoids are almost universally present in phototrophs, and are active to varying degrees through a transfer of excitation energy to chlorophyll. Phycobilins are especially abundant and photosynthetically active in the red and blue-green algae.

The bacteriochlorophyll of the purple bacteria is more reduced than the chlorophyll of green plants and absorbs predominantly in the near infrared rather than in the visible region; for a discussion of these pigments and their ecological significance see STANIER and COHEN-BAZIRE (1957).

C. The locomotor apparatus: topotaxis and phobotaxis.

Spirilla are flagellated mono- or bipolarly; their tactic response is a reversal of swimming direction which follows a reversal in the orientation of the flagella (BUDER 1915; METZNER 1920). *Chromatium*, equipped with monopolar flagella, responds tactically by jumping backward (the *Schreckbewegung* of ENGELMANN 1883) and then resuming forward motion, usually in a new direction (BUDER 1915). These responses are examples of phobotaxis: the cells do not display oriented swimming toward or away from a source of stimulation (*e.g.*, light); they merely perform an abrupt movement when the local environment changes in an appropriate way. It is probably safe to say that taxes in all purple bacteria are of this nature.

Green algae, flagellates, colonial forms such as *Volvox*, and gametes of multicellular plants exhibit great variety in their flagellation and in their tactic responses; for a comprehensive bibliography on this topic see LINKS (1955). The topotaxis (oriented swimming) of Euglena is based (S. O. MAST, quoted by MANTEN 1948a; BUDER 1917) upon a series of phobotactic responses: As the cell swims it rotates; under illumination a pigmented eyespot casts an intermittent shadow upon a sensitive area. The abrupt shading of a photoreceptor leads to a yawing movement (phobotaxis) which tends to align the cell's motion with rays from the source ("topotaxis"). A "pure" topotaxis, not based upon abrupt motor responses, is described by METZNER (1923) for bilaterally flagellated fern spermatozoids in the presence of chemical gradients: through differential changes in the rate of movement of the flagella, the cells are turned so as to move parallel to the gradient in concentration of the stimulant. An excellent discussion of phobotaxis and topotaxis, which dispels a great deal of semantic confusion, has been written by BUDER (1917).

It should perhaps be emphasized that when one speaks of a positive taxis one is referring to a response elicited by a decrease in the intensity or concentration of the stimulating agent, and vice versa. Thus a positive phototaxis (accumulation in the light) represents a response to a decrease in illumination, through which organisms are inhibited from passing from light into darkness. These remarks are valid in all cases of phobotaxis, but not, in general, in topotaxis.

The filamentous blue-green algae fall into a special class with regard to locomotion, since they creep along the surfaces of substrata, exuding slime as they progress. The tactic

response of a single straight filament is a reversal in the direction of motion (NIENBURG 1916) which appears to be a slow and stately phobotaxis.

Vigorous, sustained motility in all of the foregoing organisms depends inevitably upon an external source of energy. Most of them can remain feebly motile for hours, however, in the absence of light, oxygen, and extra-cellular nutrients, apparently through endogenous metabolic acitvity. "Dark" endogenous fermentations have been demonstrated manometrically in the green bacteria by LARSEN (1953) and in sulfur purple bacteria by ROELOFSEN (1935) and others. The "dark, anaerobic" production of acid by *Rhodospirillum rubrum* (unpublished experiments of C. B. VAN NIEL, LAWRENCE R. BLINKS, and R. LAWRENCE AIRTH; verbal communication) is also an indication of such activity.

III. Phenomena which simulate phototaxis or chemotaxis.

Before proceeding further we shall dispose of some sources of misinterpretation in the study of taxis. These can be divided into two categories: consequences of movements (other than tactic responses) of organisms, and secondary taxes.

A. Consequences of movements other than taxes.

If the responses of individual organisms, following stimulation, are observed microscopically, taxes can be identified as such. This sort of observation is feasible if the stimulating agent can be applied and withdrawn abruptly (*e.g.*, light or electric current). Since chemical stimuli are not easily controlled in this way, observations of chemotaxis have generally been made by introducing a substance locally into a suspension of micro-organisms and studying the subsequent distribution of organisms in the neighborhood of the reagent. Such patterns of distribution are subject to misinterpretation for two reasons.

First, a pattern suggesting negative taxis can be produced through the introduction of a readily soluble solid reagent; the diffusing molecules transfer momentum to the microorganisms and thus push them away from the source of the reagent. It is easy to demonstrate a "negative chemotaxis" of india ink particles or immotile bacteria toward grains of sugar in a shallow layer of aqueous suspension.

Second, if a reagent diminishes the mean speed of swimming in a population of motile microbes, the organisms will tend to congregate in the vicinity of the reagent. This "trapping" effect has probably been responsible for many reports of "positive chemotaxis". Conversely, the density in numbers of motile cells will be diminished in the vicinity of an agent which enhances motility. This effect can be seen in dense suspensions of *Rhodospirillum rubrum* which have lost their motility through prolonged anaerobiosis in the dark. A strip of light projected onto a flat layer of such a suspension arouses motility first in the cells which are illuminated directly; some of these vacate the bright area and a pattern develops which suggests negative phototaxis. Within thirty seconds the cells in the "dark" regions, receiving some scattered light, become motile; positive phototaxis becomes the predominant influence in determining the pattern of distribution, and the "negative" pattern gives way to a "positive" one.

The foregoing effects are discussed, in a semi-quantitative way, by CLAYTON (1957b). To avoid misinterpretation one must not ascribe a pattern of distribution to taxis unless it can be shown that motility is unaffected or is influenced in such a way as to produce the opposite pattern. Ideally one should study, microscopically, the responses of single cells when stimuli are applied and withdrawn abruptly. This might become possible, in the case of chemical stimuli, through an adaptation of the technique of DE ROBERTIS and PELUFFO (1951), in which suspensions of cells and solutions of reagents are separated by a cellophane membrane.

B. Secondary taxes.

In the last analysis, nearly all tactic responses could be attributed to "secondary" effects: phototaxis is not, in an ultimate sense, a response to light but rather to a chemical change induced by a change in illumination. In some cases, however, it is useful to recognize the rôle of environmental changes which are induced by the primary stimulant of taxis.

Thus the phototaxis of *Paramecium bursaria* should be regarded as an aerotaxis toward oxygen which is evolved in the light by endozootic green algae (ENGELMANN 1882). To speak of phototaxis here is to regard the algae as constituents of the protozoan—which, in a physiological sense, is correct. One might then regard *Euglena* as an analogous organism, with endozootic algae replaced by chloroplasts. The corollary would be that the phototaxis of *Euglena* is, on closer introspection, an aerotaxis. But light absorbed by chlorophyll is inactive for phototaxis in *Euglena*; this should not be the case if the evolution of oxygen is involved. Among all of the green algae, green protozoa, and gametes of higher plants

which have been studied, *P. bursaria* alone responds phototactically to red light (see the next section for references); this singularity can be understood through an appreciation of the rôles of oxygen and symbiosis in this case.

Phototaxis should not be regarded, then, as a secondary chemotaxis toward oxygen in the organisms we have just mentioned (except *P. bursaria*). Nor does oxygen participate in the phototaxis of purple bacteria, which do not evolve this gas (MOLISCH 1907). For the blue-green algae this question will be discussed in the next section. Local fluctuations in the concentration of carbon dioxide, caused by photosynthetic activity, are similarly ruled out for the green algae, *etc.*, on the grounds that chlorophyll is inactive in phototaxis. In the purple bacteria, phototaxis prevails in media which are rich in bicarbonate and also in an environment (propionate and minerals in tap water) where, through photosynthetic activity, the concentration of CO_2 remains nil (CLAYTON 1955c); we therefore exclude CO_2 as a secondary stimulus in the phototaxis of these organisms.

MOLISCH (1907) has reported that if purple bacteria are made to congregate in a spot of light and the preparation is then illuminated uniformly, the "positive" pattern is gradually replaced by a similar "negative" pattern; this effect is attributed to a negative chemotaxis toward extracellular products of catabolism or toward a local depletion of nutrients. While the spot of light was present, these secondary influences were overshadowed by the more powerful phototactic stimulus.

ENGELMANN (1883) records a negative phototaxis in "*Bacterium photometricum*" under very strong illumination, but acknowledges that this may well have been a thermal effect.

SCHLEGEL (1956) has, however, observed clearly the occurrence of negative phototaxis, at intensities somewhat greater than the saturating values for positive phototaxis, in *Chromatium* and *Thiospirillum*.

IV. Action spectra for phototaxis.

A. Green algae, flagellates, and gametes of multicellular plants.

Action spectra for the phototaxis (positive and negative) of the above forms show maxima of activity at wave lengths of light (blue and green) absorbed by carotenoids, and no activity attributable to absorption (of red light) by chlorophyll (ENGELMANN 1882; OLTMANNS 1917; MAST 1917, 1918; BLUM and FOX 1933; WATERMAN 1936; HAXO and CLENDENNING 1953; BÜNNING and SCHNEIDERHÖHN 1956). Differences between the action spectra for positive and negative phototaxis in *Euglena* can be attributed to the filtering action of the pigmented eye-spot (BÜNNING and SCHNEIDERHÖHN 1956). Phototaxis in these organisms, then, involves a photoreceptive mechanism distinct from that employed in photosynthesis. It is not known at what points the chain of events leading to phototaxis converges upon or interacts with the pathways of phototrophic metabolism.

B. Purple bacteria.

Action spectra for phototaxis in purple bacteria have been obtained many times, with varying degrees of refinement. Among these we cite the following: For *Chromatium* (with the tentative inclusion of "*Bacterium photometricum*") by ENGELMANN (1883) and by DUYSENS (1952); for *Rhodospirillum rubrum* by MOLISCH (1907), by MANTEN (1948b), and by CLAYTON (1953a); for *Rhodospirillum molischianum* by DUYSENS (1952). On the whole the more refined measurements, in which monochromators were emplyoed, have added little to the information obtained by ENGELMANN, who illuminated cultures with a microspectrum and observed the regions in which bacteria congregated. Action spectra for phototaxis in purple bacteria resemble those for photosynthesis (THOMAS 1950; DUYSENS 1952), showing maxima in the near infra-red, at 590 mμ, and in the violet (attributable to bacteriochlorophyll), and in the blue and green regions (attributable to carotenoids).

Action spectra for phototaxis in *R. rubrum* obtained by MANTEN (1948b) and by CLAYTON (1953a) differ in the region of carotenoid-absorption; the latter

spectrum suggests activity on the part of spirilloxanthin, while the former does not. This discrepancy has apparently been resolved through the discovery (C. B. VAN NIEL and R. L. AIRTH: see VAN NIEL 1954; also VAN NIEL, GOODWIN, and SISSINS 1956) that mature cultures of *R. rubrum* contain large amounts of spirilloxanthin, whereas young cultures do not.

One might conclude, then, that MANTEN (1948b) was correct in suggesting that a phototactic response (a reversal of swimming direction occasioned by an abrupt decrease in the intensity of illumination) in *R. rubrum* is induced by an abrupt decrease in the rate of photosynthesis. This hypothesis (which can plausibly be applied to all purple bacteria) is supported, as we shall see, by much additional evidence.

There is an indication, however, that phototaxis in *R. rubrum* is not mediated exclusively through photosynthetic pathways: THOMAS and GOEDHEER (1953) report a quantitative difference between the action spectra for phototaxis and photosynthesis in this organism. In "old" cultures, light absorbed by carotenoids is relatively less effective for phototaxis than for photosynthesis, when compared with bacteriochlorophyll-absorbed light.

C. Green bacteria.

DANGEARD (1910b) observed that an unidentified green bacterium congregated, in a cuvette exposed to a spectrum, in the region 670–770 mμ. This region encompasses the principal absorption maximum of chlorobium-chlorophyll, but the two known species of *Chlorobium* (*limicola* and *thiosulfatophilum*) are immotile (LARSEN 1953). Motility has been observed in unidentified green bacteria obtained from the ditches of Delft (C. B. VAN NIEL; verbal communication). We may conclude tentatively that in the green bacteria, as in the purples, phototaxis and photosynthesis are related.

D. Filamentous blue-green algae.

It appears thus far that the phototaxis of the photosynthetic bacteria can be mediated by chlorophyll, whereas that of other organisms cannot ("secondary aerotaxis" excluded). An exception to this rule might be found in the filamentous blue-green algae. Crude action spectra for the phototaxis of *Oscillatoria* (PIEPER 1915; DANGEARD 1910a and 1928) show maximum activity in red light. DANGEARD (1928) reports that one species congregates also in the infra-red part of a spectrum—a surprising result, since absorption spectra for *Oscillatoria* (DUYSENS 1952) show negligible absorption beyond 720 mμ. DANGEARD'S spectrum was calibrated in arbitrary units ranging from zero to 100; internal inconsistencies appear when one attempts, from a study of his results with various organisms, to correlate these numbers with wave length. BUDER (1919) has criticized the results of DANGEARD (which appeared in another publication prior to 1919) in similar vein.

The effectiveness of red light in the case of *Oscillatoria* does not demonstrate the participation of chlorophyll. The pronounced absorption maximum of phycocyanin (with a peak at 630 mμ) towers above the chlorophyll peak at 680 mμ; furthermore, light absorbed by phycocyanin is used more efficiently in photosynthesis than light absorbed by chlorophyll (DUYSENS 1952; for a discussion of energy transfer between these pigments see also BLINKS 1954). In these algae, action spectra for phototaxis would have to be measured with the greatest of precision in order to determine whether or not chlorophyll participates.

V. The influence of intensity and duration of illumination upon phototaxis, motility, and photosynthesis.

A. The Weber Law.

The much-discussed Weber Law can be stated as follows: The least perceptible (threshold) change in the magnitude of an environmental factor (*e.g.*, light intensity) increases linearly with the initial magnitude of that factor.

Thus if the intensity of illumination changes abruptly from I_0 to $I_0 + \Delta I$ (or to $I_0 - \Delta I$), the "discrimination threshold", $\Delta I/I_0$, is constant for all values of I_0. This "law" necessarily fails at very low levels of stimulation; $\Delta I/I_0$ must approach infinity or unity, depending upon whether ΔI is positive or negative, as I_0 approaches zero. At high levels of stimulation secondary effects inevitably lead to a failure of the Weber Law: in the case of light, the photoreceptive mechanism becomes saturated; also such factors as heating or photosensitized oxidations may supervene. Between these limiting situations one may observe a greater or lesser range of stimulating intensity within which the Weber Law appears to hold.

The phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*, obeying the Weber Law (threshold $\Delta I/I_0 = 0.03$ to 0.05) over a range of light intensities as great as 10^5-fold (SCHRAMMECK 1934; CLAYTON 1953a), should be of special interest to students of the Weber Law. ENGELMANN (1883) observed that the phototaxis of his "*Bacterium photometricum*" appeared to follow the Weber Law over a wide range; BUDER (1915) reports that the same cannot be said for the phototaxis of *Thiospirillum jenense*. SCHLEGEL (1956) has found approximate adherence to the Weber Law over a range in illumination of about 100-fold in *Chromatium vinosum*, *Chromatium okeni*, and *Rhodospirillum rubrum*, and over a tenfold range in *Thiospirillum jenense*. An adherence to the Weber Law in the chemotaxis of *Rhodospirillum rubrum* (in which "strength of stimulus" was the concentration of one of several inorganic salts) has been reported by KNIEP (1906), who cites PFEFFER'S earlier findings of the same kind.

One might hope that a study of the Weber Law could reveal a mechanism of widespread biological significance. The difficulty is that it is too easy to account for this relationship. If one concocts an imaginary sequence of events, involving chemical reaction kinetics, relating stimulus to response, one is as likely as not to obtain a prediction of Weber Law adherence. Thus the logarithmic relation between free energy and other thermodynamic variables can be made to yield the Weber Law (TAMIYA 1952); also the Weber Law is implicit in HILL'S and RASHEVSKY'S theories of nerve excitation (CLAYTON 1953c). Adherence to the Weber Law is probably advantageous to organisms, since the attendant logarithmic relation between external stimulus and subjective sensation (Weber-Fechner Law) extends the range of magnitude over which a stimulus can be perceived acutely and comfortably. It is possible, then, that adherence to the Weber Law arises through successive evolutionary modifications which differ from one species of organism to another.

B. Saturating light intensities.

Light-saturation for phobo-phototactic responses can be detected by applying a stimulus in which the intensity of illumination is altered abruptly by a fixed fraction; say 25%. The initial light intensity is raised, in successive trials, until the stimulus fails to evoke a response; at this level of illumination, saturation has been attained. Saturating light intensities for phototaxis, obtained in this way, can then be compared with intensities which are saturating for rate of photosynthesis or for speed of swimming.

THOMAS and NIJENHUIS (1950), investigating this point with resting suspensions (in the presence of sodium butyrate as substrate) of *Rhodospirillum rubrum*, found the saturating light intensities for phototaxis and photosynthesis to be equal and to remain equal under alterations imposed by changes in temperature or through the addition of cyanide or ethyl urethane. CLAYTON (1953c, 1955c) obtained similar results, again with resting suspensions of *Rhodospirillum rubrum*.

Changes in saturating intensities were induced by administering various substrates (simple organic acids) or mixtures of substrates (acetate plus propionate). It was found that the saturating light intensity for phototaxis was equal to or slightly greater than that for photosynthesis, in all cases but one. In the presence of propionate (provided that this substrate was being dissimilated at an appreciable rate), the saturating light intensity for phototaxis was about four times that for photosynthesis. This peculiarity remains unexplained. The metabolism of propionate in *Rhodospirillum rubrum* begins with a carboxylation yielding succinate (CLAYTON, ELLINGSON, and SHAW 1957; CLAYTON, DETTMER, and ROBERTSON 1957; CLAYTON 1958); an unusually high saturating intensity for phototaxis is not induced by the presence of succinate.

The foregoing results support the hypothesis of MANTEN, indicating a close connection between phototaxis and photosynthetic activity. Further support, and some extensions and modifications of this hypothesis, will be dealt with later.

The saturating light intensity for motility in purple bacteria has not been measured, although many investigators since the time of ENGELMANN (1883, 1888a) have noted that increasing illumination promotes faster swimming in these organisms. ENGELMANN (1883) states that the maximum speed of "*Bacterium photometricum*" (about 0.08 mm/sec) is attained at an intensity which is uncomfortable to the eye. CLAYTON (1958) states that saturating light intensities for speed of swimming and for phototaxis in *Rhodospirillum rubrum* appear to be of the same order of magnitude (quantitative measurements were not made).

Light-saturation in *Euglena* and other organisms exhibiting topotaxis could be observed if, at some high intensity, oriented swimming ceases to occur. The situation is complicated by other effects: as the intensity of illumination is raised, a positive topo-phototaxis vanishes and a negative taxis appears (BUDER 1917; MAST 1918; MAINX 1929; MAINX and WOLF 1939). The intensity at which this inversion occurs depends in a complicated way upon environmental conditions and prior treatment; sometimes, especially after prolonged illumination, the negative taxis is displayed in dim light and the positive taxis in bright light (MAST 1918). OLTMANNS (1917) and others report that a temporal stimulus (sudden darkening of the entire field of illumination) elicits an abrupt turning movement in *Euglena*; this phobophototaxis is displayed whether the topo-phototaxis, under the prevailing conditions, would be negative or positive (BUDER 1917). Although the phobo-phototaxis of *Euglena* should lend itself well to measurements of light saturation, which could be compared with saturation for photosynthesis or for motility, such experiments have not been performed.

The speed of swimming of *Pandorina morum* has been found by MAINX and WOLF (1939) to depend in complex fashion upon light intensity, at first rising with increasing illumination, then passing through a minimum at the intensity which corresponds to the transition from positive to negative topotaxis, and then rising once more at higher intensities.

In gametes of *Ulva* the saturating intensity of white light for speed of swimming is about 100 foot-candles, whereas that for photosynthesis is greater than 2000 f. c.; these cells exhibit an unusually vigorous respiration (HAXO and CLENDENNING 1953).

C. Phototaxis as an example of excitability: quantitative aspects.

Physiologists have ascribed certain "classical" properties to the phenomenon of excitability in single cells:

1) the all-or-none nature of the response;

2) a process of amplification, through which the energy released in the response is much greater than that associated with the stimulus;

3) accommodation, manifested in the fact that an abrupt stimulus is more effective than a gradual one, and interpreted through the idea that the stimulus introduces inhibitory as well as excitatory effects;

4) rhythmicity (regularly repeated responses under sustained stimulation); and

5) refractoriness and recovery; a temporary loss of sensitivity to stimulation, immediately after a response.

These phenomena, which have been studied exhaustively in the excitation of nerve, are all exhibited in the phototaxis of purple bacteria. Whether or not the phobotactic response is strictly all-or-none has not been investigated carefully; while an abrupt movement or a reversal of swimming direction would seem to be intrinsically all-or-none, it might be argued that the vigor of the movement or the acceleration during reversal could depend upon the strength of the stimulus. Superficially the "all-or-none" property seems to be present. The latent period between the stimulus and the onset of the response is greater for weaker stimuli (CLAYTON 1953c) in *Rhodospirillum rubrum*, but once begun the reversal of swimming appears to be consummated as promptly after a weak stimulus as after a strong one. Accommodation in the phototaxis of purple bacteria has been seen by nearly everyone who has studied these organisms; for example, by ENGELMANN (1883), by MOLISCH (1907), and by BUDER (1915). BUDER (1915) and METZNER (1920) have recognized that when bacteria swim in a gradient of a chemical or of light, the faster swimmers will be stimulated more abruptly and hence more effectively. Rhythmicity has been observed in *Rhodospirillum rubrum* since the time of MOLISCH (1907), who noted that a stepwise decrease in illumination evokes a succession of tactic responses, rather than a single one. BUDER (unpublished; see METZNER 1920) found that this activity is sustained longer after stronger stimuli and is suppressed if the original light intensity is restored. The greatest effect was reported to be of about thirty seconds' duration, with one response occurring every two seconds, approximately. CLAYTON (1953c) observed the same effect, with a maximum duration of about one minute and a frequency of about one response per second. In *Spirillum volutans*, METZNER (1920) found that such rhythmicity could be induced by changes in temperature and through the introduction of cocaine; repeated reversals of swimming direction are induced in *Rhodospirillum rubrum* by curare and by lysergic acid (CLAYTON 1958). Refractoriness and recovery have been observed in phototaxis by various investigators (*e.g.*, ENGELMANN 1888a).

All of these effects have been studied quantitatively by CLAYTON (1953c). Pulse-increases, pulse-decreases, and step-decreases in illumination were applied to *Rhodospirillum rubrum*; tactic responses were observed microscopically. Curves describing strength *vs.* duration of threshold stimuli, summation of subliminal stimuli (in which accommodation is revealed through the Gildemeister effect), refractoriness and recovery, and latent period *vs.* strength of stimulus are strikingly similar to corresponding curves for the excitation of nerve by pulses of electric current. The time scale is of a different order of magnitude, "characteristic" times being of the order of a second instead of a millisecond. For example, the greatest interval for efficient summation of subliminal stimuli is about 0.3 sec, the chronaxie for a pulse-decrease of intensity is 0.5 sec, the complete recovery of sensitivity after a response requires 3 sec or more, and the latent period (defined as the time from the onset of a pulse-decrease or step-decrease in illumination to the onset of a tactic response) ranges from about 0.1 sec, for strong stimuli, to about 1.5 sec for weak stimuli. For a stimulus of a given strength (*i.e.*, for particular values of ΔI and I_0), the latent period as observed with a step-decrease is the same as the threshold duration of a pulse-decrease. One can conclude that this latency expresses the time required for the culmination, to a critical level, of a photochemical process, and that subsequent "dark" events leading to taxis require relatively little time.

On the basis of these observations one is inclined to regard taxis as a phenomenon analogous to other examples of excitability, involving a stimulative act which triggers the development of a state of excitation leading to a response.

Following the response, a period of recovery is needed for the repletion of local sources of energy and the restoration of "resting" molecular configurations. Implicit in this analogy to "excitability in general" is the idea that an amplifying mechanism intervenes between an energetically small stimulus (the "trigger") and a response in which a much larger amount of energy is dissipated. It has been estimated, however, that the energy expended in a phototactic response is much less than that of a single quantum of visible or near-infrared light (CLAYTON 1958); we shall return to this point later.

Sensory physiologists expend much effort in attempting to obtain a preparation consisting of a single receptor cell with its axon-like outgrowth, so that electrical responses to stimulation can be measured without the complication of synaptic interconnections. Photosensitive micro-organisms would appear to meet this requirement; the purple bacteria might be characterized, in the language of the visual physiologist, as "free-swimming visual off-receptors". *Euglena*, being larger, is more accessible to micromanipulation. A difficulty arises, however, in that the movement of the organism (or of its flagellum) induced by a change in illumination generates microphonic noise which can be mistaken for an action potential (G. SEAMAN; verbal communication). The filamentous blue-green algae would seem to be ideally suited to such electrophysiological studies, being relatively large and responding slowly. Studies by NIENBURG (1916) and by SCHMID (1923) indicate that a photic stimulus is perceived throughout the filament in *Oscillatoria*, but that a response (reversal in the direction of creeping) requires transmission of an effect to the prevailing front end. For more information on the phototaxis of these and related organisms see the part of this chapter devoted to the algae.

VI. Environmental interactions; chemotaxis and aerotaxis.

A. Light and air.

Aerotaxis in *Rhodospirillum rubrum* has been described as a micro-aerophilic response; in a suspension exposed to an air bubble the cells congregate in a narrow zone some distance from the bubble (MOLISCH 1907). In the experience of the reviewer (CLAYTON 1953b, 1955c, 1958) the aerotaxis of *R. rubrum* in darkness or dim light, in the presence of most organic substrates, is positive: the cells congregate about an air bubble; the pattern of congregation extends inward to the very surface of the bubble and has a sharp, dense outer boundary. Under moderate illumination the pattern undergoes a transition to one suggesting micro-aerophilism, the zone of micro-aerophilic congregation being a remnant of the dense outer boundary described above. This change occurs at an intensity of illumination which is approximately saturating for photosynthesis. At higher intensities the micro-aerophilic zone vanishes and an extensive negative aerotaxis with a diffuse boundary sets in. "*Bacterium photometricum*", probably a strict anaerobe, displays no aerotaxis (ENGELMANN 1883); *Chromatium* exhibits only a negative aerotaxis (MOLISCH 1907). It should be emphasized that the positive aerotaxis we have described is observed in a strain (S-1) of *Rhodospirillum rubrum* which exhibits vigorous aerobic growth; fresh isolates of this organism usually do not tolerate air (VAN NIEL 1944).

The fact that air inhibits phototaxis in purple bacteria has been observed by ENGELMANN (1881, 1883, 1888a), by MOLISCH (1907), by CLAYTON (1955c), and probably by all students of bacterial phototaxis.

An interesting reciprocal relationship exists, then, between the effects of light and air in the taxis of *Rhodospirillum rubrum*: light in the absence of air induces a positive taxis, as does air in the absence of light. Each of these taxes is inhibited by the opposite tactic agent. In view of the fact that *R. rubrum* can grow either photosynthetically or through respiration, an extension of MANTEN'S (1948b) hypothesis, incorporating respiration and aerotaxis, suggests

itself (CLAYTON 1955c): "A tactic response of *R. rubrum* is mediated by a transient disturbance which accompanies a decrease in the rate of (respiratory plus photosynthetic) metabolism." Measurements of photosynthetic and respiratory activity at various light intensities and oxygen tensions (CLAYTON 1955b) support the usefulness of this hypothesis in coordinating all of the foregoing effects except the pronounced negative aerotaxis in bright light; here the correlation between taxis and metabolic activity is not too convincing. A more plausible explanation for this last effect can be gleaned from the studies of METZNER (1920): The colorless *Spirillum volutans*, when treated with a photosensitizing dye such as eosin, becomes negatively phototactic; METZNER suggests that

1) this is an example of negative chemotaxis toward oxidizing substances (peroxides) arising from photosensitized oxidations, and

2) the negative phototaxis of phototrophs can be explained similarly, with natural pigments playing the rôle of photosensitizers. The ability of bacteriochlorophyll to act in this way has been demonstrated by SISTROM, GRIFFITHS and STANIER (1956).

One can argue, then, that in *Rhodospirillum rubrum* under bright light, oxygen yields peroxides which elicit a negative chemotaxis. The difficulty remains that *R. rubrum* does not display negative phototaxis in the presence of air.

The taxis of *R. rubrum* grown aerobically in the dark has received almost no attention.

B. Chemotaxis; effects of chemicals upon phototaxis and aerotaxis.

Cyanide, which inhibits respiration in *Rhodospirillum rubrum*, suppresses aerotaxis (CLAYTON 1955a, 1958). The effect of cyanide upon photosynthesis in this organism is to lower the saturating light intensity without influencing markedly the rate at low light intensities; in the same way phototaxis is unaltered except for a decrease in the saturating intensity (THOMAS and NIJENHUIS 1950). Hydroxylamine, which at a concentration of 0.5% suppresses photosynthesis in *Chromatium* (WASSINK, KATZ, and DORRESTEIN 1942), abolishes phototaxis in *R. rubrum* at this concentration (CLAYTON 1958). These observations support the hypothesis of MANTEN and its extension by CLAYTON.

The positive aerotaxis of *R. rubrum* is especially pronounced if malate and bicarbonate are present; in the presence of propionate or butyrate, with bicarbonate absent, the pattern is more suggestive of micro-aerophilism (CLAYTON 1958). The latter environment might be characterized as a reducing one, relative to the former, in the light of the metabolic conversions of these substrates.

Observations of chemotaxis toward acids, bases, and salts in purple bacteria have been numerous and varied (KNIEP 1906; MOLISCH 1907); for a comprehensive discussion of chemotaxis see LINKS (1955). In *Rhodospirillum rubrum* the chemotaxis toward salts has usually been described as positive, the chloride ion being an especially powerful stimulant (KNIEP 1906). The likelihood that a suppression of motility has been misinterpreted as a positive chemotaxis is borne out by the observation of CLAYTON (1958) that chloride ion is a powerful suppressor of motility in *R. rubrum* strain S-1.

Positive chemotaxis toward nutrients has been recorded frequently (*e.g.*, MOLISCH 1907).

We shall close this section by describing some observations (CLAYTON 1958), all pertaining to *Rhodospirillum rubrum*, which are best discussed in terms of the hypothesis of LINKS (see the next section). A strong positive chemotaxis is elicited

by cysteine or homocysteine, by yeast extract or sodium malate (which enhance phototaxis and aerotaxis), and by adenosine di- or triphosphate (which inhibit phototaxis and aerotaxis). A negative chemotaxis is displayed toward many oxidizing substances, toward extremes of p_H, and toward poisons in general but especially toward thiol inhibitors, such as phenyl mercuric acetate and sodium iodoacetate.

VII. The hypotheses of MANTEN and LINKS.

A. Further development of MANTEN's hypothesis.

From the information discussed thus far (except for the last paragraph of the foregoing section), one is led to the following view of taxis in *Rhodospirillum rubrum* and, by extension, in other bacteria: An environmental fluctuation leads to a disturbance in the metabolic pathways which support growth. As a result, the concentration of some substance changes temporarily in such a way as to trigger the development of an excitatory state, in the sense of the nerve physiologist. The locomotor system is thereby stimulated and a motor reflex (phobotaxis) ensues.

A first step in the elucidation of such a mechanism would be to identify the "trigger". For the sake of economy; *i.e.*, to account simultaneously for phototaxis and aerotaxis, one should look among metabolic pathways which are common to photosynthesis and respiration. In a broad way these common pathways probably include

1) the electron-transport chain of enzymes (cytochrome, *etc.*), and

2) the anabolic pathways through which proteins, carbohydrates, and lipids are synthesized from simpler organic compounds such as pyruvic acid.

Since the stimulus which leads to depolarization of a membrane and thence to excitation in nerve is initiated, in its purest form, by an electric current, one might expect the trigger for taxis to be electrical in nature; *i.e.*, to be an oxidizing or a reducing substance. A correlation along these lines fails, whether one seeks the oxidizing or reducing trigger in the electron transport system or elsewhere (CLAYTON 1958). The phenomena which cannot be coordinated by an assumption of this kind are, for *R. rubrum*,

1) positive phototaxis,

2) positive aerotaxis in the dark,

3) positive chemotaxis toward some reducing substances and especially toward hydrogen-donor substrates, and

4) negative chemotaxis toward many oxidizing substances.

An assumption which reconciles most of the data pertaining to taxis in *R. rubrum*, and which does not seem to be controverted by any of these data, is that the hypothetical trigger is the product of a synthesis whose rate parallels the rate of anabolic activity in general (CLAYTON 1955c, 1958). This is, of course, a disappointing conclusion, owing to its lack of specificity.

B. The hypothesis of LINKS.

LINKS (1955), after surveying extensively the literature pertaining to taxis in diverse micro-organisms, has proposed the following hypothesis for phobotaxis in general:

"Any substance or condition which can suddenly and reversibly increase the quantity (or consumption) of the energy-supplying substance in the motor apparatus can exercise a chemotactic (phototactic, osmotactic, thermotactic,

respectively) 'attraction' on a phobotactic organism (chemo, photo, osmo, or thermo) in an experimental construction suitable for this purpose. The energy-supplying substance is probably adenosine triphosphate."

The implication of ATP as the direct source of energy to the locomotor system is supported by its rôle in the contraction of myosin (see WEBER 1955, or SZENT-GYÖRGYI 1955) and by the observation that bacterial flagella consist mainly of a fibrous protein similar to myosin (WEIBULL 1951; ASTBURY *et al.* 1955). TIBBS (1957) has calculated that the rate of endogenous ATP-splitting in isolated flagella of *Polytoma* (observed manometrically) is more than enough to provide the energy consumed in swimming.

LINKS' hypothesis, applied to *Rhodospirillum rubrum*, is attractive for the following reasons:

1) It circumvents in one stroke the necessity of imagining a quasi-nervous coordinating system. We have already mentioned that the amplification of energy which usually accompanies biological excitations does not need to be invoked in the case of phototaxis.

2) It is consistent with other hypotheses: a "trigger" which is generated through anabolic activity might just as well be ATP, acting directly on the locomotor apparatus.

3) It is strikingly successful in accounting for the effects mentioned in the last paragraph of Section VIb (p. 380): The involvement of sulfhydryl groups in the activity of the ATP-myosin system and in bacterial motility (DE ROBERTIS and PELUFFO 1951; WEBER 1955; BAILEY and PERRY 1947) provides an explanation for the positive chemotaxis toward sulfhydryl compounds and the negative chemotaxis toward thiol inhibitors. The positive chemotaxis toward nutrients, and the enhancement of phototaxis and aerotaxis by these substances, is understood through their enhancement of anabolic activity. The positive chemotaxis toward ATP can be regarded as the most direct corroboration of LINKS' hypothesis, and the suppression of phototaxis and aerotaxis by this substance is understandable, since ATP supplied externally would make the organism independent of an internal supply.

A difficulty with the foregoing explanation of the action of ATP is that this compound does not enhance motility in *R. rubrum*, even in dimly illuminated anaerobic cultures in which the cells are swimming quite sluggishly (CLAYTON 1958).

Another difficulty with LINKS' hypothesis centers in the possibility of mistaking a retardation of motility for a positive chemotaxis. Much of the experimental evidence, reported in the early literature (see LINKS 1955), which supports the hypothesis is based upon the observation of patterns of congregation of micro-organisms, and hence is susceptible to this error. In terms of LINKS' hypothesis, positive chemotaxis and inhibition of motility have opposite implications with regard to the supply of energy to the locomotor system. Thus, any observation which supports LINKS' hypothesis when evaluated as chemotaxis contradicts it when interpreted as a "trapping" due to impaired motility. Suppose, now, that an observer is careful to disregard evidence for positive chemotaxis unless the motility is found to be unimpaired by the chemotactic reagent. This procedure, which seems commendably cautious, will lead to a selection of results favorable to LINKS' hypothesis and a rejection of potential observations (of positive chemotaxis coupled with a retardation of motility) which would contradict the hypothesis. This difficulty can only be surmounted through microscopic observations in which the chemotactic responses of individual organisms are recorded (see Section IIIa, p. 373).

A final difficulty with LINKS' hypothesis is the emphasis which is placed upon peripheral control of taxis: all stimuli for taxis are assumed to act by altering, directly or indirectly, the supply of ATP (or its equivalent) to the locomotor organelles. We have already remarked that this view brings about an attractive simplification of the problem, circumventing as it does the need to elucidate a "central" coordinating mechanism. The existence of centralized coordination of motility and taxis cannot be dismissed lightly, however, as we shall see in the next section.

VIII. Central vs. peripheral control of taxis; duality of mechanism.

A. Evidence for peripheral and for central control of motility and taxis.

One argument in favor of the view that motility and taxis in microbes is controlled peripherally (*i.e.*, in the flagella themselves or in contractile protein fibrils attached to the flagella) is found in the considerable success of LINKS' hypothesis, which incorporates this idea. More support for this view is found in the behavior of isolated flagella (HOFFMANN-BERLING 1955): Flagella of trypanosomes and spermatozoa were bereft of membranes and broken into fragments through extraction with glycerol-water. These "flagella models" were observed to undulate in the presence of ATP; the frequency of undulation rose with increasing concentration of ATP. Thus the possibility of autonomous movements of flagella, regulated by the steady-state concentration of ATP, is proven.

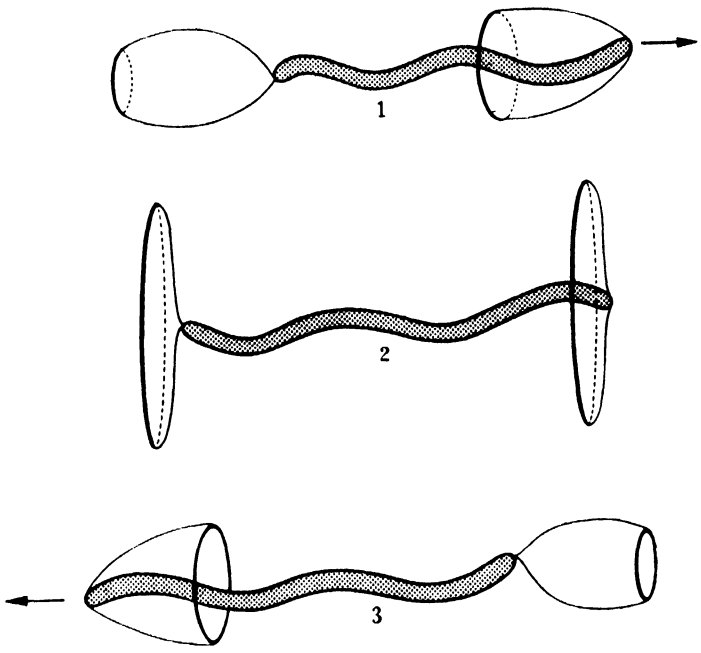


Fig. 1. Phobotaxis of a bipolarly flagellated spirillum, illustrating the "snapping-over" of the flagella. (See METZNER 1920.)

Supporting the opposite view, that flagellar movements are regulated by a central agency, is the observation (METZNER 1920) that in the taxis of bipolarly flagellated spirilla the anterior and posterior flagella "snap over" simultaneously (Fig. 1). On the other hand, the autonomy of the flagella emerges again in the observation that sometimes the anterior flagellum (or flagella?) snaps over, while the posterior one does not (Fig. 2). The cell is then "stuck", its flagella working against one another. It is just in these cases, however, that METZNER, employing stroboscopic illumination, found strong evidence for central coordination. The flagella at each end

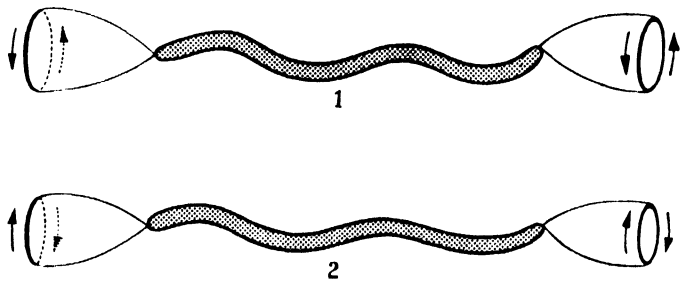


Fig. 2. Synchronized reversal in the sense of rotation of the flagella of a spirillum. (See text.)

rotate in the same sense (either clockwise or counterclockwise); from time to time they reverse their sense of rotation in perfect synchrony.

The accuracy with which the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum* resembles, in its quantitative aspects, the excitation of nerve (Section Vc, p. 377) suggests the presence of a central coordinating mechanism. The motor responses of *R. rubrum* to "physiological" drugs are also suggestive: curare and lysergic acid induce erratic swimming, with frequent reversals and alterations in direction and speed; adrenaline arouses immotile cells into activity (CLAYTON 1958).

B. An hypothesis.

It would seem desirable to formulate an hypothesis which retains the successful aspects of LINKS' hypothesis and at the same time reconciles the difficulties which we have mentioned. The evidence favoring LINKS' hypothesis has been predominantly of two kinds (LINKS 1955; CLAYTON 1958): a correlation of tactic responses with decreases in general anabolic activity, and a correlation with the degree to which sulfhydryl compounds are likely to be active. The main body of evidence which is not embraced by LINKS' hypothesis is that which pertains to the central coordination of taxis. We offer, therefore, the following hypothesis for the mediation of tactic responses in the purple bacteria:

Taxis in the purple bacteria is mediated through the development of an excitatory state which is transmitted to the locomotor areas, causing a coordinated motor response. The development of excitation is triggered by a decrease in the concentration of a compound whose rate of synthesis parallels the rates of anabolic activities which support growth. The synthesis or the activity of this compound requires the cooperation of sulfhydryl groups.

This hypothesis, when compared with that of LINKS, amounts to a retreat from the simple and explicit to the complex and ill-defined. If the investigator keeps both hypotheses in mind, he will be encouraged to think explicitly about mechanisms in taxis while avoiding the hazard of oversimplifying the problem.

C. Duality of mechanism in taxis.

Let us turn now to evidence that the mediation of taxis can proceed through two independent mechanisms in the same organism. KNIEP (1906) found such evidence, for *Rhodospirillum rubrum*, in the independence of chemotactic responses toward certain pairs of ions, such as chloride and sulfate. While the evidence in favor of an association between phototaxis and photosynthesis in *R. rubrum* is most convincing, a discrepancy between the action spectra for these processes does exist (THOMAS and GOEDHEER 1953; see Section IVb, p. 375); the existence of two separate mechanisms for phototaxis might be invoked to reconcile these facts. The idea, that the positive and negative phototaxis in algae might involve separate mechanisms, has been expressed and developed by MAINX and WOLF (1939).

Duality of mechanism in taxis might have its basis in the presence, in the same organism, of central and peripheral stimulation of the motor system. This possibility could be explored through studies of the action of drugs on taxis.

Another possibility, originating from METZNER's experiments with spirilla exposed to photosensitizing dyes (see Section VIa, p. 380), is that the pigments involved in phototaxis can act in two distinct ways: First, by mediating a photochemical process which forms the "usual" basis for phototaxis; second, by promoting photosensitized oxidations which lead to "secondary chemotaxis". The second of these activities should induce negative phototaxis; it might be worth while to see whether the purple bacteria can be made to display negative phototaxis by exposing them to conditions which favor photo-oxidations. It should be especially interesting to supplement the natural pigments of these organisms with dyes such as eosin, and then to observe the nature of the phototaxis at various intensities of illumination and concentrations of oxygen. This approach could also be used for the study of phototaxis in algae.

IX. A condensed description of phototaxis in *Rhodospirillum rubrum*.

For the convenience of persons wishing to study phototaxis in *Rhodospirillum rubrum*, we list the following information, which pertains to the facultatively aerobic Strain S-1 (see CLAYTON 1953a, c; 1955c; 1958; also see MANTEN 1948a, b; THOMAS 1950; THOMAS and NIJENHUIS 1950; THOMAS and GOEDHEER 1953; DUYSENS 1952 for the behavior of the relatively anaerobic Strain 4):

1) The organism can be cultivated easily in tap water containing 1% yeast extract, under moderate illumination at about 30° C in florence flasks filled to the neck. The tap water must not be carried in copper pipes. In stab cultures (in the same medium, plus agar), special precautions to ensure anaerobicity are unnecessary.

2) Adequate motility is shown by suspensions in distilled water plus 0.01 M phosphate buffer (p_H 7), 0.05% $MgCl_2$, 0.02% $CaCl_2$, 0.1% $(NH_4)_2SO_4$, and 0.005 M $NaHCO_3$, with or without organic substrates. Vigorous phototaxis requires anaerobicity, which can be achieved by allowing the suspension to respire in the dark in a sealed chamber or in a capillary tube.

3) Action spectra exhibit "bacteriochlorophyll maxima" at 890, 590, and 380 mμ; "carotenoid maxima" occur in the region 460–550 mμ. Positions of the latter depend upon the age of the culture (*cf.* CLAYTON 1953c; MANTEN 1948b; and DUYSENS 1952). The quantum efficiency of light absorbed by carotenoids is about 40% of that of bacteriochlorophyll-absorbed light (Strain 4; see DUYSENS 1952).

4) The least intensity of illumination which elicits phototaxis when replaced abruptly by darkness amounts, at 890 mμ, to a few quanta per bacterium per second (subject to variation depending on the depth of pigmentation of the organism). The saturating intensity for phototaxis is about 10^3- to 10^5-fold greater. The contrast-sensitivity under moderate illumination (threshold value of $\Delta I/I_0$) is about 3%.

5) The latent period for a response to a step-decrease in illumination, which is equal to the threshold duration of a pulse-decrease, ranges from about 0.1 sec to about 1.5 sec, being greater after weaker stimuli and (Strain 4) at lower temperatures. The actual reversal of swimming appears to occupy about 0.1 sec. The speed of swimming is in the neighborhood of 0.05 mm/sec; it shows little correlation with the size of the cell. Rhythmic responses after a step-decrease in illumination persist for as long as one minute, with a frequency of about one response per second. Recovery of sensitivity after a response is characterized by an absolute refractory period of 0.25 sec and a relative refractory period of 3 sec. Accommodation has not yet been measured quantitatively.

X. Concluding remarks.

While the observation of bacterial taxis has been carried on extensively, the scientific study of this phenomenon is still in its infancy. In nearly all studies, including those of the reviewer, many crucial variables have not been recognized or controlled. It appears to be desirable, even now, to repeat the basic experiments with strict attention to concentrations of oxygen, carbon dioxide, minerals, and nutrients, to p_H, to temperature, and to the prior history of the organisms.

In concluding, the reviewer would like to pay tribute to the observational genius of T. W. ENGELMANN, whose careful studies of bacterial phototaxis, performed in the late nineteenth century, have comprised the foundation of this subject. Nearly all of the observations of later investigators in this field had been made, at least qualitatively, by ENGELMANN.

XI. Addendum.

After this chapter had been written, an interesting paper on phototaxis in blue-green algae (DREWS 1957) appeared in print. It appears from this paper that in many types of these algae, dual mechanisms exist for topotaxis and phobotaxis, respectively. To cite a single example, *Phormidium uncinatum* displays a topo-phototaxis in light of wave lengths 400–610 mμ, while in the spectral region 610–770 mμ this organism exhibits a phobo-phototaxis.

Literature.

ASTBURY, W. T., E. BEIGHTON and C. WEIBULL: The structure of bacterial flagella. Symposia Soc. Exper. Biol. **9**, 282–305 (1955).

BAILEY, K., and S. V. PERRY: The rôle of sulfhydryl groups in the interaction of myosin and actin. Biochim. et Biophysica Acta **1**, 506–516 (1947). — BLINKS, L. R.: The photosynthetic function of pigments other than chlorophyll. Annual Rev. Plant Physiol. **5**, 93–114 (1954). — BLUM, H. F., and D. L. FOX: Light responses in the brine flagellate *Dunaliella salina* with respect to wave length. Univ. California Publ. Physiol. **8**, 21–30 (1933). — BUDER, J.: Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jb. wiss. Bot. **56**, 529–584 (1915). — Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jb. wiss. Bot. **58**, 105–220 (1917). — Zur Biologie des Bakteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jb. wiss. Bot. **58**, 525–628 (1919). — BÜNNING, E., u. G. SCHNEIDER-HÖHN: Über das Aktionsspektrum der phototaktischen Reaktionen von *Euglena*. Arch. Mikrobiol. **24**, 80–90 (1956).

CLAYTON, R. K.: Studies in the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. I. Action spectrum, growth in green light, and Weber Law adherence. Arch. Mikrobiol. **19**, 107–124 (1953a). — Studies in the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. II. The relation between phototaxis and photosynthesis. Arch. Mikrobiol. **19**, 125–140 (1953b). — Studies in the phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. III. Quantitative relations between stimulus and response. Arch. Mikrobiol. **19**, 141–164 (1953c). — Photosynthesis and respiration in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **22**, 180–194 (1955a). — Competition between light and dark metabolism in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **22**, 195–203 (1955b). — Tactic responses and metabolic activities in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **22**, 204–213 (1955c). — Photosynthetic metabolism of propionate in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **26**, 29–31 (1957a). — Patterns of accumulation resulting from taxes and changes in motility of micro-organisms. Arch. Mikrobiol. **27**, 311–319 (1957b). — On the interplay of environmental factors affecting taxis and motility in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **29**, 189–212 (1958). — CLAYTON, R. K., F. H. DETTMER and A. E. ROBERTSON jr.: Oxidative metabolism of propionate in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **26**, 20–28 (1957). — CLAYTON, R. K., E. O. ELLINGSON and H. E. SHAW: A carbon dioxide requirement for the metabolism of propionate in *Rhodospirillum rubrum*. Arch. Mikrobiol. **25**, 429–432 (1957).

DANGEARD, P. A.: Les spectrogrammes en physiologie végétale. Bull. Soc. bot. France **57**, 91–93 (1910a). — Phototactisme, assimilation, phenomenes de croissance. Bull. Soc. bot. France **57**, 315–319 (1910b). — Le déterminisme des mouvements chez les organismes inférieurs. Ann. Protist. (Paris) **1**, 3–10 (1928). — DREWS, G.: Die phototaktischen Reaktionen einiger Cyanophyceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 259–262 (1957). — DUYSENS, L. N. M.: Transfer of excitation energy in photosynthesis. Diss. Utrecht 1952.

ENGELMANN, T. W.: Zur Biologie der Schizomyceten. Pflügers Arch. **26**, 537–545 (1881). — Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. **29**, 387–400 (1882). — *Bacterium photometricum*. Pflügers Arch. **30**, 95–124 (1883). — Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg **46**, 661–669 (1888a). — Über Bacteriopurpurin und seine physiologische Bedeutung. Pflügers Arch. **42**, 183–186 (1888b).

GEST, H.: Metabolic patterns in photosynthetic bacteria. Bacter. Rev. **15**, 183–210 (1951).

HAXO, F. T., and K. A. CLENDENNING: Photosynthesis and phototaxis in *Ulva lactuca* gametes. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole **105**, 103–114 (1953). — HOFFMANN-BERLING, H.: Geißelmodelle und Adenosintriphosphat. Biochim. et Biophysica Acta **16**, 146–154 (1955).

KNIEP, H.: Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jb. wiss. Bot. **43**, 215–270 (1906).

LARSEN, H.: On the microbiology and biochemistry of the photosynthetic green sulfur bacteria. Trondheim: F. Bruns Bokhandel 1953. — LINKS, J.: I. An hypothesis for the mechanism of (phobo-) chemotaxis. II. The carotenoids, steroids, and fatty acids of *Polytoma uvella*. Diss. Leiden 1955. (In Dutch; summary in English.)

MAINX, F.: Untersuchungen über den Einfluß von Außenfaktoren auf die phototaktische Stimmung. Arch. Protistenkde **68**, 105–176 (1929). — MAINX, F., u. H. WOLF: Reaktionsintensität und Stimmungsänderung in ihrer Bedeutung für eine Theorie der Phototaxis. Arch. Protistenkde **93**, 105–120 (1939). — MANTEN, A.: Phototaxis, phototropism, and photosynthesis in purple bacteria and blue-green algae. Diss. Utrecht 1948a. — Phototaxis in the purple bacterium *Rhodospirillum rubrum*, and the relation between phototaxis and photosynthesis. Leeuwenhoek nederl. Tijdschr. (Ant. van Leeuw.) **14**, 65–86 (1948b). See also MILATZ, J. M. W., and A. MANTEN: The quantitative determination of the spectral distribution of phototactic sensitivity in the purple bacterium *Rhodospirillum rubrum*. Biochim. et Biophysica Acta **11**, 17–27 (1953). — MAST, S. O.: The relation between spectral color and stimulation in the lower organisms. J. of Exper. Zool. **22**, 471–528 (1917). — Reversion

in the sense of orientation to light in the colonial forms, *Volvox globator* and *Pandorina morum*. J. of Exper. Zool. **27**, 367–390 (1918). — METZNER, P.: Die Bewegung und Reizbeantwortung der bipolar begeißelten Spirillen. Jb. wiss. Bot. **59**, 325–412 (1920). — Studien über die Bewegungsmechanik der Spermatozoiden. Beitr. allg. Bot. **11**, 435–499 (1923). — MOLISCH, H.: Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen. Jena: Gustav Fischer 1907.

NIENBURG, W.: Die Perzeption des Lichtreizes bei den *Oscillarien* und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Z. Bot. **8**, 161–193 (1916).

OLTMANNS, F.: Über Phototaxis. Z. Bot. **9**, 257–337 (1917).

PIEPER, A.: Die Phototaxis der *Oscillarien*. Diss. Berlin 1915.

ROBERTIS, R. DE, and C. A. PELUFFO: Chemical stimulation and inhibition of bacterial motility studied with a new method. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **78**, 584–590 (1951). — ROELOFSEN, P. A.: On photosynthesis of the *Thiorhodaceae*. Diss. Utrecht 1935.

SCHLEGEL, H. G.: Vergleichende Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit einiger Purpurbakterien. Arch. Protistenkde **101**, 69–97 (1956). — SCHMID, G.: Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria jenensis*. Jb. wiss. Bot. **62**, 328–419 (1923). — SCHRAMMECK, J.: Untersuchungen über die Phototaxis der Purpurbakterien. Beitr. Biol. Pflanz. **22**, 315–379 (1934). — SISTROM, W. R., M. GRIFFITHS and R. Y. STANIER: The biology of a photosynthetic bacterium which lacks colored carotenoids. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **48**, 473–515 (1956). — STANIER, R. Y., and G. COHEN-BAZIRE: Pages 56–89 in Microbial Ecology: Seventh Symposium of the Society for General Microbiology. Cambridge: Cambridge University Press 1957. — SZENT-GYÖRGYI, A. G.: Structural and functional aspects of myosin. Adv. Enzymol. **16**, 313–360 (1955).

TAMIYA, H.: A new interpretation of the Weber Law and the Weiss Law. Some additions to our knowledge of the comparative physiology of irritability. Cytologia (Tokyo) **17**, 243–269 (1952). — THOMAS, J. B.: On the rôle of the carotenoids in photosynthesis in *Rhodospirillum rubrum*. Biochim. et Biophysica Acta **5**, 186–196 (1950). — THOMAS, J. B., and J. C. GOEDHEER: Relative efficiency of light absorbed by carotenoids in photosynthesis and phototaxis of *Rhodospirillum rubrum*. Biochim. et Biophysica Acta **10**, 385–390 (1953). — THOMAS, J. B., and L. E. NIJENHUIS: On the relation between phototaxis and photosynthesis in *Rhodospirillum rubrum*. Biochim. et Biophysica Acta **6**, 317–324 (1950). — TIBBS, J.: The nature of algal and related flagella. Biochim. et Biophysica Acta **23**, 275–288 (1957).

VAN NIEL, C. B.: The culture, general physiology, morphology, and classification of the non-sulfur purple and brown bacteria. Bacter. Rev. **8**, 1–118 (1944). — Bacterial Photosyntheses. Chapt. 75, p. 1074–1088. In: The Enzymes, vol. II, part 2, edit. by J. B. SUMNER and K. MYRBÄCK. New York: Academic Press 1952. — The chemoautotrophic and photosynthetic bacteria. Annual Rev. Microbiol. **8**, 105–132 (1954). — VAN NIEL, C. B., T. W. GOODWIN and M. E. SISSINS: The nature of the changes in carotenoid synthesis in *Rhodospirillum rubrum* during growth. Biochemic. J. **63**, 408–412 (1956).

WASSINK, E. C., E. KATZ and R. DORRESTEIN: On photosynthesis and fluorescence of bacteriochlorophyll in *Thiorhodaceae*. Enzymologia (Den Haag) **10**, 285–354 (1942). — WATERMAN, T. H.: The relative effectiveness of various wave lengths for the photokinesis of *Unionicola*. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **9**, 453–467 (1936). — WEBER, H. H.: The link between metabolism and motility in cells and muscles. Symposia Soc. Exper. Biol. **9**, 271–281 (1955). — WEIBULL, C.: Movement of bacterial flagella. Nature (Lond.) **167**, 511–512 (1951).

Photodinese.

Von

W. Haupt.

Mit 3 Abbildungen.

1. Allgemeines.

Unter Photodinese im eigentlichen Sinne verstehen wir die Auslösung einer Strömung im vorher ruhenden Plasma durch Licht (FITTING 1925). Nach dieser enggefaßten Definition würde daher eine lediglich beschleunigende oder verzögernde Wirkung des Lichtes auf eine bereits bestehende Plasmaströmung nicht zur Photodinese zu rechnen sein. Eine solche Abgrenzung erscheint jedoch schon aus dem Grunde unzweckmäßig, weil die Begriffe „ruhendes" oder „strömendes" Plasma in den verschiedenen Untersuchungen recht unterschiedlich gebraucht werden. So beobachten etwa ZURZYCKI (1951) und BOTTELIER (1934) die Bewegung der mikroskopisch gerade noch sichtbaren Mikrosomen („Körnchenströmung"), während z. B. BEIKIRCH (1925) die Geschwindigkeit der mitgeführten Chloroplasten mißt. SCHWEICKERDT (1928) stellt fest, daß geringere Reizintensitäten nur eine Körnchenströmung hervorrufen, stärkere jedoch auch Chloroplastenrotation; als Kriterium für die Reizschwelle gilt bei diesem Autor, daß in 50% der Zellen mindestens vereinzelte Chloroplasten von der Plasmaströmung mitgeführt werden. Ob die Chloroplasten an der Strömung teilnehmen oder nicht, dürfte weniger von der „Strömungsgeschwindigkeit" des einzelnen Teilchens abhängen als vielmehr von der „Intensität der Strömung". Darunter verstehen wir mit BOTTELIER die strömende Masse je Querschnitt und Zeiteinheit. Wenn wir jedoch eine Erhöhung der Strömungs*intensität* unbedenklich zu den „Dinesen" rechnen, können wir eine Erhöhung der *Geschwindigkeit* nicht unberücksichtigt lassen, zumal hier besonders typische Reizvorgänge wirksam sind (BOTTELIER). Daß schließlich nicht nur positive, sondern auch negative Wirkungen des Lichtes auf die Strömung mit zu behandeln sind, versteht sich wohl von selbst.

Abgesehen von den ältesten Arbeiten, lassen sich die Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Licht und Plasmaströmung in zwei ziemlich klar voneinander abgegrenzte Gruppen gliedern. Entweder wird eine tonische Wirkung des Lichtes auf die Plasmaströmung untersucht, also die Abhängigkeit der Strömung von der unverändert fortdauernden Bestrahlung, oder es handelt sich um typische Reizwirkungen, die durch *Änderungen* der Bestrahlung mehr oder weniger kurzfristig ausgelöst werden, wobei die absolute Beleuchtungsstärke oder Strahlungsintensität von untergeordneter Bedeutung ist. Vielleicht sollten von diesen reversiblen Reizerscheinungen noch die langfristig nachwirkenden Schädigungen abgetrennt werden, wie sie insbesondere durch kurzwellige UV-Strahlung hervorgerufen werden.

Wie sich im folgenden zeigen wird, kann das Licht offenbar auch innerhalb der beiden hier voneinander abgegrenzten Möglichkeiten noch auf verschiedene Weise auf die Plasmaströmung einwirken, wie allein schon aus einem Vergleich der Aktionsspektren hervorgeht. So finden wir neben Lichtwirkungen, die offen-

sichtlich Beziehungen zur Photosynthese haben, andere, die im sichtbaren Bereich ausschließlich durch kurzwellige Strahlung hervorgerufen werden. Soweit die Aktionsspektren mit einiger Sicherheit bekannt sind, sollen die Erscheinungen nach diesem Gesichtspunkt gegliedert werden.

2. Tonische Einflüsse des Lichts auf die Plasmaströmung.

Schon MOORE (1888) machte darauf aufmerksam, daß die Geschwindigkeit der Plasmaströmung bei *Elodea* und *Vallisneria* von der Beleuchtungsstärke abhängig ist, und SCHRÖTER (1905) fand bei der Fontänenströmung von *Mucorineen* eine entsprechende Beziehung, natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen. JOSING (1901) konnte bei einer großen Zahl von Objekten (mit und ohne Chlorophyll) einen Einfluß des Lichtes auf die Strömung nur beobachten, wenn die Zellen unter leichter Narkose standen (Äther oder Chloroform) oder unter CO_2-Mangel gehalten wurden (daß es sich dabei nicht um eine spezifische CO_2-Wirkung handelte, geht daraus hervor, daß CO_2 auch durch anorganische oder organische Säuren ersetzt werden konnte). Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen früherer Autoren ist bei einigen späteren Arbeiten die Analyse der Lichtwirkung etwas weitergeführt.

Die Plasmaströmung ist eine aktive Lebenstätigkeit der Zelle und damit an den energieliefernden Stoffwechsel gebunden. In den meisten Fällen ist daher eine Strömung nur bei Anwesenheit von Sauerstoff möglich (vgl. z. B. CLARK 1888, RITTER 1899, BOTTELIER 1935). Diese Empfindlichkeit gegen O_2-Mangel kann so weit gehen, daß bei normalem O_2-Gehalt des Mediums die Diffusion des Sauerstoffs in die Zelle zum begrenzenden Faktor für die Plasmaströmung wird, sofern das Verhältnis von Zelloberfläche zu Plasmavolumen klein ist (junge *Avena*-Koleoptilen im Gegensatz zu alten, in denen die Diffusion schnell genug erfolgen kann). Während diese Ergebnisse von EYMERS und BOTTELIER (1937) an etiolierten Pflanzen erhalten wurden, untersuchte neuerdings ZURZYCKI (1951) die O_2-Abhängigkeit der Plasmaströmung an grünen Blättern von *Elodea densa*. Wenn hier die Plasmaströmung, die infolge Luftabschlusses zum Stillstand gekommen ist, nicht nur durch erneute Luftzufuhr, sondern statt dessen auch durch Beleuchtung wieder in Gang gesetzt werden kann, so scheint das in diesem Falle eine so offensichtliche Wirkung des photosynthetisch entbundenen O_2 zu sein, daß die mangelnde Bestätigung durch das Aktionsspektrum kaum ins Gewicht fällt. Ähnlich dürften auch die Ergebnisse von RITTER (1899) an *Characeen* zu interpretieren sein. BEIKIRCH (1925) gibt an, daß die Plasmaströmung von *Elodea canadensis* und *E. densa* nur im Licht stattfindet, dann aber mit bemerkenswert konstanter Geschwindigkeit (außer bei extrem hohen Beleuchtungsstärken), und daß sie bei *Vallisneria spiralis* in Licht erheblich schneller als in Dunkelheit verläuft. Da nach diesem Autor im sichtbaren Bereich sowohl kurzwellige als auch langwellige Strahlung wirksam ist, dürfte auch in diesen Untersuchungen die Lichtabsorption im Chlorophyll ausschlaggebend gewesen sein (zumal ZURZYCKI seine oben erwähnten Ergebnisse ebenfalls an *E. densa* erzielte); die hier festgestellte Reihenfolge der Wirksamkeit (rot > grün > blau) kann nicht gegen diese Annahme sprechen, da nicht mit energiegleicher Strahlung gearbeitet wurde. Infrarot- und langwellige UV-Strahlung hat keinen Einfluß auf die Strömungsgeschwindigkeit (BEIKIRCH).

BEIKIRCH untersuchte einige quantitative Beziehungen der tonischen Lichtwirkung. Unter sonst gleichen Bedingungen macht sich die Lichtwirkung in zuvor verdunkelten Objekten um so schneller bemerkbar, je höher die Beleuchtungsstärke ist (zur Anwendung kamen 9000, 265000 und 8000000 Lux). Ebenso erfolgt

diese Wirkung um so schneller, je kürzer die Objekte verdunkelt waren; doch ist eine Mindestzeit von 45 min Verdunkelung notwendig, um die Strömung zum Stillstand zu bringen (bei den *Elodea*-Arten) bzw. zu verlangsamen *(Vallisneria)*. Auch die schließlich erreichte konstante Strömungsgeschwindigkeit ist in gewissem Ausmaß abhängig von der Beleuchtungsstärke, doch spielt hier die Temperatur eine weitaus größere Rolle.

Bei den höchsten der verwendeten Beleuchtungsstärken bleibt die Strömung nicht dauernd konstant, sondern verlangsamt sich nach 5—15 min wieder, eventuell bis zum völligen Stillstand. In höheren Temperaturen sind die dazu erforderlichen Beleuchtungsstärken geringer als in niederen. Hier dürfte es sich bereits um Schädigungen handeln, die nicht mehr unter den Begriff der Photodinese gerechnet werden können.

Schwierig ist die Deutung der Versuchsergebnisse von NOTHMANN-ZUCKERKANDL (1915). Nach diesen soll die Abhängigkeit der Strömung vom Licht mit abnehmender Wellenlänge nachlassen, so daß die stärkste Wirkung im Infrarot, die schwächste im UV liegt; dazwischen scheint ein unwirksamer Bereich im Gelb zu liegen (580—630 mμ). (Ein Teil der Versuche wurde mit annähernd energiegleicher Strahlung durchgeführt.) Gemessen wurde die Zeit vom Beginn der Beleuchtung bis zum Beginn der Plasmaströmung *(Elodea, Vallisneria)* bzw. die Geschwindigkeit der Strömung unter den verschiedenen Bedingungen *(Tradescantia)*. Ein reiner Chlorophylleffekt scheint nicht vorzuliegen, da in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* die gleichen Gesetzmäßigkeiten herrschen wie in den Blättern von *Elodea* und *Vallisneria*; außerdem konnte die Autorin den für die Strömung notwendigen Sauerstoff bei *Elodea* nicht durch die Beleuchtung ersetzen.

Nach diesen unterschiedlichen Befunden selbst an ein und demselben Objekt *(Elodea)* müssen wir damit rechnen, daß verschiedenartige Strahlenwirkungen auf die Plasmaströmung eine Rolle spielen. Insbesondere weist BEIKIRCH darauf hin, daß die von ihm analysierte Wechselwirkung zwischen Temperatur und Licht auf die Plasmaströmung manche Widersprüche erklären kann; so soll nach diesem Autor die Infrarotstrahlung bei NOTHMANN-ZUCKERKANDL das Objekt erwärmt und damit die Empfindlichkeit gegen das Beobachtungslicht bei der mikroskopischen Kontrolle erhöht haben. Zwar konnte NOTHMANN-ZUCKERKANDL die Wirkung der Infrarotstrahlung nicht durch allgemeine Erhöhung der Temperatur ersetzen, doch setzte die Strömung nach kurzer Zeit ein, wenn nur ein Teil des Blattes lokal erwärmt wurde (42—45° gegenüber der um einige Grade kühleren Umgebung).

Erwähnenswert ist, daß nach NOTHMANN-ZUCKERKANDL der Spektralbereich 580—630 mμ nicht nur keine Strömung auslösen kann sondern diese offenbar auch aktiv unterdrückt. Es soll sich hier um eine Schädigung durch zu hohe Intensität handeln, die dadurch zum Ausdruck kommt, daß sich die Chloroplasten bei dieser Bestrahlung nicht in die Dunkelstellung begeben und auch durch nachfolgende völlige Verdunkelung nicht mehr zu dieser Bewegung veranlaßt werden können, im Gegensatz zu den Chloroplasten in Zellen, die nicht mit diesem Spektralbereich bestrahlt worden waren. Leider finden sich in dieser Arbeit keine absoluten Angaben über die verwendeten Beleuchtungsstärken bzw. Strahlungsenergien.

Im krassen Gegensatz zu allen bisher beschriebenen tonischen Lichtwirkungen stehen die Angaben von SCHWEICKERDT (1928) für *Vallisneria spiralis*. Neben den später zu besprechenden typischen Übergangsreizen, die den Hauptgegenstand seiner Untersuchungen bildeten, beschreibt dieser Autor auch eine Dauerreizung durch Licht, die so lange anhält, wie die Zelle beleuchtet wird, also entsprechend den bisher behandelten Lichtwirkungen; hierfür genügt bereits eine Beleuchtungsstärke von 0,5 MK. Dieser Dauerreiz konnte jedoch außer durch weißes Mischlicht nur durch blaues Licht erzielt werden, so daß die durch Beleuchtung ausgelöste Strömung bei Fortdauer der Beleuchtung im roten und grünen Licht nach einiger

Zeit wieder völlig zur Ruhe kam, im blauen jedoch in gewissem Ausmaß erhalten blieb. Daß es sich dabei nicht um einen pathologischen Vorgang handelt, konnte der Autor nachweisen, indem die Strömung auch in diesen Zellen aufhört, wenn sie anschließend genügend lange verdunkelt werden.

Doch kann auch Bestrahlung mit Blaulicht bei verschiedenen Pflanzen zu Schädigungen führen, wenn die Intensität sehr stark ist, während Rotlicht ohne Wirkung bleibt; diese Schädigung äußert sich nach PRINGSHEIM (1881) darin, daß die Strömung sehr schnell zum Stillstand kommt. Doch soll auch die kurzwellige Strahlung unschädlich bleiben, wenn der Versuch unter O_2-Ausschluß durchgeführt wird. In den Untersuchungen von EWART (1898) bewirkte Sonnenlicht, das durch Sammellinsen auf 5—6fache Intensität erhöht wurde, kurz vor dem Eintritt des Zelltodes noch eine vorübergehende Beschleunigung der Plasmaströmung.

3. Typische Reizwirkungen des Lichtes auf die Plasmaströmung.

Die durch FITTING (1925) an *Vallisneria* entdeckte, oft sehr nachhaltige Auslösung der Plasmaströmung durch kurzfristige Intensitätserhöhung des Lichtes wurde im wesentlichen von zwei Autoren eingehend untersucht. FITTINGs Schüler SCHWEICKERDT (1928) analysierte diese Erscheinung an FITTINGs Objekt, während BOTTELIER (1933, 1934) mit etiolierten *Avena*-Koleoptilen arbeitete. Ob es sich in beiden Fällen um den gleichen Mechanismus handelt, erscheint in Anbetracht der Verschiedenheit der Aktionsspektren sehr fraglich. Daher lassen sich beide Untersuchungen nicht unter einheitlichen Gesichtspunkten besprechen, sondern die Ergebnisse müssen unabhängig nacheinander behandelt werden.

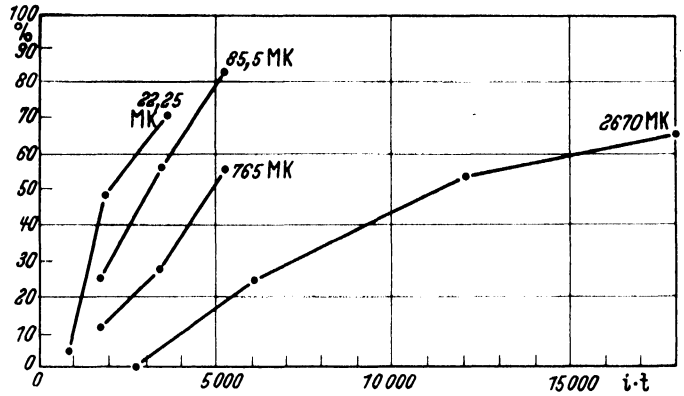


Abb. 1. Photodinetische Wirkung mit zunehmender Lichtmenge in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke bei *Vallisneria* (Weißlicht). Abszisse: Lichtmenge in MKS. Ordinate: Prozentsatz der Zellen, in denen Chloroplastenrotation ausgelöst wird. (Nach SCHWEICKERDT 1928.)

SCHWEICKERDT untersuchte die Photodinese im strengsten Sinne des Wortes, den ihm FITTING gab: Auslösung der Strömung in vorher ruhendem Plasma; die dazu notwendige Beleuchtung kann recht kurz sein und ist von der verwendeten Beleuchtungsstärke abhängig. Abb. 1 gibt einige Beispiele für Zellen, die zuvor völlig an Dunkelheit adaptiert waren. Aus den Werten geht zugleich hervor, daß das Reizmengengesetz in diesem Falle nicht gültig ist, daß vielmehr die Beleuchtungszeit eine größere Bedeutung hat als die Beleuchtungsstärke. Zwar wurde in diesen Versuchen die Beleuchtungsstärke teilweise durch Verwendung verschieden starker Lampen variiert, so daß die Emissionsspektren nicht in allen Fällen die gleichen waren, doch bleiben die Ergebnisse im Prinzip auch gleich, wenn nur diejenigen Versuche verglichen werden, in denen lediglich der Abstand der gleichen Lampe vom Objekt geändert wurde.

Der Verlauf der Lichtströmungsreaktion (ein Begriff, der erst später von BOTTELIER 1934 geprägt wurde) ist unter allen Bedingungen einheitlich: Nach einer Latenzzeit, die bei stärkerer Beleuchtung (Sonnenlicht oder diffuses Tageslicht) 5 min, bei schwächerer Beleuchtung 10 min beträgt (im Extremfall noch länger), beginnt die Strömung; sie erreicht nach weiteren 20 min maximale Geschwindigkeit und klingt nach längerer Zeit wieder ab, die nach starken Reizen 24—48 Std, nach schwächeren 6—8 Std dauert.

Unterschwellige Reize[1] können sich summieren, wenn die Pausen zwischen diesen nicht mehr als 4mal so lang sind wie die einzelnen Beleuchtungszeiten; allerdings wurden nur wenige Kombinationen untersucht (vgl. Tabelle 1).

Mit Hilfe von Gelatinefiltern wurden drei Wellenlängenbereiche isoliert und weitgehend energiegleich gemacht, nämlich 430—485 mμ (blau), 500—550 mμ (grün) und der sichtbare Bereich >620 mμ (rot). Der (nach Vorversuchen photodinetisch unwirksame) Infrarotbereich war in allen drei Fällen energetisch etwa

Tabelle 1. *Die photodinetische Wirkung intermittierenden Lichtes bei Vallisneria. Beleuchtungsstärke 22 MK.* (Nach SCHWEICKERDT 1928.)

Anzahl der Lichtperioden	Dauer der einzelnen Perioden: Licht-	Dauer der einzelnen Perioden: Dunkel-	Prozentsatz reagierender Blätter	Kontrolle: Dauerlicht	Kontrolle: Prozentsatz reagierender Blätter
	min	min		min	
4	1	1	84,4	4	88,2
4	1	2	83,3	4	93,8
8	1/2	2	56,2	4	83,3
8	1/2	4	20,0	4	86,7

Eine einzelne Beleuchtung von 1 min ist unterschwellig!

im gleichen Verhältnis vertreten, so daß er unberücksichtigt bleiben konnte. Eine Bestimmung der Reizschwelle[1] ergab für die drei Spektralbereiche eine Wirksamkeit von rot:grün:blau = 100:10:25, und SCHWEICKERDT sieht in diesen Ergebnissen einen Hinweis darauf, daß Chlorophyll für die maßgebliche Absorption verantwortlich ist. Sofern es sich um rotes oder grünes Licht handelt, bleiben die Resultate grundsätzlich gleich, wenn nicht mit kurzer Beleuchtung, sondern mit Dauerlicht gearbeitet wird; auch dann klingt die photodinetisch induzierte Strömung nach Stunden oder Tagen wieder völlig ab und gibt sich so wohl am klarsten als Reaktion auf einen Übergangsreiz zu erkennen. Daß demgegenüber blaues Licht zusätzlich als „stationärer Reiz" wirkt (oder die Strömung tonisch beeinflußt, wie wir es nannten), wurde bereits weiter oben ausgeführt.

Tabelle 2. *Photodinetische Wirksamkeit von Strahlung verschiedener Wellenlängen bei etiolierten Avena-Koleoptilen.* (Nach BOTTELIER 1933.)

Wellenlänge in mμ	Relative Empfindlichkeit der Zellen (436 mμ = 100%)
366	10
405	45
436	100
546	3
578	<1

In allen Versuchen SCHWEICKERDTs war das Ausgangsmaterial 84—108 Std an völlige Dunkelheit adaptiert, so daß das Plasma sich in Ruhe befand; es wurde stets der Übergang von Dunkelheit zu Licht in seiner Wirkung auf die Plasmaströmung untersucht, nicht aber die Intensitätserhöhung einer bereits bestehenden Lichtstrahlung. Auch in den Versuchen von BOTTELIER, die nun zu besprechen sind, war die Ausgangssituation stets Dunkelheit, doch handelte es sich hier nicht um die *Auslösung* einer Strömung, sondern um die *Geschwindigkeitsänderung* einer bereits bei Dunkelheit bestehenden „primären Strömung". Untersuchungsobjekte dieses Forschers waren etiolierte Gramineen-Koleoptilen (insbesondere *Avena*), so daß hier von vornherein nicht mit einer Beteiligung des Chlorophylls an der Reizaufnahme gerechnet werden konnte. Die Ermittlung des Aktionsspektrums zeigt in der Tat eine ausschließliche Wirkung der blauen (und in geringem Ausmaß noch der ultravioletten) Strahlen (Tabelle 2). Leider liegen die verwendeten monochromatischen Bereiche so weit auseinander, daß aus dem

[1] Reizschwelle: Bewegung mindestens einzelner Chloroplasten in 50% der Zellen (s. oben).

Aktionsspektrum noch keine Schlüsse auf das absorbierende Pigment möglich sind; aus zahlreichen Parallelen scheint aber hervorzugehen, daß die Reizaufnahme der Lichtströmungsreaktion mit derjenigen der Lichtwachstumsreaktion einen Primärprozeß gemeinsam hat, so daß wir aus Analogiegründen vielleicht schließen dürfen, daß die Absorption im Riboflavin maßgebend ist [da nach THORNING (1955) wahrscheinlich dieses Pigment für die Lichtwachstumsreaktion verantwortlich zu machen ist].

Der Reaktionsverlauf unterscheidet sich quantitativ und qualitativ von den Verhältnissen bei *Vallisneria*, indem die ganze Reaktion (nach einer Latenzzeit von konstant 3—4 min) sich hauptsächlich innerhalb 4 min abspielt, nach 15 min bereits völlig abgeklungen ist und je nach der Reizstärke positiv oder negativ sein kann, d. h. in einer vorübergehenden Geschwindigkeitserhöhung oder -erniedrigung besteht (vgl. Abb. 2 und 3).

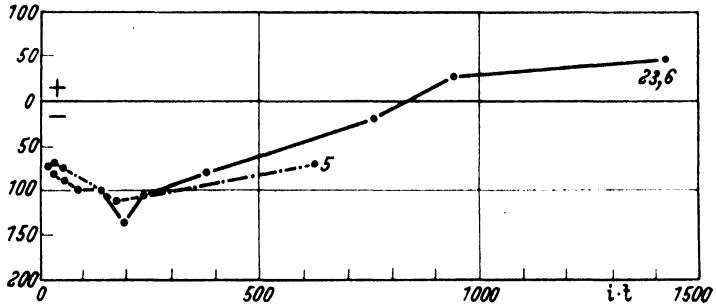


Abb. 2. Reaktionsgröße der Lichtströmungsreaktion bei *Avena* in Abhängigkeit von der Lichtmenge bei Verwendung monochromatischer Strahlung (436 mμ). Abszisse: Lichtmenge ($i \cdot t$) in Energiemaß (erg/cm²) für zwei verschiedene Intensitäten (5 und 23,6 erg/cm² · sec). Ordinate: Zeitliches Integral der Verzögerung bzw. Beschleunigung der Plasmaströmung (vgl. Abb. 3) als Reaktionsgröße. (Nach BOTTELIER 1933.)

Die Reaktionsgröße ist in zweifacher Weise von der Reizstärke abhängig: Nicht nur das Ausmaß der Geschwindigkeitserhöhung bzw. -erniedrigung nimmt zu (oder ab), sondern auch in gewissem Grade die Zeitspanne, über die sich diese Reaktion erstreckt. BOTTELIER bildet daher die Zeitsumme der Abweichungen von der normalen Strömungsgeschwindigkeit. Diese Reaktionsgröße, die z. B. auch den Kurven Abb. 2 zugrunde liegt, bildet eine brauchbare Maßzahl für die quantitativen Untersuchungen.

Diese Maßzahl läßt allerdings nicht erkennen, wie sich das Integral im Einzelfall aus Reaktionsdauer und -ausmaß zusammensetzt; das empfinden DUBUY und NUERNBERGK (1935) als Mangel bei ihrem Versuch, die Auxinverteilung und die Lichtwachstumsreaktion auf die Lichtströmungsreaktion zurückzuführen.

Ohne daß es ihm möglich ist, quantitative Angaben zu machen, weist BOTTELIER darauf hin, daß nicht nur die Strömungsgeschwindigkeit, sondern auch die Strömungsintensität (s. oben) durch Beleuchtung kurzfristig herabgesetzt werden kann.

Für die Reizstärke ist (wiederum im Gegensatz zu den Befunden SCHWEICKERDTs an *Vallisneria*) in gewissen Grenzen das Produkt Intensität × Zeit ausschlaggebend, die Reizmenge entscheidet also über die Stärke der Reaktionsgröße, gleichgültig wie sich diese Reizmenge aus den Komponenten zusammensetzt. Bei kleinen Reizmengen ist sogar die Reaktionsgröße proportional $i \cdot t$ (vgl. Abb. 2). Eine Grenze der Gültigkeit des Reizmengengesetzes wird erreicht, wenn die Belichtungszeit 3 min überschreitet. Das hängt mit den Summierungseffekten zusammen, die anschließend zu besprechen sind.

Während SCHWEICKERDT die Summierung unterschwelliger Reize untersucht, prüft BOTTELIER die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes an der Summationswirkung überschwelliger Reize, was bei der klaren Beziehung zwischen Reizstärke und Reaktionsgröße quantitativ durchführbar ist. Sofern zwei gleiche Reize innerhalb von 3 min (= Latenzzeit der Lichtströmungsreaktion) wirken, werden sie ideal im Sinne des Talbotschen Gesetzes summiert; dabei ist besonders instruktiv der in Abb. 3 dargestellte Fall, in dem der Einzelreiz für sich noch eine

Geschwindigkeitsverminderung hervorgerufen hätte, die Verdoppelung des Reizes aber zur Geschwindigkeitserhöhung führt. Erfolgt die zweite Reizung dagegen länger als 9 min nach der ersten, so rufen beide völlig unabhängig voneinander entsprechende Reaktionen hervor. Im Zwischenbereich erfolgt unvollständige Summierung, indem einerseits die vom ersten Reiz ausgelöste Reaktion durch den zweiten noch etwas verstärkt wird, andererseits aber auch schon der Ansatz zu einer zweiten Reaktion zu erkennen ist (Abb. 3).

Im Gegensatz zu diesen kurzfristigen Reizungen klingt bei Dauerbeleuchtung die Reaktion nicht vollständig wieder ab; je nachdem, ob der Reiz eine Hemmung oder Förderung hervorgerufen hat, bleibt eine Resthemmung oder Restförderung so lange bestehen wie die Beleuchtung dauert. Das Aktionsspektrum für diese

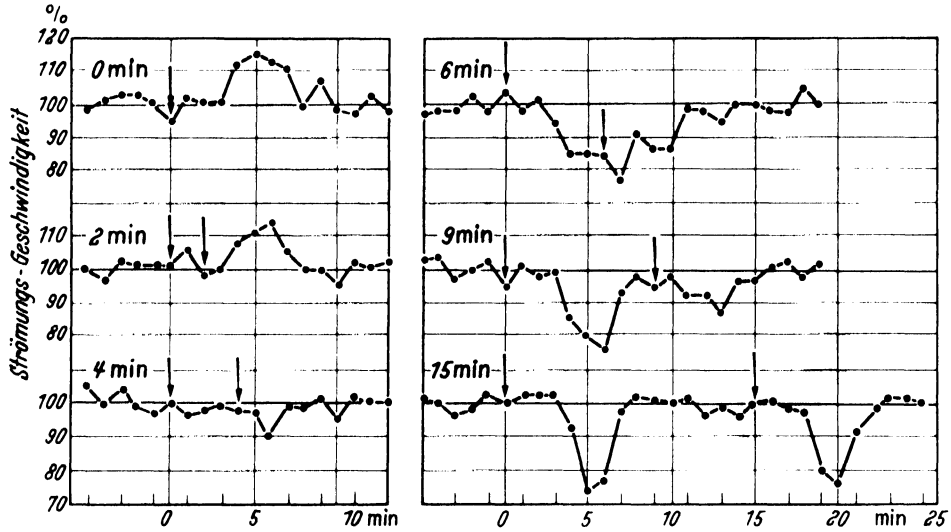


Abb. 3. Photodinetische Wirkung zweier überschwelliger Belichtungen in Abhängigkeit von der Länge der Dunkelpause zwischen beiden Belichtungen bei *Avena*. Abszisse: Zeit in Minuten nach Beginn der ersten Belichtung. Ordinate: Momentane Abweichung der Strömungsgeschwindigkeit von der der ungereizten Zellen. Die zwischen dieser Kurve und der waagerechten Linie (ungereizte Kontrollen) eingeschlossene Fläche, die Zeitsumme der Abweichungen, ist die in Abb. 2 dargestellte Reaktionsgröße. Die Länge der Dunkelpausen ist an den Kurven angegeben. Einfache Belichtung (Pfeil) = 23,6 erg/cm² · sec × 20 sec (Strömungshemmung). Doppelte Belichtung (Dunkelpause = Null) = 23,6 erg/cm² · sec × 40 sec (Strömungsförderung; vgl. Abb. 2). Alles mit 436 mμ. (Nach BOTTELIER aus DU BUY und NUERNBERGK 1935.)

Dauerwirkung scheint sich nicht von dem der typischen „Lichtströmungsreaktion" zu unterscheiden. Es hat also den Anschein, als ob hier nicht ausschließlich eine Wirkung des „Übergangsreizes" vorliegt, sondern auch ein „stationärer Reiz" hinzukommt. Doch läßt sich vermutlich eine solche Trennung überhaupt nicht so vollständig durchführen, wie es in unserer Gliederung versucht wurde, da ja für das Wirksamwerden eines Übergangsreizes nicht allein der Intensitätssprung maßgebend sein kann, sondern auch die Dauer der Beleuchtung von Bedeutung sein muß (vgl. hierzu die Ausführungen über die phobische Phototaxis der Blaualgen auf S. 352 dieses Bandes).

BOTTELIER weist besonders auf die Parallelen zwischen der Lichtströmungs- und der Lichtwachstumsreaktion hin (letztere von VAN DILLEWIJN 1927 untersucht). Soweit ein quantitativer Vergleich der etwas verschiedenen Versuchsbedingungen möglich ist, ruft die gleiche Energie, die größte negative Lichtströmungsreaktion auslöst, auch größte negative Lichtwachstumsreaktion hervor, und ebenso liegt der Umschlagpunkt zwischen negativer und positiver Reaktion in beiden Fällen bei der gleichen Reizmenge. Die Gleichartigkeit der Aktionsspektren wurde bereits erwähnt. Auch zum Phototropismus sollen ähnliche Beziehungen bestehen. Eine „Dunkel-Strömungsreaktion", die der „Dunkel-Wachstumsreaktion" entsprechen würde, also eine Reaktion der Plasmaströmung

auf plötzliche Verdunkelung, konnte BOTTELIER bei *Avena* ebensowenig feststellen wie FITTING und SCHWEICKERDT bei *Elodea*.

Weiterhin sind die Zusammenhänge mit den Viscositätsbeeinflussungen durch Licht von Interesse, die im letzten Abschnitt dieses Beitrages noch kurz besprochen werden sollen (s. u.).

Anhangsweise sei hier noch auf einige Beobachtungen an tierischen Objekten hingewiesen. Nach ENGELMANN (1879) führt bei *Pelomyxa palustris* plötzliche Erhöhung der Beleuchtungsstärke zum Stillstand der Körnchenströmung im Plasma, nicht aber plötzliche Intensitätsschwächung oder allmähliche Intensitätserhöhung. Bei Partialreizung findet ebensowenig eine Reizleitung zu ungereizten Partien statt wie bei den pflanzlichen Dinesen. FOLGER (1947) untersuchte die entsprechende Erscheinung bei *Amoeba* reizphysiologisch, insbesondere die Abhängigkeit der Ruhezeit von verschiedenen Faktoren vor und während der Reizung. Nach HARRINGTON und LEAMING (1900) kann bei *Amoeba* die Plasmaströmung, die der Ortsbewegung zugrunde liegt, durch plötzliche Bestrahlung mit blauem oder violettem Licht vorübergehend verzögert oder sistiert, durch rotes Licht jedoch beschleunigt werden.

4. Die Wirkung ultravioletter Strahlung.

Starke UV-Bestrahlung wirkt schädigend auf die Zellen und bringt damit die Strömung zum Stillstand. Dieser Effekt, der nicht eigentlich zur Photodinese zu rechnen ist, wurde von GLUBRECHT (1953) an Epidermiszellen von *Allium cepa* untersucht. Die größte Wirksamkeit ergab sich bei 248 mμ; hier genügen 8—10% der Dosis, die bei 313 mμ eingestrahlt werden muß, um den gleichen Effekt zu erzielen. Bemerkenswerterweise liegt im Bereich maximaler Absorption der Nucleinsäuren (265 mμ) kein Wirkungsmaximum. Daß im übrigen die Plasmaschädigung durch UV-Strahlung ein sehr komplizierter Vorgang ist, zeigt die Tatsache, daß die verschiedenen von GLUBRECHT untersuchten Kriterien für eine Plasmaschädigung unterschiedliche Aktionsspektren aufweisen.

An einem der klassischen Objekte der Photodinese, *Elodea densa*, untersuchten bereits NOETHLING und ROCHLIN (1931) die UV-Wirkung auf die Plasmaströmung. Bei starken Dosen treten ebenfalls Plasmaschädigungen auf, die zum Stillstand der Strömung führen, verbunden mit starker Viscositätszunahme. Doch ist das nur das Ende einer Wirkungskurve, die mit zunehmender Bestrahlungsdosis (hier: Bestrahlungszeit) zunächst immer lebhaftere Strömung hervorruft, bis nach Überschreiten eines Maximums (bei optimaler Dosis) die strömungsauslösende Wirkung nachläßt und schließlich sogar eine vorhandene Strömung zum Stillstand gebracht wird. Auch in diesen Versuchen (in denen die Strömung durch die Rotation der Chloroplasten charakterisiert war) zeigt sich eine Zunahme der UV-Wirkung mit abnehmender Wellenlänge, erkennbar an den für eine Reaktion notwendigen Bestrahlungszeiten, die unter diesen Bedingungen zwischen 3 und 45 min lagen. Vielleicht handelt es sich bei der hier besprochenen Erscheinung genau genommen um eine Chemodinese, ausgelöst durch Substanzen, die infolge reversibler Schädigungen durch geringe UV-Einstrahlung freigesetzt werden. Die Wirkung der UV-Strahlung ist so nachhaltig, daß die durch sie ausgelöste Strömung noch nach vielen Stunden beobachtet werden kann. Quantitative Angaben hierüber liegen jedoch nicht vor.

5. Lichtbedingte plasmatische Zustandsänderungen, die gewisse Beziehungen zur Photodinese vermuten lassen.

Viscosität des Plasmas.

Photodinetische Erscheinungen können als Ausdruck plasmatischer Zustandsänderungen aufgefaßt werden, hervorgerufen durch Licht. Es ist daher notwendig, in Kürze noch auf entsprechende Beobachtungen einzugehen, ohne daß auch nur

annähernd Vollständigkeit erreicht werden könnte; vielmehr sollen nur einzelne Beispiele herausgestellt werden. Im übrigen wird jeweils auf die entsprechenden Abschnitte an anderer Stelle in diesem Handbuch verwiesen.

In erster Linie verdienen hier die Untersuchungen von VIRGIN (1951, 1952, 1954) über Viscositätsänderungen erwähnt zu werden[1]. Nach diesem Autor können durch Licht je nach Intensität und Belichtungszeit kurzfristige oder länger andauernde Erhöhungen oder Erniedrigungen der Plasmaviscosität ausgelöst werden, unter bestimmten Bedingungen auch Erhöhungen, denen eine kurzzeitige Erniedrigung vorangeht oder umgekehrt. Das Aktionsspektrum hat VIRGIN mit verschiedenen Methoden[2] bestimmt und dabei übereinstimmend maximale Wirkung zwischen 450 und 480 mμ gefunden, während die Grenzen der Wirksamkeit bei 550 mμ einerseits und nahe unter 400 mμ andererseits liegen. Auf die genaue spektrale Empfindlichkeitsverteilung, die mit den verschiedenen Methoden einen etwas unterschiedlichen Verlauf ergab, kann hier nicht eingegangen werden; soweit überhaupt ein Vergleich möglich ist, entspricht das Aktionsspektrum dem von BOTTELIER für die Photodinese gefundenen (s. S. 392).

Für die hier untersuchten Reaktionen ist ferner die Vorbehandlung von ausschlaggebender Bedeutung, wie allein aus der Tatsache zu erkennen ist, daß unter gleichen Versuchsbedingungen die Schwelle der Beleuchtung je nach der Jahreszeit bis über 4 Größenordnungen schwanken kann. Auf die sehr eingehenden Analysen des Verfassers über die Wirkung verschiedener Vorbelichtungen und Vorverdunkelungen kann in diesem Rahmen nicht eingegangen werden, ebensowenig auf die Untersuchungen über die Grenzen der Gültigkeit des Reizmengengesetzes, zumal ein unmittelbarer Vergleich mit den photodinetischen Erscheinungen noch nicht möglich ist; soweit nämlich Übereinstimmung im Aktionsspektrum herrscht, handelt es sich um verschiedene Objekte (*Elodea* bei VIRGIN, *Avena* bei BOTTELIER), soweit es aber die gleichen Objekte betrifft (*Elodea*), unterscheiden sich die Aktionsspektren grundsätzlich (vgl. VIRGIN mit SCHWEICKERDT).

Immerhin dürfen wir wohl in der Annahme nicht fehlgehen, mit der Viscositätsbeeinflussung durch Licht *einen* wesentlichen Faktor der photodinetischen Wirksamkeit erfaßt zu haben[3], da nach EYMERS und BOTTELIER (1937) die Geschwindigkeit v des strömenden Plasmas eine Funktion der beiden Größen Antriebskraft (K) und Viscosität (η) ist nach der Formel $v = \text{konst} \cdot \frac{K}{\eta}$. Damit wird aber zugleich verständlich, daß wir mit ganz verschiedenen Lichtwirkungen auf die Plasmaströmung rechnen müssen, da natürlich auch die (noch nicht widerspruchsfrei aufgeklärte) *Antriebskraft* der Strömung vom Licht beeinflußt werden kann, möglicherweise sogar auch diese noch auf verschiedenen Wegen.

Permeabilität.

Ein weiterer Faktor, der einerseits durch Licht beeinflußbar ist, andererseits für die Plasmaströmung von Bedeutung sein kann, ist die Permeabilität. Daß diese durch Lichtreize erhöht werden kann, ist z. B. aus den Untersuchungen über Bewegungen von Blattgelenken bekannt (vgl. S. 481 f. dieses Bandes); aber auch unabhängig von Bewegungsvorgängen können Permeabilitätserhöhungen durch Licht beobachtet werden (vgl. hierzu BÜNNING 1948, S. 391 sowie BRAUNER in

[1] Zur Frage der Viscositätsbeeinflussung durch Licht vgl. auch Band II, S. 690 f. dieses Handbuches (SIMONIS).

[2] Besondere Beachtung verdient die Entwicklung eines vollständigen Aktionsspektrums auf einem einzigen Blatt, die zwar nicht sehr genau sein kann, jedoch recht instruktiv ist.

[3] Bisweilen dient sogar die Geschwindigkeit der Plasmaströmung als Maß für die Viscosität (vgl. z. B. RUGE 1940).

Band II, S. 381ff. dieses Handbuches). Eine Abhängigkeit der Plasmaströmung von der Permeabilität wäre nach NOTHMANN-ZUCKERKANDL (1915) so denkbar, daß chemodinetisch wirksame Substanzen, die in der Zelle stets vorhanden sind (oder unter Lichteinfluß verstärkt gebildet werden), bei erhöhter Permeabilität leichter an die für die Strömung verantwortlichen Plasmapartien herankommen können.

Reizplasmolyse[1].

Schließlich muß noch eine Reizwirkung des Lichtes erwähnt werden, deren Beziehung zur Photodinese weniger sicher ist als bei den zuvor besprochenen Erscheinungen. FOLLMANN (1957) untersuchte die Reizplasmolyse an Meeres-Diatomeen, die außer durch starke kurze Beleuchtung (Blitzgerät) auch durch zahlreiche andersartige Reize ausgelöst werden kann. Der Autor schließt aus verschiedenen Versuchen, daß diese reversible Plasmolyse weder auf eine Änderung des osmotischen Zustandes der Zelle zurückgeht, noch auf eine Permeabilitätserhöhung, sondern auf einer Abgabe nichtosmotisch gebundenen Wassers beruht, hervorgerufen durch Änderungen im Quellungszustand der Zellsaftkolloide. Diese Änderung wäre jedoch nicht der Ausdruck einer direkten Lichtwirkung auf die Zellsaftkolloide, sondern würde durch Reizaufnahme im Cytoplasma vermittelt, wie aus den Versuchen und Schlußfolgerungen FOLLMANNS hervorzugehen scheint. Ob sich hier eine Brücke zu den Beobachtungen PEKAREKS (1934) schlagen läßt, nach denen bei manchen Pflanzen die Viscosität des Zellsaftes durch Beleuchtung oder Verdunkelung geändert werden kann, ist wohl noch nicht zu entscheiden. Eine Beziehung zur Photodinese könnte bis jetzt nur darin gefunden werden, daß auch die Reizplasmolyse der Ausdruck einer irgendwie gearteten physikalisch-chemischen Zustandsänderung des Cytoplasmas sein muß.

Literatur.

BEIKIRCH, H.: Die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren. Bot. Archiv **12**, 389—445 (1925). — BOTTELIER, H. P.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung von *Avena*. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **36**, 790—794 (1933). — Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Protoplasmaströmung in der *Avena*-Koleoptile. Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 474—582 (1934). — Oxygen as limiting factor of the protoplasmic streaming in *Avena* coleoptiles of different ages. Rec. Trav. bot. néerl. **32**, 287—292 (1935). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1948. — BUY, H. G. DU, u. E. L. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Ergebn. Biol. **12**, 325—543 (1935).

CLARK, J.: Über den Einfluß niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Ber. dtsch. bot. Ges. **6**, 273—280 (1888).

DILLEWIJN, C. VAN: Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. Rec. Trav. bot. néerl. **24**, 307—581 (1927).

ENGELMANN, TH. W.: Über Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. ges. Physiol. **19**, 1—7 (1879). — EWART, A.: The action of cold and of sunlight upon aquatic plants. Ann. of Bot. **12**, 363—397 (1898). — EYMERS, J. G., and H. P. BOTTELIER: Protoplasmic movement in the *Avena* coleoptile as related to oxygen pressure and age. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **40**, 589—595 (1937).

FITTING, H.: Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jb. wiss. Bot. **64**, 281—388 (1925). — FOLGER, H. T.: The period of quiescence in the response to light by *Amoeba*. (The response to light by *Amoeba*.) Biol. Bull. **93**, 45—51 (1947). — FOLLMANN, G.: Über Kappenplasmolyse und Vakuolenkontraktion. II. Mitt. Die Reizplasmolyse mariner Planktondiatomeen. Planta (Berl.) **48**, 393—417 (1957).

GLUBRECHT, H.: Über die Wirkung von UV-Strahlen in somatischen Zellen. Z. Naturforsch. 8b, 17—27 (1953).

HARRINGTON, N. R., and E. LEAMING: The reaction of *Amoeba* to lights of different colors. Amer. J. Physiol. **3**, 9—18 (1900).

[1] Vgl. hierzu auch Band II, S. 83 dieses Handbuches (STADELMANN).

JOSING, E.: Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Jb. wiss. Bot. **36**, 197—228 (1901).

MOORE, SP. LE MARCH.: Studies in vegetable biology. III. The influence of light upon protoplasmic movement. J. Linn. Soc. Bot. **24**, 200—251, 351—389 (1888). Zit. nach Ref. in Just Bot. Jber. **16** (1), 639 (1888).

NOETHLING, W., u. E. ROCHLIN: Über Photodinese im kurzwelligen Ultraviolett. Planta (Berl.) **14**, 112—131 (1931). — NOTHMANN-ZUCKERKANDL, H.: Über die Erregung der Protoplasmaströmung durch verschiedene Strahlenarten. Ber. dtsch. bot. Ges. **33**, 301—313 (1915).

PEKAREK, J.: Absolute Viskositätsmessungen mit Hilfe der Brownschen Molekularbewegung. VII. Mitt. Der Einfluß des Lichtes auf die Zellsaftviskosität. Protoplasma (Wien) **20**, 359—375 (1934). — PRINGSHEIM, N.: Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jb. wiss. Bot. **12**, 288—437 (1881).

RITTER, G.: Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora (Jena) **86**, 329—360 (1899). — RUGE, U.: Kritische zell- und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an den Blattzähnen von *Helodea densa*. Flora (Jena) **134**, 311—376 (1940).

SCHRÖTER, A.: Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora (Jena) **95**, 1—30 (1905). — SCHWEICKERDT, H.: Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*. Jb. wiss. Bot. **68**, 79—134 (1928).

THORNING, I.: Untersuchungen über die Lichtwachstumsreaktionen dekapitierter *Avena*-Koleoptilen. Z. Bot. **43**, 175—179 (1955).

VIRGIN, H. I.: The effect of light on the protoplasmic viscosity. Physiol. Plant. (Copenh.) **4**, 255—357 (1951). — An action spectrum for the light induced changes in the viscosity of plant protoplasm. Physiol. Plant. (Copenh.) **5**, 575—582 (1952). — Further studies of the action spectrum for light-induced changes in the protoplasmic viscosity of *Helodea densa*. Physiol. Plant. (Copenh.) **7**, 343—353 (1954).

ZURZYCKI, J.: The influence of temperature on the protoplasmic streaming in *Elodea densa* Casp. Acta Soc. bot. Polon. **21**, 241—264 (1951).

Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen.

Von

Hermann v. Guttenberg.

Mit 37 Abbildungen.

Unsere Kenntnisse über die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen gehen auf SCHWENDENERs grundlegende Abhandlungen (1881, 1889) zurück. Wie er in seiner ersten Arbeit ausführt, waren zu dieser Zeit zwar schon viele Einzelheiten über den Bau der Schließzellen bekannt. „Man war auch hinlänglich orientiert über die eigentümlichen Membranverdickungen der Schließzellen selbst", „aber man kümmerte sich allzu wenig um die Bedeutung, welche diesen Verdickungsleisten im Mechanismus der Spaltöffnungen zukommen könnte."

Als erste Voraussetzung der Beweglichkeit der Schließzellen betrachtete SCHWENDENER die von ihm so genannten Hautgelenke. Es war das „äußere Hautgelenk", auf das er hinwies, „die verdünnte Stelle der Epidermisaußenwand rechts und links von den Schließzellen". Es besitzt die Bewegungsart eines Scharniergelenkes; die dickwandigen Ränder der anschließenden Epidermiszellen sind „durchaus starre Gebilde ..., die sich weder näherrücken, noch voneinander entfernen können". „Die Bewegung des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen wird also einzig und allein durch die im Vorhergehenden erwähnte gelenkartige Verbindung ermöglicht." „Bald ist es nur eine äußerst schmale Rinne in der dicken Außenwand, welche nur eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle gestattet ..., bald eine etwas breitere Membranlamelle von gleichmäßiger Dicke, bei den Cyperaceen z. B. die ganze Außenwand der Nebenzelle."

HABERLANDT hat später (1887) darauf hingewiesen, daß nicht selten auch ein „inneres Hautgelenk" auftritt. Es findet sich in jenen Fällen, wo die Epidermisinnenwand mehr oder minder verdickt ist; ein klassisches Beispiel dafür bietet *Clivia nobilis* (Abb. 2A). Bei Bromeliaceen ist es die ganze der Atemhöhle zugekehrte Wand der Nebenzelle, die als Hautgelenk funktioniert.

Eine zweite Eigentümlichkeit der Schließzellen besteht nach SCHWENDENER darin, daß der Wasseraustausch zwischen Schließ- und Nebenzelle immer dadurch erleichtert wird, daß die verbindende Rückenwand entweder als Ganzes dünn ist oder wenigstens durchlässige Stellen besitzt. So findet sich bei den Gymnospermen mit dicker Rückenwand an dieser eine Stelle aus leicht quellbarer Cellulose, während anschließend Verholzung auftritt.

Maßgeblich für die Öffnungsbewegung selbst ist die jeweilige Anordnung von Verdickungen der Schließzellenmembranen; dazu kommt das Auftreten von Cutinleisten. Der Antagonismus der versteiften Wandteile gegenüber den dünnen führt bei steigendem Turgor zu im einzelnen verschiedenen Gestaltsänderungen der Schließzellen, die die Öffnung der Spalte bewirken. Erleichtert wird dies vielfach durch ein weiteres Gelenk, nämlich durch eine auffällige lokale Verdünnung der Bauchwände in Höhe der Zentralspalte.

Das Auftreten charakteristischer Verdickungen, verbunden mit wechselnder Insertion der Schließzellen, hat zur Aufstellung verschiedener Typen geführt, die nunmehr im einzelnen zu besprechen sind. Die Differenzen im Bau sind auch für die Bewegungsrichtung verantwortlich. Ein besonders bei Monokotylen sehr verbreiteter, aber auch bei Dikotylen vorkommender Typus ist dadurch charakterisiert, daß die Bewegung parallel zur Blattoberfläche erfolgt. Pteridophyten öffnen ihre Spalte durch eine Bewegung senkrecht dazu, Gymnospermen durch eine schräge Bewegung. Eine solche kommt aber auch bei den Angiospermen in Verbindung mit der Horizontalbewegung vor.

Auch der Feinbau der Membranen ist von Bedeutung. Darüber hat uns ZIEGENSPECK (1938/39, 1941, 1943, 1955) unterrichtet. Seine Ergebnisse werden später im einzelnen behandelt werden. Hier sei nur vorausgeschickt, daß ganz allgemein die Micellarstruktur eine Anordnung zeigt, die den Bewegungsvorgang erleichtert.

1. Der Amaryllistypus.

Dieser bei vielen Monokotylen vorkommende, bei Dikotylen seltener ganz reine Typus hat seinen Namen nach dem Leitobjekt SCHWENDENERS *Amaryllis formosissima* erhalten (Abb. 1). Er ist, wie die Abbildung zeigt, durch großlumige Schließzellen ausgezeichnet. Die Rückenwände sind in ihrer ganzen Ausdehnung dünn. Die Bauchwände aber sind oben und unten durch wenig differenzierte weit auseinanderliegende Leisten verstärkt. Steigender Turgor wölbt die Rückenwände in das Lumen der Nachbarzellen vor, die Bauchwände leisten Widerstand und werden konkav, was zur Öffnung der Spalte führt. „Die einzelne Schließzelle verhält sich wie ein kurzes Stück einer Kautschukröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist als auf der anderen. Sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf eine solche Röhre wirken läßt, kommt aus demselben Grunde eine deutliche Krümmung zustande." Wichtig ist SCHWENDENERS Nachweis, daß sich bei diesem Typus die Länge des Apparates beim Öffnen nicht verändert, und zwar auch dann nicht, wenn die benachbarten Epidermiszellen angeschnitten sind, also keinen Gegendruck mehr ausüben können. Das beweist, daß die Schließzellen sich nicht „wie überlastete Säulen" verhalten, „welche seitlich ausbiegen, sondern im Gegenteil wie freie Säulen, welche ohne alle Belastung durch innere Kräfte gekrümmt werden." Bei *Amaryllis* nehmen beim Schließen auch Vor- und Hinterhofbreite so stark ab, daß die Cuticularleisten aneinanderschließen. Wichtig ist auch der Nachweis, „daß das Volumen des Inhaltes bei offener Spalte größer ist als bei geschlossener". Die Breite des Lumens nimmt bei der Öffnung des Apparates vorübergehend ab, da sich infolge der aufgezwungenen Krümmung Konvex- und Konkavseite nähern. Bei größter Spaltenweite wird dann wieder der Ausgangsquerdurchmesser erreicht.

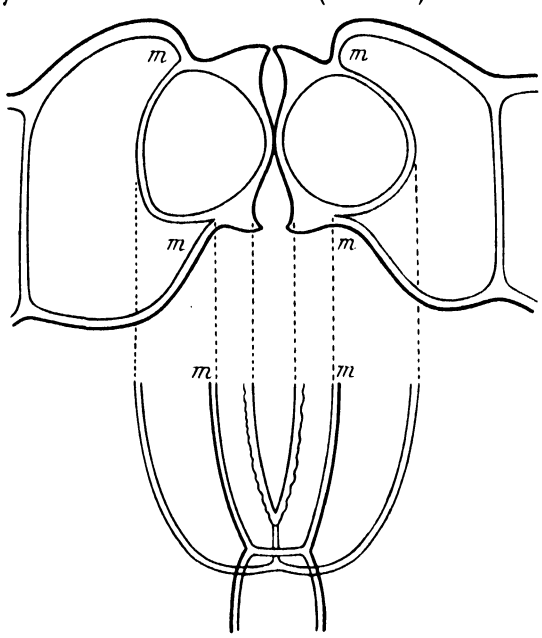
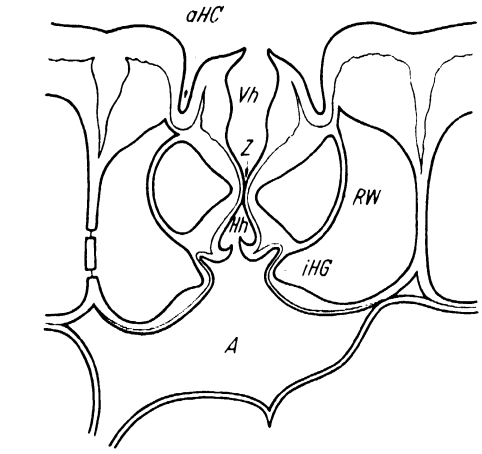


Abb. 1. *Amaryllis formosissima*. Oben medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung; unten halbe Flächenansicht. Die punktierten Linien weisen auf die korrespondierenden Punkte des Querschnittes hin. (Nach SCHWENDENER.)

2. Modifikationen des Amaryllistypus.

Eine erste Variation des Amaryllistypus beschreibt schon SCHWENDENER für *Tradescantia (Rhoeo) discolor*. Hier bleibt die Schließzellenbreite im offenen und geschlossenen Zustand gleich. Das hat seinen Grund darin, daß nach vorgenommenen Messungen der Apparat sich bei steigendem Turgor auch senkrecht streckt. Dies wird durch ein Hautgelenk inmitten der Bauchwand ermöglicht, von dem im Anschließenden noch weiter zu sprechen sein wird; das Lumen besitzt entsprechend keinen fast kreisrunden Querschnitt wie bei *Amaryllis*, sondern einen dreieckigen. In vielen Fällen sind die äußeren Leisten so starr, daß der Vorhof unverändert bleibt (z. B. *Clivia nobilis*, Abb. 2). Diese Starrheit wird nicht nur durch die Wandverdickung bewirkt, sondern besonders auch durch eine weitgehende Cutinisierung der sehr großen äußeren Cuticularleisten.



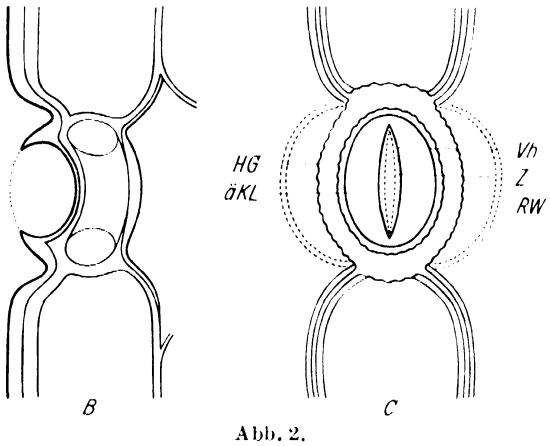


Abb. 2.

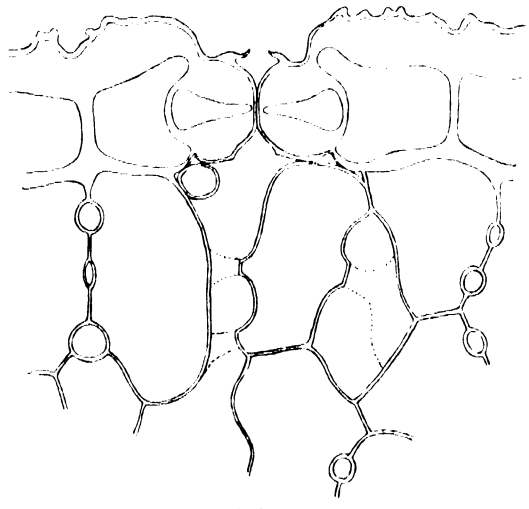


Abb. 3.

Abb. 2A—C. *Clivia nobilis*. A Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung. *Vh* Vorhof, von sehr hohen Cuticularleisten eingeschlossen; *Z* Zentralspalte; *Hh* Hinterhof; *RW* Rückenwand; *aHG* und *iHG* äußeres und inneres Hautgelenk. B Längsschnitt durch die Spaltöffnung, eine Schließzelle zeigend. C Flächenbild. Der Vorhof (*Vh*) von den äußeren Cuticularleisten (*äKL*) schalenförmig umschlossen; *HG* äußeres Hautgelenk. Tiefer liegend Zentralspalte (*Z*) und Rückenwände (*RW*). B und C etwa $^1/_2$mal so stark vergrößert wie A. (Nach v. GUTTENBERG.)

Abb. 3. *Olea europaea*. Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach v. GUTTENBERG.)

Auf die Cutinisierung ist SCHWENDENER kaum eingegangen, doch ist sie von hoher Bedeutung. Cutin ist nämlich im Gegensatz zur Cellulose unelastisch, und seine Anwesenheit fördert die Starrheit der Leisten zweifellos bedeutend. In solchen Fällen ist das Lumen der Schließzellen am Querschnitt ähnlich wie bei *Tradescantia* gleichschenkelig-dreieckig, wobei der spitze Winkel zur Zentralspalte weist, so daß es hier zur Ausbildung des obengenannten Bauchwandgelenkes kommt. Ein solches ist nötig, da die Bewegung jetzt nicht mehr, wie bei *Amaryllis*, ausschließlich zur Seite erfolgen kann, sondern zusätzlich eine Streckung der Zellen senkrecht zur Blattfläche stattfindet. Die Seitenbewegung

wird hier meist durch deutliche Hautgelenke erleichtert. Dieser Typus findet sich bei vielen Hartlaubblättern [z. B. *Olea* (Abb. 3), *Ceratonia*]. Sind hier die Schließzellen eingesenkt, so werden sie von zarteren Nebenzellen begleitet, wie z. B. bei *Laurus nobilis* (Abb. 4). Indessen kommt ein dreieckiges Lumen auch bei Hygrophyten vor, so, wie erwähnt, bei *Tradescantia (Rhoeo) discolor*; doch sind die äußeren Verdickungsleisten hier nur von einer zarten Cuticula überzogen und daher beweglich.

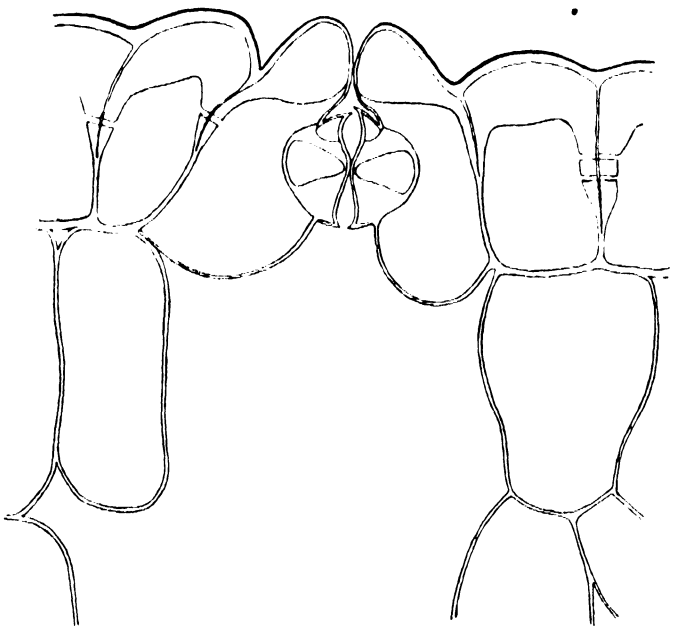


Abb. 4. *Laurus nobilis*. Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung nach Behandlung mit Eau de Javelle und Chloroform. (Nach V. GUTTENBERG.)

Eine weitere Modifikation fand SCHWENDENER bei *Helleborus* sp., *Vinca rosea*, *Pelargonium*- und *Begonia*-Arten. Wieder ist das Lumen im geschlossenen Zustand dreieckig, das Dreieck ist jetzt aber ungleichseitig, wie die Abb. 5 zeigt. Steigender Turgor sucht auch hier das Lumen abzurunden und das führt zum Zurückweichen der Bauchwände in der Richtung schräg nach innen zu. Im oberen Ansatz der Schließzellen erfolgt eine Bewegung nach Art von „Flügeltüren um ihre Angeln". Hierher gehört auch *Pistacia Lentiscus* (Abb. 6), *Myrtus italica*, *Viburnum Tinus* und *Arbutus Unedo* (Abb. 7).

Eine weitere Modifikation hat HRYNIEWIECKI (1912a, b, 1913) beschrieben und als trichterförmigen Typus bezeichnet. Er findet sich vor allem bei Saxifragaceen (Abb. 8), aber auch bei Compositen, Plantaginaceen, Cunoniaceen u. a., jedenfalls aber nur bei Dikotyledonen. Schon in jüngsten Stadien sieht man, daß das dreieckige Lumen nicht zur Bauchwandmitte weist, vielmehr der spitze Winkel zur inneren Cuticularleiste führt. Somit fehlt eine normale Zentralspalte. Später wird die Spaltöffnung bei diesem Typus mehr oder weniger über das Niveau der Epidermis hochgehoben. Das hat zur Folge, daß jetzt die inneren Leisten an Stelle einer Zentralspalte den Verschluß bewirken. Der Autor äußert sich nicht weiter über das Funktionieren dieses Mechanismus, doch ist klar, daß die angestrebte Abrundung des Lumens zu einer Bewegung führen muß, die sich vor allem senkrecht zur Oberfläche vollzieht oder zum mindesten noch steiler verläuft als die von *Helleborus*. Der Typus kommt meist bei hygromorphen Formen vor, doch besitzen ihn z. B. auch sukkulente *Senecio*-Arten (Abb. 9). Schließlich zeigen manche Monokotyle, so *Allium*- und *Iris*-Arten eine weitere Abänderung. Was hier auffällt, ist, daß die Rückenwände schräg liegen, und zwar so, daß sie nach innen zu auseinanderstreben. Diese

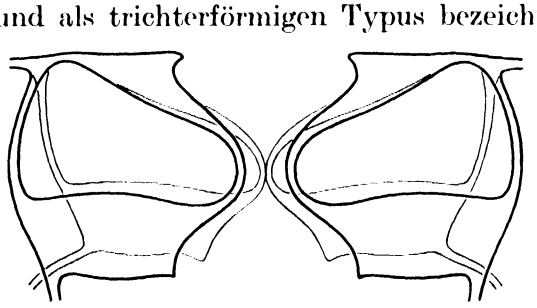


Abb. 5. *Helleborus* spec. Spaltöffnung im geöffneten und geschlossenen Zustand (Nach SCHWENDENER.)

Wand ist im entspannten Zustand fast eben (Abb. 10) und muß bei steigendem Turgor in die Nebenzelle schief nach oben vorgewölbt werden. Bei *Allium* z. B. wird dies durch beiderseitige Hautgelenke am Nebenzellenansatz und durch das Bauchgelenk ermöglicht. Die dicken inneren

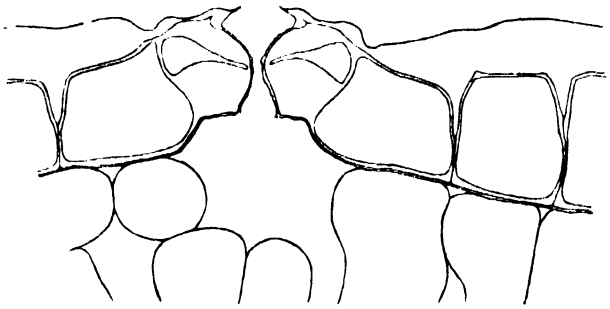


Abb. 6. *Pistacia Lentiscus.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach v. GUTTENBERG.)

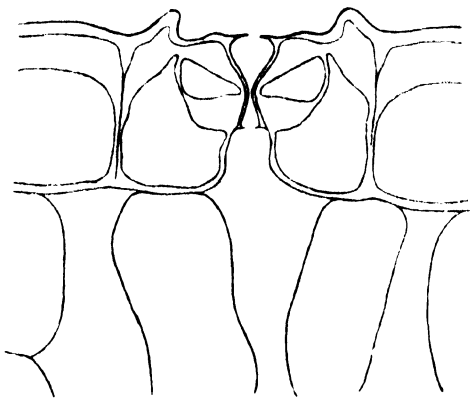


Abb. 7. *Arbutus Unedo.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach v. GUTTENBERG.)

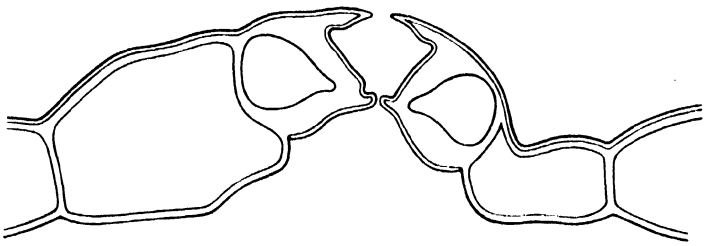


Abb. 8. *Rodgersia tabularis.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach HRYNIEWIECKI.)

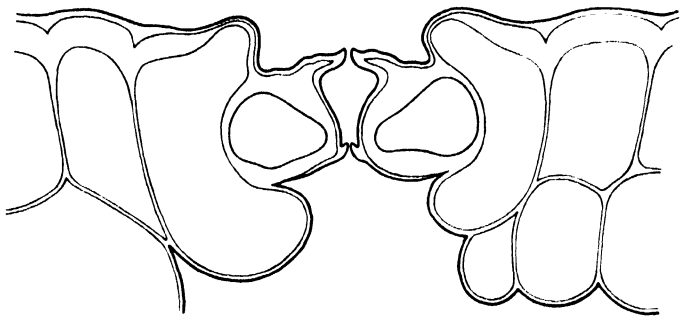


Abb. 9. *Senecio succulentus.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach HRYNIEWIECKI.)

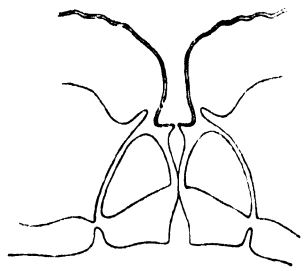


Abb. 10. *Allium cepa.* Spaltöffnung mit äußerem und innerem Hautgelenk. (Nach HABERLANDT.)

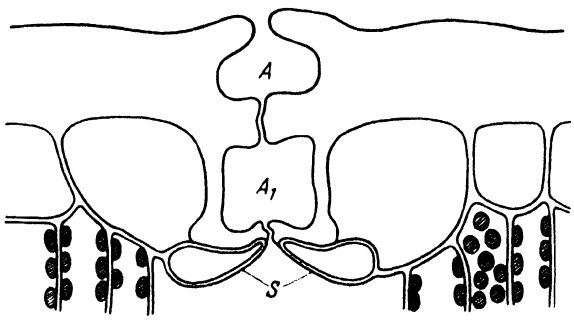


Abb. 11. *Dasylirion acrotrichum.* Querschnitt durch die Spaltöffnung, Schließzellen (*S*) tief eingesenkt. Epidermis völlig cutinisiert, die Nebenzellen schließen eine in zwei Abschnitte unterteilte (*A*, A_1) äußere Atemhöhle ein, cutinisierte, verzahnte Leisten liegen den Schließzellen auf. (Nach v. GUTTENBERG.)

Leisten verraten eine zusätzliche Streckung senkrecht zur Fläche. Hier möchte ich auch den einmaligen Apparat von *Dasylirion* anschließen, den die Abb. 11

erläutert. Am medianen Schnitt sieht man die fast elliptischen, schräg orientierten Querschnitte der Schließzelle. Hinterhofleisten fehlen, ebenso eine Zentralspalte und der eigentliche Verschluß wird durch die „Bauchwände" der Nebenzellen bewirkt, die hier wie zwei Hämmerchen übereinandergreifen. Die Rückenwand der Schließzellen zeigt einen Knick. Hier muß bei steigendem Turgor der Druck ansetzen und zu einer schrägen Hebung führen. Das zerrt die federnden Wände der Nebenzellen-„Bauchwände" auseinander: die Lumina der Schließzellen erweitern sich an den Polen und damit wird eine Angleichung an den Gramineentypus erreicht.

3. Der Gramineentypus.

Der mediane Querschnitt durch eine Gramineenspaltöffnung (Abb. 12) zeigt ein queres, schmales, fast parallel begrenztes oder schwach ovales Lumen zwischen derben Wänden. Schon diese Tatsache lehrt, daß der Bewegungsvorgang sich keinesfalls durch irgendeine Gestaltsänderung an dieser Stelle vollziehen

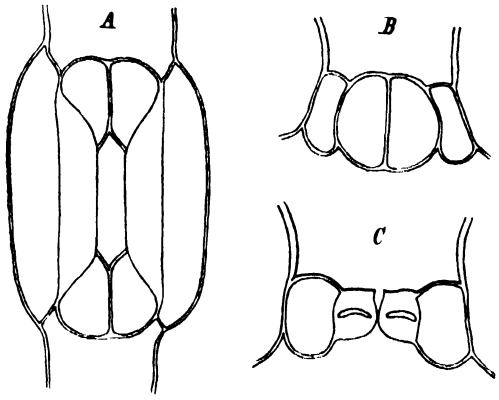


Abb. 12 A—C. Spaltöffnung von *Poa annua*. A Oberflächenansicht; B Querschnitt durch ein erweitertes Ende; C Querschnitt durch das Mittelstück des Apparates. (Nach HABERLANDT.)

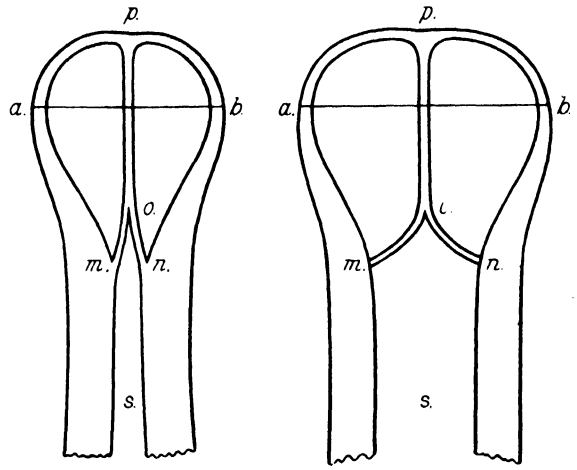


Abb. 13. Schematische Darstellung einer halben Gramineenspaltöffnung, links im geschlossenen, rechts im geöffneten Zustande. Bei steigendem Turgor rücken mit den Punkten *a* und *b* auch *m* und *n* weiter auseinander. Dabei wird der Winkel *mon* vergrößert und die Zentralspalte *s* weiter geöffnet. (Nach SCHWENDENER.)

kann. In der Tat zeigt die Beobachtung der Oberflächen, daß diese starren mittleren Teile keinerlei Wölbung bei der Öffnung zeigen. Die Zentralspalte ist nicht oval-elliptisch, vielmehr parallel begrenzt; an den Enden treten scharf abgesetzt spitze Winkel auf, so daß im ganzen ein längliches Sechseck resultiert. Trotz dieses Baues des mittleren Teiles gibt es bei den Gräsern in der Mehrzahl der Fälle Stomata, die auch dann funktionieren, wenn die Nebenzellen angeschnitten sind. Das beweist wieder die Autonomie der Schließzellen beim Bewegungsvorgang. Ermöglicht wird diese durch Bau und Verhalten der Polenden. Hier erweitert sich das Lumen der Schließzellen blasenartig. Messungen SCHWENDENERS ergaben eine deutliche Verbreiterung dieser Endblasen bei steigendem Turgor, verbunden mit einer Vorwölbung in die Nachbarzellen. Seine Abbildung (Abb. 13) erläutert diesen Bewegungsvorgang. Die Verbreiterung des Apparates an den Polen entspricht dem Öffnungsgrad der Spalte. Der Längsschnitt zeigt das Lumen hantelförmig. Die verdickten leistenförmigen Teile sind nicht selten verholzt.

Bei diesem Typus wirken die Nebenzellen mehr oder weniger mit. Das ergibt sich schon daraus, daß manche Gramineenspaltöffnungen nach Abtötung des Protoplasmas offenbleiben. Auch sieht man manchmal, daß die Nebenzellen die Schließzellenleisten zur Spalte hin wölben.

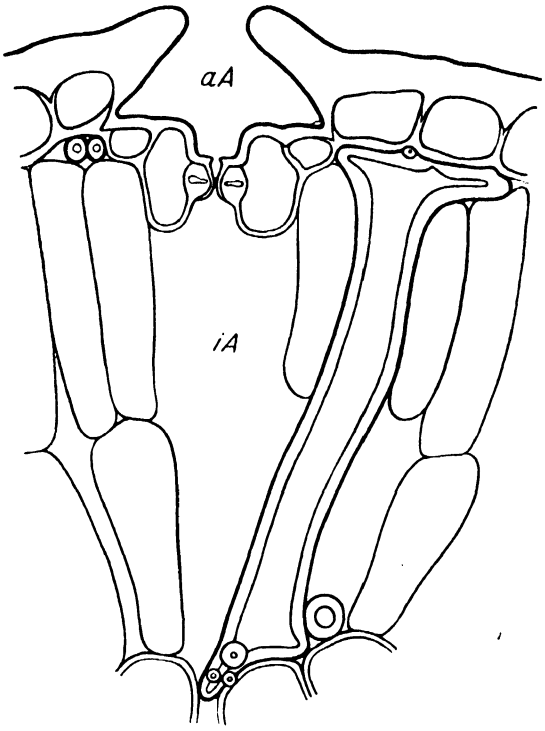


Abb. 14. *Hakea suaveolens.* Querschnitt durch eine Fieder des verdornten Blattes. Schließzellen vom Gramineentypus tief eingesenkt; *äA* überdachte äußere; *iA* innere Atemhöhle. (Nach V. GUTTENBERG.)

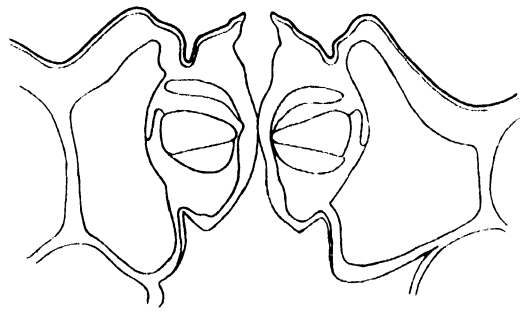


Abb. 15. *Acacia heterophylla.* Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach PORSCH.)

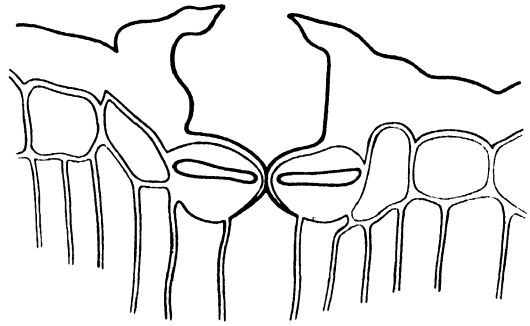


Abb. 16. *Melaleuca acerosa.* Spaltöffnung eines Laubblattes. Querschnitt. (Nach MENZ.)

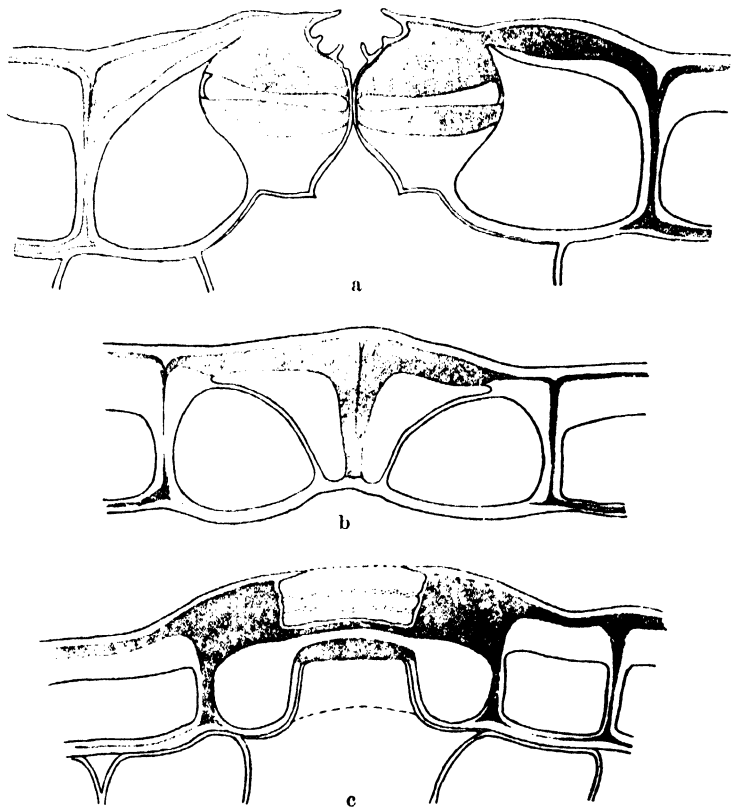


Abb. 17a—c. *Quercus Ilex.* Spaltöffnung. a Medianer Querschnitt; b polarer Querschnitt; c Längsansicht. Verholzte Schichten schwarz. (Nach V. GUTTENBERG.)

Der Gramineentypus kommt in ganz ähnlicher Form auch bei den Cyperaceen vor. Aber auch manche Dikotylen zeigen im ganzen gleichen Bau und gleiches Funktionieren. Ein bekanntes Beispiel dafür ist der tief eingesenkte Apparat von *Hakea suaveolens* (Abb. 14); die Polenden sind wie bei Gräsern blasig aufgetrieben, die mittleren Partien völlig versteift. Ähnliches gilt für die Phyllodien der Gattung *Acacia* (Abb. 15), ferner für manche Myrtaceen, wie z. B. *Eugenia-Melaleuca*-Arten (Abb. 16). Eine weitere Variante fand ich (v. GUTTENBERG 1907) bei *Quercus ilex* (Abb. 17). Der mediane Querschnitt entspricht dem Bilde der Gramineen. Besondere Starrheit der mittleren Partien wird durch totale Verholzung der Außenwand und eine teilweise der Innenwand bewirkt. Der Bau der Polenden weicht von dem der Gräser ab. Die Rückenwände liegen nämlich schief, nach innen zu konvergierend. Die Ausbeulung bei Turgorsteigerung muß also schief nach unten erfolgen, so daß die Schließzellen gleichfalls in dieser Richtung herab und zur Seite gezogen werden. Hautgelenke erleichtern diesen Vorgang. Wir werden später sehen, daß bei *Quercus* sozusagen eine Umkehrung des Gymnospermentypus vorliegt.

4. Der Gymnospermentypus.

Die wiederholt und am genauesten von MAHLERT (1885), COPELAND (1902), PORSCH 1905) und mir (v. GUTTENBERG 1926, 1955) studierten Stomata der Gymnospermen zeigen einen so übereinstimmenden Bau, daß man von einem Gymnospermentypus sprechen kann. Varianten ergeben sich vor allem dadurch, daß die Blätter sehr hart sein können — und das trifft in der Mehrzahl der Fälle zu —, aber auch weichere Blattformen, wie z. B. bei *Ginkyo* vorkommen. Im ersten Fall ist eine mehr oder minder weitgehende Einsenkung der Stomata die Regel.

Betrachten wir zunächst *Pinus montana* als typisches Beispiel für eine Conifere (Abb. 18). Es fällt sofort auf, daß hier die Nebenzellen für den Bewegungsvorgang von erheblicher Bedeutung sein müssen. Die Schließzellen selbst erscheinen am medianen Querschnitt in schräger Lage. Der Umriß ist hier fast elliptisch, dabei sind die Wände beiderseits des gleichfalls schrägen Lumens verdickt. Die Rückenwand ist mächtiger und enthält einen verholzten, also steifen Kern, der nur an der unteren Ansatzstelle aussetzt; hier liegt ein weicher durchlässiger Cellulosestreifen. Die zartere Bauchwand enthält gleichfalls eine verholzte Innenlamelle. Eine Zentralspalte fehlt, der Verschluß ist nur an der Stelle möglich, wo die Schließzellen sich oben einander nähern. Da hier eine starke Einschnürung der Wände auftritt, mit der die beschriebene weiche Stelle der Rückenwand korrespondiert, ist eine gewisse Beweglichkeit der Wandschalen möglich.

Der polare Querschnitt zeigt die Schließzellen in der Form zweier aneinander grenzender Dreiecke, die zusammen ein gleichschenkeliges, ja fast gleichseitiges Dreieck ergeben. Da die Schließzellen gegen die Pole zu beträchtlich höher werden, resultiert am Längsschnitt eine ausgesprochene Hantelform. Aus ihr erklärt sich, wie erst COPELAND (1902) erkannte und ich (v. GUTTENBERG 1926) dann weiter ausführte, der Bewegungsvorgang, der freilich nur durch den Bau der Nebenzellen ermöglicht wird. Diese weichen von den normalen Epidermiszellen völlig ab. Außen sind sie vorgewölbt und ihr Lumen ist von beträchtlicher Größe. Entscheidend ist, daß sich über den Schließzellen ein sehr auffälliges Hautgelenk scharf absetzt; dieses ermöglicht erst die Bewegungsfreiheit des Schließzellenpaares. Steigender Turgordruck kann sich nur an den „Endblasen" auswirken und hier wieder nur an den freien schrägen Seitenwänden. Es ist klar,

daß diese dann in die Nebenzellen schräg nach oben vorgepreßt werden müssen. Dabei werden die starren verdickten Mittelteile in gleicher Richtung mitgezogen. Das Nebenzellenhautgelenk ermöglicht ein Auseinanderweichen der sich vorher berührenden Schließzellenkanten; die erwähnte Verschiebbarkeit der verholzten Platten an den gegenüberliegenden Gelenken der Schließzellen muß diesen Vorgang beträchtlich erleichtern.

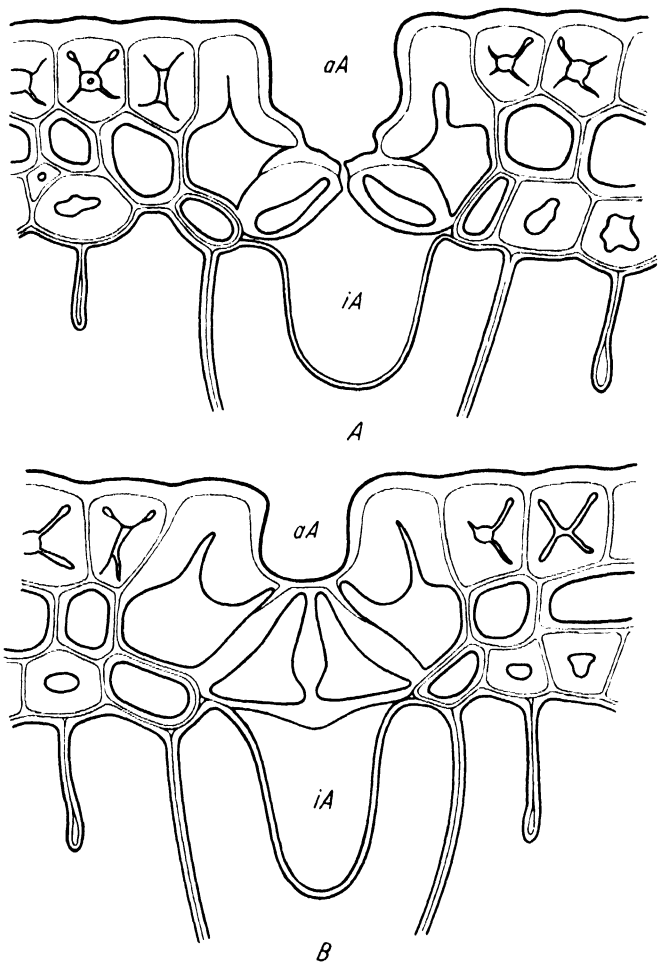


Abb. 18 A u. B. *Pinus montana*. Spaltöffnung im medianen (A) und polaren (B) Querschnitt. Schließzellen eingesenkt; *äA* äußere Atemhöhle; *iA* innere Atemhöhle. Epidermiszellen (*E*) weitgehend verdickt, die Nebenzellen durch eine Gelenkrinne von den Schließzellen abgesetzt. (Nach v. GUTTENBERG.)

Es ist klar, daß die Bewegungsmechanik der des Gramineentypus ähnelt. Doch liegen beträchtliche Unterschiede vor. Die Bewegung der Grasstomata ist eine im wesentlichen horizontale, die der Gymnospermen eine typisch schräge. Bei den Gräsern entfernen sich die starren Mittelstücke voneinander, bei den Coniferen erfolgt lediglich eine Drehung, deren Angelpunkt die innere Ansatzstelle der Mittelstücke ist; diese ist stets etwas verdünnt und weich.

Wie erwähnt, ist der Typus bei allen Gymnospermen vertreten, extremer bei xerophilen Formen, da hier die Starrheit von Epidermis und Hypoderm feinere Einrichtungen, besonders an den Gelenken, erfordert. Höchst auffällig ist, daß unter den Angiospermen die Gattung *Casuarina* sich eng an die Gymnospermen anschließt (Abb. 19). Der Bau der ganzen Anlage ist so ähnlich, daß notwendigerweise ein gleichartiges Funktionieren angenommen werden muß. Bis zu einem gewissen Grade gilt dies auch für *Dasylirion*, da auch hier die Schließzellen schräg liegen und sich nur mit den oberen Rändern berühren. Über Vorkommen eines gymnospermenähnlichen Apparates bei einigen Pteridophyten wird anschließend berichtet werden.

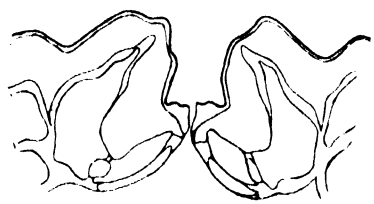


Abb. 19. *Casuarina quadrivalvis*. Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach PORSCH.)

5. Der Pteridophytentypus.

Über die Stomata der Pteridophyten liegt eine ausführliche Arbeit von KRAUS (1914) vor, die überall auf die Bewegungsmechanik Bezug nimmt. Wenn auch hier wieder mannigfaltige Modifikationen vorkommen, so liegt doch soviel

Gemeinsames vor, daß man von einem *Pteridophytentypus* sprechen kann. Das Entscheidende ist, daß die Bewegung *senkrecht* zur Blattfläche erfolgt und daß

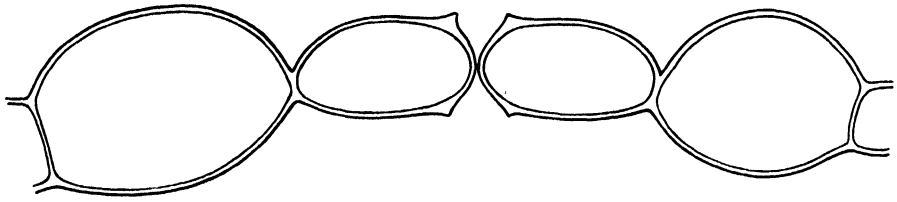


Abb. 20. *Phegopteris Dryopteris.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung im geschlossenen Zustand. (Nach KRAUS.)

die für die Angiospermen so charakteristische Parallelbewegung durch verschiedene Einrichtungen unmöglich gemacht wird. KRAUS sah darin ein ursprüngliches Merkmal und sprach von einem Archetyp.

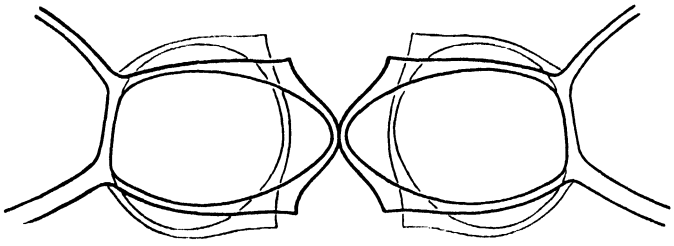


Abb. 21. Spaltöffnung von *Adiantum capillus veneris* im offenen und geschlossenen Zustande. (Nach KRAUS.)

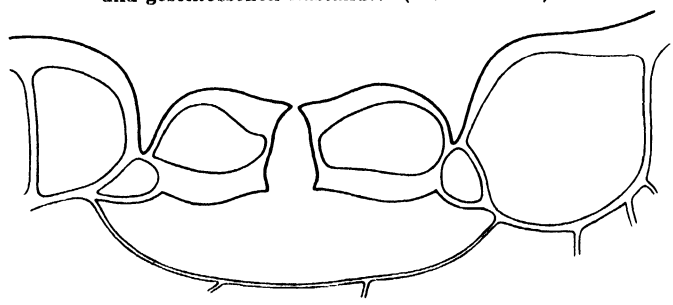


Abb. 22. *Drymoglossum piloselloides.* Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach KRAUS.)

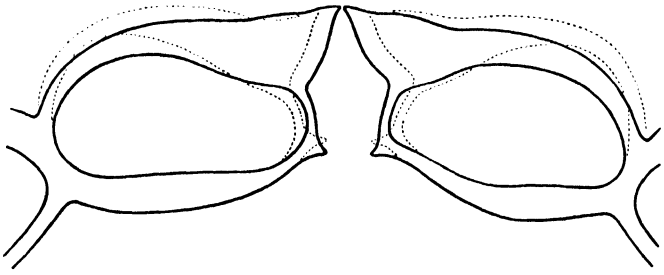


Abb. 23. *Blechnum brasiliense.* Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung in geöffnetem und geschlossenem Zustand. (Nach KRAUS.)

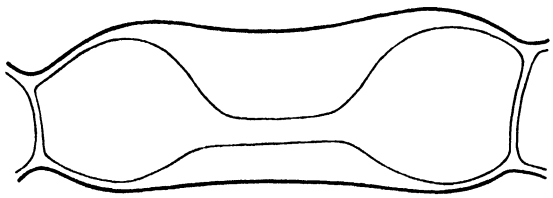


Abb. 24. *Marattia Kaulfußii.* Längsschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach KRAUS.)

Das Oberflächenbild zeigt ein normales Schließzellenpaar. Am medianen Querschnitt erscheinen die Lumina bei geschlossener Spalte quer oval (Abb. 20); sie runden sich bei steigendem Turgor zur Kreisform ab. KRAUS konnte zeigen, daß die Schließzellen dabei schmäler und höher werden; dadurch rücken sie an der Berührungsstelle auseinander und das führt zur Öffnung der Spalte. Eine Bewegung parallel zur Oberfläche wird auf verschiedene Weise verhindert. In manchen Fällen ist die Rückenwand dick und es fehlen an ihrem Ansatz Hautgelenke. Das gilt z. B. für *Adiantum capillus veneris* (Abb. 21), bei dem der Verschluß durch eine Zentralspalte erfolgt. Die Bewegungsrichtung wird dadurch festgelegt, daß Außen- und Innenwand dünn sind und die Bauchwand zwischen mäßig dicken Leisten ein breites, dünnes Gelenk aufweist. Die Länge des Apparates bleibt unverändert. Viel häufiger ist der Fall, daß die Rückenwand auf einen schmalen Streifen reduziert ist. Die Nebenzelle weist an der Grenze zur Schließzelle zwei tiefe Furchen auf. Bei dieser Modifikation treten sehr mannigfaltige Einzelformen auf. Zunächst ist oft eine sehr starke Reduktion der Innenleiste zu beobachten,

während die Außenleiste mächtig entwickelt ist. Es handelt sich offenbar um eine hygrophile Anpassung, die sich dem sog. „Schwimmblatttypus" nähert; hier verhindern die Außenleisten das Eintreten von Wasser. Außen- und Innenwand

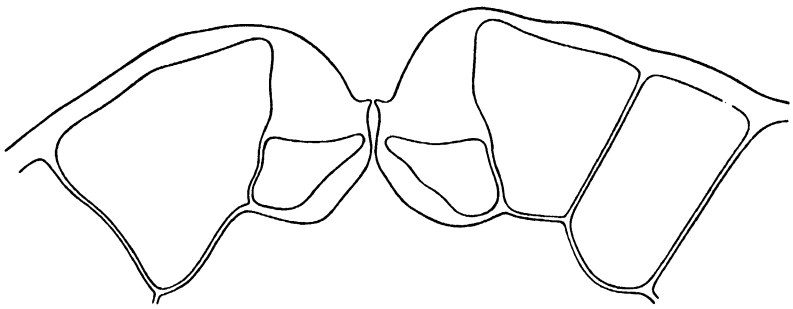


Abb. 25. *Osmunda regalis*. Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach KRAUS.)

können mehr und mehr verdicken. Dann wird die Bewegung durch Gelenke vermittelt, die hier aber in den Schließzellen selbst auftreten. Sie befinden sich entweder zu beiden Seiten der Außenleiste, so bei *Drymoglossum piloselloides* (Abb. 22) oder es tritt ein „Scheitelgelenk" nahe der Ansatzstelle auf (*Blechnum brasiliense*; Abb. 23). Bei *Marattia*- und *Angiopteris*-Arten sind Innen- und Außenwand in der Mitte so verdickt, daß der Apparat hier starr wird. Ähnlich wie bei den Gräsern sind aber die Schließzellpole blasenförmig erweitert, der Längsschnitt zeigt also das Lumen hantelförmig (Abb. 24). Das gilt auch für *Osmunda*-Arten (Abb. 25) nach COPELAND (1902) und KRAUS (1914).

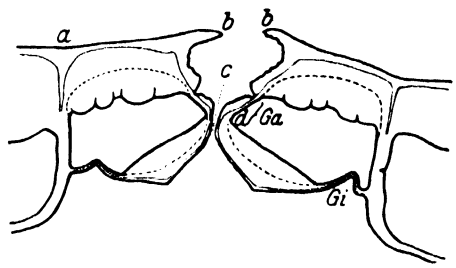


Abb. 26. *Lycopodium sqarrosum*. Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach RIEBNER.)

Einige Pteridophyten nähern sich im Schließzellenbau den Gymnospermen. Dazu gehören die Ophioglossaceen, z. B. *Botrychium lunaria* und *Ophioglossum pendulum* nach COPELAND (1902). Besonders fällt das gleichartige Hautgelenk der Nebenzellen auf, Verholzung fehlt hier, kann aber in anderen Fällen vorkommen (LINSBAUER 1899). Die Lycopodiaceen hat mein Schüler RIEBNER



Abb. 27. *Selaginella grandis*. Medianer Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach RIEBNER.)

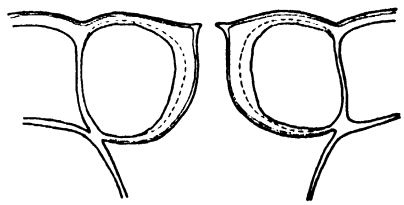


Abb. 28. *Isoëtes Malinvernianum*. Querschnitt durch eine Spaltöffnung. (Nach RIEBNER.)

(1925) genau studiert. *Lycopodium squamosum* besitzt starre verdickte Außenwände (Abb. 26); Leisten springen in das Lumen vor. Über der Zentralspalte findet sich ein scharf einspringendes Hautgelenk, ein zweites liegt unten am Ansatz der Schließzellen. Die Bewegung erfolgt ausschließlich durch Spannung dieser Gelenke, die zur Öffnung führt, die obere Hälfte der Stomata ist unbeweglich. *Selaginella*-Arten besitzen Spaltöffnungen, die sich in ihrem Bau denen der Polypodiaceen insofern anschließen, als ein Hautgelenk in der Außenwand auftritt (Abb. 27). Das gilt auch für *Isoëtes* (Abb. 28), während *Psilotum* wieder an die Gymnospermen erinnert (Abb. 29).

Eine genauere Beschreibung verdient der bei manchen Arten äußerst kompliziert gebaute Apparat der Equisetaceen (RIEBNER 1925). Es sei zunächst

Equisetum fluviatile beschrieben (Abb. 30, 31). Das Flächenbild wird am besten von unten betrachtet, da oben die Überwallung durch die Nebenzellen stört. Das Auffälligste ist ein System von Leisten, das die Außenwand innen bedeckt; sie strahlen von der Außenwand radial gegen die Rückenwände aus.

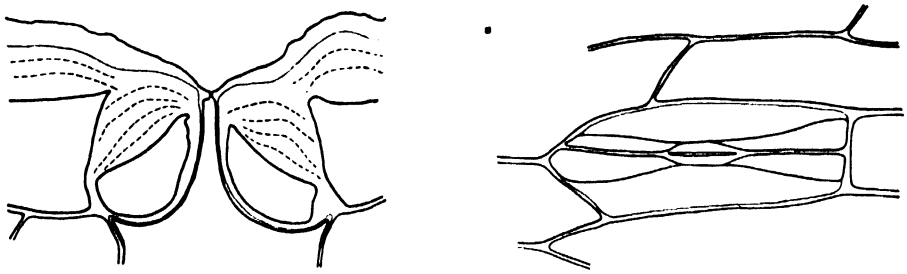


Abb. 29a u. b. *Psilotum triquetum.* a Querschnitt durch eine Spaltöffnung, b Oberflächenbild. (Nach RIEBNER.)

Mediane Querschnitte zeigen, daß am Verschluß hier auch die Nebenzellen beteiligt sind. Sie besitzen zwei Hautgelenke, die im Alter tief in die Wand einschneiden. Auch an den Schließzellen finden sich Gelenke und zwar eines in der Mitte der Bauchwand, ein zweites an der Ansatzstelle der Innenwand.

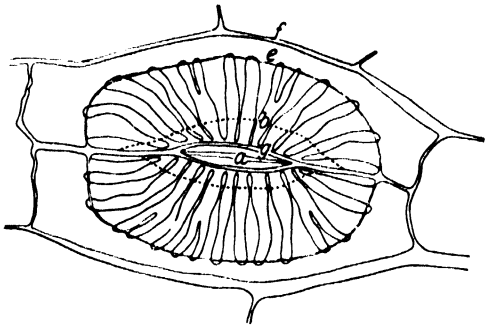


Abb. 30. *Equisetum fluviatile.* Spaltöffnung: Oberflächenbild, von unten gesehen. (Nach RIEBNER.)

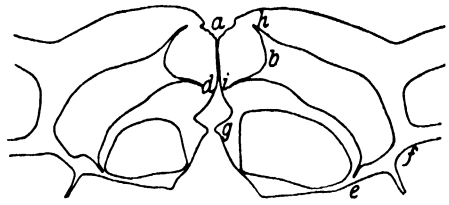


Abb. 31. *Equisetum fluviatile.* Querschnitt durch eine Spaltöffnung, altes Stadium. (Nach RIEBNER.)

Die radialen Leisten erscheinen als Verdickungen der Außenwand. *Equisetum hiemale* (Abb. 32, 33) besitzt nur ein Hautgelenk in der Nebenzelle und ähnelt darin, wie auch sonst, dem Gymnospermentyp. Im Alter bildet sich unter

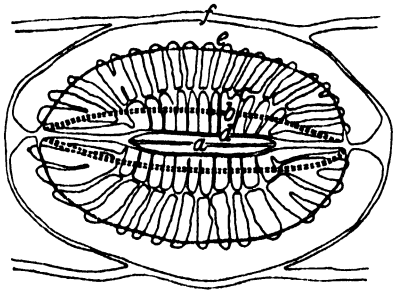


Abb. 32. *Equisetum hiemale.* Spaltöffnung: Oberflächenbild, von unten gesehen. (Nach RIEBNER.)

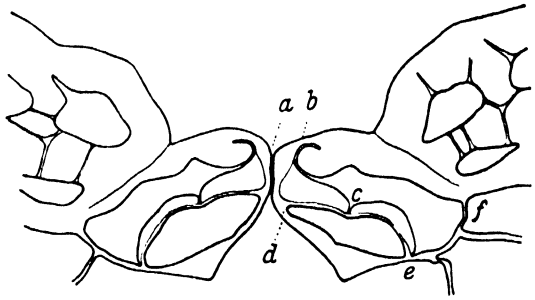


Abb. 33. *Equisetum hiemale.* Querschnitt durch eine Spaltöffnung, altes Stadium. (Nach RIEBNER.)

diesem Gelenk eine polsterförmige Arretiervorrichtung. Wieder sind zwei Partien der Bauchwand gelenkartig verdünnt. Sehr auffällig ist ferner ein weiteres Gelenk auf der Rückenwand. Es kommt dadurch zustande, daß hier die radialen Rippen eine quere Unterbrechung erfahren. RIEBNER konnte feststellen, daß der gesamte Öffnungsvorgang ähnlich wie bei Gymnospermen erfolgt. Bei steigendem Turgor wölben sich die Rückenwände schräg nach oben in die Nebenzellen vor, wobei die Rippen fächerförmig spreizen. Bei *Equisetum hiemale*

kommt der Ausgleich des Knickes in den Leisten hinzu. Die wesentliche Bewegung bei der Abrundung des Lumens — und darin liegt ein Unterschied zu den Gymnospermen — besteht aber darin, daß die Zellen sich senkrecht zur Oberfläche in den Gelenken strekken, daher werden die Schließzellen höher und etwas schmäler. Die Streckung zerrt an den Hautgelenken der Nebenzellen und wenn diese nachgeben, muß sich auch die schmale Spalte zwischen ihnen etwas erweitern.

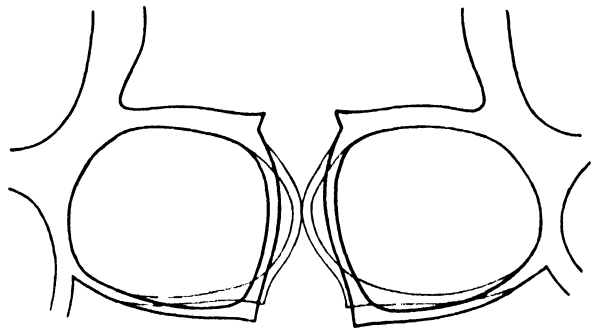


Abb. 34. Spaltöffnung von *Mnium cuspidatum* im geschlossenen und geöffneten Zustand. (Nach HABERLANDT.)

Über die physiologische Anatomie der Moosstomata hat erst HABERLANDT (1886) und später KUHLBRODT (1922) berichtet. Sie stellen wohl den primitivsten Typus dar. Noch viel auffälliger als bei den Farnen ist die Dicke der Wände zwischen Schließ- und Nachbarzellen, eine Bewegung ist also nur senkrecht zur Oberfläche möglich. Sind wie bei *Mnium cuspidatum* auch die Außenwände

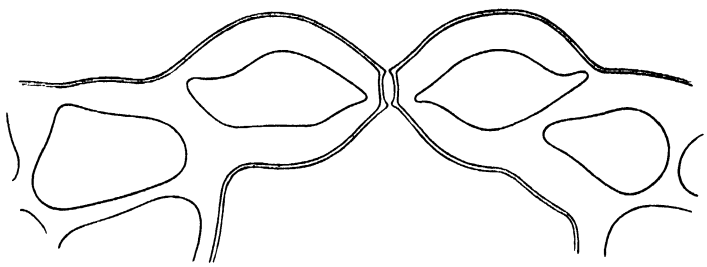


Abb. 35. *Polytrichum juniperinum*. Medianer Querschnitt durch die Spaltöffnung. (Nach KUHLBRODT.)

derb und ohne Gelenk, so erfolgt die Bewegung nach HABERLANDT nur nach innen (Abb. 34). Es gibt aber viel häufiger Stomata, die denen der Farne außerordentlich ähneln und zwar besonders dadurch, daß sie an der Ansatzstelle der Außenwand ein Hautgelenk besitzen (Abb. 35).

6. Die Feinstruktur der Schließzellenwand.

In einer auf breiter Basis angelegten Untersuchung hat ZIEGENSPECK (1938/39, 1941) sich mit dem Feinbau der Schließzellenmembranen beschäftigt. Er arbeitete mit dem Polarisationsmikroskop und der Dichroskopie. Bei pflanzlichen Membranen liegt „die größte Dehnbarkeit der Zellwände ... in der Richtung senkrecht zu den größten Achsen der Micelle (zur Micellierung)". In der Tat entspricht die Micellierung der Spaltöffnungen diesem Grundsatz. Im Verlaufe der Entwicklung der Schließzellen erfolgt eine Orientierung der Micellarreihen in der Form, daß sie strahlenförmig von der Zentralspalte zu den Rückenwänden bis zu den Polen verläuft. Die Struktur wird daher von ZIEGENSPECK als „radiomicellat" bezeichnet. Sie harmoniert völlig mit der Bewegungsrichtung, da bei steigendem Innendruck die Micellarstrahlen fächerförmig entfaltet werden müssen. Bei der Öffnung treten die Nebenzellen als Antagonisten der Bewegung auf und beim Schließen unterstützt das Ausdehnungsbestreben der Nachbarzellen den Verschluß. In bester Übereinstimmung damit verläuft die Micellierung in der Umgebung senkrecht zu der der Schließzellen (Abb. 36). Besonders auffällig ist dies bei den seitlichen Nebenzellen, die auch dann längsmicellat gebaut sind,

wenn sonst in der Epidermis Quermicellierung vorherrscht. ZIEGENSPECK beschreibt Fälle, in denen die Micellierung der Umgebung geradezu kreisförmig die Micellarstrahlung der Schließzellen umfaßt. Die Bedeutung dieser Anordnung sehe ich in folgendem: Es liegt im ganzen derselbe Antagonismus zweier sich kreuzender Micellarsysteme vor, wie wir ihn ganz allgemein bei Turgor- (und auch bei hygroskopischen) Mechanismen finden. Die Rückenwand der Schließzelle ist durch ihren radiomicellaten Bau zu tangentialer Dehnung befähigt. Dieser Dehnungsschicht folgt eine Sperrschicht in den seitlichen Nebenzellen; denn hier werden bei der Wölbung der Schließzellen die Wände in der Micellarrichtung gespannt. Das hat den Vorzug einer Federung und die Nebenzellen

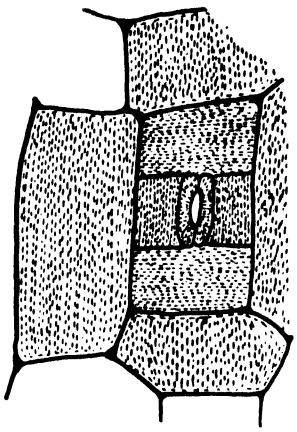


Abb. 36. *Rhoeo discolor*. Oberflächenansicht der Spaltöffnung, den Verlauf der Micellierung zeigend. (Nach ZIEGENSPECK.)

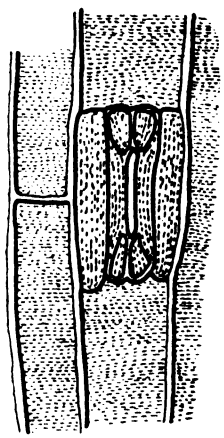


Abb. 37. *Hordeum*. Oberflächenansicht der Spaltöffnung. Die Mittelteile zeigen eine längsmicellate Wandverstärkung, die Endblasen sind radiomicellat gebaut. (Nach ZIEGENSPECK.)

drücken durch ihr Kontraktionsbestreben die Stomata bei Turgorabnahme zusammen. Sie verhindern auch eine Überdehnung der Rückenwände. Die Bedeutung dieses Strukturantagonismus kann an Spaltöffnungen beobachtet werden, deren umgebende Zellen angeschnitten, also drucklos sind. Die Schließzellen krümmen sich dann übermäßig stark und ein Verschluß ist auch nach Plasmolyse nicht mehr erreichbar. Daß auch an den Polen der Stomata ein Micellarantagonismus herrscht, hat den Vorzug, daß dadurch die Längsausdehnung der Schließzellen gesperrt wird.

Die hier gegebene Darstellung bezieht sich besonders auf den *Amaryllis*-Typ. ZIEGENSPECK erläutert dann die Micellierung vieler Einzelfälle. Hier soll zunächst noch auf das Verhalten der Gramineen eingegangen werden. Die derben, das Lumen einengenden Leisten der Schließzellen sind längsmicellat. Die endständigen dünnwandigen „Blasen" dagegen radiomicellat; im Flächenbild strahlen die Micellarreihen keilförmig aus (Abb. 37). Bei Spannung werden die Strahlen fächerförmig auseinanderrücken und dies wird die Querdehnung der Blasen erleichtern und ausrichten. In der Längsachse treffen die Schließzellen auf eine quere Sperrschicht. Die Längsmicellierung der Leisten verhindert deren seitliche Verbiegung und die gleiche Struktur der Nebenzellen wirkt wieder beim Verschluß maßgeblich mit. Überraschend ist, daß die im Gesamtbau ähnlichen Stomata der Cyperaceen radiomicellate Leisten besitzen, sich hierin also mehr den Liliaceen usw. als den Gräsern anschließen. Die Stomata der Coniferen ähneln in der Micellierung denen der Gräser: die derben Rückenwandleisten sind längs micelliert, die „Blasen" radiomicellat gebaut; bei den Cycadeen aber findet sich radiomicellate Struktur der ganzen Rückenwände. Auch die untersuchten Pteridophyten (mit Ausnahme der Lycopodiales) zeigen den Struktur-

antagonismus zwischen Schließ- und Nebenzellen, nur bei den Stomata der Laubmoossporogene fehlt ein solcher. Ihre Schließzellen sowie die sog. Schließringe der Marchantiaceen erwiesen sich als radiomicellat.

Hier seien noch die Ergebnisse einer elektronenmikroskopischen Studie mitgeteilt (HUBER und Mitarbeiter 1956), die als Objekt *Helleborus niger* wählte. Als neu ergab sich, daß die dicken Membranteile der Bauchwände einen lockeren Bau besitzen. Man beobachtet eine Parallelstreifung, die zur Rückenwand führt. Ferner erkennt man ein eigenartiges System gekrümmter Plasmodesmen, die im Bilde schwarz erscheinen und bis zu den Cuticularleisten heranziehen. Auch das äußere Hautgelenk zeigt eine solche Linie. Ob und wie die beschriebenen Feinstrukturen mit der Funktion zusammenhängen, muß vorläufig unentschieden bleiben.

Zusammenfassung.

Überblicken wir das den verschiedenen beschriebenen Typen Gemeinsame, so kann folgendes gesagt werden: Die primitiveren Formen erreichen Öffnung und Verschluß im wesentlichen dadurch, daß mehr oder minder veränderte Epidermiszellen sich an ihrer Berührungsfläche voneinander durch einen Spalt lokal trennen. Damit erhalten sie eine gewisse Bewegungsfreiheit. Es folgt eine immer weiter steigende Spezialisierung der Zellform im Sinne einer Schlauchbildung. Je nach den gegebenen Wandverdickungen und dazwischenliegenden Gelenken wird der Bau im Sinne der Funktion vervollkommnet. So geht der sog. *Mnium*-Typus in den der Filices über. Stets sind es noch die Schließzellen allein, die die Bewegung ausführen, im wesentlichen durch eine Erhöhung des Apparates, sei es bloß nach innen zu oder nach beiden Seiten. Hautgelenke liegen in den Schließzellen selbst. Bei den Gymnospermen und den Angiospermen spielen die Nebenzellen eine sehr wichtige Rolle, die vielfach geradezu entscheidend ist. Sie sind nämlich jetzt die Träger der Hautgelenke, ohne die besonders bei derberen Epidermen eine Bewegung gar nicht stattfinden könnte. Ihre Bedeutung geht aber sicher noch weiter. Dafür sprechen der beschriebene Strukturantagonismus, manche Eigentümlichkeiten im Bau und auch das Ergebnis von Versuchen. Was das erste betrifft, so stellt die Kreuzung der Micellarstruktur zwischen Schließ- und Nebenzellen einen nicht zu übersehenden Hinweis dafür dar, daß die Nebenzellen nicht nur durch ihren Turgordruck, sondern auch durch die Membranstruktur bei der Öffnung Sperren darstellen, die eine Überdehnung der Bauchwände verhindern und deren elastische Kontraktion mit zum Verschluß beiträgt. HEATH (1938) konnte zeigen, daß ein Anstechen der Schließzellen zum Verschluß führt. Das spricht aber keinesfalls gegen die Bedeutung der Micellarstruktur, denn es handelt sich dabei ja nicht, wie STÅLFELT (1956) meint, um einen Quellungs-, sondern um einen Turgormechanismus. Bei allen solchen Mechanismen liegt die micellare Struktur senkrecht zur Dehnungsrichtung und nur dadurch wird eine leichte elastische Ausdehnung ermöglicht. Daß die an die Polenden grenzenden Epidermiszellen im Gegensatz zu den seitlichen quer strukturiert sind, ist wichtig, denn das bedeutet eine Sperre gegen die Verlängerung des Apparates. Eine solche würde die Biegung der Schließzellen besonders bei schwacher Asymmetrie der antagonistischen Wände ausschließen. Diese Sperre kann zusätzlich auch dazu beitragen, daß sich gewisse Stomata nicht nur auf Grund ihrer Wandasymmetrie, sondern auch nach Art überlasteter Säulen krümmen. Die beiden Mechanismen würden sinngemäß zusammenarbeiten. Entscheidend wichtig ist ja, daß die bei steigendem Turgordruck eintretende Verlängerung der Schließzellen sich in Form

einer Krümmung vollzieht und nicht in gerader Richtung erfolgt. WEBER (1937) hat in Modellversuchen gezeigt, daß auch unverdickte Schlauchpaare ausbiegen, wenn sie an den Enden fixiert sind. Daß sich ein solches Ausbiegen besonders dann vollzieht, wenn die Enden gegeneinandergepreßt werden, wie VAIHINGER (1942) nachwies, ist selbstverständlich. Eine solche Krümmung durch Abstoßen der Partner an den Enden kann indessen bei Spaltöffnungen nicht in Frage kommen, da die Verbindungswand von vornherein eben ist und sich in ihr die Drucke des Zellenpaares aufheben. Bei Modellen mit wurstförmigen Schläuchen hingegen grenzen die Enden gewölbt aneinander. Infolgedessen werden diese beim Anschwellen der Schläuche aneinandergepreßt. Sie flachen sich an der Berührungsstelle ab und es entsteht ein Gegendruck nach der freien Seite hin. Solche Modelle können also kein richtiges Bild vom Bewegungsvorgang geben.

Literatur.

COPELAND, I. B.: The mechanism of stomata. Ann. of Bot. **16** (1902).

GUTTENBERG, H. v.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Bot. Jb. **38** (1907). — Die Bewegungsgewebe. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 5, 1. Abt., Teil 2. 1926. — Lehrbuch der allgemeinen Botanik, 4. Aufl. Berlin 1955.

HABERLANDT, G.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. V. Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporogonien. Jb. wiss. Bot. **17** (1886). — Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora (Jena) **45** (1887). — Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1928. — HEATH, O. V. S.: An experimental investigation of the mechanism of stomatal movement etc. New Phytologist **37** (1938). — HRYNIEWIECKI, B.: Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen. Extr. Bull. Acad. Sci. Cracovie, Ser. B **1912a**. — Anatomische Studien über die Spaltöffnungen bei Dikotylen. Extr. Bull. Acad. Sci. Cracovie, Ser. B **1912b**. — Anatomische Studien über die Spaltöffnungen. Schriften Naturforsch. Ges. Univ. Jurjeff (Dorpat) **21** (1913). — HUBER, B., E. KINDER, E. OBERMÜLLER u. H. ZIEGENSPECK: Spaltöffnungsdünnschnitte im Elektronenmikroskop. Protoplasma (Wien) **46** (1956).

KRAUS, F.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Pteridophyten-Spaltöffnungen. Sep.-Abdr. aus Jahresbericht 1914 d. f. b. Knabenseminars Graz 1914. — KUHLBRODT, H.: Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose. Beitr. allg. Bot. **2** (1922).

LINSBAUER, K.: Zur Verbreitung des Lignins bei den Gefäßkryptogamen. Österr. bot. Z. **1899**.

MAHLERT, H.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Koniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Bot. Zbl. **24** (1885). — MENZ, I.: Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten. Sitzgsber. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1 **119** (1910).

PORSCH, O.: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

RIEBNER, F.: Über Bau und Funktion der Spaltöffnungsapparate bei den Equisetinae und Lycopodiinae. Planta (Berl.) **1** (1925).

SCHWENDENER, S.: Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Sitzgsber. Berl. Akad. Wiss. **1881**. — Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzgsber. Berl. Akad. Wiss. **1889**. — STÅLFELT, M. G.: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III. **1956**.

VAIHINGER, K.: Die Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen. Protoplasma (Wien) **36** (1942).

WEBER, F.: Ein Modell der Stomata-Bewegung. Planta (Berl.) **28** (1937).

ZIEGENSPECK, H.: Die Micellierung der Turgeszenzmechanismen. Teil 1: Die Spaltöffnungen, 1. u. 2. Abschnitt. Bot. Archiv **39** (1938/39). — Der Bau der Spaltöffnungen. Repert. spec. nov. regni veget., Beih. **123** (1941). — Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen einiger Monokotylen usw. Protoplasma (Wien) **37** (1943). — Das Vorkommen von Fila in radialer Anordnung in den Schließzellen. Protoplasma (Wien) **42** (1955).

Light and carbon dioxide in stomatal movements.

By

O. V. S. Heath.

With 28 figures.

An extensive review of the literature of the physiology of stomata has been provided by STÅLFELT (1956) in vol. III of this Encyclopedia. No attempt is made here, therefore, to cover the literature of the present subject completely; only such papers are discussed as seem most important for a critical appraisal of its development and present status but where necessary they are considered in some detail.

I. The motive force.

The turgor hypothesis.

In making the attempt to understand the mechanism by which light or other external factors produce changes in the posture of the stomatal apparatus it is first necessary to consider the nature of the actual motive force which is responsible for the movements of the guard cells. Stomatal movement has been generally believed to be due to a turgor mechanism since the experimental investigations of v. MOHL (1856). He isolated stomata of *Amaryllis* from the effects of the adjacent epidermal cells by making cuts through the latter parallel to the rows of stomata; further cuts parallel to the leaf surface liberated small pieces of tissue bearing the stomata and these were floated on water or sugar solution. Invariable opening of the pore occurred in water and closure in sugar solution. With intact leaves it was not always possible to bring about such guard cell movements and immersion in water in many cases caused closure, which v. MOHL attributed to the pressure of the adjacent epidermal cells. He realised, therefore, that at least in some species, it was the difference in turgor between guard cells and adjacent cells which decided the posture of the stoma — a most important point sometimes overlooked even today.

SCHWENDENER (1881, 1889) carried out detailed observations of stomatal structure in a wide range of types and made measurements of the dimensions of both open and closed stomata in a number of cases. He theorised extensively as to the way in which turgor changes in the guard cells produced stomatal movement and attached little importance to the turgor of the subsidiary or other epidermal cells.

Osmotic pressures. The turgor hypothesis derived support from the finding of higher osmotic pressures (by the plasmolytic method) in the guard cells of open than of closed stomata (ILJIN 1914, WIGGANS 1921, STEINBERGER 1922, SAYRE 1926). Thus SAYRE found 12–14 atmospheres in the guard cells of closed stomata, 18–20 atmospheres in open stomata and about 15 atmospheres in the subsidiary cells. At night the guard cells had osmotic pressures always 1 or 2 atmospheres lower than the subsidiary cells suggesting that they might be pressed together when the stoma was closed. This was for *Rumex patientia* using sucrose or calcium

chloride as plasmolysing agents. The very high values of over 100 atmospheres obtained by ILJIN (1914) using potassium nitrate may well have been artefacts due to rapid penetration of the salt into the cells.

The wall mechanism hypothesis.

Apart from a turgor mechanism there was, however, another possibility, namely that the movements of the guard cells were due, wholly or in part, to a

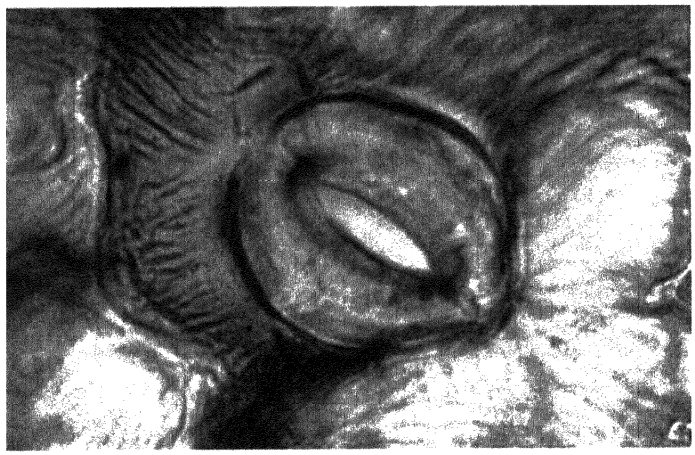


Fig. 1. Open stoma of *Cyclamen persicum* on intact living leaf. (From O. V. S. HEATH 1938.)

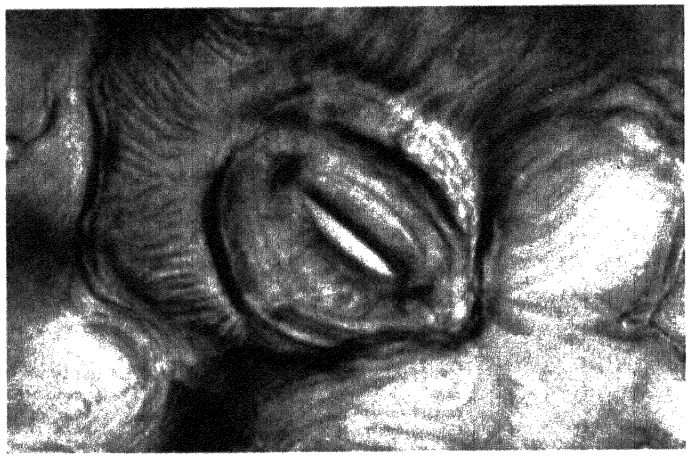


Fig. 2. The same stoma showing reduction of aperture to one half and straight ventral wall of the guard cell which has been punctured. (From O. V. S. HEATH: 1938).]

cell wall mechanism. This could work by means of changes in the imbibitional swelling of two or more lamellae making up the guard cell wall; either by differential swelling of more and less cutinised layers acting like the well-known bimetallic strip mechanism, or by differences in *direction* of swelling due to differently oriented micellae of cellulose as in the case of the peristome teeth of a moss capsule. NADEL (1935) found that stomata of citrus and potato which had been killed by "fixatives" could be made to open and close by transference through various liquids. She attributed this to differences in the swelling of the outer (cutin) and inner (cellulose) layers of the guard cell outer walls and she cited a view of PRINGSHEIM that possibly even in life swelling mechanisms play an im-

portant part in stomatal movements. An experimental test of this hypothesis was carried out by HEATH (1938) using a dicotyledon and a monocotyledon *viz: Cyclamen persicum* and *Tradescantia zebrina*. Puncturing a guard cell of an open stoma and thus suddenly releasing the sap should lead to immediate collapse of the cell and closure of the pore to half the aperture if a turgor mechanism alone is concerned. On the other hand a wall mechanism situated in the ventral wall bordering the pore and exerting a pressure on the guard cell contents should lead to an opening movement on release of the sap, or at least should prevent



Fig. 3. Partially open stoma of *Cyclamen persicum* on intact living leaf. (From O. V. S. HEATH 1938.)

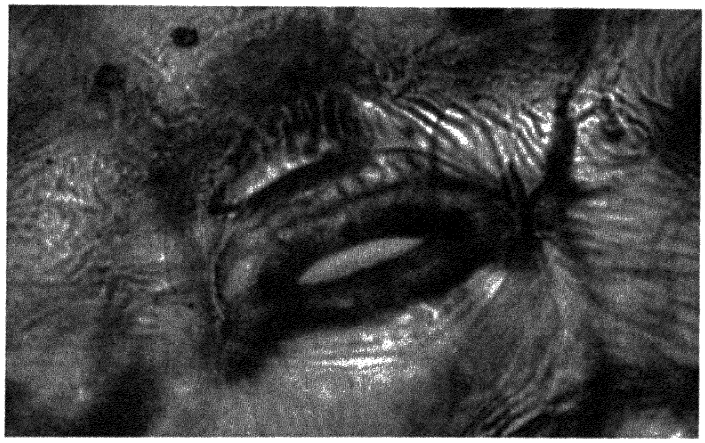


Fig. 4. The same stoma showing further opening on one side where the subsidiary cell has been punctured. (From O. V. S. HEATH 1938.)

immediate closure. (Anatomical considerations make the dorsal wall an extremely improbable site for a wall mechanism.) This experiment was carried out a great number of times, with open stomata on intact leaves of both species; no enlargement of the pore was seen, and following the withdrawal of the micro-needle, in nearly every case the movement of the ventral wall proceeded uninterrupted until it appeared as a straight line (Figs. 1 and 2). It was concluded, therefore, that a turgor mechanism alone was concerned in the opening of the stomata of these two species and that a wall mechanism could play no appreciable part even in the early stages of opening unless confined to the initial phase before an aperture appeared („Spannungsphase" — STÅLFELT 1927).

The turgor hypothesis (continued).

Turgor difference. In a further series of experiments with the same species (Heath *l. c.*), one subsidiary cell was punctured; this resulted in enlargement of the pore on that side (Figs. 3 and 4) showing clearly that the difference in turgor between guard cells and subsidiary cells determined the stomatal aperture. This is also illustrated by the preliminary stomatal opening found to occur with rapid wilting (Darwin 1898, Laidlaw and Knight 1916 *etc.*), which is presumably due to the epidermal cells losing turgor before the guard cells, and by the closure which accompanies rapid recovery from wilting (Milthorpe and Spencer 1957) which is attributable to the converse process.

The nature of the problem. Assuming that the above findings for *Cyclamen* and *T. zebrina* apply generally, the problem of stomatal reactions to light, carbon dioxide or other external factors becomes: "how do these factors cause changes in the turgor difference between guard cells and subsidiary cells ?". In view of the wide variety of stimuli to which stomata have been shown to respond it would be naive to assume that in all cases the mode of operation is the same. The known effective external stimuli are: *1.* light (*i.* intensity effects, *ii.* duration effects, *iii.* quality effects), *2.* temperature, *3.* evaporating power of the air, *4.* water supply to the leaf, *5.* carbon dioxide supply, *6.* oxygen supply, *7.* shock stimuli (*i.* heat shock, *ii.* electric shock, *iii.* mechanical shock), *8.* p_H changes, *9.* ionic effects, *10.* effects of narcotics. In a number of cases, also, stomata show a diurnal rhythm of movement under constant external conditions. Although in all these cases the movements may be presumed to be caused by turgor changes, the latter may be produced by quite different mechanisms in response to different stimuli. It is even possible for a single external factor, such as light intensity, with which we are concerned in the next section, to cause stomatal movements by more than one mechanism; the evidence for this will be considered later.

II. Effects of light intensity.

1. Postulated direct effects of light.

a) Photosynthetic production in the guard cells of osmotically active substances.

The early hypotheses as to the mode of operation of the responses of stomata to light were all concerned with direct effects of the light upon the guard cells themselves. Thus v. Mohl (1856) postulated that under the influence of light and warmth, the guard cell chloroplasts produced osmotically active assimilates which increased turgor and so caused stomatal opening; in darkness these substances disappeared, he supposed, to a greater or less extent. No evidence of such photosynthesis in the guard cells was in fact to be obtained for nearly a century.

b) The starch ⇄ sugar hypothesis.

The general occurrence of starch in the guard cell plastids, even when absent from the other cells of the leaf, led very early to great importance being attached to this substance in relation to stomatal movement. Kohl (1895, as cited by Lloyd 1908) stated that: "The ever-present chlorophyll bodies produce in the course of their development a continually increasing amount of starch, which is quickly changed under appropriate stimuli into powerfully osmotic substances." He found that stomatal movement occurred only in response to the same regions of the visible spectrum (red and blue) as were most effective in

photosynthesis, although dark heat rays also caused stomatal opening. He concluded: "As the increase in turgor of the guard cells which leads to opening occurs in these parts of the spectrum, I conclude that in the first place the production of starch in the chloroplasts of the guard cells as well as the starch-hydrolysing enzymes in the guard cells are affected."

Although KOHL appears to have been responsible for the germ of the idea that stomatal movement was controlled by changes in the balance of starch and sugar in the guard cells, this view, which may be called the "*starch ⇌ sugar hypothesis*", was first put forward in detail by LLOYD (1908). — He worked mainly with *Verbena ciliata*, a desert plant, and collected a great amount of qualitative observational data, for the most part under natural consitions. Using the method for taking epidermal strips that bears his name, he found in general a diurnal rhythm in the starch contents of the guard cells which he claimed was correlated with stomatal movement. The stomatal starch content fell after sunrise to a minimum between 8 and 11 a. m. while the stomata usually opened widely; during the afternoon starch increased and the stomata sometimes showed a closing tendency; towards evening the stomata closed and remained more or less shut at night while the guard cells had a high starch content.

It is of interest to note that these diurnal changes in starch content, which are of fairly general occurrence in stomata, are almost the converse of those which occur in the other epidermal and mesophyll cells of the leaf where starch accumulates by day and disappears at night. The same remarkable antithesis may be seen in the effects of wilting, which results in rapid and heavy accumulation of starch in the guard cells (ILJIN 1914) but causes hydrolysis of starch in mesophyll cells (ILJIN 1930).

LLOYD suggested that light stimulated the secretion of an enzyme in the guard cells which hydrolysed the starch to sugar, thus raising the osmotic pressure and causing stomatal opening. He thought that photosynthesis by the chloroplasts in the guard cells played only a minor part, if indeed it occurred at all, and he called attention to their very pale green colour, small size and different appearance from normal chloroplasts. He also found that the stomata would open in light in carbon dioxide-free air (also noted by DARWIN 1898) which suggested that the immediate products of photosynthesis were not concerned.

LLOYD also carried out a few experiments in which light and darkness were given at times of day other than the normal, but as discussed in detail by HEATH (1949, p. 203) these gave far less convincing evidence for the correlation of stomatal starch content and aperture than the diurnal trends found under natural conditions. Further, in one experiment a shoot was exposed to blue light, under natural day lengths; after six days the guard cells were found to remain devoid of starch but the stomata were still motile. Clearly a starch ⇌ sugar mechanism could not be operating here and LLOYD considered the possibility that the stomatal opening might have been due to production of osmotically active substances by photosynthesis in the guard cells. Since the blue light was given during the normal hours of daylight it is possible that an endogenous diurnal rhythm of movement and not a light effect was concerned.

ROSING (1908) carried out a few observations on intact leaves of *Impatiens Balsamina* and *I. parviflora* and obtained results similar to LLOYD's. In each species a decrease of guard cell starch and stomatal opening occurred in light during the morning; darkening the plant at 12.30 or 1.30 p.m. was followed by closure and increase of starch in the guard cells. (The starch contents of the subsidiary cells showed reciprocal changes.) In the case of *I. parviflora* a control plant kept in light and having open stomata throughout showed similar changes

of guard cell starch and this suggests that a diurnal rhythm rather then darkness was responsible for the starch increase.

Iljin's (1914) paper is frequently cited as supporting the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis, a dark-light response being implied, but in fact it deals only with effects of atmospheric humidity and leaf water-content, all his experiments being carried out in light.

Hagen (1918) found that injection of the intercellular space system of pieces of the leaf of *Peperomia marmorata* with diastase solution caused wide opening of the stomata and a noticeable decrease in guard cell starch after 24 hours. He also found diurnal changes in stomatal aperture and starch content, similar to those found by Lloyd, using *Tradescantia virginica*.

Loftfield (1921), using Lloyd's method, also observed similar diurnal changes in guard cell starch in an extensive investigation using Lombardy poplar, alfalfa and *Rumex patientia*. In the last two, however, the correlation with stomatal aperture was much less complete, mainly in connection with mid-day closure and subsequent re-opening, which were not accompanied by starch changes.

c) The permeability hypothesis.

Linsbauer (1916) made the suggestion that removal of carbon dioxide by photosynthesis, not the production of osmotic substances, was the immediate cause of opening. This he based on the finding that carbon dioxide-free air tended to cause stomatal opening either in darkness or light. This important discovery was made less than conclusive by the very crude technique employed: leaf fragments were supported against moist filter paper over either solid KOH or a strong solution. Linsbauer himself noted a troublesome tendency for the leaf fragments to dry and thus the opening observed might have been that due to rapid wilting (p. 418 above). He also found that high carbon dioxide concentrations caused closure, or failure to open, both in light and darkness. Having found that stomatal opening and the photosynthetic production of osmotically active assimilates were not necessarily correlated, he suggested that changes in plasma permeability were responsible.

The permeability hypothesis was supported by Kissilew (1925), who based his views on the relative rates of entry of dye into the guard cells in light and darkness. Thus he found that indigo-carmine entered the guard cells of closed stomata more rapidly than those of open ones, implying a greater permeability in darkness (see also p. 423); hence closure was supposed to result from loss of osmotic substances. He suggested that carbohydrate transformations had the function of reinforcing and stabilising changes of turgor primarily due to a permeability mechanism. Conflicting evidence was, however, produced by various workers, including Linsbauer (1927) himself, who found an increase of permeability of the guard cell cytoplasm in light.

Apart from the doubt as to whether guard cell permeability does in fact increase in darkness, the theoretical difficulty arises of how osmotically active substances lost from the guard cells with dark closure could be regained for the rapid opening which occurs in light. Photosynthesis in the guard cells would certainly be too slow to produce the large and rapid changes of osmotic pressure which have been observed (p. 447 below). A further difficulty is that of the destination of these substances when they leave the guard cells — if they enter the subsidiary cells the latter will have increased turgor and render reopening in light even more difficult.

Isolation of the guard cells. In this connection it is interesting to note that the guard cells seem to be more or less isolated from the other epidermal cells. Although plasmodesmata have been observed in the outer walls of the guard cells (LAMBERTZ 1954, HUBER *et al.* 1956) there appear to be none between guard cells and neighbouring cells (SHEFFIELD 1936). When a leaf dies the guard cells survive much longer than other epidermal cells (HAGEN 1918) again suggestive of isolation.

2. Postulated indirect effects of light mediated by intercellular space carbon dioxide content.

a) SAYRE's extension of the starch ⇌ sugar hypothesis.

Attention was next turned to a possible *indirect* effect of light operating through the intercellular space carbon dioxide content as affected by photosynthesis and respiration in the mesophyll cells. This was first suggested by STAHL (1919), mainly on the basis of LINSBAUER's (1916) results. None the less the effective initiator of this hypothesis was SAYRE (1923, 1926) who based his conclusions on a comprehensive investigation using *Rumex patientia*. SAYRE observed diurnal changes in: *1.* stomatal aperture (by direct microscopic observation of the living leaf), *2.* guard cell starch, *3.* "reducing sugar" content of the guard cells as estimated *in situ* with Fehling's solution, *4.* osmotic pressure (by plasmolysis) and *5.* guard cell p_H as indicated by infiltration with brom-phenol blue. Unfortunately he never varied light experimentally, but he found that natural illumination in the morning was followed by stomatal opening, a reduction in guard cell starch, an increase in "reducing sugar", an increase in osmotic pressure (as already noted p. 415) and an increase in p_H in the guard cells. The converse changes occurred at night.

Mid-day closure. The correlation of stomatal movement with changes in guard cell starch and osmotic pressure was again somewhat incomplete (p. 420), and in particular mid-day closure and the reopening which occurred in the afternoon were unaccompanied by such changes. Both LOFTFIELD and SAYRE attributed mid-day closure to water loss rather than light, but the great increase in guard cell starch normally found with wilting (ILJIN 1914) should be remembered in this connection. SAYRE indeed attributed the closure to turgor changes in the surrounding cells rather than the guard cells, but such changes are usually held responsible for the stomatal *opening* which occurs in the early stages of wilting (p. 418) and which SAYRE also found in leaves detached from the plant. NUTMAN (1937) found that in *Coffea arabica* mid-day closure occurred in the absence of water strain and attributed this to high light intensity, thus implying an optimal intensity for stomatal opening; no observations of stomatal starch were made. HEATH (1952) showed a closing effect of high temperature for the stomata of *Allium cepa* and suggested that the mid-day closure in this species (found by LOFTFIELD 1921) was a temperature effect — this might also be the explanation of NUTMAN's results for *Coffea* (see p. 438 below).

p_H effects. The outstanding contribution made by SAYRE was the discovery of the effects of p_H changes upon stomatal movement. Having found, as already mentioned, a higher p_H in open than closed stomata he tried the effect of buffer solutions of different p_H values upon the stomata on detached epidermis. The least toxic buffer mixtures were those prepared by dialysis of expressed sap adjusted with HCl or NaOH. He found maximal opening at p_H 4.2–4.4, accompanied by a decrease of starch and increased osmotic presssure and "reducing sugar" content; on either side of this range closure occurred with the converse

changes in starch, osmotic pressure and "reducing sugar". He also tried the effects of ammonia and acetic acid vapours on intact leaves and found that the former would cause stomatal opening even in darkness and the latter closure in light.

Sayre's hypothesis. On the basis of these results, Sayre put forward the hypothesis that light initiates stomatal opening by increasing the p_H in the guard cells, either by oxidation of organic acids to carbon dioxide and water, by "some re-arrangement of the components of protoplasm whereby acids are decreased" or by the removal of carbon dioxide of respiration by the photosynthesis in the mesophyll cells. (Later workers have preferred the last suggestion but in fact it seems improbable that this can be correct unless the first also holds — p. 451 below.) The decrease in acidity was supposed favourable to the hydrolytic activity of diastase which caused the conversion of guard cell starch to sugar, osmotic pressure rose and the stoma opened. In darkness the converse changes occurred. It may be re-iterated here that Sayre in fact had no data for the effects of light and darkness except at the normal times of the day and the changes he attributed to these factors may have been due to a diurnal rhythm.

Guard cell chloroplasts. Sayre followed Lloyd in thinking that assimilation by the guard cell chloroplasts was of little importance, or more probably, non-existant; like Lloyd he noted their pale colour and smaller size than normal mesophyll chloroplasts and he also called attention to the fact that when starch accumulated in them they increased in size and bulged to the contour of the large starch grains formed (*cf.* Fig. 9). The pale green colour in the guard cell plastids of *R. acetosa* formed even in darkness and he was unable to obtain positive microchemical reactions for chlorophyll (*cf.* p. 447).

b) The amphoteric colloid hypothesis.

Scarth (1929) adopted the idea of a carbon dioxide-controlled p_H change but thought that stomatal opening in light was too rapid to be caused by hydrolysis of starch (but see below p. 424). He put forward the ingenious hypothesis that the rising p_H in the guard cells, due to removal of carbon dioxide by photosynthesis in light, caused imbibitional swelling of amphoteric colloids in the vacuole by taking them further from their isoelectric point. Water was thus drawn into the guard cells and the stoma opened. It may be noted that this system would work equally well if the colloids were in the cytoplasm, instead of the vacuole, for in either case they would come to equilibrium with the suction pressures both of the vacuolar sap and of the neighbouring cells. If the colloids were in the cytoplasm this would swell partly at the expense of the vacuole and partly with water drawn in from the neighbouring epidermal cells; the latter, of course, must in any case not possess amphoteric colloids or else not have an increase of p_H in light and decrease in darkness (see below).

Pekarek (1934) made an extensive investigation of the p_H changes in the guard cells, subsidiary and epidermal cells of *Rumex acetosa*, using whole leaves infiltrated with 0.001% neutral red solution, and exposed to light or darkness for 12 to 35 hours. The final results of these experiments were stated to be always the same irrespective of time of day or night, and of the initial openings and starch contents of the stomata. He found that in light the subsidiary cells stained the most strongly, but that *all* epidermal cells including the subsidiary and guard cells (if these last took up the dye) showed a p_H of 6.2 to 5.4. In darkened leaves after an equal time the guard cells stained intensely and had a p_H of 5 to 4 while the subsidiary cells (also intensely stained) and neighbouring epidermal cells showed a colouration indicating p_H 7.4 to 8. These effects could be reversed by changing

from darkness to light and *vice versa*. Thus darkness caused a decrease of p_H in the guard cells and an increase of p_H in the subsidiary and closely adjacent epidermal cells. PEKAREK considered that his data would support the amphoteric colloid hypothesis, for if the isoelectric point of the colloids lay between p_H 4 and 5 they would show equal swelling in both guard cells and subsidiary cells in light; in darkness the colloids in the guard cells would swell less and those in the subsidiary cells more than in light, thus re-inforcing the closure. He confessed that he was unable to understand how the p_H changes in the epidermal and subsidiary cells could be controlled by changes in carbon dioxide concentration in the leaf. It may by noted that the much more intense staining of the guard cells in darkness than in light support KISSILEW's views on permeability changes (p. 420).

c) SAYRE's extension of the starch ⇌ sugar hypothesis (continued).

p_H effects. SCARTH's only evidence for the postulated colloid mechanism consisted of some observations on the appearance of the guard cell vacuoles when stained with neutral red and treated with alkali (which ALVIM 1949a, could not confirm); in his 1932 paper he stated that hydration capacity of colloids would not be pursued and he appeared to favour an hypothesis essentially like that of SAYRE. He confirmed SAYRE's findings for the effects of ammonia and acetic acid vapours, using *Tradescantia zebrina*. Stomatal opening with ammonia vapour occurred only when the epidermal cells had changed from the normal purple colour to green, and the green guard cells and subsidiary cells to yellow, that is at a p_H of about 7.4 (SCARTH 1932, p. 491). In dilute solutions of ammonia also, stomatal opening on detached strips of epidermis or leaf sections was virtually confined to the range p_H 7.5–11.0 (SCARTH 1929). Such opening movements were thus outside the natural range (p_H 4.8–7.0) given by SCARTH himself for guard cells on intact leaves in dark and light respectively. In any case it seems improbable that guard cells would have p_H values in excess of 7.0 and for various species SMALL and MAXWELL (1939) and SMALL *et al.* (1942) give approximate natural p_H ranges between p_H 4.0 4.4 and 4.0 5.6 (see, however, p. 460 below).

SCARTH (1932) claimed in his summary "All major stomatal movements in the plants studied, whether due to changes of illumination, of leaf turgor, or of temperature, are accompanied by reversible transformation of carbohydrate ...", but he presented no results for the effect of light on starch changes and no data at all for sugar changes; in his 1929 paper he had emphasised that change of stomatal aperture could occur with changes of p_H (between 8.0 and 9.0) in the complete absence of starch.

Phosphorylase. The finding of HANES (1940) that the enzyme phosphorylase (obtained from potato) could catalyse the reversible reaction:

Starch + inorganic phosphate ⇌ glucose-1-phosphate, with a p_H-dependant equilibrium point, lent new support to the hypothesis that starch ⇌ sugar changes in guard cells were controlled by p_H. The equilibrium for formation of glucose-1-phosphate is in fact between the $HOPO_3$ ion and glucose-OPO_3 and this ratio remains constant at about 2 with changing p_H; owing to the effect of low p_H in suppressing dissociation, however, this equilibrium has a decreasing effect on the ratio *total inorganic phosphate/total ester phosphate* as the p_H falls, the ratios for the monovalent ions and the undissociated acids being about 11 and 77 respectively (HANES and MASKELL 1942). With a p_H change from 7.0 to 5.0 the ratio of total free phosphate to total ester phosphate was found to change from 3/1 to 11/1. This is the natural p_H range found by SCARTH for stomata on intact leaves,

although outside the range recorded by Small *et al.* for most species, and low p_H is coupled with increased starch, as in guard cells. Both Small *et al.* (1942) and Alvim (1949a) suggest that phosphorylase is the enzyme concerned in operating stomatal light responses by a starch $\rightleftharpoons$ sugar mechanism. Yin and Tung (1948) have obtained evidence of the presence of phosphorylase in guard cells of tobacco and *Vicia faba* by immersing epidermal strips in a solution of glucose-1-phosphate and observing an increase in stomatal starch; glucose itself did not give rise to starch. It may be noted that phosphorylase is only concerned in the formation of the straight chain component of starch (amylose) and for the branched-chain amylo-dextrin, which forms about 80% of most starches, another enzyme system is needed (Barker *et al.* 1949). It is possible, however, that guard cell starch is mainly amylose. It should also be remembered that the phosphorylase-activated system involves no change in osmotic pressure since with the hydrolysis of the insoluble amylose one molecule of inorganic phosphate is converted to one of glucose-1-phosphate. Further reactions involving the hydrolysis of glucose-1-phosphate would result in an increase of osmotic pressure but if these were to occur energy would be needed to rebuild the starch for stomatal closure. Closure should not therefore occur in the absence of oxygen[1], at least in darkness — in light ATP could be formed by the chloroplasts even under anaerobic conditions (Arnon *et al.*, 1956). Heath and Orchard (1956) have found, however, that lack of oxygen *increases* the closing tendency when "closing treatments" are applied (p. 440); this suggests that phosphorylase does not control an important part of the mechanism. Mouravieff (1956b) found that phloridzin did not inhibit hydrolysis of guard cell starch in isolated stomata under conditions of carbon dioxide-free air; he interpreted this as indicating that phosphorylase was not concerned, but rather amylase.

p_H and salt effects. Small and his coworkers (Small and Maxwell 1939, Small, Clark and Crosbie-Baird 1942) estimated the natural p_H ranges of guard cells on intact leaves of a wide range of species, using an infiltration technique, and confirmed the findings of Sayre (1926), of Scarth (1929, 1932) and of Pekarek (1934) that stomata in the dark are more acid than those in light. They also made many series of observations of stomatal aperture and starch content in detached strips of epidermis immersed in various buffer mixtures at different p_H values; marks from 0 to 2 or 3 were allotted by inspection and "average" values so obtained. As found by Sayre for *R. patientia* and Scarth for *T. zebrina* starch content was on the whole negatively correlated with aperture and the latter changed with the p_H of the external solution. For both aperture and starch, however, their data showed violent and irregular fluctuations with p_H, usually with two or more maxima and minima, and the positions of these last were markedly different with different types of buffer mixture. It was thus possible in most cases to find some buffer mixture which gave stomatal movement over a p_H range similar to that found on intact leaves of the same species. In view of the complex effects of neutral salts on aperture and stomatal starch in detached epidermis found by Arends (1926), and Williams and Shipton (1950), this is not altogether surprising and the Small *et al.* data illustrate the danger of using buffer mixtures where salt effects are known to be important.

Rapidity of changes in stomatal starch. Small *et al.* again put forward the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis in the form originated by Sayre, but in their last (1942) paper they apparently attribute the central rôle to phosphorylase rather than to one or more amylases. In this paper they show that hydrolysis of (potato)

[1] The author is indebted to Professor F. C. Steward for this suggestion.

starch by diastase *in vitro* can occur rapidly and they thus cast doubt on SCARTH's (1929) objection that stomatal opening in light is too rapid to be due to a starch ⇌ sugar mechanism. In this connection they claim: "The solution of the main problems concerning the mechanism of stomatal movements is completed by the data presented above." In their work also, no experiments were carried out on the effect of *light* on stomatal starch. That starch *synthesis* in guard cells can under certain circumstances be remarkably rapid is shown by some data of WILLIAMS and BARRETT (1954). They found that when an epidermal strip was taken from a Pelargonium leaf, the starch content of the near-by stomata remaining on the leaf increased rapidly (Fig. 5 "near"). This change was perceptible in a pair of strips taken within 30 seconds of each other, increased to a maximum at about 3 minutes and with 15 minutes between taking the two strips the starch content was almost identical once more. The effect, though reduced in magnitude, was still shown with pairs of strips widely separated on the leaf, but with the leaf immersed in water during the experiment the effect was not found and in fact a slight decrease in starch then occurred. This suggests that the increase in air was a reaction to water loss from the torn edge of the epidermis and there is no evidence that similar rapid responses to darkening occur.

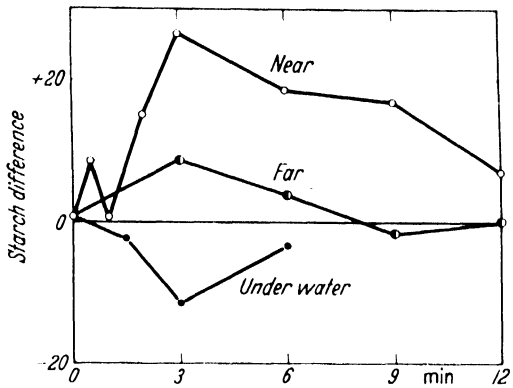


Fig. 5. Time-course of changes in starch content of *Pelargonium* stomata brought about by stripping the epidermis; comparison of "near" and "far" strips and of strips taken under water. (After W. T. WILLIAMS and F. A. BARRETT 1954.)

p_H and salt effects. MOURAVIEFF (1954) made a comprehensive study of the effects of water, salts, acids, alkalis and buffer mixtures upon "isolated" stomata of *Aponogeton distachyus*, that is stomata on surface sections such that all the surrounding epidermal cells had been cut open by the razor but the guard cells had not been damaged. His results are noteworthy in that he reached very different conclusions as to the effects of p_H from those of SAYRE, SCARTH, SMALL *et al.* and ALVIM (1949a). He found that the isolated stomata remained closed in neutral, alkaline or weakly acid solutions sufficiently dilute to have no toxic effects; they opened somewhat in 0.2 mM acetic acid (p_H 4.9), but increasing the concentration to 1.5 mM resulted in death of all the cells after 2 hours. Some buffer mixtures at about p_H 3.5 caused appreciable opening, if not toxic; this opening in acid solutions was attributed to cytoplasmic imbibition. Starch did not appear to vary with p_H of the liquid used, although 6 mM ammonia (p_H 8.5) caused a marked diminution of starch, with no change of aperture. Further work is needed to decide to what extent earlier results were artefacts due to the use of solutions at concentrations toxic to the subsidiary cells or guard cells and how far the discrepancies are due to specific peculiarities of *A. distachyus*. It seems clear, however, that such results for stomatal aperature and starch content obtained by treating detached pieces of leaf with various solutions, are not necessarily relevant to the question of the *light* responses of stomata; they are mentioned here because they have been so frequently invoked in that connection.

Light responses of stomata on detached tissue. HEATH (1949a), in reviewing the literature bearing on the relation between the light responses of stomata and changes in guard cell starch, criticised experiments with pieces of detached epidermis or surface sections immersed in or floated on water or solutions, on the grounds

that stomata had not yet been shown to respond normally to light under such conditions. If the control of stomatal opening by light could not occur in the absence of mesophyll solely because it depended upon assimilation of carbon dioxide by that tissue, it should be possible to cause stomatal movement in epidermal strips by changing the concentration of dissolved carbon dioxide in the surrounding liquid. This the author had failed to achieve. PEKAREK (1934) found a light-induced opening of the stomata on whole leaves of *Rumex acetosa* infiltrated and immersed in neutral red solution (pp. 422 and 430). This implies that the lack of a light effect on detached epidermis or surface sections is not merely due to excess of water (but *cf.* MOURAVIEFF below). ARENDS (1926) found that stomata on surface sections of *T. zebrina* closed completely in water in from 10 to 30 minutes

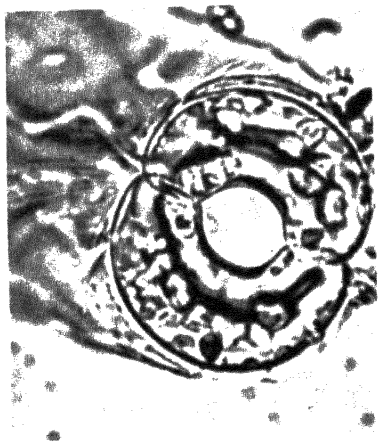


Fig. 6.

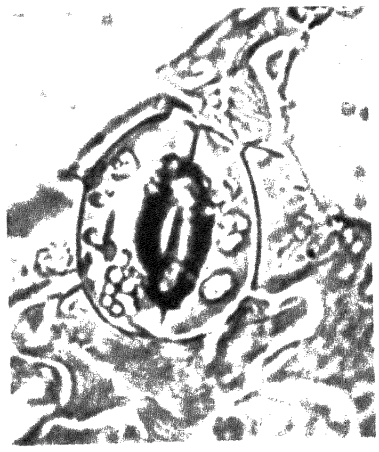


Fig. 7.

Fig. 6. "Isolated stoma" of *Pelargonium hortorum* on a surface section replaced on the disc of lamina from which it was cut and supplied with water from 4% agar. Stoma open in carbon dioxide-free air and light. (From I. MOURAVIEFF: Botaniste, Ser. XL, fasc. I–VI, p. 195–212. 1956.)

Fig. 7. A similar stoma closed in ordinary air and light. (From I. MOURAVIEFF: Botaniste, Ser. XL, fasc. I–VI, p. 195–212, 1956.)

and showed an increase of starch, whether in darkness, diffuse light or strong sunlight. He also found that the curious salt effects on guard cell starch shown by stomata on surface sections were absent in whole leaves. Later, WILLIAMS and SHIPTON (1950) investigated the effects of sodium acetate solution on the stomata of epidermal strips of *Pelargonium zonale*, as ALVIM (1949a) had made extensive use of acetate buffer at p_H values up to 6.9–7.3, at which levels it is practically unbuffered salt solution. In M/10 sodium acetate the stomata opened over a period of a few hours in both light and dark, but to more than twice the aperture in the former. It may be doubted, however, whether this light effect on a salt-induced opening constituted a normal light response, for reversing the conditions caused closure both in the "light" series of strips transferred to darkness and the "dark" series of strips transferred to light. In the light, starch disappeared almost completely from individual guard cells, but this only began to be noticeable *after* the opening movement was virtually completed. In darkness or in M/10 KCl no starch change could be detected.

MOURAVIEFF (1955) found that closed isolated stomata (p. 425) of *Bacopa caroliniana* and *Pelargonium zonale* showed a very small (5–8%) increase in overall width in light in the absence of carbon dioxide, but not in its presence, when floated on distilled water; two other species showed no response whatever. Later (1956a, b) he succeeded in causing wide opening of isolated stomata of *Pelargonium hortorum* and other species, in light and absence of carbon dioxide, by

replacing the surface section on the disc of lamina from which it had been cut and supplying water by placing the disc on 4% agar (Fig. 6). Controls in the presence of carbon dioxide (normal air) showed no opening (Fig. 8*e*) in light (Fig. 7) or dark but in darkness and carbon dioxide-free air the opening was very little less than in light (Fig. 8*d* and *b*). No opening of the stomata occurred if the leaf discs supporting the sections were floated on water or if the sections were placed direct on the agar and the latter treatment caused a fall in osmotic pressure in the guard cells amounting to 4–7 atmospheres. Stomatal opening, though less marked, could be obtained if the supporting leaf disc used was from the white area of a variegated Pelargonium, or even if the disc had been previously boiled (MOURAVIEFF 1956a). The opening found was accompanied by a rise of guard cell osmotic pressure (Fig. 8*a* and *c*) and a diminution of guard cell starch content (p. 431 below). These experiments of MOURAVIEFF's demonstrate primarily an effect upon the guard cells of lack of external carbon dioxide (*cf.* p. 431), which apparently can only cause stomatal opening under conditions of a somewhat restricted water supply (even in the absence of any back pressure from subsidiary cells). They confirm that the stomata of epidermal strips or surface sections floated on water or solutions do not respond normally to light, even when "isolated".

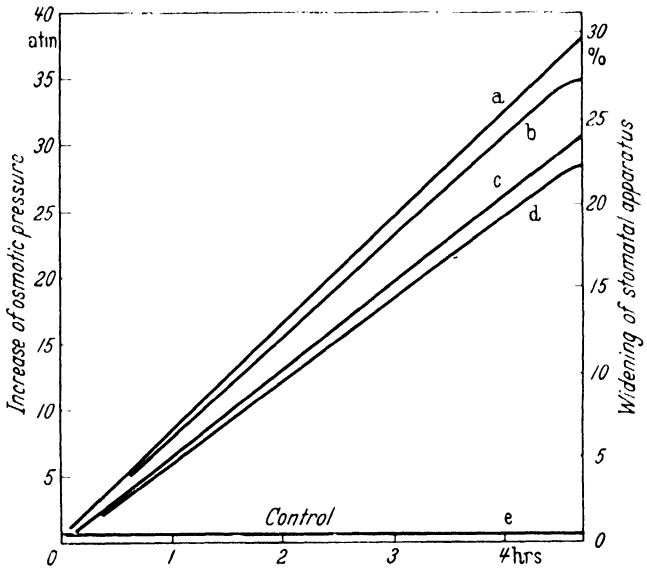


Fig. 8. *Pelargonium hortorum*. Increase of osmotic potential in guard cells of isolated stomata and widening of the stomatal apparatus in a carbon-dioxide-free atmosphere. *a* Increase of osmotic potential in light; *b* enlargement of the stoma in light; *c* increase of osmotic potential in darkness; *d* enlargement of the stoma in darkness; *e* control in an atmosphere of normal carbon dioxide content. (After I. MOURAVIEFF, 1956b, p. 200, Fig. 2.)

Light effects on stomatal starch contents. HEATH (1949a) pointed out that "nearly all the direct evidence for an effect of light on starch contents of the guard cells is derived from the correlation of diurnal trends, an unsafe basis for a causal theory, and even these correlations—are not always satisfactory". He carried out a series of experiments with attached leaves of *Pelargonium zonale* in which any possible effects of diurnal rhythms, either in stomatal starch content or aperture, were eliminated by taking epidermal strips by LLOYD's (1908) method from plants in light and darkness respectively at the same time of day; the conditions were then interchanged and after another 24 hours further strips were taken from the same leaves. These experiments showed no consistent differences in starch content between stomata relatively open in the light and those relatively closed in darkness. Leaf to leaf variation in stomatal starch could greatly exceed any treatment effects due to light or darkness and hence treatment comparisons between the same leaves on successive days were thought preferable to those between different leaves on the same day. HEATH also examined and photographed the stomata on a number of series of epidermal strips taken from *P. zonale* leaves subjected to light and darkness at various times of day. These only showed decreasing starch with increasing aperture and *vice versa* when the changes in both coincided with the usual diurnal trends. In other experiments he found, for instance, the usual increase in starch towards evening with *no*

appreciable change in aperture (under prolonged illumination); or even decreased aperture (in darkness) accompanied by decreased starch in the morning (Figs. 9 and 10). HEATH used a new reagent (iodine-phenol-potassium iodide; HEATH 1947) for staining stomatal starch which made it possible to observe both starch content and aperture simultaneously in stomata on LLOYD's strips (*cf.* Figs. 9 and 10). Previous workers had not been able to do this, as the aqueous iodine-potassium iodide or other aqueous solutions they used to stain starch caused closure of the stomata. The new reagent had the further advantage, as a mounting medium, of a very high refractive index. Although its use reduced subjective errors in estimating the relation between aperture and starch content, the very great variability in both made the selection of "average" stomata virtually impossible; high power photomicrographs of stomata showing maximal and minimal starch contents were presented as well as low power pictures to give some idea of the mean and variability. HEATH



Fig. 9. Open stoma of *Pelargonium zonale* on epidermal strip taken by Lloyd's method at 5.21 p.m. after illumination for most of day. Starch stained with iodine-phenol-potassium iodide. Minimal starch content for the strip. [From O. V. S. HEATH: New Phytologist **48**, 186–211 (1949).]



Fig. 10. Nearly closed stomata on a strip from the same leaf at 10.9 a.m. the next day after darkness overnight. Minimal and medium starch contents. [From O. V. S. HEATH: New Phytologist **48**, 186–211 (1949).]

concluded that if there is an effect of light upon guard cell starch of the kind usually postulated it is very much over-ruled by a diurnal rhythm. Such autonomous diurnal changes in the starch $\rightleftharpoons$ sugar balance might well provide the motive force for the diurnal rhythm of stomatal movement, both as shown under constant conditions (MASKELL 1928, GREGORY and PEARSE 1937) and as indicated by the strong "opening and closing tendencies" of stomata in the morning and evening respectively (DARWIN 1898).

HEATH *(l.c.)* had doubted the feasability of a quantitative measure of stomatal starch, but WILLIAMS and SPENCER (1950) devised a method which though extremely laborious is both objective and quantitative (on a somewhat nonlinear scale). Epidermal strips taken by LLOYD's method are mounted in iodine-phenol-potassium iodide and individual stomata chosen at random are photographed and projected, or the preparation may be projected direct. Both aperture and starch grains are traced round in pencil and the areas measured with a planimeter. Thus starch content is expressed in terms of area of plane projection and at high levels tends to be somewhat under-estimated owing to the grains lying one above the other. Using this method with attached leaves of *Pelargonium zonale*, WILLIAMS (1952) found a significant increase of starch in the afternoon as compared with the morning. In another experiment he obtained evidence of an apparent

interaction between light and humidity such that under dry conditions light or darkness did not affect stomatal starch, but did of course affect aperture, whereas under enclosed and very humid conditions light caused both stomatal opening and a striking reduction of starch content. He summarised these results as follows:

	Starch		Aperture	
	Light	Darkness	Light	Darkness
High humidity	low	high	high	low
Low humidity.	high	high	high	low

Unfortunately in this experiment light and humidity were confounded with carbon dioxide concentration — the stomata in the "high" humidity treatments, being on a portion of leaf enclosed with a small volume of air, were subjected to low carbon dioxide tension in light owing to photosynthesis and high carbon dioxide in darkness owing to respiration.

WILLIAMS and BARRETT (1954) later carried out a larger factorial experiment intended to investigate the interactions of light, carbon dioxide and humidity. In this experiment they used a scoring method (WILLIAMS and BARRETT 1953) in which scores from 1 to 10 were allotted for the starch contents of individual stomata. This method had been calibrated against WILLIAMS and SPENCER's (1950) "area" method and was used in order to deal with the large number of stomata needed. Stomatal movement was followed with a resistance porometer (GREGORY and PEARSE 1934), the moist or dry air with or without carbon dioxide being passed through the porometer cup under a slight positive pressure between readings. Strips of epidermis were taken for stomatal starch estimation from within the cup area (X) and from a "control" area just outside (Z). Data were presented as differences from "control" (Z–X), but these are of doubtful validity as the "control" (Z) strips were taken some 4 minutes later than the "experimental" (X) strips; the starch contents had increased in the interval (*cf.* p. 425) as is indicated by the fact that 31 out of the 32 such differences (Z X) were positive (WILLIAMS and BARRETT *l. c.*, Table 3). A similar type of criticism may be levelled against the further data calculated as differences (Z Y) between "control" (Z) and second "experimental" strips (Y) taken immediately after the "controls" but from within the cup area, for the starch contents of these (Y) strips showed a large and significant increase over those of the first (X) strips (*l. c.*, Table 5). If it could be assumed that the starch increases in the Y strips were the same as those in the Z strips, the differences (Z–Y) would provide the most accurate estimations of treatment effects, but the increases in Y most probably exceeded those in Z owing to the nearness of the X and Y strips on the leaf (*cf.* Fig. 5). The experiment lasted from mid-March to mid-May and all the "light" treatments were completed before beginning the "dark" treatments at the end of April; further, within these two periods, the carbon dioxide-free air treatments were similarly completed first in each case. It thus yields no valid information as to the effects of light and the significance of the average effect of carbon dioxide cannot be tested. The X data show throughout a large *decrease* of stomatal starch in darkness (Table 1b) which is almost certainly spurious and a seasonal effect for it is also shown by the Z data which were all collected from an illuminated part of the leaf. If this indicates a decrease in stomatal starch with time, it seems likely that the higher mean X values for the $+CO_2$ treatments (Table 1b)

Table 1. *Effects of carbon dioxide concentration, humidity (and light — see text) on stomatal opening (log_{10} R = log leaf resistance) and also on guard cell starch (μ^2 per stoma) as X, or X adjusted to constant control (Z) starch contents by covariance method (see text).* From Williams and Barrett's (1954) data for *Pelargonium zonale*. (Starch data, previously unpublished in this form, by kind permission of Professor W. T. Williams.)

		$-CO_2$	CO_2	Mean
a) log_{10} R				
High humidity	Light (March-April)	0.42	1.58	
	Dark (May)	1.81	3.10	
	Mean	1.12	2.34	1.73
Low humidity	Light (March-April)	1.63	2.24	
	Dark (May)	2.86	3.50	
	Mean	2.25	2.87	2.56
b) X				
High humidity	Light (March-April)	111	137	
	Dark (May)	86	122	
	Mean	99	130	115
Low humidity	Light (March-April)	129	130	
	Dark (May)	91	117	
	Mean	110	124	117
		105	127	116
c) X, at constant Z				
High humidity	Light (March-April)	99	132	
	Dark (May)	90	123	
	Mean	95	128	112
Low humidity	Light (March-April)	124	125	
	Dark (May)	101	128	
	Mean	113	127	120
		104	128	116

represent a real effect, as these treatments were applied later than the $-CO_2$ treatments.

In Table 1 c are shown mean values of X adjusted by the Covariance method (Fisher 1954) to the values that would be expected, on a linear regression hypothesis, if Z had remained constant at its mean value. This is preferable to using (Z X) as did Williams and Barrett; however, no statistical significance of treatment effects upon stomatal starch can be demonstrated. Taking the experiment as a whole it would seem likely that a reduction of starch was caused by carbon dioxide-free air, especially perhaps when combined with high humidity. The average effect of humidity was small and the light effect probably misleading. The results of this arduous experiment are presented here in spite of its admittedly unsatisfactory nature as no other attempts of a similar kind appear to have been made[1].

It seems that the apparent light effect on starch found by Williams (1952) was probably due to lowered carbon dioxide concentration; under conditions of restricted carbon dioxide supply light could thus indirectly reduce guard cell starch. Pekarek (1934) had found, with infiltrated leaves of *Rumex acetosa* immersed in a very dilute neutral red solution (p. 422), that if the stomata were fully closed at the beginning of an experiment they were open after 3 hours in

[1] The writer is most grateful to Professor Williams for freely placing the original data and full information at his disposal.

light and all starch had disappeared from the guard cells; controls in the dark showed no change in aperture or starch. This apparent light effect on stomatal starch could well be attributed to low carbon dioxide tension as in WILLIAMS' (1952) experiment. PAETZ (1930), who estimated in four grades the guard cell



Fig. 11. Stoma as in Fig. 6 but stained with iodine-phenol. The successive treatments with alcohol and iodine-phenol have reduced the aperture. Mean starch content. (From I. MOURAVIEFF: Botaniste, Ser. XL, fasc. I–VI, p. 195–212. 1956.)



Fig. 12. Stoma as in Fig. 7 but stained with iodine-phenol. Mean starch content. (From I. MOURAVIEFF: Botaniste, Ser. XL, fasc. I–VI, p. 195–212. 1956.)

starch contents in *Tradescantia fluminensis* leaves illuminated with light of different wave lengths, recorded much starch in closed stomata (yellow-green light or darkness) and decreased amounts with increased opening (bluegreen, blue, red and white light of various intensities). His apertures were estimated with a permanently attached porometer cup after 2 hours illumination; it is not clear whether the sections for estimation of starch were taken within the cup area, but if so the reduction of starch in those wavelengths and intensities giving the widest opening might well have been a low carbon dioxide effect since they probably also gave the highest assimilation rates.

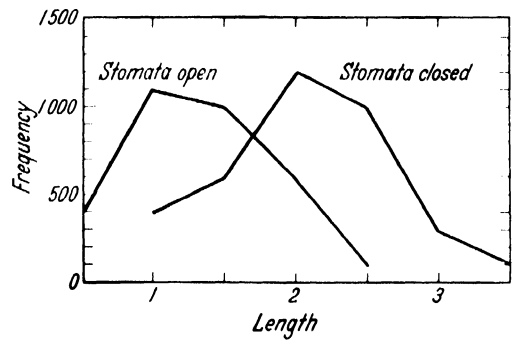


Fig. 13. *Aponogeton distachyus*. Frequency diagrams for lengths of starch grains in 100 stomata open in light and in 100 stomata closed in darkness. (After I. MOURAVIEFF 1952, p. 2.)

MOURAVIEFF'S (1956b) experiments with "isolated" stomata already referred to (p. 426) demonstrated stomatal opening and a diminution of guard cell starch (*cf.* Figs. 11 and 12) under conditions of carbon dioxide-free air, both in light and darkness, as suggested by WILLIAMS and BARRETT'S data for intact leaves. He called attention to the very small effect of light under carbon dioxide-free air (Fig. 8*b* and *d*) and suggested that this effect could be attributed to variation in carbon dioxide and oxygen contents of the tissues. Nevertheless he also suggested on the basis of experiments with inhibitors that photosynthesis was not concerned in stomatal opening (p. 449 below). In any case it would not have been possible to determine with certainty starch changes, if any, due to so small a light effect.

MOURAVIEFF (1952), however, demonstrated an effect of light upon guard cell starch in *Aponogeton distachyus* by measuring the lengths of all the individual starch grains in 100 stomata open in light and also in 100 stomata closed after

6 hours in darkness, using the iodine-phenol-potassium iodide reagent to stain the grains. The mean numbers of grains per stoma were almost identical in light and dark *viz.* 29 and 31 respectively. Frequency curves for the open and closed stomata (Fig. 13) showed a mean length for the starch grains from light of about half that for the grains from darkness, although the curves overlapped considerably. Unless a difference of external carbon dioxide was concerned these results show that light *can* reduce stomatal starch, but they in no way invalidate the conclusion based on the experiments of HEATH (1949a) of WILLIAMS (1952) and of MOURAVIEFF (1956b) that any light effect as such is very small compared with diurnal effects and those of carbon dioxide.

Light responses in starch-free stomata. It has already been mentioned (p. 419) that LLOYD (1908) found stomata of *Verbena ciliata* still motile when devoid of starch after 6 days in blue light, but that here an endogenous rhythm rather than a light effect might have been responsible for the movements. HEATH (1949a) failed to remove all starch from the stomata of *Pelargonium zonale* or *Impatiens parviflora* (which has very little starch in the guard cells) by means of blue light before death of the leaves ensued; similar attempts using prolonged darkness only resulted in more rapid death. HAGEN (1918) similarly was unable to cause disappearance of starch from the guard cells of *Tradescantia virginica* and other plants by dark starvation. ALVIM (1949a) obtained starch-free stomata in *Pelargonium zonale*, *Tradescantia zebrina* and *Phaseolus vulgaris* by keeping plants in darkness for periods of 9 to 30 days at ordinary temperatures, or for *Phaseolus* 24 hours at 40° C. He estimated stomatal movement by measuring transpiration rates of detached leaves in water by a "quick weighing method" and observed stomatal starch in epidermal strips. Leaves of *Zebrina* and *Phaseolus* showed no increase in transpiration (and thus by implication no stomatal opening) during 200 minutes exposure to light after the stomata had been deprived of starch by prolonged darkness; no starch formed in the guard cells during this period of illumination. When the leaves were returned to darkness for 6 hours, some starch was produced in the stomata and a further 200 minutes in light was then accompanied by a small rise of transpiration rate. A repetition of the 6 hours darkness and 200 minutes light régime intensified these effects. These results, which appear to contradict those of LLOYD's blue light experiment, rather suggest that light responses can only occur in the presence of stomatal starch. An appropriate control treatment would have been to maintain some leaves in light continuously after the initial transfer from darkness, and the stomata therefore presumably starch-free, for the possibility existed that some harmful effect of prolonged darkness other than loss of starch was reversed by illumination and required more than 200 minutes of light for this reversal to begin to show. This suggestion is supported by VIRGIN's (1956b) finding, also using a transpiration method, that stomata of etiolated wheat seedlings first begin to open after 2–3 hours continuous illumination.

Light responses of stomata of Allium cepa (starch-free). With the exception of a few supporters of the permeability hypothesis (p. 420), the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis was very generally accepted by most investigators since LLOYD (1908) until HEATH's (1949a) paper. His interest was first aroused by the observation that the stomata of onion *(Allium cepa)* appeared at all times to be completely starch-free. If onion stomata were responsive to light this would disprove the generality of the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis and throw some doubt on its applicability to other plants. Of course hydrolysis of some soluble polysaccharide could always be invoked but evidence of this would then be desirable. HEATH

(1952) was also unable to observe chloroplasts in the guard cells, thus agreeing with PARKIN (1899), but LINSBAUER (1927) had already noted the presence in onion stomata of very small and exceedingly pale chloroplasts, which gave typical chlorophyll fluorescence with the fluorescence microscope; later this was confirmed by DRAWERT (1952), who gave their size as 1–2 μ (compared with 5–6 μ for mesophyll chloroplasts), SHAW (1954) and HEATH himself (unpublished). The absence of starch, however, seems to be generally agreed (PARKIN 1899, LINSBAUER 1927, HAGEN 1918) and applies also to several other species of *Allium*; thus HAGEN *(l. c.)* found no starch in the guard cells of *A. cepa*, *A. schoenoprasum* or *A. porrum* while STEINBERGER (1922) found the stomata completely starch-free in *A. schoenoprasum*, *A. porrum* and *A. ursinum*. However, HEATH (unpublished) found abundant starch in the guard cells of the last named. STEINBERGER *(l. c.)* gives higher osmotic pressures for guard cells of *A. schoenoprasum* in bright light and high humidity (the equivalent of 1 mol) than on darkening or on wilting (0.4–0.25 mol); she states, without presenting data, that the stomata show normal motility. That the stomata of *A. cepa* are motile is shown by the work of LOFTFIELD (1921) who took epidermal strips by LLOYD's (1908) method at hourly intervals throughout 24 hours under natural conditions. LOFTFIELD apparently overlooked the absence of starch from onion guard cells, and in describing stomatal movement in general he writes (p. 75): "Light induces opening of the stomata after daybreak by initiating conversion of the starch within the guard cells into sugar . . ." His data are strongly suggestive of a light response, but HEATH *(l. c.)* considered the possibility that one of the other varying external factors might be concerned: air temperature, relative humidity, soil moisture or even radiant heat associated with insolation (*c. f.* KOHL cited above, p. 418); another possibility was that rather than a light effect an autonomous diurnal rhythm of stomatal movement was concerned, such as that found for cherry laurel by MASKELL (1928) and for *Pelargonium zonale* by GREGORY and PEARSE (1937) under constant conditions of illumination. HEATH (1952) therefore investigated the light responses of onion stomata, using a resistance porometer (GREGORY and PEARSE 1934, HEATH 1941) with a specially designed glass porometer cup which threaded over the cylindrical leaf, the joints being sealed with a little rubber latex. Opening of the stomata was recorded with illumination after darkness or with increase of light intensity at various times of day, generally in the afternoon, thus ruling out an autonomous diurnal rhythm. The possibility was considered that this opening might in fact be a temperature effect due to the heating of the leaf by the light, for high temperatures have generally been considered to favour stomatal opening (DARWIN 1898, WILSON 1948); or that it might be due to some specific effect of the associated radiant heat rays (KOHL 1895, cited by LLOYD 1908). Porometer experiments in which the temperature was raised or radiant heat rays were focussed on the leaf showed that high temperature, at least above about 25° C, caused stomatal closure in onion and there was no evidence that the effect of the radiant heat was other than a temperature effect. The observed temperature effects were considered to be too large to be artefacts due to the temperature difference between the leaf and the standard capillary of the porometer (SPANNER and HEATH 1951). The apparent light effect occurred even at very high temperatures, such as caused partial closure when applied at constant light intensity and there is thus little doubt that the opening with increased light occurred in spite of and not because of the associated rise of leaf temperature. There was also some evidence that changes in atmospheric humidity were not concerned. It was concluded, therefore, that onion stomata exhibit a real light response in spite of the complete lack of starch in the guard cells.

The starch ⇌ sugar hypothesis — summary.

In spite of half a century of investigation the only definite evidence, of which the present author is aware, for a reduction of stomatal starch due to light *per se* (*i. e.* not under conditions of artificially restricted carbon dioxide supply) is that of Mouravieff (1952). Alvim's (1949a) statement that illuminated starch-free guard cells only formed starch on return to darkness also implies a prevention of starch formation in light, but the lack of control leaves kept on in light makes this uncertain. No data showing a light effect upon sugar production from guard cell starch appear to have been published and even the data for changes in "reducing sugar" in the stomata with diurnal movement (Rosing 1908, Sayre 1926) are open to some doubt owing to the unsatisfactory technique, as seems to have been realised by Rosing. In view of the very large and obvious effects upon stomatal starch of time of day (Heath 1949, Williams 1952), of low external carbon dioxide (Williams and Barrett 1954, Mouravieff 1956b) and especially of wilting (Iljin 1914), the fact that a light effect on starch is so difficult to observe makes it seem unlikely that a starch ⇌ sugar mechanism provides a large proportion of the response to this predominantly important factor. Nevertheless, Mouravieff's (1952) data suggest that it does provide some part of that response, unless phosphorylysis without change of osmotic pressure was here concerned (p. 423), and it is quite possible that the rôle of a starch ⇌ sugar mechanism varies in importance in different species. In *Allium cepa* it is clear that it plays no rôle at all and in *Verbena ciliata* the results of Lloyd's blue light experiment suggest that it is not essential (if a light effect was in fact concerned). On the other hand Alvim's (1949a) results for *Tradescantia zebrina* and *Phaseolus* suggest that a light reaction cannot take place in the absence of stomatal starch, but the lack of a control treatment with stomata maintained starch-free (p. 432) leaves this open to doubt. Williams and Barrett's *(l. c.)* and Mouravieff's (1956b) data suggest that an *indirect* light effect on a starch ⇌ sugar balance is likely to operate to some extent and this is discussed below (p. 460).

d) The rôle of carbon dioxide.

Methods.

In view of the indications already discussed that stomata on detached tissue do not behave normally, the soundest method of investigating the gas relations of stomata, that is relations to carbon dioxide and oxygen, is to make use of entire leaves. With the possible exception of the Corona Hygrometer (p. 453) the most sensitive method of following stomatal movements resulting from changes of gas concentration is undoubtedly a porometer method and of these the most convenient in use are the Resistance Porometer (Gregory and Pearse 1934, Heath 1941, Spanner and Heath 1951) or especially the Wheatstone Bridge Porometer (Heath and Russell 1951). Between readings the desired gas mixtures may be passed through the porometer cup attached to the leaf, thus conditioning the stomata within the cup, and as it is important that stomata outside the cup on both surfaces of the leaf should be under the same conditions as those within it (Heath 1950), the rest of the leaf, or at least a part of it surrounding and above the cup, should be enclosed in a chamber and similarly treated (Heath 1939).

In exceptional cases it is sufficient to condition the stomata within and immediately above the cup only *i. e.* if the leaf structure is such that only these stomata appreciably affect the porometer readings, either because of an unusually high ratio of numbers of stomata on the upper to the lower leaf surface (Heath 1941,

pp. 473–474) as in wheat (HEATH and RUSSELL 1954b, p. 289) or because the internal structure of the leaf prevents lateral flow of air as in *Erythrina caffra* (MEIDNER 1955).

The *rate* of stomatal movement in response to a given stimulus varies so greatly between different individual leaves and under varying conditions (especially time of day, leaf water-content and atmospheric humidity) that the investigation of stomatal dynamics presents peculiar difficulties even with a porometer — most other methods so far available are virtually useless for such studies, being far too insensitive (see, however p. 453). If the nature of the problem renders dynamic studies essential the greatest care is necessary in selecting the measure of stomatal opening to be used. In discussing this problem, HEATH and ORCHARD (1956) point out the necessity for using some measure thought to bear at least an approximately linear relation to the appropriate changes in the stomatal mechanism. Ideally one should measure difference in turgor between guard cell and subsidiary cell; these authors give reasons for supposing that, for cereal-type stomata, the cube root of the stomatal conductance for viscous air flow calculated from porometer readings should be nearly linearly related to this.

For many purposes equilibrium, or rather steady state, values for stomatal opening may be investigated rather than rates of movement; when this is appropriate the experimental errors are reduced and the choice of a measure is somewhat less critical. As stressed by HEATH (1950) it is most unsatisfactory merely to note qualitatively the change of direction of the time curve when conditions are changed and it is essential that porometer readings should be allowed to reach a constant value over a period of time under one set of experimental conditions before changing to another. If this is not done, effects of experimental treatments which tend to cause closure or opening may be entirely overlooked. If, for example, the stomata are still opening rapidly when a treatment which would normally cause closure is applied, the only effect may be to reduce the rate of opening and stop it at a less wide value than would otherwise have been attained; there may not even be a very sharp bend in the curve where the treatment was first applied to indicate its closing effect. It is thought that this may well have happened in much of the earlier work with air or gas mixtures passed through porometer cups between readings.

Early investigations.

In most early investigations of carbon dioxide effects upon stomata, the comparison was made between carbon dioxide-free or ordinary air (0,03% carbon dioxide) on the one hand and really high concentrations or even pure carbon dioxide on the other, instead of the more biologically interesting comparison between carbon dioxide-free and ordinary air. Thus DARWIN (1898) using his "horn hygroscope" method found stomata remained open in light in carbon dioxide-free air (dark readings were apparently not taken) whereas in pure carbon dioxide they closed slowly. He cited SCHELLENBERG (1896) as having found that stomata closed in carbon dioxide-free air and he attributed this to the drying effect of the 10% potassium hydroxyde used without subsequent humidification of the air. LLOYD (1908), as noted already, found that stomata of *Verbena ciliata* would open in light in the absence of carbon dioxide, from which he inferred that photosynthesis in the guard cells was not important for stomatal movement. Some of his results suggest that the stomata could be prevented from closing completely in darkness by carbon dioxide-free air, but that if already closed they would not reopen. He does not call attention to these indications which have been confirmed by more recent work and are of theoretical interest (see p. 436 below).

Comparisons of carbon dioxide-free and normal air.

Probably the first investigation in which this comparison was explicitly made was that of LINSBAUER (1916); as noted above (p. 420) his important finding that carbon dioxide-free air tended to cause opening of the stomata in both light and darkness was rendered suspect by the crudity of the method he used. PAETZ (1930) concluded that carbon dioxide-free air caused closure, but although in the Discussion section of his paper he briefly described his method (with potted plants under a bell jar which was five times evacuated before passing in carbon dioxide-free air at a constant rate) he ommitted to present any data.

FREUDENBERGER (1940) carried out experiments on the stomatal responses to carbon dioxide concentration in *Canna* and *Sanchezia*, using a porometer method (apparently that of DARWIN and PERTZ 1911). Air of various known carbon dioxide contents was passed through the porometer cup between readings, which were usually taken at intervals of about an hour. In general she found that the stomata showed an opening movement in response to decrease of carbon dioxide and a closing movement in response to increase, using concentrations of zero, 0.003, 0.015, 0.03 and 2.5 per cent. Only upward or downward trends of movement (*i. e.* changes of direction) are discussed, the levels reached being ignored, and the magnitudes of the movements shown bear no apparent relation to the magnitudes of the concentration changes. There is little doubt that the many inconsistencies in this respect may be attributed to the fact that she did not wait for equilibrium to be established under one set of conditions before changing to another (see above, p. 435). In spite of the use of a range of controlled concentrations her results are thus purely qualitative. Confirmatory evidence was obtained by direct microscopic observation of stomata on leaves which had been enclosed in darkness in glass jars over KOH or with carbon dioxide-enriched air.

FREUDENBERGER found similar responses to carbon dioxide in etiolated *Canna* leaves in which chlorophyll could not be detected with the fluorescence microscope.

HEATH (1948, 1950) found independently[1] that reduction of carbon dioxide content in the external air below the normal caused marked stomatal opening in *Pelargonium zonale* and wheat leaves both in light and darkness. This was discovered in investigating the abnormally wide stomatal opening found within permanently attached porometer cups in light (HEATH und WILLIAMS 1948, WILLIAMS 1949) which was shown almost certainly to be due to the photosynthetic reduction of the carbon dioxide content in the cups. Hence the necessity was stressed of detaching the porometer cup between readings or conditioning the stomata within and outside the cup with air of the same composition. Unless such precautions were taken fallaceous results would be probable both for apparent *rates* of stomatal movement and for steady state values — thus most earlier porometer results, except those of a purely qualitative nature, required re-chekking. The sensitivity of stomata to changes of carbon dioxide concentration within the range 0.03% to zero was confirmed by WILLIAMS' (1949) modification of MOLISCH's (1912) infiltration technique (Fig. 14), with statistical significance tested by analysis of variance on ranked data transformed to normal scores (FISHER and YATES 1948, Table 20), and especially by porometer studies. In these last it was found that, in darkness, carbon dioxide-free air would prevent complete closure or cause partial further opening of *Pelargonium* stomata which were not completely closed; if, however, the stomata had closed completely in ordinary air they would not re-open in carbon dioxide-free air unless illuminated.

[1] Vol. 35 of Protoplasma, in which FREUDENBERGER's paper appeared, was not available in England.

(This observation was confirmed by SCARTH and SHAW 1951a, also using *Pelargonium*.) This indicated that it was the carbon dioxide concentration in the substomatal cavity and not that at the outer surfaces of the guard cells that controlled their movement. These findings again raised the possibility that light responses of stomata might be entirely due to the removal of carbon dioxide from the intercellular spaces by photosynthesis and the dark response to its accumulation inside the leaf owing to respiration, as suggested by STAHL (1919), SAYRE (1926), SCARTH (1932) and others. It was pointed out, however, that in addition to the

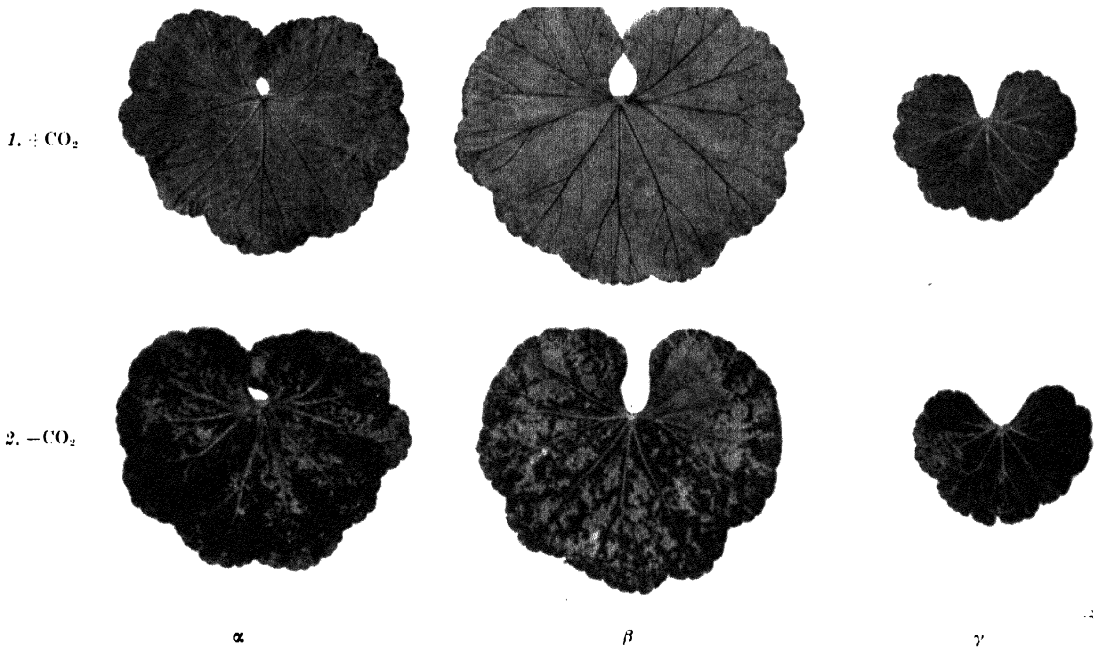


Fig. 14. *Pelargonium* leaves after infiltration with alcoholic gentian violet: *1.* + CO_2. Single detached leaves each enclosed under a bell jar and illuminated for about 2 hours. *2.* − CO_2. Single detached leaves similarly enclosed and illuminated but in the presence of 2 N soda solution. α, β and γ. Paired leaves, γ of a different strain from α and β. In each pair there is more infiltration of the − CO_2 leaf. [From O. V. S. HEATH: J. of Exper. Bot. **1**, 29–62 (1950).]

carbon dioxide of respiration the external supply played an important part, especially in light, and the importance of wind in bringing new supplies close to the stomata was stressed; stomatal closure would thus tend to occur in wind and provide some protection against excessive transpiration under just those conditions in which the risk of desiccation would otherwise be greatest.

SCARTH and SHAW (1951a) also found that *Pelargonium zonale* stomata came to wider steady-state openings in carbon dioxide-free air than in normal air, whether in darkness or light. A progressive increase in opening occurred with the removal of 12.5%, 25%, 50% or 100% of the carbon dioxide from normal air with 50 *f. c.* illumination.

Light and temperature responses of onion and Coffea stomata interpreted in terms of carbon dioxide.

HEATH (1952) carried out his observations on *Allium cepa* (pp. 421 and 432 above) before discovering the sensitivity of wheat and *Pelargonium* stomata to small changes of carbon dioxide concentration, but assumed that onion stomata were similarly sensitive when interpreting the results obtained. (This was subsequently confirmed by direct experimentation by HEATH and MEIDNER 1957.)

The stomata of *Pelargonium* can often be observed, with a porometer, to begin opening within 1 minute of illumination from darkness (GREGORY and PEARSE 1934, 1937), but with onion stomata a time lag of the order of half an hour was found. The onion leaf has a large central cavity surrounded by a bulky tissue of chloroplast-free cells (see HEATH, *l.c.*, Fig. 1) and it was shown experimentally that there is communication between this cavity and the intercellular space system of the chlorenchyma. During prolonged darkness the carbon dioxide in the central cavity might be expected to rise to a high concentration and thus provide a large reservoir of carbon dioxide, which on illumination would only slowly be used up by photosynthesis and loss through the nearly closed stomata. In one experiment where the leaf tip had been removed some time before illumination, thus presumably allowing much of the carbon dioxide to escape, the time lag was greatly reduced (to 7 minutes).

The closure of onion stomata found with rise of temperature above about 30° C was attributed by HEATH mainly to increased production of respiratory carbon dioxide in the guard cells. He was under the misapprehension that these were devoid of chloroplasts (p.432) and therefore considered that such a mechanism *must* be operative if in fact they were sensitive to carbon dioxide. He thought that this supposed lack of chloroplasts might account for the apparently much greater sensitivity to temperature (in light) of onion stomata than those of many other species, but pointed out that in any species the effect upon the intercellular space carbon dioxide of the higher Q_{10} for respiration than for assimilation should tend to cause closure with increasing temperature. The proportion of non-chlorophyllous tissue would be important in this respect and in the onion leaf this is very high (HEATH 1925). The deeply sunken position of the stomata (HEATH, *l.c.*) is also suggestive of control by the intercellular space carbon dioxide rather than that outside the leaf, but this has been shown (see p. 436 above) to apply even to *Pelargonium* which has normal mesophytics stomata (HEATH 1941).

Mid-day closure. As already noted (p. 421) NUTMAN (1937) found that mid-day closure in *Coffea arabica* was associated with high light intensity; this would of course raise the leaf temperature, as pointed out by HEATH (1952). This mid-day closure was correlated with a fall in apparent assimilation rate (*i.e.* the difference between assimilation and respiration) but in view of the possibility that the stomata were controlled by the carbon dioxide content of the intercellular space atmosphere it is doubtful which was cause and which effect. HEATH (*l.c.*) suggested that the mid-day closure found in onion by LOFTFIELD (1921) and, by implication, that for *Coffea* also, might be temperature effects operating through carbon dioxide concentration.

HEATH and ORCHARD (1957) tested this hypothesis by investigating the steady-state carbon dioxide concentrations for onion, *Coffea* and *Pelargonium* leaves in a closed system at different leaf temperatures with 900 f. c. illumination (*cf.* p. 442 below). The results are shown in Fig. 15 (the data for *Coffea* are for one leaf only). It is clear that with coffee and onion there is a steep increase in the steady-state concentration (denoted by I') from about 0.012% to 0.025% between 30° and 35° C, whereas with *Pelargonium*, which has not been recorded as showing mid-day closure, the increase over the same temperature range is only from 0.009% to 0.012%. An indirect estimate of stomatal diffusive conductance was obtained from the difference between the controlled leaf temperature and the ambient temperature (as a measure of the cooling effect of transpiration) plotted against saturation-deficit; this indicated that the onion stomata closed slightly from 25° to 30° C and markedly between 30° and 35° C, whereas those of *Pelargonium* showed no closure and even opened somewhat with rising temperature.

These results, coupled with the finding discussed later (p. 442) that stomata (of wheat) only respond to carbon dioxide concentrations above about 0.01 % strongly supports the hypothesis.

HEATH and MEIDNER (1957) further investigated the effects of leaf temperature, carbon dioxide and light intensity on stomatal responses in onion leaves, using a new type of diffusion porometer (MEIDNER and SPANNER, unpublished). In a factorial experiment they found that, with the tip of the onion leaf closed (as in nature), a rise of temperature from 25° C to 35° C caused marked and significant stomatal closure at either of two light intensities (300 or 900 f.c.); if the leaf cavity was open at the tip and swept with carbon dioxide-free air no such closure occurred and at 900 f.c. a nearly significant *opening* effect of the higher temperature was found. This supports the view that the high temperature closure is an effect of carbon dioxide accumulation. In a further experiment this opening effect of high

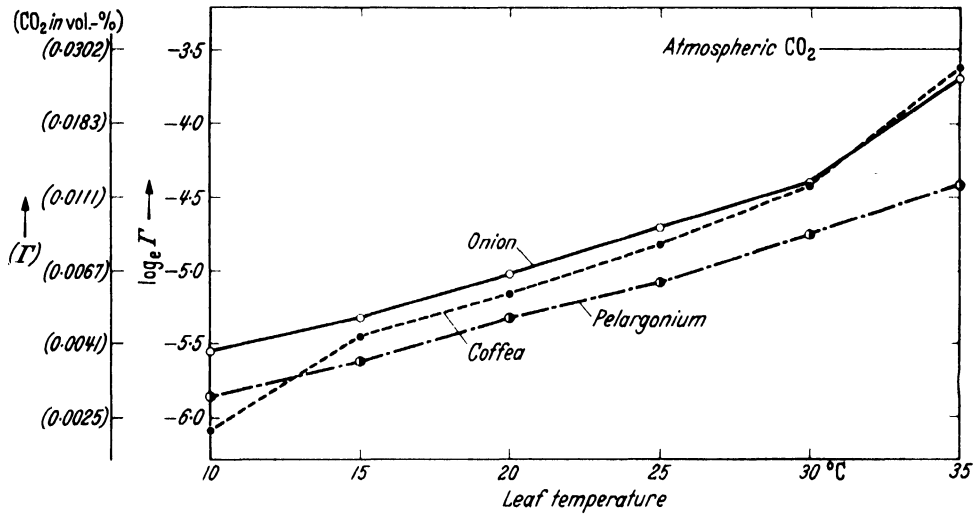


Fig. 15. Effect of temperature on the steady-state carbon dioxide concentration (*I*) for leaves in a closed system illuminated at 900 f.c. (After O. V. S. HEATH and B. ORCHARD 1957, p. 180)

temperature, when accumulation of carbon dioxide was prevented, was definitely established. This is in accord with the general opinion (DARWIN 1898, WILSON 1948) that high temperature favours stomatal opening; such an effect may be independent of carbon dioxide or may perhaps be operated by the reduced solubility of carbon dioxide in the guard cell sap at higher temperature. HEATH and MEIDNER (*l.c.*) also found that under such conditions the *rate* of opening from darkness under 300 f. c. illumination was significantly higher at 36° C than at 26° C, the temperature coefficient (Q_{10}) being 2.3. This confirmed the approximate Q_{10} of 2 found by LOFTFIELD (1921) for stomata of alfalfa out of doors and suggested that even at such a high temperature range the light opening at 300 f.c. was largely controlled by the rate of a "dark" chemical reaction.

e) WILLIAMS' hypothesis — active water excretion from guard cells.

WILLIAMS (1954) put forward a new hypothesis to account for the mechanism of stomatal responses to light and darkness. He postulated that:

"(i) The important movement is a *closing* movement; opening being a return, probably osmotic, to a resting state. (ii) This closing is an 'active', non-osmotic, energy-requiring transfer of water from guard-cell to neighbouring cells, possibly mediated by contractile structures of some type." He further supposed that *all* light-induced stomatal movements were caused by a reduction in carbon dioxide;

since this is metabolically a very active substance its presence might be expected to have a positive effect and the important movement would thus probably be one of closure.

It is of course equally logical to suppose that carbon dioxide might be metabolically active as an inhibitor of an opening process and although WILLIAMS cites a good deal of qualitative and very indirect evidence to support his view, direct supporting evidence (including the observation of contractile vacuoles in guard cells) is as completely lacking as in the case of the equally ingenious hypothesis of SCARTH (1929, see p. 422 above).

Effects of anaerobic conditions. As pointed out by WILLIAMS himself, any such "active" excretion of water out of the guard cells would presumably require oxygen. HEATH and ORCHARD (1956) therefore investigated the effect of oxygen-lack upon the responses of wheat stomata to four "closing treatments" *viz:* Darkness, Dry Air, High Carbon Dioxide (0.1%) and Nil (control *i.e.* 600 f. c. illumination, 75% R. H. and carbon dioxide-free air). Each of these was given in the presence and absence of oxygen simultaneously on two different parts of the same leaf; a comparison of the slopes of the two time curves thus gave a measure of the effect of oxygen on the closing (or opening) tendency, unaffected by leaf to leaf differences or any diurnal rhythms. The experiment was replicated three times and statistical analysis was carried out on the data, which consisted of changes in $\sqrt[3]{(\text{conductance})}$ (see p. 435 above) over 15 minute-periods. If WILLIAMS' hypothesis were correct there should be a very marked tendency for lack of oxygen to cause stomatal opening or prevent closure; the experiment showed, on the contrary, a statistically significant closing tendency in response to oxygen-lack in the first 15 min.-period after application of the "closing treatments". Although WILLIAMS' hypothesis in its original form was thus disproved (for wheat stomata) the results would support an hypothesis of an "active" oxygen-requiring *uptake* of water by the guard cells contributing to stomatal opening: such a process might be inhibited, partially or completely, by carbon dioxide. The observation that narcotics cause closure (DARWIN 1898, SCARTH and SHAW 1951b) also lends some support to the view that if an "active" process is involved it is concerned in opening rather than closure.

HEATH and ORCHARD's (*l.c.*) results also gave a suggestion of an interaction between oxygen and carbon dioxide (which did not quite reach the conventional 5% level of statistical significance) such that the closing effects of lack of oxygen and high carbon dioxide concentration greatly reinforced each other, the combined effect being much greater than the sum of their separate effects. The authors speculate on the possibility of this interaction, if indeed it is real, leading to the formation of a "closing substance", perhaps an organic acid (malate) and discuss a possible biochemical system for this.

3. Postulated direct and indirect effects of light.

WILSON's (1948) observation of a light response by stomata on etiolated sweet potato leaves, and also on the white parts of variegated *Coleus* leaves, with apparantely chlorophyll-free guard cells and mesophyll as tested with the fluorescence microscope, would seem to suggest a direct effect of light upon the guard cells independent of photosynthesis; nevertheless the possibility of a similar but indirect effect originating in some other cells and transmitted to the guard cells is not excluded. It may be noted on the other hand, that VIRGIN (1956b) using the "Corona hygrometer" found that the transpiration of etiolated wheat seedlings,

used as an indication of their stomatal diffusive conductance, did not begin to rise until 2–3 hours after first illumination with various light intensities and that this rise coincided with the beginning of rapid formation of chlorophyll. VIRGIN points out, however, that a similar delay occurs in the formation of carotenes (*cf.* p. 456). In a later investigation (VIRGIN 1957) he found that a chlorophyll-free X-ray induced mutant barley showed no detectable light response although it contained some carotenoids; the quantity of these last in the whole leaf was, however, extremely minute and no evidence was obtained of their presence in the guard cells.

Quantitative factorial experiments: the interactions of light intensity and carbon dioxide supply.

Methods.

Although the methods of factorial experimentation and analysis of variance were first made generally available as early as 1925 (FISHER 1925) these powerful experimental tools were not used in stomatal research for almost another quarter of a century; in fact the author is unaware of any work in this field published prior to 1948 in which even a simple statistical test of significance has been applied to the data. The apparently capricious behaviour of stomata, even under what are intended to be the same conditions, of course renders adequate replication and statistical evaluation of the results the more essential. Much of the confusion in the subject has no doubt arisen from the fact that every worker has relied solely on his own judgement or prejudice in deciding what results should be presented as real treatment effects and what ignored as chance variations. The almost invariable procedure in experiments with stomata has been to take a series of observations in time, occasionally varying the external conditions and noting whether the stomata tend to open or close; often, as already pointed out, the conditions have been changed before a steady state has been established under the previous ones; frequently the observations have been unreplicated. Although the existance of diurnal rhythms of stomatal movement has been known since the work of DARWIN (1898), few attempts appear to have been made to eliminate this internal factor by appropriate experimental design, in studying the effects of external factors, even by such very simple methods as used by HEATH 1949a (see p. 427). The particular suitability of "latin square" designs of experiment, as used be HEATH and RUSSELL (1954a, b), for eliminating both diurnal rhythm effects and leaf to leaf differences may be stressed here. In general it may be said that the whole field of stomatal investigation is open for exploitation by the methods of modern experimental design and analysis.

In the case of the external factors of light intensity and carbon dioxide concentration, in which the former markedly affects the latter, it is most improbable that an understanding of the mode of operation could be reached from experiments on the effects of one factor at a time and a study of their interactions is obviously important. On the other hand, the difficulties inherent in the carrying out of orthogonally designed experiments on light and carbon dioxide are that especially in darkness it is not easy to maintain carbon dioxide-free conditions in the substomatal cavities owing to respiration, while in light it is even more difficult to maintain a high carbon dioxide concentration there owing to photosynthesis. Attempts to overcome these difficulties are discussed in detail by HEATH and RUSSELL (1954a, b) and mentioned below. Thee depend in principle on forcing air of known carbon dioxide contents through the stomata concerned in the porometer measurements.

Preliminary factorial experiments.

HEATH and MILTHORPE (1950) carried out a series of preliminary quantitative experiments, at constant temperature (25° C) and three different light intensities, in which were studied the responses of wheat stomata to four carbon dioxide concentrations (0.00, 0.01, 0.02 and 0.03%) in dry air moving across both leaf surfaces at three different rates of flow (2, 5 and 12.5 litres per hour). Dry air was used as it had been found that *Pelargonium* stomata responded more rapidly to changes of carbon dioxide concentration and came to a steady state more quickly in dry than in moist air (HEATH 1950). Porometer readings were taken at 20 minute intervals; between these the desired air supply was passed in equal volume flow through the transparent rectangular porometer cup and a similar cup immediately above it on the upper surface of the leaf (see p. 434). When, under a given treatment, a steady state had been reached and held for forty minutes (three successive readings) the conditions were changed to those of the next treatment dictated by the design of the experiment. The carbon dioxide concentration of the air leaving the cups was not determined and therefore the mean concentrations to which the leaf was exposed could not be estimated. In presenting the results, the carbon dioxide concentration in the air entering the cups is therefore used. The results of the experiment at 975 f.c. and the mean results of two experiments at 625 f.c. (with two varieties of wheat) are given in Figs. 16 and 17. These show steady-state values of $\log_e$ stomatal resistance (corrected for variation in stomatal numbers on the two leaf surfaces) plotted vertically, against rate of air flow and carbon dioxide concentration.

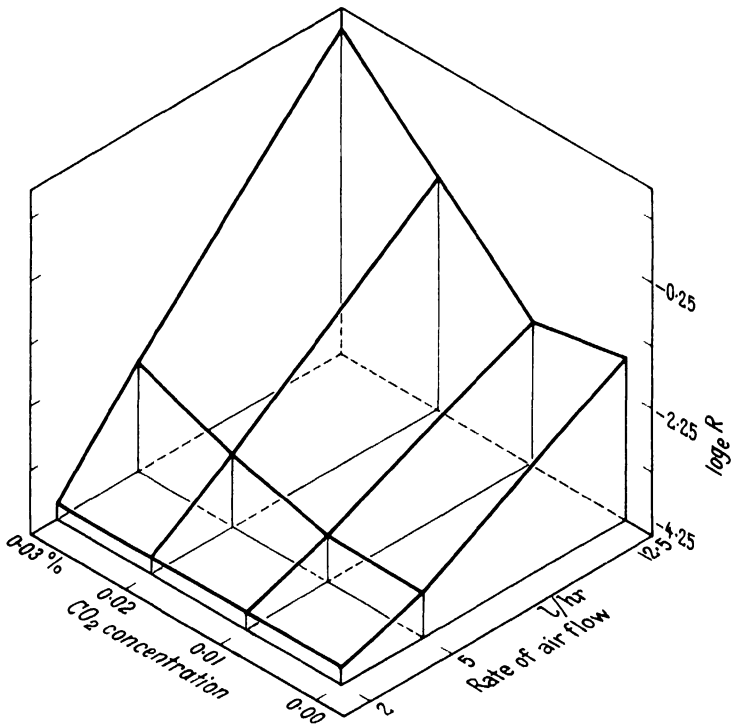


Fig. 16. Wheat (*var.* Charter). Relation of $\log_e$ stomatal resistance to rate of air flow and carbon dioxide concentration at 975 f.c. illumination. (After O. V. S. HEATH and F. L. MILTHORPE 1950, p. 234, Fig. 5.)

The most novel and important of the results shown in Figs. 16 and 17 is that although from 0.03% down to 0.01%, reduction of carbon dioxide concentration caused marked stomatal opening, from 0,01% to zero concentration no further opening occurred for any combination of light intensity and rate of flow (the apparent closure over this latter range, at 625 f.c., was not statistically significant).

Assuming that, as in *Pelargonium* (p. 436), the wheat stomata responded to the carbon dioxide concentration in the substomatal cavities only, this implied that a concentration in the intercellular spaces of 0.01% gave maximal stomatal opening. The assimilation experiments of HEATH (1939, 1949b, 1951) with various rates of carbon dioxide supply in air passed through the intercellular space systems of brightly illuminated leaves of *Pelargonium* and *Begonia*, showed an almost constant concentration in the air emerging from the leaf of approxima-

tely 0.01%; this was thus indicated as the *minimum* concentration at the surface of the assimilating cells. The results of GABRIELSEN's (1948) closed-system experiments with *Sambucus* also gave a steady-state carbon dioxide concentration of 0.009% which again is thus indicated as the minimum intercellular space content. More recent closed-system experiments (EGLE and SCHENK 1953, HEATH and ORCHARD 1957 and unpublished, MEIDNER and HEATH unpublished) have shown that this minimum concentration varies with temperature; for wheat leaves at 25° C HEATH and ORCHARD found it to be somewhat above 0.005% (2,700 f.c. and 900 f.c. light intensity) while MEIDNER and HEATH obtained a mean value of 0.008% (900 f.c.) *i.e.* of the same order as the concentration giving maximum stomatal opening at that temperature. It appears, therefore, that wheat stomata do not respond appreciably to carbon dioxide below the minimal concentration that can occur in the substomatal cavities as a result of photosynthesis; any response below this level would of course be of no biological advantage to the plant.

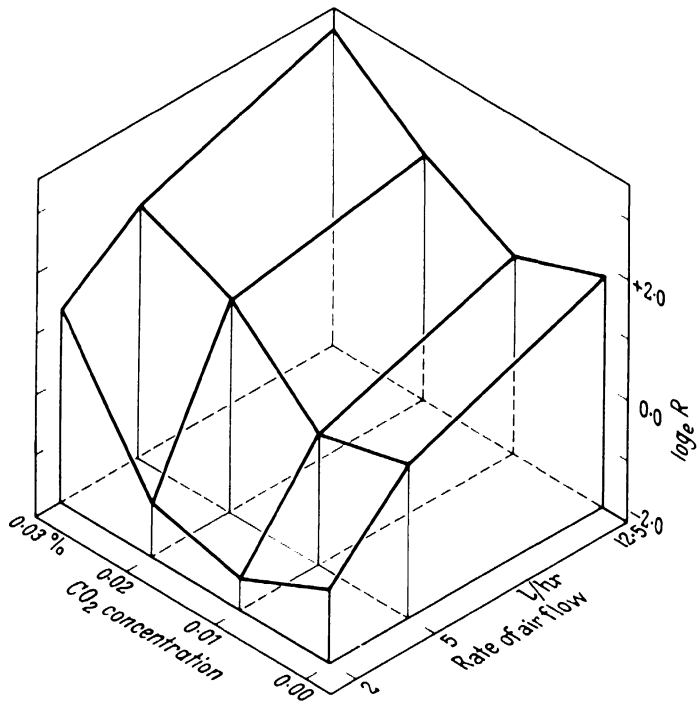


Fig. 17. Wheat (mean results for *var* Charter and *var* Bencubbin). Relation of log$_e$ stomatal resistance to rate of air flow and carbon dioxide concentration at 625 f.c. illumination. (After O. V. S. HEATH and F. L. MILTHORPE 1950, p. 235, Fig. 6.)

The apparent lack of carbon dioxide effect at 2 l/hour air flow and 975 f.c. (Fig. 16) may probably be attributed to excessive depletion of the carbon dioxide supply reducing all the treatments to effectively the same level, owing to the low rate of flow combined with very active photosynthesis at the high light intensity and wide stomatal aperture. With increasing rate of flow the carbon dioxide effect is seen to increase at this light intensity and this interaction is clearly due at least in part to changes in the rate of supply of carbon dioxide with the different flow rates. At 625 f.c. (Fig. 17), however, with higher stomatal resistances, there was no significant interaction and thus no satisfactory evidence that the effect of flow rate varied with carbon dioxide concentration, or hence that it was due to rate of carbon dioxide supply; at 275 f.c., similarly, there was no indication of an interaction between flow rate and carbon dioxide. At all three light intensities, moreover, marked closure of the stomata was caused by increasing the rate of flow of carbon dioxide-free air; this could not be a carbon dioxide effect, unless indeed the apparent closure found from 0.01 to 0.00% were real and the air flow effect then due to removal of more carbon dioxide from the intercellular spaces at higher rates of flow. The evidence thus suggested some closing effect of increased air flow independent of carbon dioxide; this might be either a mechanical effect of air movement or, since dry air was used in these experiments, an effect of desiccation. In a further factorial experiment, with dry or moist carbon dioxide-free air supplied at 2 l/hour or 12.5 l/hour, at 625 f.c. and 25° C, HEATH and MILTHORPE *(l.c.)* found that with dry air the higher rate of flow caused significantly greater

closure than the lower, whereas with moist air the difference was in the opposite sense though without reaching significance. It seems clear, then, that the closure with higher rate of flow seen in Fig. 17 is largely a drying effect.

Heath and Milthorpe *(l. c.)* argued that if a concentration of 0.01% carbon dioxide in the substomatal cavities in fact resulted in maximal opening of the stomata, light intensity over a wide range would be expected to be without appreciable effect at this external concentration. Their experiments indicated, however, that the effects of light intensity were as large at 0.01% carbon dioxide as at any other concentration tried; this suggested some other effect of light on the stomata independent of that acting indirectly through photosynthesis in the mesophyll cells and the carbon dioxide concentration in the sub-stomatal cavities. Although such a light effect might operate from the epidermal or even the mesophyll cells, the simplest hypothesis would seem to be that it was a *direct* effect upon the guard cells themselves.

Light effects independent of carbon dioxide.

In Heath and Milthorpe's experiments the actual concentrations of carbon dioxide across the leaf surface, and still more those in the sub-stomatal cavities, must in most cases have differed appreciably from those supplied owing to photosynthesis and respiration, though not perhaps at 0.01%. It was clear, therefore, that to investigate these problems further it was desirable to control the carbon dioxide concentration in the substomatal cavities to known values, by forcing air of the desired composition actually through those stomata which were mainly concerned in the porometer measurements. Heath and Russell (1954a) attempted this using two pairs of transparent rectangular chambers or cups, each 1.85×0.6 cm^2, much like those of Heath und Milthorpe (p. 442), formed at the two ends of a single pair of "Perspex" blocks and 2 cm apart; these were used on the same wheat leaf. By the use of neutral filters one pair of chambers was maintained at a constant light intensity of 270 f.c. as a "control" while the other was subjected to the three different intensities (90, 270 and 800 f.c.) which constituted the "treatments". The intervening length of unenclosed leaf between the pairs of chambers (1.6–1.8 cm) was illuminated at 800 f.c. throughout the experimental periods. Carbon dioxide-free air at 50% R.H. and 25.5° C was forced into the leaf from both upper and lower chambers with an equally increased pressure, at a rate of flow for each pair of chambers of 250 cc/hour maintained constant by varying the applied pressures with changing stomatal aperture. This air escaped laterally through the intercellular space system and thence through the stomata outside the cup area. At 15 min. intervals the flow was interrupted and the lower chamber used as a porometer cup with the "Wheatstone Bridge" porometer (Heath and Russell 1951). The potted plant and the relevant parts of the porometer were enclosed in a constant temperature chamber at 25.5° C aerated at 50% R.H. During the experimental periods, porometer readings were continued under each "treatment" until three successive values varied by not more than 0.02 in terms of $\log_{10}$ (resistance), *i.e.* at "equilibrium" there was a change of resistance of not more than 5% in 30 minutes.

The formal design of the experiment consisted of two 3×3 Latin squares (Fisher 1954) with the three light intensity treatments thus replicated six times. Each "row" of a square represented a different leaf, which was treated with the three light intensities in a single day; the "columns" represented the first, second and third equilibrium periods, though these showed a considerable scatter in time owing to the necessity of waiting for "equilibrium" readings. Thus leaf to leaf

differences, and to some extent diurnal effects were eliminated from the treatment means.

It was intended to analyse the results on "experimental–control" values of $\log_{10}$ (resistance) but when this was done the statistical significance of the light effect was found to be less than for the "experimental" chambers only. This suggested that the "control" area was affected by the light changes in the experimental area and separate analysis for the "control" data showed a significant light effect ($P<0.05$) though of much smaller magnitude than in the "experimental" area. The results are shown in Fig. 18.

The significant light effect found for the "experimental" chambers was taken as confirmatory evidence for a mechanism of stomatal response to light independent of that operating through the intercellular space atmosphere, the simplest interpretation being a *direct* effect upon guard cells (p. 444). It was thought that this direct effect could not operate through the reduction of internal carbon dioxide content, such as might occur with photosynthesis in the guard cells themsel ves, for it was found under conditions such that the stomata were not measurably affected by changes of external carbon dioxide (between 0.00 and 0.01%) and therefore presumably of internal carbon dioxide. The apparent direct effect of light might in fact have been due, wholly or in part, to an indirect effect transmitted not through the intercellular spaces but from cell to cell, either from the epidermal cells or from the more distant mesophyll. The significant light effect found for the control chambers was evidence for the transmission of an indirect effect of light from one part of the leaf to another some 2 cm. distant. It seemed most improbable that this effect could have been transmitted by the carbon dioxide or any other constituent of the intercellular space atmosphere, owing to the sweeping with carbon dioxide-free air, nor would an appreciable continuous gradient of carbon dioxide concentration from cell to cell be likely to exist across the intervening 1.7 cm. of leaf illuminated at 800 f.c. This "light barrier" might be expected to prevent continuous gradients of almost any other kind due to change caused by difference of light intensity; to persist across such a barrier the change must be produced by low light intensity (90 f.c.) but not reversed rapidly by high light intensity (800 f.c.). The authors consider that a re-balancing of turgor in the epidermis following light-induced turgor changes in the guard cells would be too transient to affect "equilibrium" values and in any case probably negligibly small; they suggest transmission by some chemical or electrical stimulus as the least improbable mechanism.

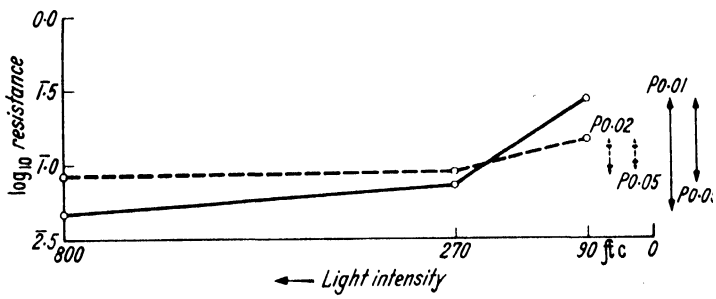


Fig. 18. Wheat (*var* Charter). Effect of light intensity on stomatal movement in carbon dioxide-free air. Continuous line: experimental area, light varied. Broken line: control area at 270 f.c. throughout, showing light effect transmitted from experimental area across a 1.7 cm. "light barrier" at 800 f.c. (After O. V. S. HEATH and J. RUSSELL 1954a, p. 11, Fig. 2.)

Although the experiment under review thus provided support for the suggestion of a light effect independent of carbon dioxide seen in HEATH and MILTHORPE'S data, it left undecided the question whether this was entirely an indirect effect transmitted from cell to cell or whether it was in part a direct light response in the guard cells.

Interactions of light intensity and carbon dioxide.

In a much larger factorial experiment HEATH and RUSSELL (1954b) attempted to condition the stomata with a "through" flow of air containing various known carbon dioxide concentrations, as well as with carbon dioxide-free air. Almost the same apparatus was used as in the work just discussed, but instead of forcing the whole of a relatively slow flow of air in through the stomata on the enclosed portion of leaf, a fast flow (8 l/hour) was swept across the leaf surfaces and a portion of this passed into the intercellular space system. This was intended to maintain the desired concentrations close to the outer stomatal mouths and so assist in approximating to these concentrations at the inner surfaces of the stomata in spite of photosynthesis by the mesophyll. A constant increased pressure of 5 cm. of mercury was maintained in the chambers and thus the rate of flow of air through the stomata varied with their aperture; the lowest "through" flow rate measured (in preliminary determinations) was 210 cc/hour. At night, before each day's experimentation, an "over" flow of 8 l/hr saturated ordinary air was passed across the leaf surfaces. In view of the transmission of a light effect from one part of the leaf to another observed in the previous experiment, the use of one pair of leaf chambers as a "control" was abandoned and a single pair of chambers was used on each leaf. The same three light intensities were used as in the previous work and leaf temperatures were checked under the conditions of the experiments using a small thermocouple. The temperature of the lower leaf surface was found to range from 27.1° C at 90 f. c. to 28.8° C at 800 f.c. with the 250 cc/hour "through" flow of air, or from 26.1° to 27.5° with the 8 l/hour "over-through" air flow, all at an ambient temperature of 25.5° C. These differences in leaf temperature were considered to be much too small to account for the observed light effects.

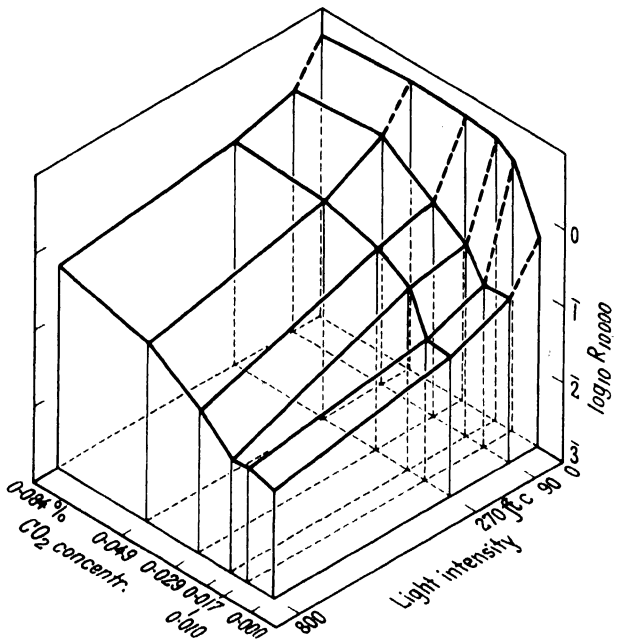


Fig. 19. Wheat (*var.* Charter). Relation of $\log_{10}$ stomatal resistance to light intensity and carbon dioxide concentration. (After O. V. S. HEATH and J. RUSSELL 1954b, p. 276, Fig. 2.)

The experimental design consisted of three 6 × 6 "Latin Squares", one for each light intensity. Within each square (light intensity) the "treatments" consisted of six carbon dioxide concentrations (0.000, 0.010, 0.017, 0.029, 0.049 and 0.084%) which were applied to a single leaf, three on each of two successive days. "Rows" thus corresponded to different leaves and "columns" represented the diurnal changes (see p. 452 below), both being eliminated from the carbon dioxide treatment means. There were thus eighteen light-carbon dioxide combination treatments with 6-fold replication. A supplementary experiment in which the same six carbon dioxide treatments were given in darkness was carried out in duplicate. The results of this "Dark" experiment were of course analysed separately, but are incorporated in a single 3-dimensional diagram with those of the "light" experiment in Fig. 19. On the assumption that the results of the two experiments were comparable and that the "over-through" air flow was in all cases adequate to maintain the carbon dioxide concentrations at the permeable

parts of the guard cells substantially independent of changes in assimilation by the mesophyll cells, the following interpretation of the results was suggested.

Evidence for direct effects of light upon the guard cells. The main interest of the interaction of carbon dioxide and light as shown in Fig. 19 lies in the differences in the shape, and especially in the flattenings, of the carbon dioxide response curves at different light intensities. If these flattenings are really horizontal, which cannot of course be proved, they will be independent of the measure of stomatal aperture used. The carbon dioxide operated mechanism becomes saturated with carbon dioxide at about 0.017% external concentration in darkness, at about 0.049% in 90 f. c. illumination and at a somewhat similar level in 270 f.c.; in 800 f.c. the mechanism is apparently not saturated below 0.084% external carbon dioxide, for the curve is still rising up to that point. This trend strongly suggests photosynthesis in the guard cells, which increases with rising light intensity and reduces the internal carbon dioxide concentration corresponding to a given external concentration. In darkness the carbon dioxide of respiration produced in the guard cells is apparently abundant enough to saturate the mechanism even with an external concentration as low as 0.017%; in 800 f.c. even 0.084% external supply is insufficient to maintain saturation and with 0.017% externally the internal concentration is reduced effectively to about 0.01% giving maximal opening.

This is thought to be the first experimental evidence that photosynthesis in the guard cells is concerned in the normal stomatal response to light. It indicates, however, that the effect depends upon the reduction of the internal carbon dioxide concentration and not to any important extent upon the production of osmotically active photosynthates (as postulated by v. Mohl 1856), except perhaps for the long term maintainance of osmotic pressure. Otherwise, increasing the external carbon dioxide supply in light should tend to cause stomatal *opening*, especially at the highest light intensity where photosynthesis would be least light-limited. Alvim (1949b) had stated that the stomata of *Zebrina*, *Phaseolus* and *Nicotiana* on epidermal strips in water showed increased starch contents after some days in light in the presence of carbon dioxide, but in its absence all starch disappeared; this evidence that guard cells are capable of slow photosynthesis did not show that it played any appreciable part in the normal light response. The experiments of Scarth and Shaw (1951b) with variegated leaves of *Pelargonium* were, like most such experiments, inconclusive (see Heath and Russell 1954a, pp. 3–4; also Shaw and Maclachlan 1954b, pp. 784–785). Shaw and Maclachlan (1954a, b), however, showed by autoradiographs that the guard cells of stomata on detached epidermis of several species, (including *Allium cepa* and *Tulipa gesneriana* which have chloroplast-free ordinary epidermal cells) will take up $C^{14}O_2$ both in light and dark, but more rapidly in light (Fig. 20–23). They estimated that the maximum rate of guard-cell photosynthesis was of the order of 50 times too slow to account for the maximum observed rates of change of osmotic potential with stomatal opening. They showed (as did also Yemm and Willis (1954) for *Chrysanthemum maximum*, *Rumex patientia* and *Vicia faba*) that the guard cells contained both chlorophylls a and b, but they estimated the chlorophyll content of a single guard cell of *Tulipa* as only 0.54×10^{-12} g and the concentration of chlorophyll in a guard cell chloroplast as about $^1/_{16}$ of that in a normal chloroplast of Mnium[1]. Their results thus support Heath and Russell's finding that the important aspect of guard cell photosynthesis for stomatal opening is the removal of carbon dioxide and not the production of

[1] Corresponding figures for Allium would presumably be very much lower (see p. 433 above).

carbohydrate. The low chlorophyll content suggests, moreover, that such guard cell photosynthesis may well be more or less "light-limited" up to quite high intensities, especially if coupled with a high guard-cell respiration rate and a supply of respiratory carbon dioxide from the neighbouring epidermal cells (which are free of chloroplasts in wheat). This would help to account for the graded stomatal response to a wide range of light intensity which is usually observed rather than



Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22.

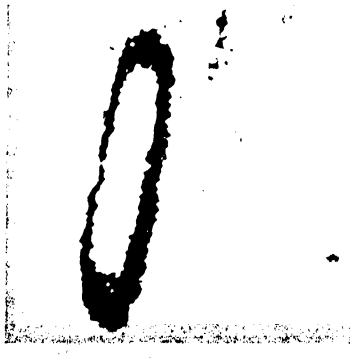


Fig. 23.

Fig. 20. Radiograph of onion epidermis (by the contact technique) after 3 hours exposure to radioactive carbon dioxide in light. [From M. SHAW and G. A. MACLACHLAN: Canad. J. Bot. **32**, 784–794 (1954).]

Fig. 21. Radiograph of onion epidermis after 3 hours exposure to radioactive carbon dioxide in darkness. [From M. SHAW and G. A. MACLACHLAN: Canad. J. Bot. **32**, 784–794 (1954).]

Fig. 22. Radiograph of a single stoma of onion, after 3 hours exposure of the epidermal strip to radioactive carbon dioxide in light. [From M. SHAW and G. A. MACLACHLAN: Canad. J. Bot. **32**, 784–794 (1954).]

Fig. 23. As Fig. 22 but wheat stoma. [From M. SHAW and G. A. MACLACHLAN: Canad. J. Bot. **32**, 784–794 (1954).]

the "all nor nothing" response that would be expected to result from control entirely or mainly by mesophyll photosynthesis and the intercellular space carbon dioxide content (see p. 456 below).

Fig. 19 also suggests that the direct effect of light includes a second component which is not dependent upon photosynthetic reduction of the carbon dioxide in the guard cells: the approximately carbon dioxide-saturated portions of the response curves between 0.049 and 0.084% external carbon dioxide show progressive stomatal opening from darkness to 90 f.c. and thence to 270 f.c. It seems unlikely that so large a light effect would be due to photosynthetic removal of internal carbon dioxide in a region where a reduction of the external concentration from 0.084 to 0.049% is virtually without effect. Further, between 0.000 and 0.010%, where external and therefore presumably internal carbon dioxide is again apparently without effect, a highly significant light response is found between 90 and 800 f. c.; a similar and significant light response with carbon dioxide-free air passing through the stomata was found in the earlier experiment of HEATH and RUSSELL (1954a, see p. 445 above). In HEATH and MILTHORPE's (1950) preliminary experiments also, a light effect with either 0.00 or 0.01% carbon dioxide supplied to the leaf surfaces was indicated. This component will be referred to as the "second direct effect", the "first direct effect" being that operating through photosynthetic reduction of carbon dioxide. Previous evidence for the existence of such a "second direct effect" was obtained by WILSON (1948) who found a light

response in etiolated leaves of sweet potato which had apparently chlorophyll-free guard cells and mesophyll as tested with the fluorescence microscope.

MOURAVIEFF'S (1956b) experiments on effects of inhibitors on the small light response of isolated stomata (pp. 426 and 431) may also be referred to in this connection (Fig. 24). He states that the photosynthetic inhibitors hydroxylamine chlorohydrate and O-phenanthroline chlorohydrate, when supplied through the leaf discs, allowed stomatal opening, starch hydrolysis and rise of osmotic pressure to proceed as in the controls, in light and carbon dioxide-free air (dark "controls" do not appear to have been included). Hence he concludes that photosynthesis does not play any rôle in stomatal opening. This must of course refer to a *direct* rôle, in view of his own showing of the importance of carbon dioxide effects. Sodium azide on the other hand, prevented opening of the stomata, but allowed starch hydrolysis to occur. As there was no rise of osmotic pressure he concluded that the products of hydrolysis leaked out of the guard cells.

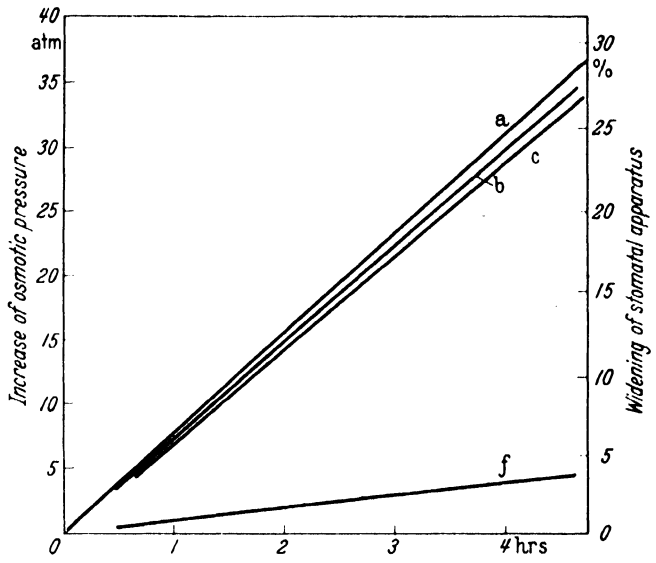


Fig. 24. *Pelargonium hortorum*. Action of inhibitors on osmotic potential and stomatal opening. *a* Phloridzine; *b* hydroxylamine; *c* O-phenanthroline; *f* sodium azide. (After I. MOURAVIEFF 1956b, p. 203, Fig. 3.)

Some of LIEBIG'S (1942) data also support the suggestion of a direct light effect not operating through photosynthesis (p. 456 below).

Indirect effects of light upon the guard cells. Indirect effects, due to photosynthetic or other changes caused in epidermal or mesophyll cells by light, may be transmitted to the stomata either via the intercellular space atmosphere or from cell to cell. The flow of air through the stomata in HEATH and RUSSELL'S (1954a and b) experiments was expressly intended to prevent transmission of indirect effects in the first of these two ways and to substitute as far as possible known concentrations of carbon dioxide at the guard cell surfaces for the unknown ones due to photosynthesis and respiration in the mesophyll cells. In so far as the flow rates were adequate, the carbon dioxide responses found (Fig. 19) *illustrate* the type of indirect control of stomatal movement which must occur with changes of light intensity, operating via the intercellular space carbon dioxide concentration. (This will be termed the "first indirect effect".) When photosynthesis has reduced the intercellular space carbon dioxide to about 0.01% no further opening due to this "first indirect effect" is to be expected, both because the stomata do not apparently respond below this external level and because a reduction appreciably below this level by photosynthesis does not occur (p. 442). For conditions of darkness the curve in Fig. 19 would suggest that *above* 0.01% concentration, external carbon dioxide is almost without effect and therefore that there can be virtually no control by intercellular space atmosphere. These are, however, steady state values and the intercellular space carbon dioxide may perhaps have a much larger effect on rate of closure in darkness.

An example of an indirect effect transmitted from cell to cell and not via the intercellular space atmosphere is provided by the findings in HEATH and

RUSSELL's first experiment (p. 445 and Fig. 18). This transmission of a light effect independent of carbon dioxide will be termed the "second indirect effect".

HEATH and RUSSELL (1954b) discuss in detail and at length the adequacy of the rates of air flow in these experiments and conclude that in darkness, or with zero or 0.01% carbon dioxide in light, the concentrations at the inner stomatal mouths must almost certainly have been very close to those intended. The evidence for the dark responses to carbon dioxide and also for the light effects independent of carbon dioxide (the "second direct and indirect effects") thus appears satisfactory. It is with the higher carbon dioxide concentrations in light that doubt exists, but although the authors' numerical estimates suggest that severe depletion would have occurred, these presented the worst case and arguments on the other side are also given — the discussion is too long to reproduce here and reference should be made to the original paper.

Conclusions.

HEATH and RUSSELL (1954b) consider that there is some evidence for the existence of four distinct effects of light upon the stomata and reach the following conclusions:

1. The "first indirect effect" of light (p. 449) depends upon the sensitivity of the guard cells to carbon dioxide and is transmitted by the intercellular space carbon dioxide content as affected by assimilation and respiration in the mesophyll cells. In theory a similar indirect effect (1a) must be transmitted by a cell to cell gradient of carbon dioxide to or from the mesophyll cells, but in view of the long paths concerned and the high resistance to aqueous diffusion this component must be very small. Because of the high ratio of photosynthesis to respiration for mesophyll cells these effects would be expected to be of the "all or nothing" type as between dark and light with normal external carbon dioxide except at the lowest light intensities.

2. The "second indirect effect" of light (p. 445) is one not operating by reducing the internal carbon dioxide in the guard cells and is transmitted either from other stomata, from ordinary epidermal cells, or through them from the mesophyll cells, by some agent (perhaps electrical or chemical but not carbon dioxide) as yet unknown. This indirect effect may be appreciable over considerable distances and from the other side of a "light barrier".

3. The "first direct effect" of light (p. 447) is due to photosynthesis in the guard cells themselves reducing the internal carbon dioxide content. The evidence for this *might* be an artefact due to inadequate rates of "through" flow of air, in which case the apparent effect would really be due to No. 1 above.

4. The "second direct effect" of light (p. 448) does not operate by reduction of internal carbon dioxide. The trends attributed to it are probably in part and perhaps entirely due to No. 2 but in any case they appear not due to reduction in carbon dioxide concentration.

It thus seems that there are at least two light effects on the guard cells, one operating by reduction of carbon dioxide content (No. 1) and the other not (No. 2), both indirect; the existence of two other (direct) light effects (Nos. 3 and 4) appears probable (*cf.* also LIEBIG, p. 456 below).

5. Responses to carbon dioxide (pp. 442 and 449). The observed responses to carbon dioxide confirm that if there is any response, in light, to reduction of external concentration below 0.01% it must be negligibly small; in darkness, however, the maximum response is between zero and 0.01% external carbon dioxide and this

is attributed to the effects of carbon dioxide of respiration in the guard cells supplemented by that of the adjacent epidermal cells. The flattenings of the carbon dioxide response curves show that the carbon dioxide-operated mechanism can become saturated with carbon dioxide; no information is yet available as to how the carbon dioxide content controls the turgor difference between guard cells and subsidiary cells. HEATH (1950) suggested that a direct effect of such small changes in carbon dioxide concentration upon p_H in the guard cells would seem most improbable, as these must contain buffer systems, but pointed out that organic acid formation might be concerned; this is discussed by HEATH and ORCHARD 1956, especially with reference to anaerobic conditions (see p. 440 above).

III. Stomatal responses to duration and intensity of light.

1. Diurnal rhythms of stomatal movement.

It would seem that the endogenous rhythms of stomatal movement observed for several species under constant conditions are most probably induced by the normal alternation of day and night; they might of course be in part due to temperature or humidity changes, but light seems likely to be one of the factors inducing such rhythms.

a) Opening and closing tendencies.

DARWIN (1898), using his "horn hygroscope", compared the times taken for stomatal closure following darkening in the morning and afternoon respectively and also the times for opening on illumination; he found without exception, for the several species tried, more rapid opening and less rapid closure in the morning than in the afternoon. The existence of such diurnal differences in "opening and closing tendencies" has since been noted in a qualitative way by a number of workers including HEATH (1950); further quantitative experimentation seems to have been lacking, however, except that GREGORY and PEARSE (1934), who made a continuous porometer record for 7 days of stomatal movement for *Pelargonium zonale* in 3-hour alternations of light and darkness, found greater closure at night than in the day (temperature was apparently not controlled). DARWIN also attempted to induce a change in periodicity by darkening plants some hours before the normal for a period of two or three weeks; on returning the treated plants to a natural light regime they showed in some cases earlier stomatal closure than the controls, but with commendable caution he emphasised that in many of his experiments this response was lacking.

b) Stomatal movement under constant environmental conditions.

α) Investigations by porometer methods.

MASKELL (1928) found that the stomata on detached leaves of *Prunus Laurocerasus* showed a well marked diurnal periodicity, under conditions of constant illumination and nearly constant temperature, with a minimum opening at about midnight and a maximum at about mid-day. In one experiment this behaviour was found to persist for 2 days but the rhythm disappeared on the third. He took advantage of this endogenous rhythm in order to investigate the relations between stomatal movement and carbon assimilation. GREGORY and PEARSE (1937) found similarly for *Pelargonium zonale* under constant conditions a diurnal trend of movement during the 24 hours with a minimal opening at about 2 a.m.; superimposed upon this general trend, in the published graph, was a short-period

fluctuation with a period of about 15 minutes, rather reminiscent of the pulsations found by STÅLFELT (1929) for stomata of *Vicia faba*.

HEATH and RUSSELL (1954b) found for wheat stomata a highly statistically significant diurnal effect (see p. 446 above) which is illustrated in Fig. 25. The data shown by the solid circles represent the mean values for all eighteen treatment combinations and are therefore directly comparable; they indicate a closure from morning to afternoon in each day, though on the second day the initial degree of opening was less and the amount of subsequent closure failed to reach

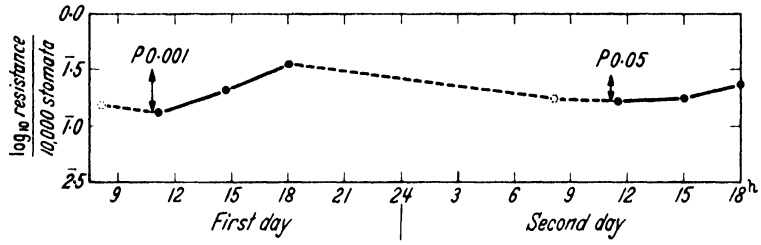


Fig. 25. Wheat (*var.* Charter). Diurnal rhythm of stomatal movement. (After O. V. S. HEATH and J. RUSSELL 1954b, p. 276, Fig. 3.)

statistical significance. The open circles are data obtained with saturated air of 0.03% carbon dioxide content passing across the leaf surface (p. 446) and are not therefore strictly comparable with the others.

β) Investigations by LLOYD's method.

Owing to the virtual impossibility of measuring an adequate number of stomata the random fluctuations in curves obtained by LLOYD's method are generally large; any conclusions based on such curves should therefore be viewed with great caution unless accompanied by estimates of statistical significance. Too often, conclusions are based upon the coincidence in time of day of (some) peaks or troughs without any consideration of their magnitudes or of others which do not so coincide. WILLIAMS (1952), however, found for *Pelargonium zonale* under constant illumination a statistically significant closure over the four times of day 0.500, 1.100, 1.700 and 2.300 hours; the rhythm of movement in continuous darkness failed to reach significance.

2. Effects of different day lengths.

SCHWABE (1952), in the only investigation of this subject known to the author, compared stomatal behaviour of *Chrysanthemum* plants over the 24 hours in long (16 hour) and short (8 hour) days respectively. The porometer records for the short day plants showed considerable stomatal opening during the latter part of the 16 hour dark period and this was also demonstrated by LLOYD's method. Transfer to the opposite daylengths resulted in "fairly rapid adaptation in behaviour to the new daylength treatment". Experiments on *Kalanchöe blossfeldiana* gave similar results.

3. Effects of short period alternations of light and darkness — stomatal dynamics.

GREGORY and PEARSE (1937) using a recording resistance porometer (GREGORY and PEARSE 1934) on *Pelargonium zonale*, studied the effects of alternating light and darkness of various frequencies in an attempt to analyse the relations

of the opening and closing reactions. They concluded that for each frequency a "fairly definite equilibrium position" was reached and that this was the same whether approached from the fully open or closed position of the stomata; further, that the "equilibrium" aperture obtained with 45 seconds alternation was minimal, both longer and shorter periods giving a wider opening. They stated, and their published figures indicate, that variability was considerable but a greater difficulty in the interpretation of their results lies in their use of a permanently attached porometer cup; the effects of various frequencies of alternation of light and darkness upon the carbon dioxide contents in the cup (and hence upon stomatal aperture) will depend upon rates of respiration and assimilation and are not easy to deduce. Although it is not clear how this source of error could lead to a minimum aperture at one particular frequency, the system is so complex (HEATH 1950, pp. 56–57) that the possibility is by no means excluded.

The above criticism does not apply to the investigation of effects of intermittent illumination on the transpiration rates of wheat seedlings carried out by VIRGIN (1956a) using the very sensitive "corona hydrometer" (ANDERSSON, HERTZ and RUFELT 1954, ANDERSSON and HERTZ 1955). The relative humidity in a very rapid air stream (initially at 30% R.H.) resulting from passage over ten 10 cm. high

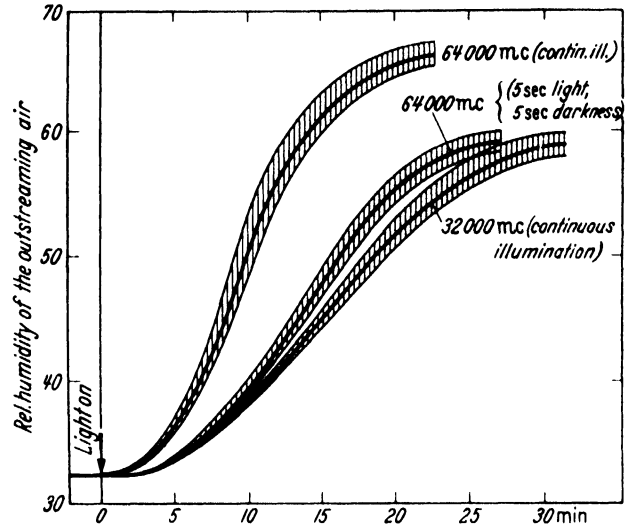


Fig. 26. Wheat seedlings. Transpiration in continuous and intermittent light. Prior to illumination the seedlings had been in darkness for 30 minutes. Each series was repeated 6 times. The spread of the single curves is indicated by the thin curves. (After I. VIRGIN 1956a, p. 292, Fig. 7.)

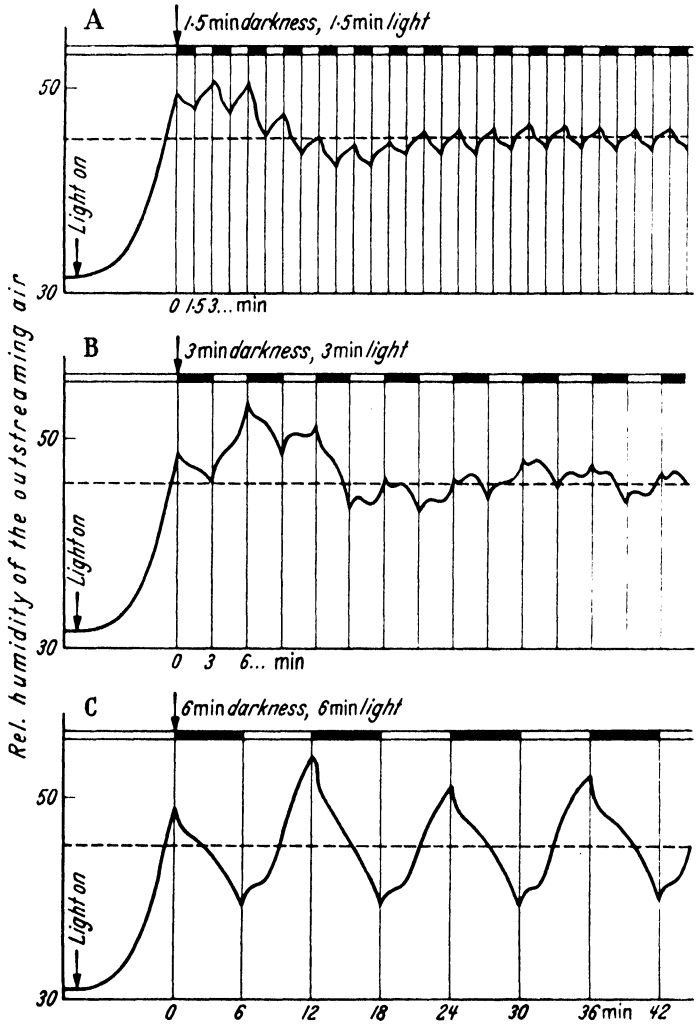


Fig. 27 A—C. Wheat seedlings. Transpiration in intermittent light. After being darkened for 30 minutes continuous light was used until a given transpiration rate was reached in all series. Light intensity 64,000 m.c. (After I. VIRGIN 1956a, p. 297, Fig. 10.)

seedlings in water culture was used as a measure of transpiration rate and hence of stomatal aperture. (See p. 435 for a discussion of appropriate measures in dynamic studies.) The reproducibility of the results within experiments was remarkably good (*cf.* Fig. 26), probably because the same seedlings were used throughout any one experiment and they were grown from seed under constant light and temperature, thus preventing the development of a diurnal periodicity of stomatal movement. Since air of normal carbon dioxide content was passed across the leaves at a speed of 4 m. per minute it seems likely that the maximum stomatal openings obtained may have been rather small in spite of the high light intensity (64,000 m.c.) and this may account for the apparent absence of effects of water deficit. The results in Fig. 26 show that intermittant light causes more rapid stomatal opening than the same total quantity of light given continuously, although the final aperture reached is about the same. VIRGIN interprets this as due to the very rapid formation in light of osmotically active substances in the guard cells with a time-lag occurring in the resulting entry of water. In Fig. 27 are shown the effects of various rates of alternation of light and dark; the "equilibrium" position reached is seen to be constant and independent of the frequency. It was found in another experiment using $1^1/_2$ minute alternations that the same "equilibrium" (intermediate between those in darkness and in continuous light of the same intensity) was reached whether the stomata were initially closed in darkness or open in continuous light, as suggested by GREGORY and PEARSE. It was concluded that at equilibrium in intermittant light the rate of formation of osmotically active substances in light equalled the rate of "decomposition" in darkness and hence that "the reaction is completely reversible, at least within short periods of time". The evidence does not, however, necessarily indicate a reversible reaction in the chemical sense, and in view of the probable rôle of carbon dioxide respired and assimilated in the guard cells it is almost certain that different paths are concerned in light and darkness.

4. The "product law" for intensity and duration of light — stomatal dynamics.

VIRGIN (1956a) discusses whether his results for the rates of increase of transpiration under different intensities of *continous* light conform to the "product law" postulated by STÅLFELT (1927) and concludes that in some cases they do: according to this "law" the attainment of a certain stomatal aperture is determined by the amount *i.t.* (intensity × time) of light received, which is held to indicate that the main light reaction is of a photochemical nature. HARMS (1936) found with *Helianthus annuus* that at high light intensities (0.19 and 0.14 cal/cm^2/min) the rate of opening was independent of the intensity. This might be attributed to "light saturation" of the photochemical process, but he also found for sun and shade leaves of several species that the time required for opening to a given small aperture ($1\,\mu$ or in some cases $2\,\mu$) was independent of light intensity over the range 0.03 to 0.09 cal/cm^2/min. This suggests that the initial rate of opening is determined by an "irritable" response to a stimulus rather than the *quantity* of a photochemically produced substance. HARMS plotted for a series of given apertures the time of illumination against reciprocal of light intensity and only obtained straight lines (*i.t.* = *k*) over a very small range of opening, thus disproving the general validity of the "law". It seems clear, in any case, that if such a "law" held, continued illumination at any intensity should result ultimately in full opening of the stomata and this is contrary to general experience.

IV. Stomatal responses to wavelength and intensity of light.

These are principally of interest in so far as they provide indications of the pigments concerned and hence of the relative importance of photosynthesis or of other photochemical processes in stomatal light responses.

Methods.

Ideally it would be desirable to obtain a curve in which "yield" per quantum absorbed was plotted against wave length, as was done for example by EMERSON and LEWIS (1943) for the photosynthesis of *Chlorella*. The light intensities at all wave lengths should be low enough for light to be severely "limiting" the processes concerned *i.e.* low enough for the increase in "yield" produced by a small increase in intensity to be more or less proportional to intensity. Comparison with absorption spectra might then give some information as to the relative efficiency of different pigments (EMERSON and LEWIS *l.c.*).

The difficulties inherent in the above suggestions are considerable. The choice of an appropriate measure for dynamic studies is discussed above (p. 435); in attempting to avoid this difficulty use has been made of the intensity of light, of the various wavelengths, needed to give the same degree of steady-state stomatal opening (the "compensation method" introduced by PAETZ 1930). It is especially important to use low intensities in view of the finding (LIEBIG 1942) that increasing intensity above a certain level causes renewed closure but only at some wavelengths. It is obvious that light transmitted or reflected cannot affect the stomata and hence one should estimate the amount of light absorbed, at the different experimental wavelengths, by the mesophyll if an indirect effect is under investigation or by the guard cells for a direct effect; absorption does not appear to have been measured in any quantitative way, though comparisons of effects on lower stomata of illumination from above and below the leaf have been made and also some theoretical estimates of relative absorption at different wavelengths (LIEBIG 1942, see p. 456 below). Finally, since light operates in quanta and these have higher energy contents at shorter wavelengths, the amount of light should be expressed in quanta (or einsteins) rather than in ergs or cals/cm^2/sec. The universal use of energy units means that the efficiency of the shorter wavelengths is in all cases underestimated.

Early investigations.

A number of investigations was made in which there was no attempt to measure the light intensities and which were therefore purely qualitative. KOHL (1895), cited by DARWIN (1898) and LLOYD (1908), found that red light between the B and C lines of the spectrum and blue from the F line to the violet were the only effective wavelengths in causing opening of *Trianea* stomata examined microscopically. He pointed out the coincidence with the spectral regions concerned in photosynthesis (p. 458). DARWIN (1898) found red light most efficient, with opening in some cases in "green" which included some yellow and blue; blue itself had little effect. A number of later investigators made similar qualitative studies.

Investigations with energy measurements.

LIEBIG (1942) attempted to coordinate the discrepant results obtained by several earlier investigators. She pointed out that whereas PAETZ (1930) had used light energy values which she re-calculated as from 1.6×10^{-5} to 200×10^{-5} cal/cm^2/min., SIERP (1934), HARMS (1936) and PYRKOSCH (1936) used values between 2×10^{-3} and 9.5×10^{-2} cal/cm^2/min *i.e.* 1 to 50 times the highest intensities used

by PAETZ. Using his "compensation method" (p. 455) PAETZ found *e.g.* with *Tradescantia fluminensis* the ratio of red: blue intensity needed to maintain a constant opening was 1:1.96 and for red:green was 1:14.6; reciprocals of these numbers gave measures of the relative efficiencies of the different colours. His table of mean values shows for four species efficiencies of about 100:10:50 for red:green:blue. SIERP (1934) followed microscopically the opening of single *Helianthus* stomata in light of various colours and obtained about 40% less opening in red than in blue, green, yellow or orange which all gave very similar results. Since the energy of the red light was 5.6×10^{-2} cal/cm^2/min. and that of all the other colours 9.5×10^{-2} cal/cm^2/min. this might have been merely an intensity effect. However, HARMS (1936) also found red light less efficient than blue, but at the same intensity as did also PYRKOSCH (1936). LIEBIG *(l.c.)* compared steady state porometer results obtained with various intensities of red, green, blue and white light. She found that in red, green and blue light the stomata of *Tradescantia viridis* showed a maximum opening at about 3×10^{-4} cal/cm^2/min.; above this intensity the stomatal aperture decreased again in red and blue but remained maximal in green light. In white light such a decrease of aperture with intensity continued to 5.1×10^{-3} cal/cm^2/min.; with higher intensities still the apertures increased once more but the time taken to reach a steady state was now about 2 hours instead of 30 mins. LIEBIG points out that in using the "compensation method" care must be taken to ensure that for all wavelengths the same portion of the curve is concerned *i.e.* either the rising or the falling limb; actually of course it is the former that is of most interest and light intensities should therefore be low, as emphasised above. Her own results, at the low light intensities of 4.5×10^{-6} to 28.5×10^{-6} cal/cm^2/min. gave the efficiencies of red:green:blue as 100:42:168. Thus even at low light intensity PAETZ's results are not substantiated and the discrepancy between his results and those of later workers cannot be explained in terms of light intensity level, unless his light energy values for red were below the optimum and those for blue above it.

Comparing intensities necessary to produce the same opening of the lower stomata when the leaf was illuminated from above or below, LIEBIG found that for white light 9–10 times the energy was needed on the upper surface, while for red and green light the corresponding figures were 18 times and 5 times respectively. She concluded that only light reaching the guard cell plastids was effective in causing stomatal movement; although this appears to be an overstatement of the case her results do suggest that direct effects are very much more important than the indirect effect operating through the intercellular space carbon dioxide tension.

If allowance is made for the difference in energy content of quanta of red, green and blue light (at approximately the wavelengths used by LIEBIG, viz. 6,500, 5,500 and 4,500 Å.U.) her "efficiencies" become, red:green:blue::100:50:234. This is in reasonable agreement with her calculation of the relative numbers of quanta absorbed by a mixture, in the proportions found in the leaf, of chlorophylls a and b, carotin and xanthophyll, viz. $45.6:13.5:100 \equiv 100:30:219$. She herself compared "efficiencies" in terms of *energy* values (red:green:blue :: 60:25:100) with such calculated quantum absorption numbers, which for chlorophyll a and b only were red:green:blue :: 72.8:14.3:100, and she therefore concluded that there was little evidence of participation of carotenoids in causing stomatal movement. Apart from this error, it is not certain that the absorption by the leaf as a whole is very relevant in view of the above-discussed indications of the over-riding importance of direct effects, for her "efficiencies" were found with the stomata illuminated directly from below the leaf and the proportions of pigments in the guard cells

may have differed from those in the mesophyll. However, some of the results of SHAW and MCLACHLAN (1954b) suggest that the distribution of pigments is similar for the guard cell chloroplasts and the whole leaf of *Tulipa gesneriana* (Fig. 28). If in fact the "efficiencies" were roughly proportional to the numbers of absorbed quanta, this and the high value for blue would support not only the importance of carotenoids but perhaps the existence of a second light reaction not operating through photosynthesis (*cf.* p. 448), for in assimilation blue light might be expected to be less efficient per quantum absorbed than red light (EMERSON and LEWIS 1943); in the absence of data for the light actually absorbed, however, this can be no more than a suggestion.

SCARTH and SHAW (1951a) compared steady state porometer data for *Pelargonium zonale* leaves under "white", "green" and "red" light of intensities adjusted to the compensation point of photosynthesis (presumably in air of the normal carbon dioxide content). The "green" light was obtained by filtering the "white" light (from "daylight" fluorescent tubes) through an alcoholic solution of chlorophyll; the "red" light was obtained with the same source and a glass filter giving maximum transmission between 6,450 and 6,500 Å.U. and a range from 5,400 to 8,400 Å.U. The necessary light intensity to give the compensation point was similar for "white" and "red" but about double for "green", whether measured with a thermopile or a photocell (with readings corrected for the variation in sensitivity at different wavelengths). Porometer readings at the compensation point were the same for all three light qualities, suggestive of the importance of the carbon dioxide concentration effect but yielding no information on the relative importance of direct and indirect light effects. Unfortunately no determinations were carried out with blue light.

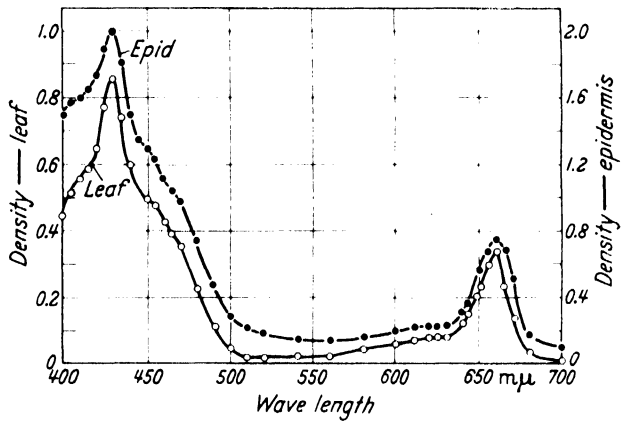


Fig. 28. *Tulipa gesneriana*. Absorption spectra of ether extracts of epidermis (solid points) and whole leaf (open circles). Ordinate: $\log_{10} I_0/I$. Abscissa: wavelength in microns. (After M. SHAW and G. A. MACLACHLAN 1954, p. 788, Fig. 1.)

V. The mechanism of stomatal responses to light and carbon dioxide.

It may be accepted that stomatal movement is brought about by a turgor mechanism (p. 417) and we may now attempt to coordinate the evidence bearing on the question posed earlier viz: "how do light and carbon dioxide cause changes in the turgor difference between guard cells and subsidiary cells ?" The fact that stomata do not under all light intensities continue opening to their maximum aperture but reach different equilibrium or steady state positions at different intensities (Fig. 19, p. 446) indicates at once that the process is not simply one of "production of osmotically active substance" (p. 454) but that a balance between *at least* two processes, one tending to cause opening and the other closure, is concerned. Two such processes are the assimilatory removal and respiratory production of carbon dioxide; these operate both from the mesophyll and probably also in the guard cells themselves (p. 447). The very low ratio of respiration

Table 2. *The mechanism of stomatal responses to light.* (Summary of sources of hypotheses and evidence.)

Hypothesis	Suggested by	Evidence consistent with hypothesis	Evidence against hypothesis
		I. The motive force.	
Turgor (guard cells — subsidiary cells)	v. MOHL (1856), p. 415	v. MOHL (1856), p. 415; ILJIN (1914); SAYRE (1926), *etc.* p. 415; HEATH (1938), p. 417	
Turgor (guard cell autonomous)	SCHWENDENER (1881, 1889), p. 415		v. MOHL (1856), p. 415; DARWIN (1898), p. 418; LAIDLAW and KNIGHT (1916), p. 418; SAYRE (1926), p. 415; HEATH (1938), p. 418; MILTHORPE and SPENCER (1957), p. 418
Wall mechanism	NADEL (1935), p. 416	NADEL (1935), p. 416	HEATH (1938), p. 417
		II. The light response.	
		a) Direct effects of light on guard cells.	
Photosynthetic production of carbohydrate	v. MOHL (1856), pp. 415 and 418	ALVIM (1949b), p. 447	HEATH and RUSSELL (1954b), p. 447; SHAW and MACLACHLAN (1954b), p. 447
Starch $\rightleftharpoons$ sugar	KOHL (1895), p. 418; LLOYD (1908), p. 419; ROSING (1908), p. 419	LLOYD (1908), p. 419; ROSING (1908), p. 419; HAGEN (1918), p. 420; LOFTFIELD (1921), p. 420; PAETZ (1930), p. 431; ALVIM (1949a), p. 432; MOURAVIEFF (1952), p. 431	LLOYD (1908, p. 419; ROSING (1908), p. 419; HEATH (1949a), p. 427; HEATH (1952), p. 432
Permeability to solutes (decrease in light)	LINSBAUER (1916), p. 420; KISSILEW (1925), p. 420	KISSILEW (1925), p. 420; PEKAREK (1934), p. 422	LINSBAUER (1927), p. 420
Photosynthetic reduction of CO_2 content	LINSBAUER (1916), p. 420; HEATH and RUSSELL (1954b), p. 447	HEATH and RUSSELL (1954b), p. 447; SHAW and MACLACHLAN (1954a, b), p. 447	
Direct effect not due to photosynthetic reduction of CO_2 content	HEATH and RUSSELL (1954a, b), pp. 445, 448	LIEBIG (1942), p. 456; WILSON (1948), p. 448; HEATH and MILTHORPE (1950), p. 444; HEATH and RUSSELL (1954a, b), pp. 445, 448; MOURAVIEFF (1956b), p. 449	

b) Indirect effects of light transmitted by intercellular space CO_2 content.

High (CO_2) in dark v. zero in light	STAHL (1919), p. 421	DARWIN (1898), p. 419; LLOYD (1908), p. 419; LINSBAUER (1916), p. 420	
Ditto, affecting guard cell p_H and hence starch ⇌ sugar	SAYRE (1926), p. 422; SCARTH (1932), p. 423; SMALL *et al.* (1942), p. 424	SAYRE (1923, 1926), p. 421; PAETZ (1930), p. 431; SCARTH (1932), p. 423; PEKAREK (1934), p. 430; SMALL *et al.* (1939, 1947), p. 424; ALVIM (1949a), p. 432; WILLIAMS (1952), p. 428; MOURAVIEFF (1952), p. 431; WILLIAMS and BARRETT (1954), p. 429; MOURAVIEFF (1956b), p. 431	LLOYD (1908), p. 419; ARENDS (1926), p. 426; HEATH (1949a), p. 427; WILLIAMS and SHIPTON (1950), p. 426; HEATH (1952), p. 432
Ditto with starch ⇌ sugar activated by phosphorylase	SMALL *et al.* (1942), p. 424; YIN and TUNG (1948), p. 424; ALVIM (1949a), p. 424	HANES (1940), p. 423; YIN and TUNG (1948), p. 424	MOURAVIEFF (1956b), p. 424; HEATH and ORCHARD (1956), p. 427
Ditto, affecting guard cell p_H and hence amphoteric colloids	SCARTH (1929), p. 422	PEKAREK (1934), p. 422	
Subnormal (CO_2) in light v. higher than 0.03% in dark	HEATH and RUSSELL[1] (1954a, b), p. 449	LINSBAUER (1916), p. 420; FREUDENBERGER (1940), p. 436; HEATH and MILTHORPE[1] (1950), p. 442; SCARTH and SHAW (1951a), p. 437; HEATH and RUSSELL[1] (1954b), p. 449	
Ditto preventing "active" water excretion from guard cells	WILLIAMS (1954), p. 439		HEATH and ORCHARD (1956), p. 440

c) Indirect effects of light transmitted from cell to cell.

Not due to photosynthetic reduction of CO_2 concentration	HEATH and RUSSELL (1954a), p. 445	LIEBIG (1942), p. 456; HEATH and RUSSELL (1954a), p. 445

[1] Subnormal (CO_2) from 0.03% to 0.01%.

to assimilation for the mesophyll suggests that this should give practically an "all or nothing" response except at the lowest light intensities and the graded response actually found indicates that in the guard cells the effective ratios (affected by respiration in the ordinary epidermal cells where these are free of chloroplasts) are much higher. This view is supported by the low chlorophyll contents of guard cell chloroplasts and their low estimated rate of photosynthesis (p. 447). Moreover, the greater *importance* of photosynthesis in the guard cells than in the mesophyll, as far as controlling the stomata is concerned, is indicated by the finding that red light is 18 times as effective when it falls directly on the epidermis without having first passed through the leaf (p. 456). To these four controlling processes (assimilation and respiration in the mesophyll and guard cells) must be added one and perhaps two light-operated processes not depending on carbon dioxide (pp. 445 and 448), possibly but not necessarily energised through light absorption by carotenoids (p. 456). It appears that with five or more processes concerned a "product law" (p. 454) could not possibly hold and further that the prospects of successful kinetic treatment of stomatal dynamics are remote, though by working at "saturating" levels of some factors (such as carbon dioxide — p. 447) some progress might be made in investigating another.

Not only are the mechanisms of the light effects which do not operate through carbon dioxide (p. 450) unknown, but the way in which carbon dioxide itself controls the turgor difference is also uncertain. Although many workers have found an association between low p_H in the guard cells and stomatal closure (pp. 421–424) and even that externally applied acetic acid vapour actually *caused* closure on the intact leaf (pp. 422 and 423), recent contradictory evidence suggests that the latter may have been an artefact due to toxic effects (p. 425). It may further be noted that p_H estimations with indicators normally give the p_H of the vacuolar sap whereas that of the cytoplasm, which may be quite different, would seem to be the important factor (unless SCARTH'S hypothesis is correct — p. 422). It seems that carbon dioxide is unlikely to have an appreciable *direct* effect upon the p_H in the guard cells, as these must contain buffer systems, but it might change the p_H by affecting organic acid formation (p. 451). The question of how the lowered p_H could cause an appropriate change in turgor difference would then remain: On the amphoteric colloid hypothesis, for which there is virtually no supporting evidence, it would take the colloids nearer to their iso-electric point (p. 422); on the permeability hypothesis, for which the evidence is conflicting, it would increase the permeability of the guard cells to solutes (p. 420); on the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis it would move the balance further to the left, which might be expected to occur if phosphorylase were concerned, though perhaps then without a change in osmotic pressure (pp. 423–424). The evidence for the starch $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis is not on the whole satisfactory as far as a light effect *per se* is concerned (p. 434) and in spite of many years of investigation definite evidence of a *light* effect, as distinct from an effect of external carbon dioxide concentration, on stomatal starch appears to have been obtained in only one experiment (p. 431); the effect was very small and may in fact of course have been due to carbon dioxide concentration changes in the guard cells. There is, however, evidence (pp. 428–431) that both in light and darkness low external carbon dioxide concentration causes marked diminution of guard cell starch (and hence presumably increases of sugar — at any rate correlative changes of osmotic pressure — p. 427); in this way light could indirectly operate a starch $\rightleftharpoons$ sugar mechanism, at least under conditions of restricted external carbon dioxide supply (*e.g.* in still air), both by photosynthesis in the mesophyll and in the guard cells

themselves. Thus a starch $\rightleftharpoons$ sugar mechanism must be considered as likely to operate to some extent, via carbon dioxide concentration; that it cannot be universally present in all species is shown by the lack of starch in guard cells of some species of *Allium* (p. 432) and though soluble polysaccharides might here be concerned there is as yet no evidence of this. (It should be noted that *Allium cepa* stomata *are* sensitive to changes of carbon dioxide concentration — p. 439). Even if a starch $\rightleftharpoons$ sugar balance in fact provides the whole mechanism of the direct and indirect light effects operating through carbon dioxide (Nos. 1 and 3, p. 450) it seems likely that the direct and indirect light effects *not* operating by reduction of the internal carbon dioxide in the guard cells (Nos. 2 and 4, p. 450) have another mechanism or mechanisms but relevant evidence is lacking.

It is clear that the problems of stomatal mechanism are by no means finally settled. An attempt to summarize the sources of the various hypotheses and evidence is made in Table 2 but as in all cases of such extreme condensation some loss of accuracy of statement results.

Literature.

ALVIM, P. DE T.: Studies on the mechanism of stomatal behaviour. Amer. J. Bot. **36**, 781–791 (1949a). — A atividade fotossintetica das celulas guardas. Lilloa **19**, 5–10 (1949b). — ANDERSSON, N. E., u. C. H. HERZ: Positive Spitzenentladung als Hygrometer geringer Trägheit. Z. angew. Physik. **7**, 361 (1955). — ANDERSSON, N. E., C. H. HERTZ u. H. RUFELT: A new fast recording hygrometer for plant transpiration measurements. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 753–767 (1954). — ARENDS, J.: Über den Einfluß chemischer Agenzien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschließzellen. Planta (Berl.) **1**, 84–115 (1926). — ARNON, D. I., M. B. ALLEN, F. R. WHATLEY, J. B. CAPINDALE and L. L. ROSENBERG: Photosynthesis by isolated chloroplasts. Proc. 3. Internat. Congr. Biochem. Brussels 1955, p. 227–232, New York 1956.

BARKER, S. A., E. J. BOURNE and S. PEAT: The enzymic synthesis and degradation of starch. Part V. The action of Q enzyme on starch and its components. J. Chem. Soc. (Lond.) **1949**, 1712–1717.

DARWIN, F.: Observations on stomata. Philosophic. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B **190**, 531–621 (1898). — DARWIN, F., and D. F. M. PERTZ: On a new method of estimating the aperture of stomata. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **84**, 136–154 (1911). — DRAWERT, H.: Der fluorescenzoptische Nachweis von Chloroplasten in den Schließzellen von *Allium cepa* L. Flora (Jena) **139**, 329–332 (1952).

EGLE, K., u. W. SCHENK: Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Planta (Berl.) **43**, 83–97 (1953). — EMERSON, R., and C. M. LEWIS: The dependence of the quantum yield of Chlorella photosynthesis on wavelength of light. Amer. J. Bot. **30**, 165–178 (1943).

FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. London and Edinburgh: Oliver and Boyd. 1. edit. 1925, 12. edit. 1954. — FISHER, R. A., and F. YATES: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 3. edit. London and Edinburgh: Oliver and Boyd 1948. — FREUDENBERGER, H.: Die Rekation der Schließzellen auf Kohlensäure und Sauerstoffentzug. Protoplasma (Wien) **35**, 15—54 (1940).

GABRIELSEN, E. K.: Threshold value of carbon dioxide concentration in photosynthesis of foliage leaves. Nature (Lond.) **161**, 138 (1948). — GREGORY, F. G., and H. L. PEARSE: The resistance porometer and its application to the study of stomatal movement. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **64**, 477–493 (1934). — The effect on the behaviour of stomata of alternating periods of light and darkness of short duration. Ann. of Bot., N. S. **1**, 3–10 (1937).

HAGEN, F.: Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Beitr. allg. Bot. **1**, 260–291 (1918). — HANES, C. S.: Enzymatic synthesis of starch from glucose-1-phosphate. Nature (Lond.) **145**, 348 (1940). — HANES, C. S., and E. J. MASKELL: The influence of hydrogen ion concentration upon the equilibrium state in phosphorylase systems. Biochemic. J. **36**, 76 (1942). — HARMS, H.: Beziehungen zwischen Stomataweite, Lichtstärke und Lichtfarbe. Planta (Berl.) **25**, 155 (1936). — HEATH, O. V. S.: An experimental investigation of the mechanism of stomatal movement, with some preliminary observations upon the response of

the guard cells to "shock". New Phytologist **37**, 385–395 (1938). — Experimental studies of the relation between carbon assimilation and stomatal movement. I. Apparatus and technique. Ann. of Bot., N. S. **3**, 469–495 (1939). — II. The use of the resistance porometer in estimating stomatal aperture and diffusive resistance. Part 1. A critical study of the resistance porometer. With an appendix by H. L. PENMAN. Ann. of Bot., N. S. **5**, 455–500 (1941). — Rôle of starch in light-induced stomatal movement, and a new reagent for staining stomatal starch. Nature (Lond.) **159**, 647–648 (1947). — Studies in stomatal action. Control of stomatal movement by a reduction in the normal carbon dioxide content of the air. Nature (Lond.) **161**, 179–181 (1948). — Studies in stomatal behaviour. II. The rôle of starch in the light response of stomata Part. 1. Review of literature, and experiments on the relation between aperture and starch content in the stomata of *Pelargonium zonale*. New Phytologist **48**, 186–211 (1949a). — Carbon dioxide in the intercellular spaces of leaves during photosynthesis. Nature (Lond.) **164**, 822–823 (1949b). — Studies in stomatal behaviour. V. The rôle of carbon dioxide in the light response of stomata. Part 1. Investigation of the cause of abnormally wide stomatal opening within porometer cups. J. of Exper. Bot. **1**, 29–62 (1950). — Assimilation by green leaves with stomatal control eliminated. Symposia Soc. Exper. Biol. **5**, 94–114 (1951). — Studies in stomatal behaviour. II. The rôle of starch in the light response of stomata. Part 2. The light response of stomata of *Allium cepa* L., together with some preliminary observations on the temperature response. New Phytologist **51**, 30–47 (1952). — HEATH, O. V. S., and H. MEIDNER: Inter-relations of carbon dioxide and temperature as affecting stomata of *Allium cepa* L. and their bearing on mid-day closure. Nature (Lond.) **180**, 181–182 (1957). — HEATH, O. V. S., and F. L. MILTHORPE: Studies in stomatal behaviour. V. The rôle of carbon dioxide in the light response of stomata. Part 2. Preliminary experiments on the interrelations of light intensity, carbon dioxide concentration and rate of air flow in controlling the movement of wheat stomata. J. of Exper. Bot. **1**, 227–243 (1950). — HEATH, O. V. S., and B. ORCHARD: Studies in stomatal behaviour. VII. Effects of anaerobic conditions upon stomatal movement — a test of WILLIAMS' hypothesis of stomatal mechanism. J. of Exper. Bot. **7**, 313–325 (1956). — Mid-day closure of stomata. Nature (Lond.) **180**, 180–181 (1957). — HEATH, O. V. S., and J. RUSSELL: The Wheatstone Bridge Porometer. J. of Exper. Bot. **2**, 111–116 (1951). — Studies in stomatal behaviour. VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. Part 1. Effects of light independant of carbon dioxide and their transmission from one part of the leaf to another. J. of Exper. Bot. **5**, 1–15 (1954a). — VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. Part 2. Interactions with external carbon dioxide and general discussion. J. of Exper. Bot. **5**, 269–292 (1954b). — HEATH, O. V. S., and W. T. WILLIAMS: Studies in stomatal action. Adequacy of the porometer in the investigation of stomatal aperture. Nature (Lond.) **161**, 178–179 (1948). — HUBER, B., E. KINDER, E. OBERMÜLLER u. H. ZIEGENSPECK: Spaltöffnungs-Dünnstschnitte im Elektronenmikroskop. Protoplasma (Wien) **46**, 380–393 (1956).

ILJIN, W.: Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit Veränderung des osmotischen Druckes. Beih. bot. Zbl. **32**, 15—35 (1914). — Der Einfluß des Welkens auf den Ab- und Aufbau der Stärke in der Pflanze. Planta (Berl.) **10**, 170–184 (1930).

KISSILEW, N.: Veränderung der Durchlässigkeit des Protoplasma der Schließzellen im Zusammenhange mit stomatären Bewegungen. Beih. bot. Zbl. **41**, 287–308 (1925).

LAIDLAW, C. G. P., and R. C. KNIGHT: A description of a recording porometer and a note on stomatal behaviour during wilting. Ann. of Bot. **30**, 47–56 (1916). — LAMBERTZ, P.: Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden. Planta (Berl.) **44**, 147–190 (1954). — LIEBIG, M.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Spaltweite der Stomata von Intensität und Qualität der Strahlung. Planta (Berl.) **33**, 206–257 (1942). — LINSBAUER, K.: Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora (Jena), N. F. **9**, 100–143 (1916). — Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta (Berl.) **3**, 527–561 (1927). — LLOYD, F. E.: The physiology of stomata. Carnegie Instn. Publ. **82**, 142 (1908). — LOFTFIELD, J. V.: The behaviour of stomata. Carnegie Instn. Publ. **314**, 104 (1921).

MASKELL, E. J.: Experimental researches on vegetable assimilation. XVIII. The relation between stomatal opening and assimilation. A critical study of assimilation rates and porometer rates in leaves of cherry laurel. Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B **102**, 488–533 (1928). — MEIDNER, H.: The determination of paths of air movement in leaves. Physiol. Plantarum (Copenh.) **8**, 930–935 (1955). — MILTHORPE, F. L., and E. J. SPENCER: Experimental studies of the factors controlling transpiration. III. The interrelations between transpiration rate, stomatal movement and leaf water content. J. of Exper. Bot. **8**, 413–437 (1957). — MOHL, H. v.: Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? Bot. Ztg **14**, 697–704, 713–720 (1856). — MOLISCH, H.: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Z. Bot. **4**, 106–112

(1912). — MOURAVIEFF, I.: Variation de la quantité d'amidon dans les cellules stomatiques au cours des mouvements induits par la lumière. C. r. Acad. Sci. Paris **234**, 2637–2639 (1952). — Action des solutions tampons et de leurs constituants sur les cellules stomatique d'*Aponogeton distachyus* L. Ann. de l'Univ. de Lyon, Sect. C 8, 87–115 (1954). — Action du CO_2 et de la lumière sur le stomate séparé du mesophylle. I. Expériences avec les stomates maintenus sur l'eau distillée. Bull. Soc. bot. France **102**, 296–301 (1955). — Action du gaz carbonique et de la lumière sur l'appareil stomatique isolée. C. r. Acad. Sci. Paris **242**, 926–927 (1956a). — Action du CO_2 et de la lumière sur l'apareil stomatique séparé du mesophyll. II. Expériences avec les stomates maintenus sur les milieux complexes. Botaniste, ser. XL, fasc. I–VI, p. 195–212, 1956b.

NADEL, M.: On the influence of various liquid fixatives on stomatal behaviour. Palest. J. Bot. a. Hort. Sci. **1**, 22–42 (1935). — NUTMAN, F. J.: Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions. Ann. of Bot., N. S. **1**, 681–694 (1937).

PAETZ, K. W.: Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen stomatärer Öffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke. Planta (Berl.) **10**, 611–665 (1930). — PARKIN, J.: Contributions to our knowledge of the formation, storage and depletion of carbohydrates in monocotyledons. Philosophic Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B **191**, 35–79 (1899). — PEKAREK, J.: Über die Aziditätsverhältnisse in den Epidermis- und Schließzellen bei *Rumex acetosa* im Licht und im Dunkeln. Planta (Berl.) **21**, 419–446 (1934). — PYRKOSCH, G.: Licht und Transpirationswiderstand. I., II. Protoplasma (Wien) **26**, 418, 520 (1936).

ROSING, M. S.: Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schließzellen offener und geschlossener Spaltöffnungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **26a**, 438–445 (1908).

SAYRE, J. D.: Physiology of stomata of *Rumex patientia*. Science (Lancaster, Pa.) **57**, 205–206 (1923). — Physiology of stomata of *Rumex patientia*. Ohio J. Sci. **26**, 233—266 (1926). — SCARTH, G. W.: The influence of H ion concentration on the turgor and movement of plant cells with special reference to stomatal behaviour. Internat. Congr. Pl. Sci. Ithaca Proc., p. 1151–1162, 1929. — Mechanism of the action of light and other factors on stomatal movement. Plant Physiol. **7**, 481–504 (1932). — SCARTH, G. W., and M. SHAW: Stomatal movement and photosynthesis in *Pelargonium*. I. Effects of light and carbon dioxide. Plant Physiol. **26**, 207–225 (1951a). — II. Effects of water deficit and of chloroform: photosynthesis in guard cells. Plant Physiol. **26**, 581–597 (1951b). — SCHELLENBERG, H. C.: Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Bot. Ztg **1**, 181 (1896). — SCHWABE, W. W.: Effects of photoperiodic treatment on stomatal movement. Nature (Lond.) **169**, 1053 (1952). — SCHWENDENER, S.: Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Mber. kgl. Akad. Wiss. Berlin **1881**, 833–867. — Die Spaltöffnungen der Graminen und Cyperaceen. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin **6** (1889). — SHAW, M.: Chloroplasts in the stomata of *Allium cepa* L. New Phytologist **53**, 344–348 (1954). — SHAW, M., and G. A. MACLACHLAN: Chlorophyll content and carbon dioxide uptake of stomatal cells. Nature (Lond.) **173**, 29–30 (1954a). — The Physiology of stomata. I. Carbon dioxide fixation in guard cells. Canad. J. Bot. **32**, 784–794 (1954b). — SHEFFIELD, F. M. L.: The rôle of plasmodesms in the translocation of virus. Ann. Appl. Biol. **23**, 506–508 (1936). — SIERP, H.: Untersuchungen über die Öffnungsbewegung der Stomata in verschiedenen Spektralbezirken. Flora (Jena) **128**, 269 (1934). — SMALL, J., M. I. CLARKE and J. CROSBIE-BAIRD: p_H phenomena in relation to stomatal opening. II.–V. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Sect. B **61**, 233–266 (1942). — SMALL, J., u. K. M. MAXWELL: p_H phenomena in relation to stomatal opening. I. *Coffea arabica* and some other species. Protoplasma (Wien) **32**, 272–288 (1939). — SPANNER, D. C., and O. V. S. HEATH: Experimental studies of the relation between carbon assimilation and stomatal movement. II. The use of the resistance porometer in estimating stomatal aperture and diffusive resistance. Part 2. Some sources of error in the use of the resistance porometer and some modifications of its design. Ann. of Bot., N. S. **15**, 319–331 (1951). — STAHL, E.: Zur Physiologie der Excrete. Flora (Jena), N. F. **13**, 1–132 (1919). — STÅLFELT, M. G.: Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. Flora (Jena), N. F. **21**, 236–272 (1927). — Pulsierende Blattgewebe. Planta (Berl.) **7**, 720–734 (1929). — Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III, S. 351–426. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — STEINBERGER, A. L.: Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen. Biol. Zbl. **42**, 405–419 (1922).

VIRGIN, H. I.: Light-induced stomatal movements in wheat leaves recorded as transpiration. Experiments with the corona-hygrometer. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 280–303 (1956a). — Light-induced stomatal transpiration of etiolated wheat leaves as related to chlorophyll *a* content. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 482–493 (1956b). — Stomatal transpiration of some variegated plants and of Chlorophyll-deficient mutants of barley. Physiol. Plantarum (Copenh.) **10**, 170–186 (1957).

Wiggans, R. G.: Variations in the osmotic concentrations of the guard cells during the opening and closing of the stomata. Amer. J. Bot. 8, 30–41 (1921). — Williams, W. T.: Studies in stomatal behaviour. III. The sensitivity of stomata to mechanical shock. Ann. of Bot., N. S. **13**, 309–327 (1949). — Studies in stomatal behaviour II. The rôle of starch in the light response of stomata. Part 3. Quantitative relationships in *Pelargonium*. J. of Exper. Bot. **3**, 110–127 (1952). — A new theory of the mechanism of stomatal movement. J. of Exper. Bot. **5**, 343–352 (1954). — Williams, W. T., u. F. A. Barrett: A simple "scoring" method for the estimation of stomatal starch in *Pelargonium*. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 226–233 (1953). — The effect of external factors on stomatal starch. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 298–311 (1954). — Williams, W. T., u. M. E. Shipton: Stomatal behaviour in buffer solutions. Physiol. Plantarum (Copenh.) **3**, 479–486 (1950). — Williams, W. T., and G. S. Spencer: Quantitative estimation of stomatal starch. Nature (Lond.) **166**, 34 (1950). — Wilson, C. C.: The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. Plant Physiol. **23**, 5–37 (1948).

Yemm, E. W., and A. J. Willis: Chlorophyll and photosynthesis in stomatal guard cells. Nature (Lond.) **173**, 726 (1954). — Yin, H. C., and Y. T. Tung: Phosphorylase in guard cells. Science (Lancaster, Pa.) **108**, 87–88 (1948).

Sonstige Reizreaktionen der Spaltöffnungen.

Von

M. G. Stålfelt.

Mit 1 Abbildung.

Wenn man den Begriff „Reizreaktion" als ein Auslösungsphänomen definiert, an welchem mindestens zwei Prozesse teilnehmen, von denen der eine den anderen einleitet bzw. aufrecht erhält, so setzt dies eine Kenntnis der Teilprozesse voraus. In bezug auf die Spaltöffnungsbewegungen ist die Kenntnis der Teilprozesse noch unvollständig; eine Grenzziehung zwischen den beiden Reaktionen ist daher nicht immer möglich und Begriffe wie „Reizreaktion" und „Reizung" sind dann auch zum Teil willkürlich.

Der Bewegungsprozeß der Schließzellen ist nur teilweise bekannt. Am besten kennt man den Mechanismus der Volumen- und Formänderungen, der die unmittelbare Ursache der Bewegung bildet. Sofern die Bewegungen nicht passiv, d. h. durch Änderung des Drucks der Nachbarzellen bedingt sind, beruhen sie auf den Änderungen des eigenen Turgors der Schließzellen; in diesen Fällen entstehen die Bewegungen als eine direkte Folge der selbständigen Aktivität der Schließzellen, sie werden daher als „aktiv" bezeichnet[1]. Die Turgoränderungen der Schließzellen können ihrerseits auf verschiedene Weise entstehen: durch Zu- oder Abnahme der Menge der osmotischen Substanz infolge von Photosynthese der Zellen oder durch Ableitung (vielleicht auch durch Zufuhr) einer solchen Substanz; sie können auch durch Änderungen des enzymatischen Gleichgewichts zwischen osmotisch wirksamen und unwirksamen Substanzen hervorgerufen werden. Es ist ferner denkbar, daß die Änderung des Turgordrucks in gewissen Fällen mit Sekretionsprozessen zusammenhängt, die von einer nichtosmotischen Kraftquelle in Funktion gesetzt werden.

Der auslösende Prozeß ist ebenfalls nur teilweise erforscht. Am besten ist die Wirkung des Lichts bekannt. Das Licht kann eine Photosynthese in den Schließzellen hervorrufen, wodurch osmotisch wirksame Substanz gebildet wird; durch Photosynthese kann der CO_2-Gehalt der Zellen und damit das p_H des Zellinhalts geändert werden, welches unter anderem auf das Enzymsystem und den Kolloidzustand des Plasmas einwirkt[2]. Über den Mechanismus der anderen Auslösungsprozesse ist praktisch nichts bekannt. Es ist daher heute eigentlich nicht zulässig, solche Prozesse als Reizungen zu bezeichnen. Wenn man dies trotzdem tut, so muß man sich bewußt sein, daß dies nur auf einer hypothetischen Grundlage geschieht.

In den Fällen, in denen man die Schließzellenbewegungen als Reizphänomene bezeichnen kann, gehören sie zu einer Gruppe von Bewegungen, die man seit langem als *Nastien* bezeichnet, d. h. Bewegungen, deren Richtung durch den anatomischen Bau der betreffenden Organe oder durch eine „physiologische Dorsiventralität" bedingt ist (Pfeffer 1904, S. 83).

[1] Vgl. in diesem Band, S. 399ff.: v. Guttenberg, Physiologische Anatomie der Spaltöffnungen; Band III, S. 351ff.: Stålfelt, Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen.

[2] Vgl. diesen Band, S. 415ff.: Heath, Light and carbon dioxide in stomatal movements.

Die Stomata reagieren auf verschiedene äußere Faktoren, welche wenigstens in gewissen Fällen Reizwirkungen auslösen. Stomatareizungen, die auf inneren Ursachen beruhen, sind nicht mit Sicherheit bekannt. Es ist denkbar, daß z. B. der Stoffwechsel zuweilen eine Änderung des Säuregrads des Zellinhalts hervorruft und daß sich daraus eine Verschiebung des oben genannten Gleichgewichts ergibt, von dem der Turgor der Schließzellen abhängt. Gewisse Stomatabewegungen rhythmischer Art könnten vielleicht zu dieser Gruppe gerechnet werden.

Unter den äußeren Faktoren, die auf Schließzellenbewegungen einwirken und die untersucht bzw. diskutiert wurden, sind besonders die folgenden zu verzeichnen: Wasserdefizit, klimatische Faktoren (Feuchtigkeit, Temperatur, Wind), Wasserzufuhr, mechanische Schädigungen und Chemikalien verschiedener Art. Nastien, die durch diese Faktoren hervorgerufen werden, sind daher ebenfalls verschiedenartig, wie z. B. Hydronastien, Chemonastien usw.

Das Wasserdefizit als Reizursache. Hydronastie. Gegen Änderungen der Wasserbilanz der Pflanze reagieren die Schließzellen auf eine Weise, die auf das Vorkommen von Reizprozessen hindeutet. Wenn der Wassergehalt der Zellen unter eine bestimmte Grenze sinkt, d. h. wenn das Wasserdefizit einen bestimmten Schwellenwert überschreitet, wird der Stomataschluß ausgelöst. Die Schließzellen reagieren mithin *hydronastisch.*

Der Schwellenwert ist bei den einzelnen Arten verschieden: er beträgt bei *Vicia faba* ungefähr 3%; bei *Betula verrucosa* 4% (STÅLFELT 1929, 1932); bei *Cissus sicyoides* 3—4% (THOMAS 1949); bei *Chrysanthemum maximum* 5% des Wassergehalts eines turgeszenten Blatts (YEMM und WILLIS 1954).

Unsere Kenntnis der verschiedenen Glieder der einzelnen Reizkette ist unvollständig, wir kennen z. B. nicht wie Reizperzeption und Erregung entstehen. Der eigentliche Stomataschluß besteht darin, daß die Schließzellen Wasser abgeben und sich ausrichten, so daß deren Krümmung verschwindet, aber wie die Wasserabgabe erfolgt, ist nicht mit Sicherheit bekannt. Gewisse Zeichen deuten darauf, daß das Wasser bei den hydronastischen Reaktionen nicht immer wie bei den photoaktiven Bewegungen auf osmotischem Wege abgegeben wird (WILLIAMS 1954, STÅLFELT 1957).

Wahrscheinlich löst das Wasserdefizit zweierlei Arten von Schließprozessen aus. Der eine besteht darin, daß das Defizit eine Minderung des osmotischen Wertes der Schließzellen einleitet; schon hierdurch könnte das Defizit einen Stomataschluß herbeiführen (STÅLFELT 1955). Die Stomata schließen sich jedoch oft früher — wahrscheinlich daher, daß das Defizit auch eine nicht-osmotisch bedingte Wasserabgabe auslöst, die zu einem raschen Stomataschluß führt. In diesem Fall hätte die Herabsetzung des osmotischen Wertes nur den Charakter eines stabilisierenden Prozesses, dessen Bedeutung darin liegt, daß er einer Öffnung der Stomata vorbeugt, die eintreffen würde, wenn nach dem Abklingen des Auslösungsprozesses der nicht-osmotischen Wasserabgabe ein hohes osmotisches Potential in den Zellen verbliebe (WILLIAMS 1954, STÅLFELT 1957).

Der Reizprozeß hat nicht den Charakter eines „alles-oder-nichts"-Typus. Dagegen weist manches darauf hin, daß er einem *Produkt-Gesetz* folgt:

1. Die Intensität der Schließbewegungen wächst mit dem Wasserdefizit. Bei *Vicia faba* beginnt die Schließbewegung bei einem Defizit von 3%, aber erst bei einem Wert von 5% ist die Intensität groß genug, um einen vollständigen Stomataschluß bei einer Lichtstärke von 6000 Lux herbeizuführen (STÅLFELT 1929, S. 308). Wie hoch das Defizit sein müßte, um den Stomataschluß z. B. bei vollem Sonnenlicht zu bewirken, ist bei diesem Objekt nicht bekannt.

2. Die Grenzen des Defizitbereichs, innerhalb welcher die Intensität der Schließbewegungen wächst, sind von den Arten und den Standortsverhältnissen abhängig. Bei den meisten Arten, die PISEK und BERGER (1938) an den natürlichen Standorten untersuchten, war der Stomataschluß bei einem Defizit von 10—15% beendet; ähnliche Angaben sind von LEMÉE (1950) gemacht worden. Derartige Fälle sind in der Folge von PISEK und WINKLER (1953, s. Band III, S. 382) eingehend untersucht worden. Die Größe des Defizitbereichs wechselt in Abhängigkeit von den Standortsbedingungen und der Lichtexposition. Sie ist verhältnismäßig gering bei ausgesprochenen Schattenkräutern, aber auch bei sommergrünen Schattenhölzern, wie die Buche, aber groß bei Kräutern sonnigtrockener Standorte.

3. In der Organisation der Stomatazellen als ein hydrophotischer Regulator stehen die photoaktive Öffnungsreaktion einerseits und die hydroaktive Schließreaktion andrerseits als Antagonisten einander gegenüber. Die photoaktive Öffnung wird von dem hydroaktiven Stomataschluß gehemmt und die Hemmung wächst in ihrer Stärke mit dem Defizit. Daß die photoaktive Öffnungsreaktion dem Produktgesetz folgt, wurde bereits früher gezeigt (s. Band III, S. 378; vgl. auch VIRGIN 1956). Die Art und Weise, auf welche das Defizit die Stomataöffnung hemmt, deutet darauf, daß auch die hydroaktive Schließbewegung dem gleichen Gesetz folgt (Abb. 1). Entscheidend für das Gleichgewicht zwischen der photoaktiven Öffnungs- und der hydroaktiven Schließreaktion ist das Maß der Lichtstärke und des Wasserdefizits.

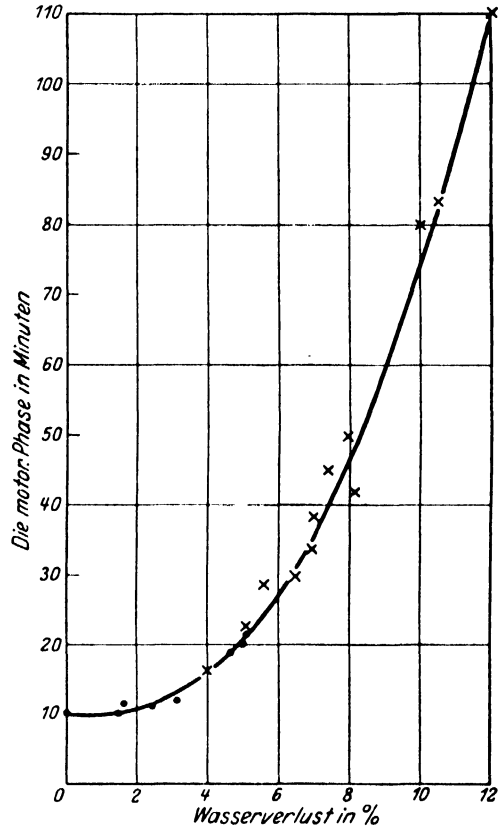


Abb. 1. Die Beziehung zwischen der Dauer der photoaktiven Öffnungsbewegung der Schließzellen und dem Wasserdefizit. Ordinate: Dauer in Minuten der Spalterweiterung von 0—5 μ. Abszisse: Wasserdefizit des Blatts in Prozent des Frischgewichts am Anfang der Lichtexposition. Lichtstärke 18000 Lux. *Vicia faba*. Je größer das Wasserdefizit ist, desto stärker ist die hydroaktive Schließtendenz und desto länger dauert die Öffnungsbewegung. (Nach STÅLFELT 1929, S. 304.)

4. Der hydroaktive Mechanismus funktioniert unabhängig von dem photoaktiven (STÅLFELT 1929, S. 306); je mehr Licht die Schließzellen jedoch empfingen, um so mehr Widerstand bietet die photoaktive Öffnungsreaktion, d. h. ein um so höheres Defizit ist erforderlich, um den hydroaktiven Stomataschluß entgegen dem photoaktiven Öffnungsbestreben zuerzwingen (STÅLFELT 1929, S. 306, 332). PISEK und WINKLER (1953, S. 268) untersuchten den Zusammenhang zwischen der Schließbewegung der Stomata und dem Wassersättigungszustand bei einer Anzahl von Pflanzen. Ihre Versuche zeigen im allgemeinen, „daß es zur Erzwingung sowohl des Beginns wirksamer hydroaktiver Schließbewegung wie zum völligen Verschluß einer um so größeren Unterbilanz im Wasserhaushalt bedarf, je höher der Lichtgenuß der Blätter ist".

Da die Stomatabewegungen von dem Wasserdefizit der Pflanze abhängen, können sie ausgelöst, gefördert oder gehemmt werden von einem jeden Faktor, der zur Veränderung des Defizits beiträgt, d. h. von der Wasseraufnahme (die ihrerseits durch Niederschläge, Bodenfeuchtigkeit usw. bedingt ist) und der

Transpiration, ebenso wie von äußeren Faktoren, welche die Transpiration bestimmen: Temperatur, relative Feuchtigkeit und Wind, deren Gesamtwirkung in dem Ausdruck Evaporation zusammengefaßt wird.

Evaporation. TADROS und SHORKY (1950) beobachteten, daß das Stomataöffnen mit der Evaporation zunimmt. Diese Wirkung ist seit langem in den Fällen bekannt, wenn das Defizit suboptimal ist. Eine erhöhte Evaporation fördert die Stomataöffnung bei suboptimalem Defizit, hemmt sie jedoch bei einem supraoptimalen (s. Band III, S. 379).

Temperatur. Über den Zusammenhang zwischen Stomatabewegungen und Temperatur liegen einige Angaben vor. Eine diesbezügliche Literaturzusammenstellung ist in Band III, S. 373 zu finden. Es wurde an jener Stelle hervorgehoben, daß die Versuchsresultate einander widersprechen: in einigen Fällen wurde angegeben, daß die Bewegungen der Schließzellen von der Temperatur beeinflußt werden, in anderen Fällen konnte ein solcher Einfluß nicht nachgewiesen werden. In der genannten Zusammenstellung wurde auch bemerkt, daß die Widersprüche dadurch erklärt werden könnten, daß die Untersuchungen bei ungleichen Methoden ausgeführt und daß die Schwankungen des Defizits bei den Versuchsobjekten nicht kontrolliert wurden. Theoretisch kann die Temperatur auf verschiedene Weise einwirken: sie kann die Reaktionsgeschwindigkeit des Stoffwechsels ändern und damit auch die Konzentrationen und das Verhältnis der für die Stomatabewegungen wesentlichen Substanzen. Sie kann ferner die Transpiration und dadurch das Wasserdefizit verändern; dieses kann auf verschiedene Weise die stomatäre Öffnungsweite erhöhen oder herabmindern: Eine Steigerung des suboptimalen Defizits bewirkt eine passive Öffnungsbewegung; eine Steigerung des supraoptimalen Defizits dagegen löst aus oder beschleunigt die hydroaktive Schließbewegung. Beide Prozesse können durch eine Temperatursteigerung ausgelöst werden. Eine Temperatursteigerung kann also je nach Lage des Wasserdefizits entgegengesetzte Wirkungen haben. Eine Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Temperatur und Stomataweite setzt daher voraus, daß die Wirkung des Wasserdefizits kontrolliert wird. Da eine solche Kontrolle bei den genannten Untersuchungen nicht vorgenommen wurde, kann man nicht sagen, ob die Temperatur eine andere Wirkung auf die Stomatabewegungen ausgeübt hat als die vom Wasserdefizit bedingte. Das, was man als „Thermonastie" auffaßte, kann daher auch als „Hydronastie" gedeutet werden.

Der Literaturnachweis (Band III, S. 373) möge durch eine weitere Arbeit vervollständigt werden, die die Wirkung der Temperatur auf die Stomatabewegungen behandelt. WILSON (1948) war bei dem Studium dieser Frage zu der Auffassung gelangt, daß die Temperatur eine unmittelbare Wirkung auf die Stomatabewegungen ausübt. Er beobachtete, daß die Schließzellen auf Belichtung langsam reagieren, wenn die Temperatur tief ist und daß die Öffnungsweite mit der Temperatur abnimmt. WILSONS Angaben über die Transpirationsbedingungen während seiner Versuche lassen jedoch darauf schließen, daß die Temperaturwirkung durch die Nachbarzellen zustande kommt, d. h. durch passive Bewegungen der Schließzellen: „No attempt was made to control the relative humidity beyond keeping the air as saturated with vapor as possible" (p. 25). Unter diesen Umständen steigt und sinkt die Öffnungsweite mit der Evaporation und daher also mit der Temperatur, wie es WILSON feststellte; eine Temperaturabnahme dürfte eine Abnahme des Defizits mit sich geführt haben, d. h. eine Steigerung des Drucks seitens der Nachbarzellen. Eine Steigerung des Drucks der Nachbarzellen hindert jedoch die photoaktiven Öffnungsbewegungen, die Schließzellen reagieren daher langsamer, wenn die Temperatur sinkt, was dem von WILSON beobachteten Verhalten entspricht (vgl. Band III, S. 379).

Relative Feuchtigkeit. Ein Zusammenhang zwischen Stomatabewegungen und der relativen Feuchtigkeit der Luft wurde gelegentlich beobachtet. Man hat z. B. gefunden, daß eine niedrige relative Feuchtigkeit die Schließung der Stomata fördert (OVERLEY und Mitarbeiter 1931, HEATH und RUSSEL 1954) und daß eine hohe relative Feuchtigkeit oder dampfgesättigte Luft die Schließung in der Dunkelheit hemmt (WILSON 1950). Derartige Wirkungen sind zu erwarten, wenn das Wasserdefizit supraoptimal ist. Wie groß das Defizit bei den genannten Versuchen war, ist jedoch nicht bekannt. Es liegt daher auch kein Grund vor, anzunehmen, daß die Luftfeuchtigkeit direkt auf die Schließzellen einwirkte. Wahrscheinlich wurde die Wirkung durch das Defizit erzeugt und die Reizreaktion wäre dann auch in diesen Fällen als Hydronastie zu bezeichnen.

Chemische Agentien. Chemonastie. Seit LINSBAUERS (1921), ILJINS (1923) und NICOLIČS (1925) Untersuchungen über die Wirkung der Kohlensäure und anderer Säuren auf die Stomatabewegungen weiß man, daß diese Stoffe unter anderem den Säuregrad des Zellsafts verändern und damit auf gewisse enzymatische Umsetzungen einwirken. Möglicherweise besteht die Wirkung der Säuren auch darin, daß sie den isoelektrischen Punkt des Plasmas verschieben (FREUDENBERGER 1941) so daß dessen Kolloidzustand geändert wird. Über diese Wirkung und die diesbezügliche Literatur s. Band III, S. 409.

Viele Salze üben auf die Schließzellen eine Wirkung aus. Sie erinnert in manchem an die Wirkung von Säuren und sowohl die Kationen als die Anionen sind hierbei beteiligt. Worin jedoch der Effekt besteht, ist nicht näher bekannt. Es kann sich um Verschiebungen von gewissen enzymatischen Reaktionen handeln, wie z. B. um die Hydrolyse der Stärke oder um Änderungen des Kolloidzustands und der Permeabilität; in gewissen Fällen dürfte die Salzwirkung einfach auf einen osmotischen Effekt beschränkt sein. Über diese Prozesse und die einschlägige Literatur vgl. Band III, S. 410.

Ob eine Reizwirkung von Chemikalien auf die Schließzellen unter natürlichen Verhältnissen vorkommt, ist nicht bekannt; ausgenommen sind die Wirkungen, die von der Kohlensäure ausgeübt werden (s. hierüber Abt. a). Man kann mithin feststellen, daß die Schließzellen gewiß chemonastisch reagieren, daß Reizprozesse dieser Art jedoch wohl nur unter künstlichen Bedingungen beobachtet worden sind und daß die durch die Kohlensäure ausgelösten Reizungen die Ausnahme bilden.

Mechanische Reizwirkungen. Wundschäden. Traumatonastie. Es ist seit langem bekannt, daß die Stomataweite sich ändert, sobald die Epidermis von den darunter liegenden Geweben abgeschnitten wird: gewöhnlich schließen sich die in der Mitte des abgeschnittenen Teils gelegenen Stomata, bleiben aber an dessen Rändern mehr oder weniger offen (vgl. hierzu Band III, S. 281). Die Reaktion wird in gewissen Fällen auch dann ausgelöst, wenn nur eine einzige Nebenzelle verletzt wird. HEATH (1938) beobachtete diese Wirkung bei *Tradescantia*, nicht aber bei *Cyclamen*.

Ein Schnitt dürfte Spannungsänderungen nicht nur rein mechanisch, sondern auch auf anderem Wege auslösen. Durch den Schneideprozeß ändert sich sowohl die Verdunstung, als auch der Gasaustausch und es ergeben sich Störungen im Stoffwechsel der verletzten Zellen und deren nächster Umgebung; diese kann eine Änderung der Menge der osmotisch wirksamen Substanz und der Permeabilität verursachen. Ob dabei die Veränderungen in den Schließzellen selbst oder in deren Nebenzellen entstehen, ist das Resultat stets eine Änderung ihres Turgorzustandes. Wenn die Veränderungen in den Nachbarzellen entstehen, so ändert sich deren Druck auf die Schließzellen. Daß Wundschäden Wirkungen dieser Art auslösen können, ist von WILLIAMS und BARRETT (1954) festgestellt worden. Ihre

Versuche haben gezeigt, daß ein Schnitt in die Epidermiszellen eines Blattes eine vorübergehende Stärkebildung in den Schließzellen hervorruft; die Stärke bildet sich rasch und zeigt sich bereits nach 30 sec, verschwindet jedoch bald darauf, nach etwa 15 min ist keine Spur von Stärke mehr zu entdecken. Dieser Vorgang erstreckt sich auch auf die Umgebung der Schnittstelle. Als Ursache wird der durch die Schnittfläche bedingte Wasserverlust angegeben, möglicherweise auch die vermehrte Zufuhr von Sauerstoff.

Eine ähnliche Wirkung ist von MOURAVIEFF (1956a, b) beschrieben worden. Dieser Forscher verglich die Reaktionsweise zweier Schnitte, von denen der eine in eine mit Agar gefüllte Glasschale gelegt, während der andere auf die Wundstelle gebracht wurde. Der Schnitt wurde der Schnittstelle genau angepaßt und mit Agar überdeckt, um Verdunstung zu verhindern. Bei diesem Versuchsobjekt reagierten die Schließzellen auf eine andere Weise, als bei dem in der Glasschale liegenden Schnitt. MOURAVIEFF nimmt an, daß die unverletzten, unter der Wundfläche gelegenen Parenchymzellen Stoffe produzierten, welche in den Schnitt hineindiffundierten und die Unterschiede in den Schließbewegungen verursachten.

Bei allen diesen Prozessen kann man zwei Momente — die auslösende Reaktion (den Schnitt) und den Stomataschluß — unterscheiden, die Schließzellen zeigen somit *Traumatonastie*. In gewissen Fällen finden zwischen der auslösenden Reaktion und dem Stomataschluß weitere Prozesse sekundärer Art (Stoffwechsel, Diffusion) statt.

Druck. Laut WILLIAMS (1949) sind die Stomata von *Pelargonium* auf mechanischen Druck empfindlich; sobald die Zellen einem Druck ausgesetzt werden, schließen sie sich im Dunkeln schneller. Diese „Schockwirkung" wird zum Teil durch Licht aufgehoben. WILLIAMS nimmt an, daß die durch den Druck erzeugte Schädigung die Atmung der Zellen beeinflußt und daß diese ihrerseits auf die Stomatabewegungen einwirkt. Wenn aber die Schließzellen einem von außen wirkenden Druck ausgesetzt werden, sind auch die übrigen Zellen des Blatts von dem Druck betroffen. Unter solchen Umständen kann die Druckwirkung auf die Schließzellen auch indirekt sein, da sie durch die Nachbarzellen vermittelt werden kann. Daß die Spaltöffnungsnebenzellen tatsächlich gegen mechanischen Druck reagieren, wurde von ZIEGLER (1954) gezeigt. Die Wirkung zeigt sich in einer Verlagerung der Kerne. Wenn diese Veränderung einen veränderten Turgorzustand der Zellen ergibt, so ändern sich die Bedingungen für die passiven Bewegungen der Schließzellen. Die Reizwirkungen sind dann auch grundsätzlich von der gleichen Art, wie die des Wundreizes, d. h. *traumatonastisch*.

Abschneiden eines Blatts. Nach der Definition des Begriffes „Reizreaktion" müßten auch derartige Eingriffe, wie das Abschneiden eines Blatts oder das Abschneiden einer Pflanze zu jener Gruppe äußerer Eingriffe gerechnet werden, die den Stomataschluß herbeiführen; die Reizreaktion wäre dann als *traumatonastisch* zu bezeichnen. Durch den Schnitt werden aber Wasserzufuhr und Wasserbilanz gestört und von diesen Veränderungen ist das Stomataschließen die unmittelbar Folge. Wenn man dies berücksichtigt, lassen sich die Stomatareaktionen auch unter den *hydronastischen* einreihen. Reizungen dieser Art werden jedoch von SAID und TOLBA (1948) als „Schockstimulationen" bezeichnet.

Literatur.

FREUDENBERGER, HEDWIG: Die Reaktion der Schließzellen auf Kohlensäure und Sauerstoffentzug. Protoplasma (Wien) **35**, 15—54 (1941).

HEATH, O. V. S.: An experimental investigation of the mechanism of stomatal movement. New Phytologist **37**, 385 (1938). — HEATH, O. V. S., and J. RUSSEL: Studies in stomatal behaviour. VII. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mésophyll. J. of Exper. Bot. **5**, 1—15 (1954).

Iljin, W. S.: Die Permeabilität des Plasmas für Salze und die Anatonose. Stud. Plant Physiol. Labor. Charles Univ. Prague **1**, 97 (1923).

Lemée, George: Sur l'efficacité de l'enroulement des feuilles des Graminées contre la transpiration. C. r. Acad. Sci. Paris **230**, 1201—1103 (1950). — Linsbauer, K.: Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora (Jena) **109**, 100 (1917).

Mouravieff, Igor: L'ouverture des stomates dans les solutions acides par imbibition protoplasmatique. Bull. Soc. bot. France **101**, 135—136 (1954). — Action du gaz carbonique et de la lumière sur l'appareil stomatique isolé. C. r. Acad. Sci. Paris **242**, 926—927 (1956a).

Nicolič, M.: Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. Beih. bot. Zbl. **41**, 309 (1925).

Overley, F. L., E. L. Overholser and J. A. Haut: The relation of soil moisture and spray applications to stomatal behaviour and growth of Jonston apples. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. **28**, 543—546 (1931).

Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie, Bd. 2, S. 83. Leipzig 1904. — Pisek, A., u. E. Berger: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta (Berl.) **28**, 124—155 (1938). — Pisek, A., u. E. Winkler: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta (Berl.) **42**, 253—278 (1953).

Said, Husein, and M. K. Tolba: The effect on stomatal behaviour of detaching leaves of *Kalanchoe* and *Mesembryanthemum* at different times of the day. New Phytologist **47**, 284—287 (1948b). — Stålfelt, M. G.: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Planta (Berl.) **8**, 287—340 (1929). — Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. Planta (Berl.) **17**, 22—85 (1932). — The relation between the fluidity of the protoplasm and insertion and function of the leaves. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 354—374 (1954). — The water output of the guard cells. Physiol. Plantarum (Copenh.) **10** (1957).

Tadros, T. M., and I. Saad Shorky: Studies on the physiology of the cotton plant. Transpiration and stomata. Proc. Egyptian Acad. Sci. **6**, 1—25 (1950). — Thomas, J. B.: Experiments on the water household of tropical plants. V. Water balance and stomatal movements in *Cissus sicyoides* L. Ann. Bot. Gardens, Buitenzorg **51**, 167—176 (1949).

Virgin, H. I.: Light-induced stomatal movements in wheat leaves recorded as transpiration. Experiments with the Corona-hygrometer. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 280 (1956).

Williams, W. T.: Studies in stomatal behaviour. III. The sensitivity of stomata to mechanical shock. Ann. of Bot., N.S. **13** (51), 309—328 (1949). — Studies in stomatal behaviour. IV. The water-relations of the epidermis. J. of Exper. Bot. **1**, 114—131 (1950). — A new theory of the mechanism of stomatal movement. J. of Exper. Bot. **5**, 343—352 (1954). — Williams, W. T., and F. A. Barrett: The effect of external factors on stomatal starch. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 298—311 (1954). — Wilson, C. C.: The effect of some environmental factors on the movements of guard cells. Plant. Physiol. **23**, 5—37 (1948).

Yemm, E. W., and A. J. Willis: Stomatal movements and changes of carbohydrate of *Chrysanthemum maximum*. New Phytologist **53**, 373—397 (1954).

Phototropismus und Photonastie der Laubblätter.

Von

L. Brauner.

Mit 19 Abbildungen.

Vorbemerkungen.

Die lichtgerichteten Bewegungsreaktionen der Laubblätter stellen wohl die komplexesten Erscheinungsformen des Phototropismus dar. Sie führen in den meisten Fällen zu einer annähernd senkrechten Einstellung der Spreite zur einfallenden Strahlung und sichern dadurch optimale Lichtaufnahme für die Photosynthese. Diese für dorsiventrale Blätter typische transversale Orientierung kann auf grundsätzlich verschiedene Weisen bewerkstelligt werden: 1. durch Wachstumskrümmungen und -torsionen des Stiels, 2. durch lichtinduzierte Turgorveränderungen in besonderen Blattgelenken und 3. in seltneren Fällen durch wachstumsbedingte Deformationen der Blattfläche selbst.

Solange die Wachstumsfähigkeit von Stiel oder Spreite noch nicht erloschen ist, vor allem aber bei Blattypen mit Turgorgelenken, ist die Stellung der Spreite nicht festgelegt. Sie folgt während des ganzen Tages dem Gang der Sonne: „variable Lichtlage".

Fehlen differenzierte Gelenke, so geht im alternden Blatt das Bewegungsvermögen allmählich verloren. Die Spreite bleibt dann schließlich in einer bestimmten „fixen Lichtlage" stehen, die in manchen Fällen keine Beziehung mehr zu den Lichtverhältnissen am Standort aufweist: „aphotometrische" Blätter. Häufiger wird die Einstellung jedoch durch die Richtung des optimalen Lichteinfalls bestimmt: „photometrische Blätter". Auch im letzteren Fall sind zwei Typen des Verhaltens zu unterscheiden: An lichtarmen Standorten bleiben die Blätter so orientiert, daß ihre Oberflächen senkrecht zur Richtung des stärksten Lichteinfalls ihres Areals stehen („euphotometrische" Blätter). An Standorten mit starker Mittagsstrahlung begegnet man dagegen einer Blattstellung, die zwar den maximalen Genuß des diffusen Lichtes gestattet, dabei aber einen Teil des direkten Sonnenlichtes abwehrt: „panphotometrische" Blätter. Dies wird entweder durch eine Faltung *(Syringa vulgaris)* oder durch eine konkave Einwölbung *(Viburnum lantana)* der Spreite erreicht, oder aber bei den sog. Kompaßpflanzen in vollkommenerer Weise dadurch, daß sich die Blätter vertikal stellen und ihre stets äquifaciale oder unifaciale Spreite in die Nord-Südrichtung orientieren (zur Terminologie der Lichtlagen vgl. Wiesner 1907, 1911).

I. Der Blattstiel als Bewegungsorgan.

Zunächst seien die am besten analysierten Reaktionsformen besprochen, bei denen die Spreite durch Wachstumsbewegungen des Stiels oder durch Turgorveränderungen in einem Gelenk passiv in die transversal-phototropische Stellung überführt wird.

1. Wachstumsbewegungen.

a) Das Problem des Perzeptionsorgans.

Die ersten analytischen Versuche zur Aufklärung dieses Reaktionstypus stammen wohl von DARWIN (1880). Er belichtete junge Blätter von *Tropaeolum majus* einseitig und fand, daß sich die Stiele wie orthotrope Organe positiv phototropisch krümmten und dadurch die mehr oder weniger rechtwinklig ansitzende Spreite senkrecht zum Lichteinfall einstellten (Abb. 1). Ähnlich verhielten sich auch die Blätter von *Ranunculus ficaria*. Nun konnte DARWIN ferner nachweisen, daß der Stiel dabei nicht nur als Bewegungsorgan fungiert, sondern den Lichtreiz auch selbst zu perzipieren vermag: Wurde die Spreite durch schwarzes Papier sorgfältig abgedeckt, so krümmten sich die Stiele bei einseitiger Belichtung ebenso stark wie bei nicht verdunkelten Blättern. — Dieser Grundversuch konnte später von mehreren Autoren (KRABBE 1889, ROTHERT 1894, WAGER 1909) auch an anderen Objekten bestätigt werden. Trotz dieser Erfahrung war damit aber noch nicht die Frage entschieden, ob nicht auch die Spreite selbst den phototropischen Reiz zu perzipieren vermag. Versuche zur Aufklärung dieses Problems wurden zuerst von HABERLANDT (1905) mitgeteilt. Über den Stiel abgeschnittener Primärblätter von *Tropaeolum minus* wurde ein bis zum Spreitenansatz reichender Strumpf aus undurchsichtigem Handschuhleder gezogen, der den Petiolus vollkommen dunkel hielt, ohne seine Beweglichkeit zu beeinträchtigen. Bei schräger Beleuchtung der zunächst annähernd horizontal stehenden Lamina begann sich der unbelichtete Stiel allmählich in die Strahlenrichtung einzustellen. Die Reaktion entwickelte sich zwar beträchtlich langsamer als bei Belichtung des Stiels, doch wurde auch hier schließlich eine annähernd transversale Stellung der Spreite zum Licht erreicht. Aus Versuchen dieser Art schloß HABERLANDT, daß die Lamina selbst als Perzeptionsorgan für den phototropischen Reiz dienen kann, der nach basipetaler Ableitung auch im verdunkelten Stiel Krümmungsreaktionen auszulösen vermag.



Abb. 1. Transversalphototropische Einstellung der Blätter von *Tropaeolum majus*. Pfeil: Lichtrichtung. (Nach F. A. F. C. WENT 1930.)

Die Beweiskraft dieser einfachen Versuchsanordnung erscheint allerdings dadurch sehr beeinträchtigt, daß der Eintritt von Licht durch die Spreite in den Stielansatz nicht verhindert worden war.

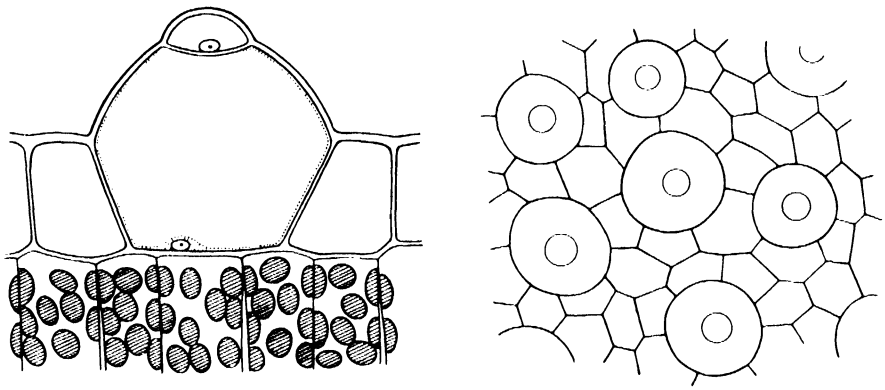
b) Die Haberlandtsche Ocellentheorie.

Versuche dieser Art veranlaßten HABERLANDT, nach optischen Organen im Blattgewebe zu suchen, die für die Perzeption des Lichtreizes verantwortlich sein könnten. Er glaubte sie in der gelegentlich sehr ausgeprägten Linsengestalt der Epidermiszellen gefunden zu haben, die ein reelles Bild der Lichtquelle auf die Zellinnenwand zu projizieren vermag (Abb. 2). Diese Konzeption setzt

naturgemäß eine Art Netzhautfunktion des inneren Plasmabelags solcher „Ocellen" voraus.

Diese jahrelang diskutierte Hypothese der „Lichtsinnesorgane" hat sich jedoch bisher nicht bestätigen lassen. Kniep (1907) bedeckte die Spreitenoberfläche junger *Tropaeolum*-Blätter mit Paraffinöl und einem Glimmerplättchen und konnte dadurch den positiven Linseneffekt der Epidermis völlig aufheben. Dennoch reagierten derartig vorbereitete Blätter auch bei sorgfältiger Verdunkelung des Stiels und seiner Ansatzstelle noch phototropisch. Nordhausen (1910) beobachtete positive Reaktionen selbst nach operativer Entfernung der oberen Epidermis durch Abschleifen mit Bimssteinpulver.

Nach diesen Erfahrungen war also entgegen der Auffassung von Darwin und Rothert immerhin mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Spreite, wenn



a b

Abb. 2a u. b. „Ocellen" in der Blattepidermis von *Fittonia verschaffeltii*. a Längsschnitt; b Aufsicht. (Nach G. Haberlandt 1924.)

auch ohne Beteiligung der „Ocellen", in irgendeiner Weise als Perzeptionsorgan für tropistische Lichtreize wirken könnte. Ein besseres Verständnis der Beziehung zwischen Lamina und Stiel wurde jedoch erst durch die unterdessen gewonnenen Erfahrungen über die tropistische Rolle der Streckungswuchsstoffe möglich.

c) Die Schattenfluchtreaktion.

Die ersten Ansätze in dieser Richtung finden wir in einer wichtigen Arbeit von Ball (1923) über das Verhalten der Blätter von *Sparmannia* im Oberlicht bei Beschattung einer Längshälfte. Unter diesen Bedingungen erfolgte stets eine markante seitliche Krümmung des Blattstiels, der die Spreite aus dem Schatten herauszuführen strebte ("shade escape reaction"). Ball interpretiert diesen Effekt folgendermaßen: Die Spreite produziert ein diffusibles Reizleitungshormon, dessen Menge von der Intensität der Belichtung abhängt. Bei gleichmäßiger Belichtung der ganzen Spreite wird der Stiel allseitig mit dem Hormon versorgt, er bleibt gerade. Bei einseitiger Beschattung wird die Hormonproduktion dagegen asymmetrisch, die mit den betreffenden Spreitenteilen verbundenen Stielhälften wachsen nunmehr ungleich stark und führen so die „Schattenfluchtreaktion" aus. Ball betont in diesem Zusammenhang, daß eine *ebene* Lamina bei schräger Bestrahlung über ihre ganze Fläche hin gleichmäßigen Lichtgenuß erhält. In diesem Fall kann es zu keiner Asymmetrie der Hormonproduktion kommen, der richtende Einfluß des seitlichen Lichteinfalls müßte ausbleiben. Anders liegen die Dinge naturgemäß bei leicht gekrümmten oder gefalteten Spreiten, bei denen schräge Belichtung zu lokalen Unterschieden der Flächen-

helligkeit führen muß. — Diese Interpretation dürfte die kontroversen Erfahrungen mancher Autoren über die Perzeptionsfähigkeit der Lamina in vielen Fällen hinreichend erklären.

d) Die Rolle des Wuchsstoffs.

Die Versuche Balls, die von Raydt (1925) voll bestätigt werden konnten, machen in einfacher Weise das Zustandekommen des sog. „Blattmosaiks" verständlich, das Vermeiden gegenseitiger Beschattung in dichtstehendem Laubwerk (Abb. 3).

Über die Natur und die Reaktionsweise des zur Zeit der Ballschen Untersuchungen noch ganz hypothetischen „Hormons der Reizleitung" können wir uns heute bereits viel bessere Vorstellungen machen. Es darf nunmehr wohl

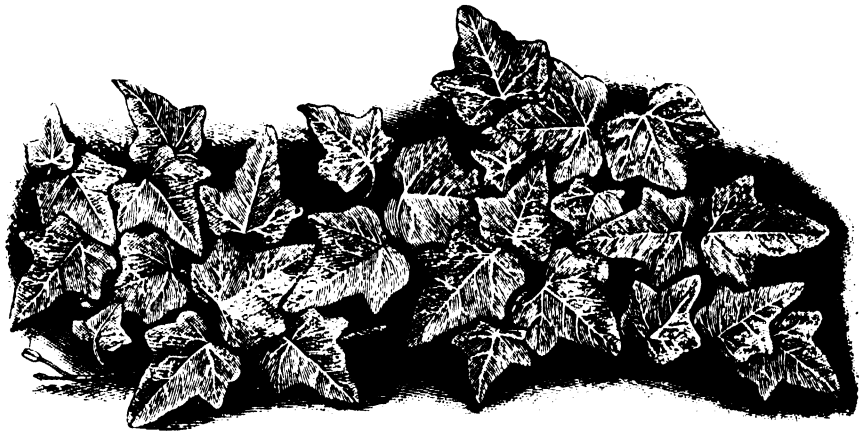


Abb. 3. Blattmosaik von *Hedera helix*. (Nach W. Lepeschkin 1925.)

mit Sicherheit angenommen werden, daß es sich dabei um einen Wuchsstoff, vermutlich Indolylessigsäure, handelt, der in der Spreite produziert wird, in den Stiel abströmt und hier das Wachstum fördert. Ferner besteht Grund zur Annahme, daß das diffusible Auxin des Spreitengewebes bei Bestrahlung durch den gleichen Mechanismus photolytisch inaktiviert wird wie in der Haferkoleoptile, d. h. unter Beteiligung von Riboflavin als Sensibilisator. Wenn nun, wie wahrscheinlich gemacht werden konnte, das System der Blattnerven den Hauptwanderweg für die Ableitung des Auxins in den Stiel darstellt (vgl. Yin 1941), so wird verständlich, daß jeder Sektor des Stiels von einem bestimmten Areal der Spreite versorgt wird. Kommt es nun bei asymmetrischer Belichtung zu einer lokalisierten Zerstörung des Auxins in einer Hälfte des Blattes, so muß dadurch eine Krümmungsbewegung des Stiels nach dem Lichtfeld hin ausgelöst werden. Für diese Voraussetzung sprechen ältere Versuche von Pringsheim (1931), in denen durch Abschneiden von Spreitenhälften Krümmungen des Blattstiels in Richtung auf den fehlenden Teil hin induziert werden konnten.

Eine weitere Aufklärung des Reaktionsmechanismus beim *Tropaeolum*-Blatt ergab sich aus Dekapitationsversuchen. Die Erscheinung, daß völlige Entfernung der Spreite das phototropische Krümmungsvermögen des Stiels praktisch aufhebt, hat zuerst Heilbronn (1923) beobachtet. Er glaubte aus diesem Ergebnis schließen zu müssen, daß dem Stiel selbst jede phototropische Empfindlichkeit abgeht und daß als eigentliches Perzeptionsorgan nur die Spreite fungiert. Nun konnten aber Brauner und Vardar (1950) zeigen, daß die Reaktionsfähigkeit des dekapitierten Stiels durch Aufsetzen eines mit Heteroauxinlösung gefüllten Capillarröhrchens fast völlig wiederhergestellt werden kann (Abb. 4). Andererseits

ließen sich die früher erwähnten Beobachtungen von DARWIN und ROTHERT bestätigen, daß bei intakten Blättern eine Verdunkelung der Spreite das Reaktionsvermögen des Stiels in keiner Weise beeinträchtigt. Aus quantitativen

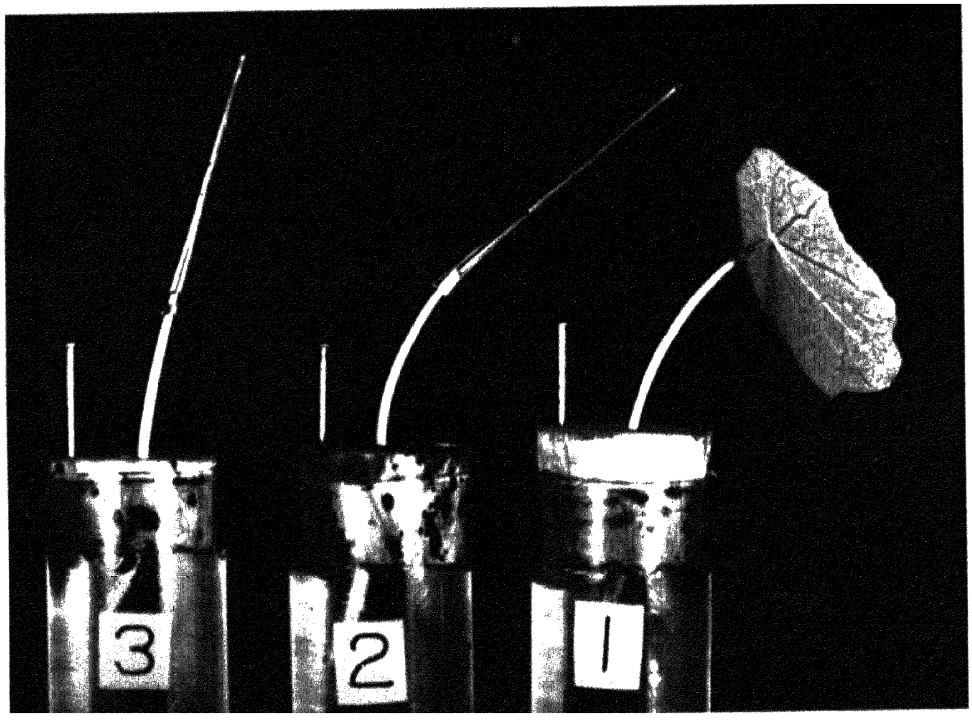


Abb. 4. Phototropische Krümmungen des Blattstiels von *Tropaeolum majus* nach 6stündiger einseitiger Belichtung mit 971 Lux. *1* Intaktes Blatt, Reaktion 61°; *2* dekapitierter Blattstiel mit 10 ppm IES versorgt, Reaktion 50°; *3* dekapitierter Blattstiel mit destilliertem Wasser versorgt, Reaktion 16,5°. (Nach BRAUNER und VARDAR 1950.)

Messungen ließ sich sogar entnehmen, daß in diesem Fall die Reaktion nicht unerheblich stärker ausfällt als bei Vollbelichtung des ganzen Blattes.

Aus diesen Ergebnissen läßt sich zunächst schließen, daß die Spreite des *Tropaeolum*-Blattes tropistisch vornehmlich als Auxinlieferant des Stiels fungiert,

Tabelle 1a. *Tropaeolum-Blatt, intakt und dekapitiert. Seitliche Dauerbelichtung der abaxialen Flanke mit 350 Lux.*

	Blatt intakt	Dekapitierter Stiel (H_2O-Kontrolle)	Dekapitierter Stiel (10 ppm IES)
Krümmung nach 6 Std .	45,7°	17,1°	39,5°

Tabelle 1b. *Tropaeolum-Blatt, intakt. Seitliche Dauerbelichtung der abaxialen Flanke mit 156 Lux.*

	Vollbelichtet	Spreite verdunkelt	Stiel verdunkelt
Krümmung nach 3 Std .	26,1°	37,7°	4,0°

und ferner, daß die verdunkelt gehaltene Spreite beträchtlich mehr Auxin an den Stiel abgibt als die belichtete. Dieses letztere Ergebnis kann als weiterer Beweis für die Inaktivierung des Auxins in der belichteten Spreite gelten.

Aus den beschriebenen Versuchen folgt demnach, daß die Spreite der untersuchten Laubblätter eine doppelte Funktion bei der phototropischen Reaktion

versehen kann. Sie ist vor allem die Auxinquelle für den Stiel. Sie vermag ferner aber auch als Perzeptionsorgan für Helligkeits*differenzen* zu dienen, sofern die Ableitungswege des Wuchsstoffs beim Übergang in den Stiel streng lokalisiert bleiben. Dagegen fehlt bisher noch ein überzeugender Beweis dafür, daß auch die *Richtung* des schräg einfallenden Lichts von völlig ebenen Blattflächen perzipiert und dem verdunkelten Blattstiel übermittelt werden kann. Das gleiche Problem wird uns bei den phototropischen Krümmungsbewegungen der Lamina erneut begegnen.

e) Der Epinastiefaktor; Torsionen des Stiels.

Die Reaktionsweise der Stiele der Blätter von *Tropaeolum* und vieler anderer Pflanzen wird dadurch erheblich kompliziert, daß sie infolge ihrer ausgeprägten anatomischen und physiologischen Dorsiventralität meist eine deutlich epinastische Wachstumstendenz aufweisen. Dies hat zunächst zur Folge, daß Belichtung der adaxialen Flanke schwächere Krümmungen auslöst als die der abaxialen Seite (Heilbronn 1923, Brauner und Vardar 1950). Noch wichtiger ist aber die Auswirkung dieser Dorsiventralität bei lateraler Beleuchtung. Infolge der Wachstumsasymmetrie des Stielquerschnitts wird die entstehende seitliche Krümmung hier von einer mehr oder weniger starken Torsionskomponente überlagert. Der Effekt ist dann in der Regel der, daß der Stiel eines von der Seitenflanke her belichteten Blattes sich nicht einfach in der Ebene des Lichteinfalls krümmt, sondern sich gleichzeitig auch derartig tordiert, daß die Lamina mit ihrem apikalen Ende nach unten gekehrt gegen die Lichtquelle gedreht wird (vgl. Jones 1938). Der Mechanismus dieser Bewegung ist noch nicht völlig geklärt, doch dürfte die Hauptrolle dabei die Dorsiventralität des Organs spielen, die, nachdem eine seitliche Abweichung von der Vertikalen erfolgt ist, mit der senkrecht zur Medianebene induzierten geotropischen Polarisierung zu interferieren beginnt. Rein empirisch läßt sich die Regel aufstellen, daß die Torsion in der Richtung vom am stärksten zum nächst schwächer wachsenden Sektor des Organquerschnittes verläuft (Ambronn 1884, Schwendener 1898, Rawitscher 1932, Snow 1950, Zeybek 1957). Wir werden dem gleichen Problem bei der Untersuchung des Verhaltens der Blattgelenke noch einmal begegnen.

2. Turgorbewegungen.

Während die bisher besprochenen Blattbewegungen vom Wachstumsvermögen des Blattstiels abhängig sind und nach dessen Erlöschen die Spreite zwangsläufig in eine fixe Lichtlage überführen, liegen die Verhältnisse grundsätzlich anders bei manchen Blattypen, die an ihrem Stiel besondere Bewegungsorgane, Gelenke oder Pulvini besitzen. Derartige Gelenke ermöglichen es auch voll ausgewachsenen Blättern, sich bei veränderten Beleuchtungsverhältnissen immer wieder erneut in die optimale Lichtlage einzustellen. Der Bewegungsmechanismus solcher Gelenke beruht stets auf asymmetrischen Turgorveränderungen, die zu Krümmungen und Torsionen des Organs führen. Durch diese Deformationen wird die ansitzende Spreite, wie bei den Wachstumsbewegungen des Stiels, passiv mitbewegt. Im Gegensatz zu den letzteren sind die Turgorkrümmungen jedoch, wenigstens wenn sie durch Belichtung induziert worden sind (Arslan 1954), weitgehend reversibel: „Variationsbewegungen".

a) Aufbau des Gelenks.

Der anatomische Aufbau folgt bei allen Pulvini dem gleichen Prinzip. Durch eine Zusammendrängung der Leitelemente im zentralen Teil und das Fehlen

mechanischer Elemente in der zartwandigen Rinde wird ein Maximum von Biegungsfähigkeit erreicht (Abb. 5). Die Rinde selbst ist als Bewegungsgewebe ausgebildet, dessen faltbare Zellstruktur (Abb. 6) erhebliche Volumveränderungen

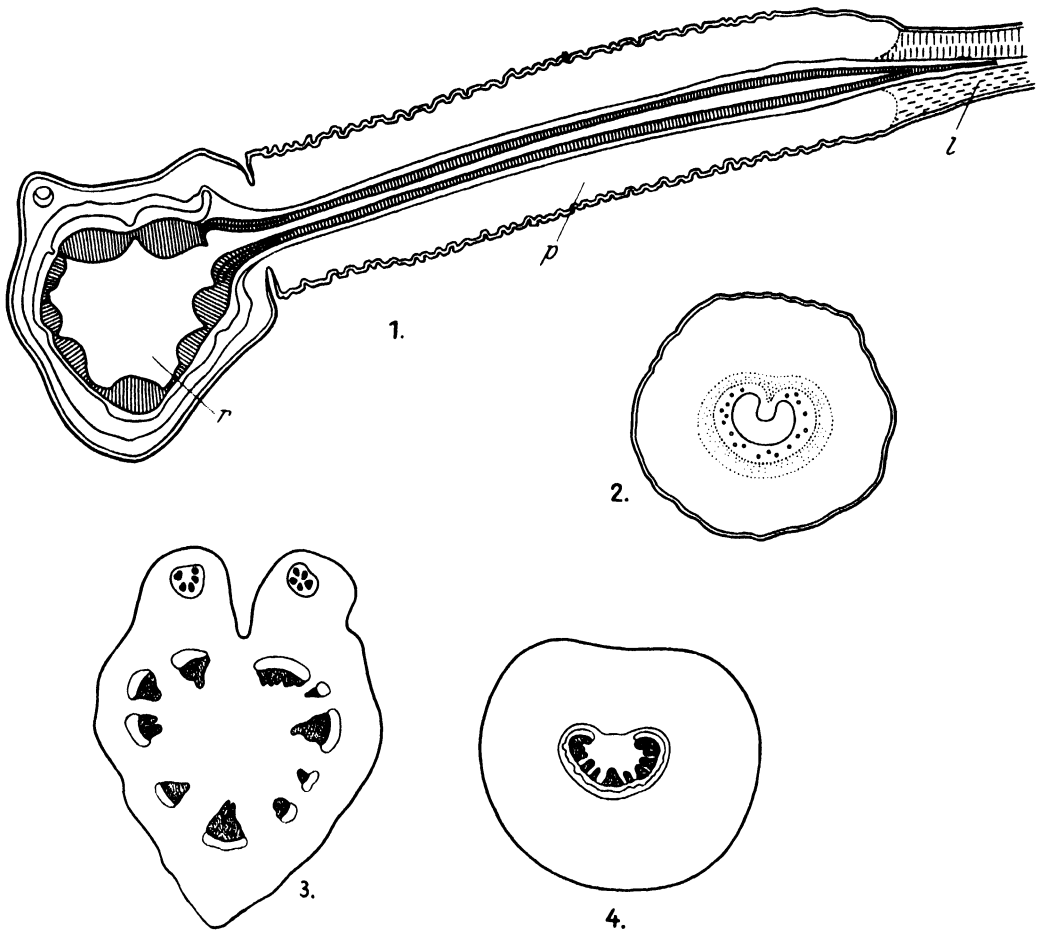


Abb. 5. Blattgelenke. 1. und 2. *Robinia pseudacacia*. Blattfiedergelenk im Längs- und im Querschnitt. *r* Rhachis; *p* Pulvinus. 3. und 4. *Phaseolus multiflorus*. Querschnitt durch den Petiolus (*3*) und durch das Laminargelenk (*4*).

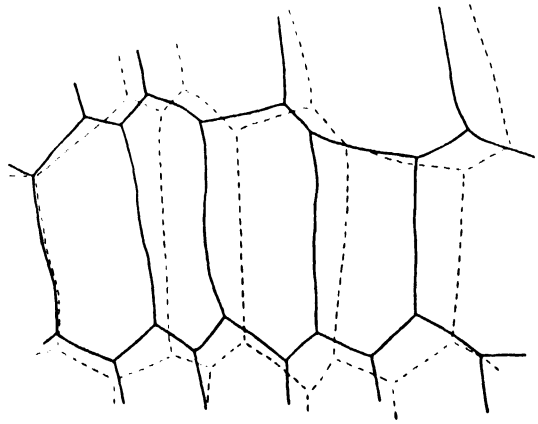


Abb. 6. *Phaseolus multiflorus*. Harmonikastruktur des Bewegungsgewebes der Gelenkunterseite. ------ Vollturgescent; ——— entspannt. (Nach M. Brauner 1932.)

ohne wesentliche mechanische Beanspruchung der Wände ermöglicht: „Ziehharmonikastruktur" (Zimmermann 1929). Wichtig für die Funktion ist ferner die verhältnismäßig reichliche Ausbildung des Intercellularsystems.

b) Die Perzeption des Reizes.

Alle bisher untersuchten Blattgelenke der Leguminosen (vor allem *Phaseolus* und *Robinia*) sind nicht nur Bewegungs-, sondern auch selbst Perzeptionsorgane für den phototropischen Reiz: Das Reaktionsvermögen bleibt auch nach Entfernung der Blattspreite erhalten (M. Brauner 1932, L. und M. Brauner 1947). Bei den Blättern der Malvaceen, die ihre phototropische Einstellung ebenfalls mit Hilfe von wohlausgebildeten Gelenken bewerkstelligen, soll jedoch nach den Angaben von Vöchting (1888) und Yin (1938) die Spreite für die Perzeption des Lichtreizes verantwortlich sein und diesen dem Gelenk zuleiten. Bei der von Yin studierten *Malva neglecta* folgen die Blätter dem Gang der Sonne von Ost nach West. Nach Sonnenuntergang kehren sie während der Nacht wieder in die Oststellung zurück. Dabei kann es sich kaum um eine endonome Schlafbewegung handeln, denn diese Rückkrümmung scheint, unabhängig von der Insertion der Blätter am Sproß, stets in der Gegenrichtung der vorher induzierten phototropischen Bewegung zu erfolgen. — Über den Mechanismus der Gelenkreaktion kann Yin bloß angeben, daß an ihm eine Katatonose in der Lichthälfte und eine Anatonose in der Schattenflanke beteiligt sein dürfte. Als wirksam erwies sich nur kurzwelliges Licht.

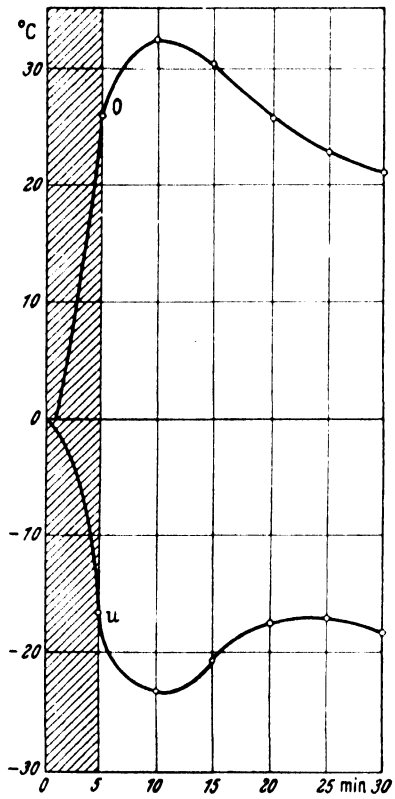


Abb. 7. *Robinia pseudacacia*. Verlauf der phototropischen Krümmung des Gelenks bei Belichtung von oben (*o*) bzw. von unten (*u*). Schraffiertes Feld = Lichtperiode. Lichtintensität: 60.5×10^{-3} cal./cm²/sec. Weißlicht. (Nach L. und M. Brauner 1947.)

c) Physiologische Dorsiventralität der Gelenke.

Etwas eingehender wurde die Physiologie der für die Gelenkbewegung verantwortlichen Lichtturgorreaktionen an einigen Papilionaceenblättern untersucht (L. Brauner 1925, Meylan 1926, M. Brauner 1932, L. und M. Brauner 1947, L. Brauner 1948). Es ergab sich zunächst, daß das phototropische Reaktionsvermögen der oberen und unteren Flanke des meist annähernd horizontal stehenden Organs in allen daraufhin geprüften Fällen sehr verschieden ist. Das Gelenk von *Phaseolus multiflorus* krümmt sich bei Belichtung von oben her erheblich schwächer als bei gleichstarker Belichtung der Unterseite. Beim Gelenk von *Robinia pseudacacia* liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt (Abb. 7): Hier ruft Oberlicht viel stärkere positive Krümmungen hervor als Unterlicht (L. und M. Brauner 1947). Meylan (1926) fand bei Bestrahlung mit Sonnenlicht ähnliche Verhältnisse (*l. c.*, S. 199/200); im starken Glühlicht reagierten die beiden Gelenkhälften jedoch sogar qualitativ verschieden. Während Oberlicht wieder kräftige positive Reaktionen hervorrief, krümmte sich das Gelenk bei Bestrahlung der Unterseite deutlich negativ. Dieses verschiedenartige Verhalten der beiden Organhälften hat nun zur Folge, daß das Gelenk bei antagonistischer oder allseitiger Belichtung eine „photonastische" Krümmung nach der stärker positiv phototropischen Flanke hin ausführt. Bei *Phaseolus* kommt es dabei demnach zu einer Senkung der Spreite, bei *Robinia* heben sich die Blattfiedern bis in eine Lage, die einer inversen Schlafstellung ähnelt: Tagesschlaf oder Paraheliotropismus (Meylan). Bei *Phaseolus* konnte gezeigt werden, daß das Ausmaß

dieser Photonastie der Differenz der Einzeltropismen der opponierten Flanken bei gleichem einseitigen Lichtgenuß quantitativ entspricht (M. Brauner 1932). Die beiden Organhälften scheinen also völlig unabhängig voneinander zu reagieren, eine fast ideale Realisierung der von Blaauw (1918) in seiner Theorie des Phototropismus postulierten Bedingungen (Abb. 8).

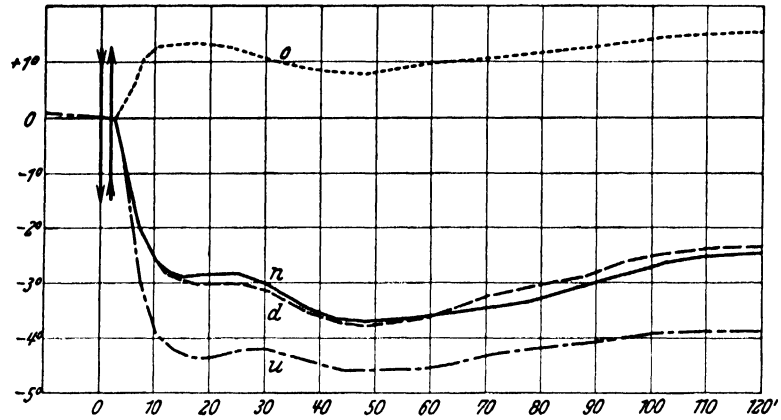


Abb. 8. *Phaseolus multiflorus*. Verlauf der Krümmung des Gelenks bei Belichtung von oben (*o*), von unten (*u*) und bei symmetrischer Vertikalbelichtung (*n*) mit 950 Lux × 100 sec. *d* Rechnerische Differenz *u*—*o*. Die Übereinstimmung von *n* mit *d* zeigt, daß die Photonastie als einfacher mechanischer Differenzeffekt der beiden gegensinnigen tropistischen Impulse zustande kommt. (Nach M. Brauner 1932.)

d) Gelenktorsionen.

Bei allen Blattgelenken ruft Belichtung einer Seitenflanke eine komplexe Reaktion hervor: Die positiv phototropische Krümmung wird von einer Torsion des Pulvinus überlagert, die die ansitzende Lamina mit ihrer Oberseite gegen die Lichtquelle wendet. Der Mechanismus dieser Drehbewegung wurde ursprünglich nach dem gleichen Prinzip interpretiert, das schon bei der Besprechung der Phototorsionen wachsender Blattstiele kurze Erwähnung fand (vgl. S. 477). Im Falle des *Phaseolus*-Gelenks entspricht die Richtung der beobachteten Phototorsion in der Tat der früher angegebenen Regel (vgl. S. 477). Nach dieser müßte in einem zylindrischen Organ, dessen Sektoren verschieden stark *verkürzungsfähig* sind, Turgorverlust zu einer Torsion in der Richtung vom Sektor mit der geringeren nach dem mit der größeren Kontraktionstendenz führen. Wir können uns nun den lateral belichteten *Phaseolus*-Pulvinus aus drei verschieden stark reagierenden Sektoren zusammengesetzt denken: aus dem stärker und aus dem schwächer kontraktilen Lichtquadranten und aus der Schattenhälfte, die an der Phototurgorreaktion praktisch nicht teilnimmt. Die beobachtete Torsion, die die Blattfläche schließlich mit ihrer Oberseite senkrecht zum Lichteinfall einstellt, folgt hier tatsächlich dem Sinn der stufenweise zunehmenden Verkürzungstendenz: Schattenflanke < oberer Lichtquadrant < unterer Lichtquadrant. — Ähnlich scheint sich auch der Pulvinus von *Mimosa pudica* zu verhalten (vgl. Bose 1926, S. 154/155).

Beim Robiniengelenk, bei dem der Sinn der Drehung der gleiche ist wie bei *Phaseolus*, gilt diese Regel jedoch nicht mehr, da hier der am stärksten reagierende Sektor der Oberhälfte angehört. Es fragt sich daher, ob nicht die entscheidende Asymmetrie, die in allen diesen Gelenken zu gleichgerichteten Torsionen führt, in dem ihnen gemeinsamen rinnenförmigen Aufbau des zentralen Leitbündelsystems zu suchen ist (vgl. Abb. 5). Wie sich an mechanischen Modellen leicht zeigen läßt, erleidet eine elastische Rinne von der Querschnittsform der Gelenkstele bei lateraler Biegung gleichzeitig auch eine Torsion im gleichen Sinn wie das lebende Gelenk bei lateraler Belichtung.

e) Analyse der Lichtturgorreaktionen des Blattgelenks.

Für die Turgordifferenz, die bei einseitiger Belichtung zwischen den opponierten Flanken des Gelenks entsteht und zur Krümmung führt, könnten prinzipiell Veränderungen des osmotischen Wertes oder des Permeabilitätszustandes verantwortlich sein. Eine Entscheidung läßt sich von einem Vergleich der Reaktionen erwarten, die die Blattpolster bei gleicher Belichtung in *Luft* und in *Wasser* ausführen. Werden Gelenke in Luft einseitig mit weißem Licht bestrahlt, so führen sie bei jeder Reizintensität positive Krümmungen aus. In Wasser dagegen verursachen schwächere Intensitäten von Weißlicht eindeutig negative Krümmungen (Abb. 9), starke Intensitäten aber auch hier wieder positive Reaktionen (Abb. 10). Daraus ist zunächst zu schließen, daß osmotische Konzentrationsveränderungen am Mechanismus der Turgorreaktion nicht beteiligt sein können. Gegen diese Möglichkeit spricht auch die sehr kurze Latenzzeit des Effekts: Die Bewegung wird bei den Gelenken von *Robinia* und *Phaseolus* bereits nach der ersten Lichtminute meßbar (vgl. Abb. 9). Viel wahrscheinlicher ist das Eingreifen einer Lichtpermeabilitätsreaktion, die bei mittleren Reizstärken nur die Wasserdurchlässigkeit des Gewebes erhöht, ohne dessen Halbdurchlässigkeit zu beeinträchtigen. Es ist hier also mit folgender Situation zu rechnen: Unter normalen Bedingungen befindet sich das Blatt und sein Gelenk in dynamischem Gleichgewicht mit der Atmosphäre. Das Ausmaß der Wasserabgabe wird durch die Größe der Transpirationswiderstände im System kontrolliert. Werden

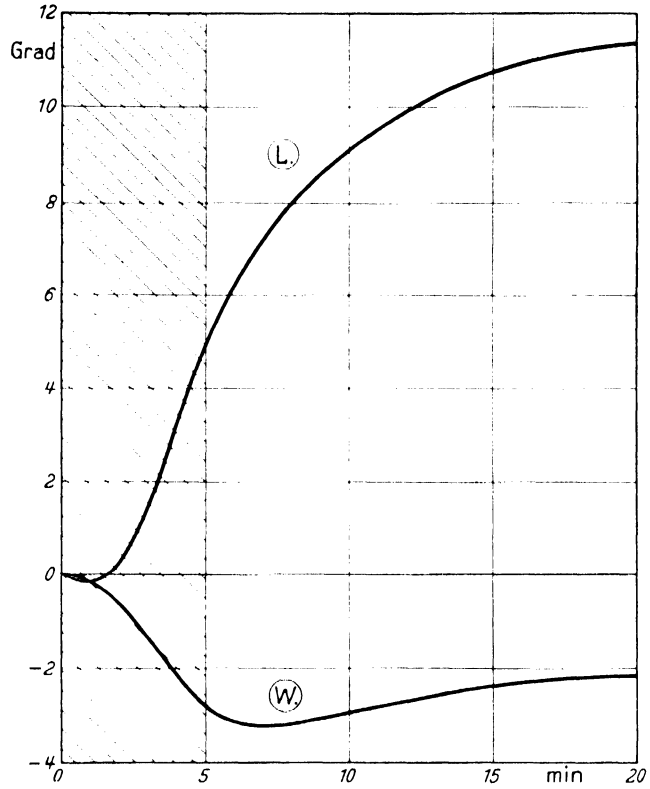


Abb. 9. *Robinia pseudacacia*. Phototropische Reaktion des Fiedergelenks bei Bestrahlung von oben in Luft (*L*) und in Wasser (*W*). Schraffiertes Feld = Lichtperiode. 1.44×10^{-3} cal./cm²/sec Weißlicht. (Nach L. und M. BRAUNER 1947.)

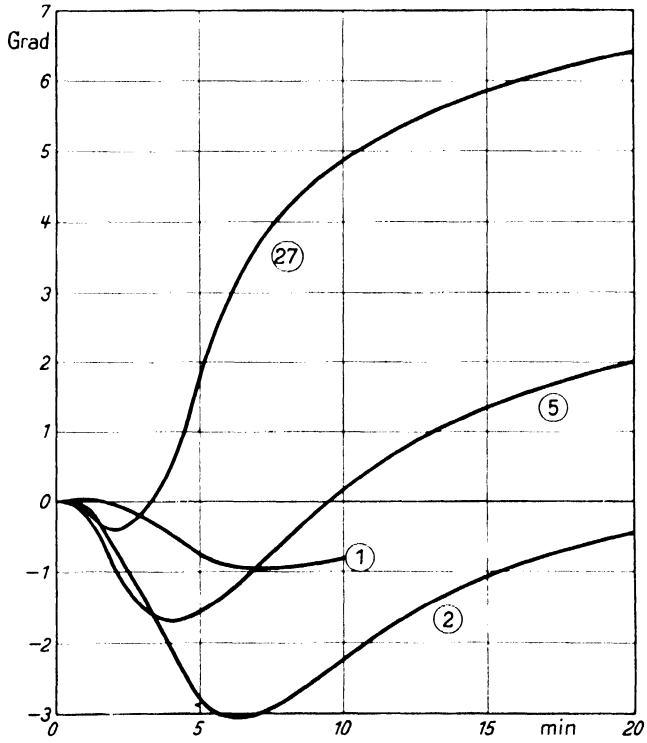


Abb. 10. *Robinia pseudacacia*. Phototropische Reaktionen submerser Blattfiedergelenke bei Bestrahlung mit den relativen Intensitäten 1, 2, 5 und 27. ($1 = 0.29 \times 10^{-3}$ cal./cm²/sec Weißlicht. Belichtungszeit stets 5 min. (Nach L. und M. BRAUNER 1947.)

diese bei einseitiger Belichtung durch eine Erhöhung der Wasserpermeabilität auf der Lichtflanke erniedrigt, so steigt hier der Wasserverlust, der Turgordruck sinkt. Unter Wasser muß sich die gleiche Permeabilitätszunahme gerade umgekehrt auswirken: Das zunächst noch ungesättigte Gewebe wird sein Saugkraftdefizit auf der durchlässigeren Lichtflanke von außen her schneller ausgleichen können als auf der Gegenseite. So erklärt sich das Zustandekommen der beobachteten negativen Krümmung, die im Gegensatz zum positiven Tropismus in Luft allerdings nur eine Übergangsreaktion sein kann, welche nach Ausgleich der Druckunterschiede zu einem statischen Gleichgewicht führt.

Bei stärkerer Bestrahlung treten, wie schon erwähnt, auch in Wasser positive Krümmungen auf. Daraus ist zu schließen, daß die Permeabilitätsreaktion hier bereits bis zu einer Beeinträchtigung der Halbdurchlässigkeit fortgeschritten ist: der ursprüngliche Turgordruck kann jetzt weder in Luft, noch unter Wasser aufrechterhalten werden. Dabei ist es nicht einmal notwendig, mit einem Austritt des Vacuoleninhalts in die Intercellularräume des Bewegungsgewebes zu rechnen. Wie schon LEPESCHKIN (1934) betont hat, genügt eine Verringerung des osmotischen Trennungsvermögens auch schon ohne Zellsaftaustritt, um die thermodynamische Größe des Saugpotentials herabzusetzen.

f) Einfluß der Wellenlänge des Reizlichtes.

Sehr interessant ist auch die Wirkung farbigen Lichts. Wärmefreies Rot (Strahlungsmaximum bei 700 mμ) verursacht bei nicht zu hoher Intensität nicht nur unter Wasser, sondern auch in Luft negative Krümmungen. Dieser unerwartete Effekt ist vermutlich dem im Weißlicht nicht zur Geltung kommendem Faktor der Anatonose zuzuschreiben, der mit der Aktivität der Chloroplasten in Beziehung stehen dürfte. Bemerkenswerterweise wird durch stärkere Rotstrahlung in Luft jedoch wieder positiver Phototropismus induziert, während die Reaktion unter Wasser negativ bleibt. Daraus ist zu schließen, daß auch rotes Licht bei genügender Intensität die Wasserpermeabilität zu erhöhen vermag.

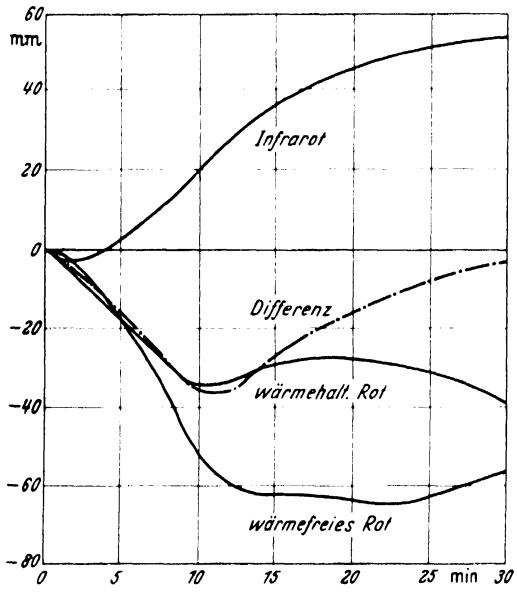


Abb. 11. *Phaseolus multiflorus*. Verlauf der phototropischen Krümmungen in Luft bei Bestrahlung mit Infrarot, im wärmefreien Rot und mit Mischlicht Rot + Infrarot. ·—·—·— Rechnerische Differenz der Reaktionen im wärmefreien Rot und im Infrarot. (Nach L. BRAUNER 1948.)

Auch Infrarot (678—3000 mμ, Maximum bei 1332 mμ) ruft typische Krümmungsreaktionen hervor. Sie sind jedoch, im Gegensatz zum Effekt des wärmefreien Rots, stets eindeutig positiv. Ob es sich dabei, wie ursprünglich vermutet, um einen einfachen Temperatureffekt handelt, der den Wasseraustausch zwischen Gelenk und Umgebung beschleunigt, ist unterdessen zweifelhaft geworden: Wird nämlich der dargebotene Wellenbereich nach dem sichtbaren Rot hin erweitert, so kommt es zu einem antagonistischen Effekt, bei dem die spezifische Wirkung des viel energieärmeren kürzerwelligen Anteils bei weitem überwiegt (Abb. 11). Es treten nunmehr in Luft und in Wasser wieder deutlich negative Krümmungen auf. Auf diese Wechselbeziehungen sei besonders hingewiesen, weil sie eine gewisse Ähnlichkeit mit dem neuerdings viel studierten Antagonismus von Rot und infraroter Strahlung bei der Keimungs-

beeinflussung von Lichtkeimern *(Lactuca sativa!)* und bei manchen formativen Lichtwirkungen (Förderung der Blütenbildung) erkennen läßt (vgl. BORTHWICK, HENDRICKS und PARKER 1952, LIVERMAN und BONNER 1953).

Blaues Licht (Maximum bei 450 mμ) ruft in Luft sehr starke, in Wasser ganz schwache positive Krümmungen hervor. Seine Wirksamkeit in Luft übertrifft die energiegleichen Weißlichts erheblich (Abb. 12). Sowohl diese Tatsache, wie das Ausbleiben negativer Reaktionen in Wasser erklärt sich vermutlich aus der Mitwirkung eines bisher noch nicht in Erscheinung getretenen Faktors: der Beeinflussung der Zellwanddehnbarkeit. Da Cellulose Wellenlängen unter 500 mμ bereits merklich absorbiert, ist mit einer Herabsetzung ihrer Eigenladung und einer dadurch verursachten Verringerung ihrer Dehnbarkeit zu rechnen. In diesem Fall würde der Effekt einer Erhöhung der Wasserpermeabilität durch die gleichzeitig hervorgerufene Verminderung der Dehnungskapazität der Zellen überkompensiert werden.

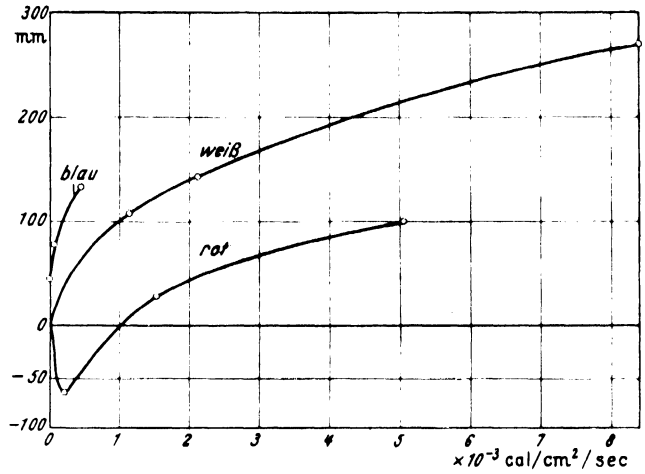


Abb. 12. *Phaseolus multiflorus*, Laminargelenk. Wirkungskurve von Weißlicht, Blaulicht und wärmefreiem Rotlicht. Ordinate = Krümmungsmaxima, Abszisse = Energiemenge. (Nach L. BRAUNER 1948.)

Über die Natur der wirksamen Sensibilisatoren lassen sich zunächst nur Vermutungen anstellen. Für die Absorption der blauen Strahlung müssen naturgemäß die gelben Pigmente des Gewebes verantwortlich sein: die Carotinoide oder noch wahrscheinlicher das Riboflavin. Das aktive lang- und kurzwellige Rot dagegen könnte von Tetrapyrrolverbindungen aufgenommen werden, also vom Chlorophyll und den Phaeophorbiden (Methylphaeophorbid a ?) und Chlorophylliden, deren Gegenwart in vielen rotempfindlichen Pflanzengeweben nachgewiesen worden ist (TODD und GALSTON 1954, BLAAUW-JANSEN 1954).

g) Die Blattspreite als Perzeptionsorgan des Gelenks.

Bisher wurde vorausgesetzt, daß bei den phototropischen und photonastischen Reaktionen der Blattgelenke die Lamina an der Perzeption des Lichtreizes völlig unbeteiligt sei. Diese Vorstellung gründet sich vor allem auf die Erfahrung, daß auch ihrer Spreite beraubte Pulvinuspräparate noch zu unverminderten Photoreaktionen befähigt sind. Nun liegen aber schon ältere Beobachtungen darüber vor, daß auch verdunkelte Gelenke durch einseitige Belichtung der Spreite zu tropistischen Krümmungen veranlaßt werden können, die die Spreite in transversale Stellung zum Lichteinfall bringen.

Die ersten Versuche dieser Art stammen wohl von VÖCHTING (1888). Er beleuchtete Spreite und Gelenk von Malvenblättern *(Malva verticillata)* aus antagonistischen Richtungen oder deckte das Gelenk mit schwarzem Papier völlig ab. Es erfolgte dann stets eine Bewegung im Sinn der Spreitenbeleuchtung. VÖCHITNG schloß daraus, daß zwischen Lamina und dem Gelenk „Leitungsvorgänge und Wechselbeziehungen" bestehen, „deren Natur jedoch einstweilen völlig unbekannt ist" (*l.c.*, S. 523). Eine Erklärung der Natur der von VÖCHTING postulierten „Leitungsvorgänge" wurde erst durch die Erfahrung ermöglicht,

daß Auxin auch in völlig ausgewachsenen Blattgelenken durch Beeinflussung der Turgorverteilung drastische Krümmungen hervorzurufen vermag. Dieser Effekt wurde zuerst von Burkholder und Pratt (1936) am Pulvinus von *Mimosa pudica* dadurch nachgewiesen, daß sie ihn einseitig mit Auxinpaste bestrichen. Es erfolgte dabei stets eine Krümmungsbewegung im Sinn einer Volumzunahme der behandelten Flanke. Die Wirkung des Wuchsstoffs beruht dabei wahrscheinlich darauf, daß er die Wasserpermeabilität des Bewegungsgewebes erhöht und dadurch die Wasserzufuhr von den Gefäßen her erleichtert. Die gleichen Erfahrungen machten später v. Guttenberg und Kröpelin (1947) und Brauner und Arslan (1951) am Laminargelenk von *Phaseolus multiflorus*. Dabei zeigte sich ferner, daß die Dorsal- und Ventralflanke, wie schon Lichtreizen gegenüber, auch auf Auxinzufuhr merklich verschieden reagieren. Dies

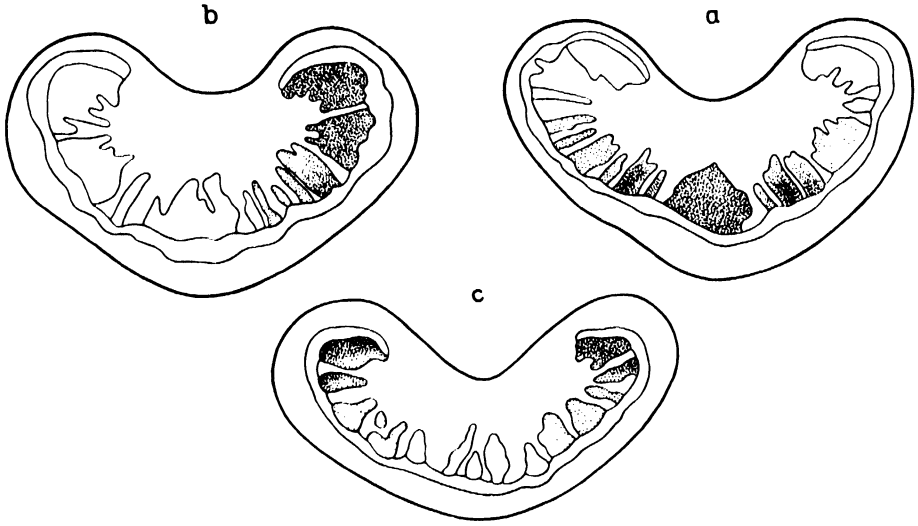


Abb. 13a—c. *Phaseolus multiflorus*, Laminargelenk. Lokalisierte Anfärbung des Zentralzylinders bei Rhodaminzufuhr durch die Mittelrippe der Spreite (a) bzw. durch einen oder beide Seitennerven (b und c). (Nach L. Brauner und N. Arslan 1951.)

hat zur Folge, daß das Gelenk bei allseitiger Auxinbelieferung eine Aufwärtsbewegung ausführt (Ferri und Camargo 1950, Brauner und Arslan 1951).

Eine Beteiligung des Auxinfaktors an den Krümmungsreaktionen der Blattgelenke wurde zuerst bei der Analyse des Mechanismus der Schlafbewegungen in Erwägung gezogen (v. Guttenberg und Kröpelin 1947). Wie beim Blattstiel ließ sich auch für den Pulvinus der Nachweis erbringen, daß die einzelnen Sektoren seines Leitzylinders über das System der Blattnervatur mit streng lokalisierten Arealen der Spreite verbunden sind (Brauner und Arslan 1951). Da, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Lamina als Auxinquelle für den Stiel dient, war damit zu rechnen, daß eine tagesrhythmisch verschiedene Produktion von Wuchsstoff in den Bezirken der Spreite, die die Gelenkunter- und -oberhälfte versorgen, zu einer entsprechenden Hebungs- und Senkungsbewegung führen müßte. Da die Auxinbelieferung unter natürlichen Bedingungen vom Phloemteil des Zentralzylinders her erfolgen dürfte, muß die dadurch verursachte Permeabilitätserhöhung in erster Linie den benachbarten Innenteil der Gelenkrinde betreffen. Daher wird die Wasser*zufuhr* von den Gefäßen her stärker begünstigt als die periphere Wasser*abgabe*. So erklärt sich vermutlich die beobachtete Turgorzunahme im auxinversorgten Sektor. Für das Verständnis der Übertragung der phototropischen Induktion ist nun zu berücksichtigen, daß bestimmte Seitennerven der Lamina mit den Seitenflanken des Gelenks in Verbindung stehen (Abb. 13). Wird bei einseitiger Belichtung die Ableitung des

Auxins durch dessen lokale Inaktivierung in der Spreite asymmetrisch, so führt das Gelenk entsprechende Krümmungen und Torsionen aus, die das Blatt schließlich senkrecht zur Strahlenrichtung einstellen (SIERP 1915). Im Gegensatz zur unmittelbaren Lichtturgorreaktion des Gelenks setzt diese wuchsstoffinduzierte Bewegung jedoch erst nach einer beträchtlichen Reaktionszeit ein. Wirksam ist hierbei nur das von den gelben Pigmenten der Spreite absorbierte Blaulicht (YIN 1938).

II. Phototropische Formveränderungen der Blattspreite.

Durch die bisher behandelten Reaktionen von Blattstielen und Gelenken wird die Spreite *passiv* in eine definierte Lage zum Lichteinfall gebracht. Bei jungen, noch wachstumsfähigen Blättern vermag aber nicht selten auch die Spreite selbst durch aktive Krümmungen und Torsionen an der phototropischen Einstellung teilzunehmen. Ein lange bekanntes Beispiel hierfür sind die sog. „Erdblätter" (FRANK 1870), also Laubblätter, die aus einem unterirdischen Sproß entspringen und ihre Spreiten durch gerichtete Krümmungen meist transversal phototropisch einstellen. Bei den Blattrosetten bildenden Formen (*Plantago major* und *media*, *Draba*, *Capsella*, *Hieracium*-Arten u. a.) legen sich die Spreiten bei starkem Oberlicht dicht dem Boden an. Daß es sich dabei nicht etwa um eine einfache epinastische Bewegung handelt, geht schon daraus hervor, daß sich die noch wachstumsfähigen Blätter bei Verdunkelung vertikal aufrichten. Überdeckt man die Pflanzen mit einem Dunkelsturz, der ein seitliches Fenster besitzt, „so erheben sich die der Lichtquelle abgekehrten Blätter so weit, daß ihre Lamina möglichst rechtwinklig zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt wird, während die nach vorn liegenden Blätter sich rückwärts nieder senken..." (FRANK, *l. c.*, S. 45). Ein ganz ähnliches Verhalten beobachtet man an den gegenständigen Blattpaaren mancher Labiaten (etwa von *Stachys silvatica*) bei seitlicher Beleuchtung in der Ebene der beiden Petiolen. Kommt das Licht schräg von oben, dann krümmt sich zunächst der Stiel des vorderen Blattes nach unten. Aber auch die noch wachstumsfähige Spreite beteiligt sich an der Reaktion. Ihr Hauptteil, von der Spitze bis zum Stielansatz, biegt sich ebenfalls nach unten, die Spreitenohren dagegen krümmen sich etwas nach oben, so daß eine „S"-förmige Deformation der ganzen Fläche gegen den Lichteinfall hin entsteht (Abb. 14). Beim hinteren Blatt verhalten sich die drei Organabschnitte invers: der Stiel krümmt sich nach oben, der Hauptspreitenteil ebenfalls, die Ohren dagegen nach unten (SNOW 1947). Die Deformationen der Spreite fallen besonders kräftig aus, wenn die Stiele durch Fixierung von der Teilnahme an der Reaktion ausgeschlossen werden. — Ein ähnliches Verhalten hat auch schon RAYDT (1925) an den Blattspreiten von *Plecthrantus amethysticus* und *fruticosus*

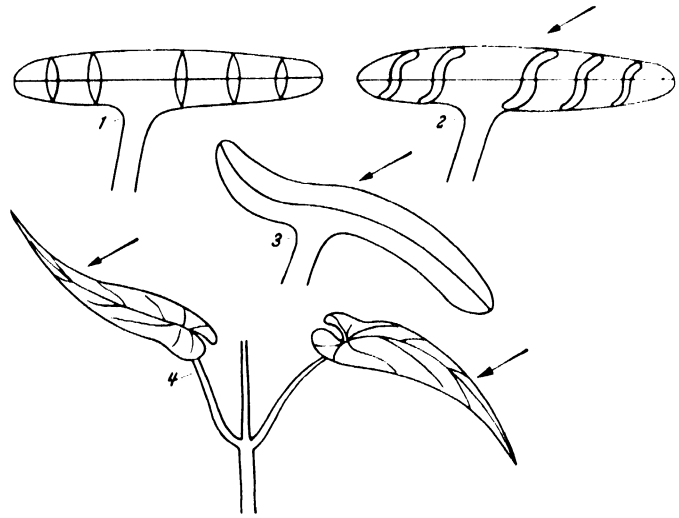


Abb. 14. *1*—*3* Schema der Sachsschen Theorie des Plagiotropismus. *1* Elementarteile ungereizt; *2* Elementarteile in schrägem Oberlicht positiv bzw. negativ gekrümmt; *3* resultierende Krümmung der ganzen Blattspreite; *4* Verhalten eines Blattpaares von *Stachys silvatica* in schrägem Licht. (Nach R. SNOW 1947.)

sowie von *Fittonia verschaffeltii* bei Seitenbeleuchtung senkrecht zur Mittelrippe beobachtet. In diesem Fall senkt sich die lichtzugekehrte Längshälfte, während die abgekehrte Hälfte sich hochbiegt (Abb. 15).

Die geschilderten Spreitenbewegungen ähneln weitgehend dem Verhalten der Lebermoosthalli bei schräg longitudinaler Bestrahlung in nicht zu feuchter Luft (FRANK 1870, SACHS 1879). Werden horizontal wachsende Thalluslappen von *Marchantia* oder *Fegatella* schräg von oben beleuchtet, so führen sie Wachstumsbewegungen aus, deren Sinn wieder durch die Einfallsrichtung des Lichtes bestimmt wird. Fällt das Licht schräg *von hinten* auf die Thallusspitze, so krümmt sich der freie Lappen dorsokonkav hoch, bis er etwa transversal zum Lichteinfall steht. Wird der Thalluslappen dagegen schräg *von vorn* belichtet, so preßt er sich gegen die Unterlage; steht er frei, so biegt er sich dorsokonvex nach unten.

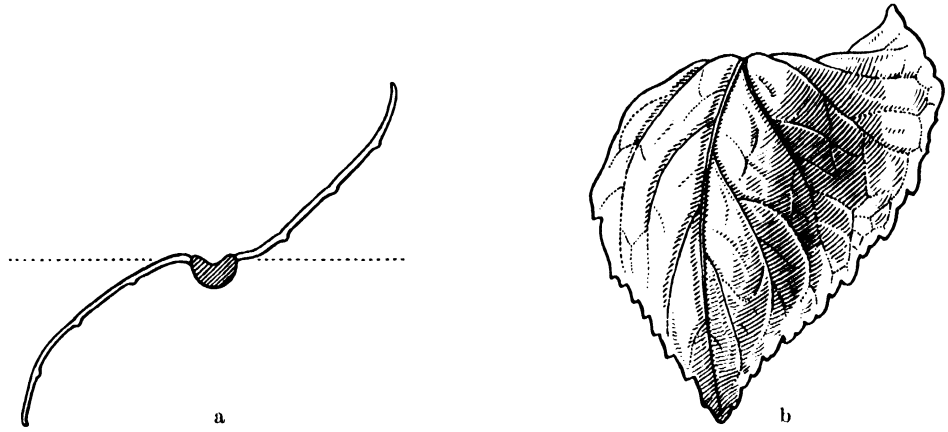


Abb. 15a u. b. *Plectranthus fruticosus*. Krümmung der Blattspreite bei lateraler Beleuchtung von links. a Schematischer Blattquerschnitt; b Vorderansicht des gekrümmten Blattes. (Nach RAYDT 1925.)

Wir begegnen hier also ebenso wie bei den vorher besprochenen Spreitenbewegungen der höheren Pflanzen der unerwarteten Situation, daß der Sinn der induzierten Krümmungen scheinbar nicht vom Helligkeits*abfall*, sondern von der Licht*richtung* bestimmt wird. Der Problematik dieses Phänomens war sich bereits FRANK bewußt. Er suchte eine Erklärung in der Polarität des ganzen Organs und seiner Elementarteile. Infolgedessen würde „sozusagen jedes kleinste Hautstückchen wissen, wo Vorne und Hinten, Spitze und Basis, Rechts und Links ist. Unter Annahme einer solchen Polarität der Zellmembranen wird es nun möglich, die verschiedenen Wachstumsprozesse als gesetzmäßige Folgen bestimmter Durchleuchtungsrichtungen ... darzustellen" (*l. c.*, S. 80).

a) Die Sachssche Theorie.

Auf ein anderes Polaritätsprinzip führte SACHS (1879, 1882) das plagiotrope Verhalten aller streng dorsiventralen Pflanzenteile zurück. Er stellte sich das flächenförmige Organ so vor, als ob es „aus vielen Tausenden winzig kleiner Keimpflänzchen, welche seitlich miteinander verbunden sind, bestände oder mit anderen Worten, der ganze plagiotrope Flachsproß besteht im Grunde aus lauter orthotropen Elementen, die aber flächenförmig zusammengeordnet sind" (SACHS 1882, S. 869). Zur Illustration dieser letzteren Möglichkeit wird oft das Verhalten der Assimilationsfäden in den Luftkammern der Lebermoose angeführt, die sich bei schräger Dorsalbeleuchtung des Thallus tatsächlich wie orthotrope Organe parallel zur Lichtrichtung einstellen (Abb. 16), oder auch die entsprechende Wuchsform der Palisadenzellen in den Blättern mancher Araceen und Begoniaceen bei schrägem Lichteinfall (Abb. 17) (LIESE 1923). Allerdings fehlt diesen Elementen die von SACHS vorausgesetzte Sproß-Wurzel-Polarität. Statt dessen

postulieren DU BUY und NUERNBERGK (1932) bei ihrer Kritik der Sachsschen Hypothese als Bedingung einer dorsokonkaven Flächenkrümmung eine basale Dickenzunahme der Elementarteilchen und beurteilen, weil eine solche bisher nicht beobachtet werden konnte, die ganze Vorstellung sehr skeptisch.

Nun darf aber bei einer Diskussion des Sachsschen Gedankens ein wichtiger Faktor nicht übersehen werden: die Notwendigkeit eines Stützpunkts für das reagierende System. Stehen die fraglichen Elementarorgane frei (wie die Assimilatoren im Lebermoosthallus) oder sind die Bewegungswiderstände symmetrisch verteilt (wie in den von LIESE studierten Palisadenschichten), dann kann es nur zu einer Schiefstellung der einzelnen Elemente kommen, nicht aber zu einer Krümmung des ganzen Organs

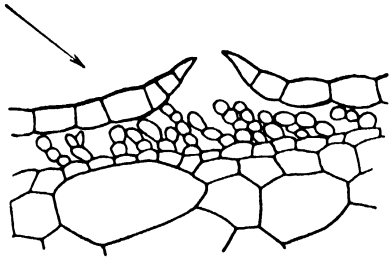


Abb. 16. *Lunularia cruciata*. Phototropische Einstellung der Assimilatoren bei seitlicher Beleuchtung des Thallus. (Nach J. LIESE 1923.)

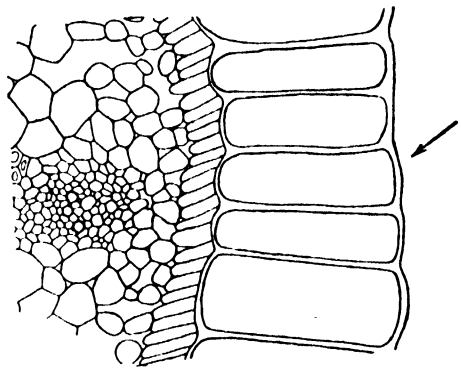


Abb. 17. *Begonia maculata*. „Phototropische" Ausrichtung der Palisadenzellen bei schräger Beleuchtung der Spreite. (Nach J. LIESE 1923.)

(vgl. DU BUY und NUERNBERGK 1932, S. 426). Ist das System dagegen an einer Stelle mechanisch fixiert, so wird die Bewegungsfreiheit der einzelnen Elemente nach dieser Richtung hin eingeschränkt. Liegt der Stützpunkt an dem der Lichtquelle abgekehrten Rande der Organfläche, so muß die positiv phototropische Krümmungstendenz der oberen Hälfte der Einzelelemente die Oberseite des ganzen Organs dehnen, während die negativ phototropische Tendenz der basalen Teile die untere Organseite komprimieren wird. Die Folge einer solchen antagonistischen Deformation wäre eine Abwärtskrümmung des ganzen Thallus oder Blattes. Befindet sich der Stützpunkt dagegen an dem der Lichtquelle zugekehrten Rande der Organfläche, so ist mit einer Dehnung seiner Unterseite und einer Verkürzung seiner Oberseite zu rechnen und, als deren Folge, mit einer Aufwärtskrümmung des freien Teils des Organs. Wie bereits geschildert, verhalten sich die meisten reaktionsfähigen Blattspreiten und Thalli im einseitigen Licht tatsächlich dieser Voraussetzung entsprechend (vgl. Abb. 14).

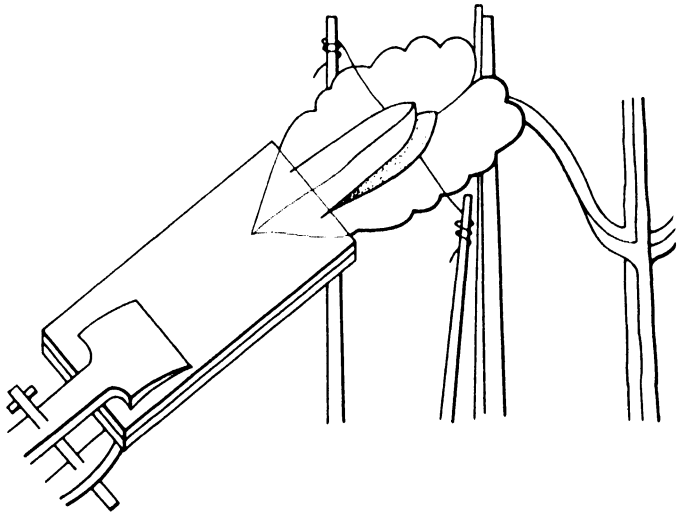


Abb. 18. Schema des Versuchs von SNOW. Aus dem Blatt von *Stachys silvatica* ist eine mediane Zunge herausgeschnitten. Spitze und Basis des operierten Blattes sind fixiert. (Nach R. SNOW 1947.)

b) Der Versuch von SNOW.

Nun hat aber SNOW (1947) neuerdings zur kritischen Überprüfung der Sachsschen Hypothese einen einfachen Versuch ersonnen, dessen Ergebnis deren Allgemeingültigkeit ernsthaft in Frage stellt. Er schnitt aus der Mitte des Blattes von

Stachys silvatica einen zungenförmigen Streifen heraus, dessen Basis mit dem apikalen Ende der Spreite verbunden blieb (Abb. 18). Wird nun ein solcher Streifen von der Blattspitze her beleuchtet, so sollte er sich wegen der Verlegung des Stützpunktes nach vorn aufwärts krümmen. Tatsächlich krümmte er sich aber wie die intakte Spreite nach unten. Auch bei Beleuchtung des präparierten Blattes von der Stielseite her verhielt sich die Zunge so, als wäre ihr Stützpunkt nicht verlegt worden: sie krümmte sich diesmal nach oben.

Sollte sich dieses eindrucksvolle Ergebnis bestätigen, so wäre der Sachsschen Vorstellung ihre Grundlage weitgehend entzogen. Man müßte dann den Frankschen Gedanken einer longitudinalen Polarität wieder aufgreifen und annehmen, daß in plagiotropen Organen die dorsale und ventrale Hälfte zu Lichtwachstumsreaktionen befähigt sind, deren Sinn von der Richtung des Lichteinfalls bestimmt wird. In den besprochenen Fällen müßte also senkrecht von oben sowie schräg basipetal auf die Oberseite einwirkende Strahlung eine Wachstumsförderung, schräg akropetal einfallendes Licht dagegen eine Wachstumshemmung der Organoberhälfte hervorrufen. Verläßliche Untersuchungen an Blättern zur Analyse dieser Verhältnisse liegen jedoch noch nicht vor.

III. Panphotometrische Blätter, Kompaßpflanzen.

Während die bisher besprochenen Bewegungen zu einer mit dem Stande der Sonne variierenden Orientierung der Spreite führen, kommt es beim Erlöschen des Wachstums, besonders wenn Turgormechanismen fehlen, schließlich zur Einstellung des ganzen Blattes in eine „fixe Lichtlage". Diese läßt dann gelegentlich keine Beziehung mehr zur Lichtverteilung am Standort erkennen: aphotometrische Blätter. Häufiger wird jedoch eine Lage erreicht, in der die Spreite senkrecht zum stärksten diffusen Lichteinfall während des Tages steht: euphotometrische Orientierung. Oder aber die Spreite nimmt eine Endstellung ein, in der sie das Maximum der gesamten Tageseinstrahlung aufnehmen kann: panphotometrische Orientierung (Wiesner 1907, 1911). In seiner vollkommensten Form finden wir diesen Typus bei den sog. „Kompaßpflanzen" (Stahl 1881), die ihre vertikal stehenden Blätter an offenen Standorten mehr oder weniger genau in die Nord-Südrichtung, seltener in die Ost-Westrichtung einstellen. Die bekanntesten Beispiele sind die Compositen *Lactuca scariola* und *Silphium laciniatum*, von denen vor allem die erstere Gattung genauer untersucht worden ist (Dolk 1931). Wächst eine *Lactuca scariola*-Pflanze an einem offenen, sonnigen Standort, so stehen alle ihre Blätter vertikal nach oben und mit ihren Spreiten recht genau in die Nord-Südrichtung eingestellt (Abb. 19). Diese Orientierung wird an der Ost- und Westflanke durch eine einfache basale Aufbiegung des Blattgrundes verursacht; bei den an der Nord- und Südflanke entspringenden Blättern muß sich der Blattgrund dazu um 90° tordieren. Diese Einstellung kommt nach Dolk folgendermaßen zustande: Sämtliche Blätter der Pflanze haben die Tendenz, ihre Lamina senkrecht zum maximalen Lichteinfall einzustellen. Andererseits besitzen sie aber auch eine autonome Tendenz zu einer Torsion ihres Blattgrundes, die die Spreite in die Profilstellung überführt. Nun ist in allen Breiten bis zu 60° die Sonnenstrahlung vom Frühling bis zum Sommer im Tagesmittel in der Ost-Westebene stärker als in der Nord-Südebene. Daher werden die Blätter der Nord- und Südflanke durch ihre autonome Torsion in die Stellung optimalen Lichtgenusses übergeführt und in dieser durch den transversalen Phototropismus festgehalten. Bei den Blättern der Ost- und Westflanke dagegen wird die Torsion durch das einfallende Licht

verhindert, die Spreiten führen hier eine einfache phototropische Krümmung aus, die auch sie senkrecht zur maximalen Strahlung einstellt.

Für die Richtigkeit dieser Darstellung sprechen folgende Beobachtungen: Wird das Ost- und Westlicht durch Schirme abgehalten, so stellen sich sämtliche Blätter in die Ost-Westebene ein. Dagegen kommt es bei Abschirmung des Südlichts zur selben Nord-Südorientierung der Spreiten wie bei der unbeschatteten

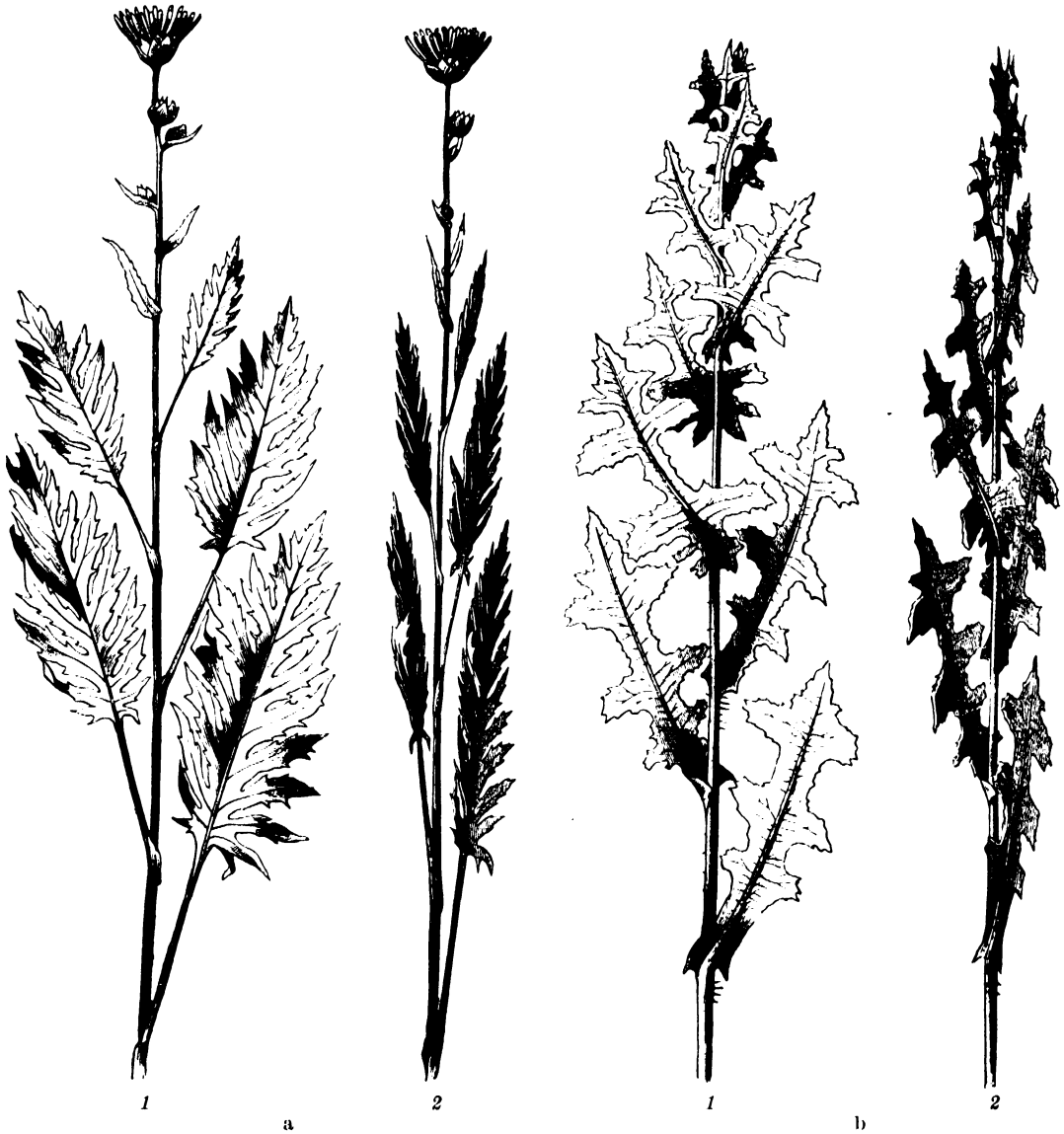


Abb. 19a u. b. Kompaßpflanzen. a *Silphium laciniatum*; b *Lactuca scariola*. *1* Ansicht von Osten; *2* Ansicht von Süden. (Nach KERNER v. MARILAUN 1887.)

Pflanze. Schließlich läßt sich die Scheitelstellung durch Belichtung von oben völlig verhindern, alle Blätter stellen sich nunmehr *ohne* Torsion horizontal, also transversal zum Lichteinfall ein.

DOLKs Analyse des Verhaltens von *Lactuca scariola* zeigt deutlich, daß die „Kompaß"stellung hier keineswegs als eine Fluchtreaktion vor der schädlich starken Südstrahlung aufzufassen ist, sondern als eine aktive Einstellung der Blätter in die Richtung des maximalen Lichtgenusses.

Anders verhalten sich nach STOCKER (1926) die Blätter der Kompaßpflanze *Erodium arborescens* der ägyptischen Wadis. Sie sollen vorzugsweise ost-westlich

ausgerichtet sein, was den Vorteil hätte, daß das in diesen niederen Breiten schon sehr starke Morgen- und Nachmittagslicht von den Blattflächen vermieden würde. Andererseits steht dort die Mittagssonne bereits so steil, daß auch sie nur den Rand der vertikal orientierten Spreite treffen kann.

Die Richtigkeit dieser Beobachtung wurde allerdings von Seybold (1929) bestritten, der bei einer Nachuntersuchung der Erodien am gleichen Standort neben Ost-Westorientierung auch Nord-Südstellung und selbst ungerichteten Rosettenwuchs antraf.

Eine andere Erscheinungsform des Kompaßwuchses fand Huber (1934) bei freistehend und windgeschützt wachsenden Exemplaren von *Aster linosyris*. Die äquifacialen Blätter dieser Composite neigen an sonnigen Standorten sämtlich nach Süden zusammen und stellen sich dabei hochkant in die Richtung der mittäglichen Sonnenhöhe ein. Huber schlägt für diese Wuchsform die Bezeichnung „Gnomon"-Pflanzen vor. Eine Analyse des hier wirksamen Orientierungsmechanismus steht noch aus.

Schließlich sei noch eine interessante Beobachtung von Erman (1926) erwähnt, nach der auch isofaciale Monokotylenblätter Kompaßstellung einnehmen können. Sonnenexemplare von *Iris pseudacorus* stellen ihre Blätter an offenen Standorten vornehmlich in die Nord-Südrichtung ein. Werden die Pflanzen mit ihren Rhizomen ausgehoben und in anderer Orientierung wieder eingesetzt, so kommt es in vielen Fällen nach mehreren Tagen zu einer Torsion, die die Spreiten wieder annähernd in die Nord-Südstellung zurückführt. Die Bewegung wird von der chlorophyllärmeren Basalzone des Blattes ausgeführt, die selbst häufig beschattet ist. Erman vermutet daher, daß der chlorophyllreiche und stets dem Licht ausgesetzte isofaciale obere Blatteil als Perzeptionsorgan für die Lichtrichtung fungiert. Der Mechanismus der Torsion ist jedoch noch ungeklärt.

Literatur.

Ambronn, H.: Über heliotropische und geotropische Torsionen. Ber. dtsch. bot. Ges. **2**, 183—190 (1884). — Arslan, N.: Studies on the reversibility of the turgor reactions in the pulvini of *Phaseolus multiflorus*. Rev. Fac. Sci. Istanbul, Ser. B **19**, 131—167 (1954).

Ball, N. G.: Phototropic movements of leaves. The functions of the lamina and the petiole with regard to the perception of the stimulus. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S. **17**, 281—286 (1923). — Blaauw, A. H.: Licht und Wachstum. III. Med. Landbouwhoogesch. **15**, 89—204 (1918). — Blaauw-Jansen, G.: On the light-induced transformation of chlorophyllide into a growth inhibiting substance. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C **57**, 498—506 (1954). — Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole and V. K. Toole: A reversible photoreaction controlling seed germination. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **38**, 662—666 (1952). — Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, E. H. Toole and V. K. Toole: Action of light on lettuce-seed germination. Bot. Gaz. **115**, 205—225 (1954). — Bose, J. Ch.: The nervous mechanism of plants. London 1926. — Brauner, L.: Phototropismus und Lichtturgorreaktion. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 59—65 (1924). — Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jb. wiss. Bot. **64**, 770—821 (1925). — Untersuchungen über die phototropischen Reaktionen des Primärgelenks von *Phaseolus multiflorus* in weißem und in farbigem Licht. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B **13**, 211—267 (1948). — Brauner, L., u. M. Brauner: Untersuchungen über den Mechanismus der phototropischen Reaktion der Blattfiedern von *Robinia pseudacacia*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B **12**, 35—79 (1947). — Brauner, L., and N. Arslan: Experiments on the auxin reactions of the pulvinus of *Phaseolus multiflorus*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B **16**, 257—300 (1951). — Brauner, L., u. Y. Vardar: Über die Funktion der Lamina bei der phototropischen und geotropischen Reaktion des *Tropaeolum*-Blattes. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B **15**, 269—299 (1950). — Brauner, M.: Untersuchungen über die Lichtturgorreaktionen des Primärblattgelenkes von *Phaseolus multiflorus*. Planta (Berl.) **18**, 288—337 (1932). — Burkholder, P. R., and R. Pratt: Leaf-movements of *Mimosa pudica* in relation to light. Amer. J. Bot. **23**, 46—52 (1936).

Darwin, Ch.: The power of movement in plants. London 1880. — Denecke, W.: Untersuchungen über den Phototropismus von Laubblättern. Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg

6, 71—126 (1924). — DOLK, E. H.: The movements of the leaves of the compass-plant *Lactuca scariola*. Amer. J. Bot. **18**, 195—204 (1931). — DU BUY, H. G., u. E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. Erg. Biol. **9**, 358—544 (1932).

ERMAN, C.: Über Lichtorientierungen bei *Iris*-Blättern. Bot. Not. (Lund) **1926**, 45—68 (1926).

FERRI, M. G., and L. V. DE CAMARGO: Influence of growth substances on the movement of the pulvinus of the primary leaves of bean plants. An. Acad. brasil. Ci. **22**, 161—170 (1950). — FRANK, A. B.: Die natürlich wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig 1870.

GUTTENBERG, H. v., u. L. KRÖPELIN: Über den Einfluß des Heteroauxins auf das Laminargelenk von *Phaseolus coccineus*. Planta (Berl.) **35**, 257—280 (1947).

HABERLANDT, G.: Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. — HEILBRONN, A.: Beiträge zum Epinastie-Problem. I. Ber. dtsch. bot. Ges. **41**, (33)—(41) (1923). — HUBER, B.: *Aster linosyris*, ein neuer Typus der Kompaßpflanzen (Gnomonpflanzen). Flora (Jena), N. F. **29**, 113—119 (1934).

JONES, W. N.: Observations on the response of leaves of *Limnanthemum* and *Tropaeolum* to light and gravity. Ann. of Bot., N. S. **2**, 819—825 (1938).

KNIEP, H.: Über die Lichtperzeption der Laubblätter. Biol. Zbl. **27**, 97—106, 129—142 (1907). — KRABBE, G.: Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jb. wiss. Bot. **20**, 211—260 (1889).

LEPESCHKIN, W. W.: Zur Analyse des Turgordrucks der Gewebe, seine Variationen und der Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 475—492 (1934). — LIESE, J.: Über den Einfluß der Lichtrichtung auf die Orientierung der Assimilationszellen. Beitr. allg. Bot. **2**, 323—362 (1922). — LIVERMAN, J. L., and J. BONNER: The interaction of auxin and light in the growth responses of plants. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 905—916 (1953).

MEYLAN, S.: Le parahéliotropism. Mém. Soc. vaud. Sci. natur. **2**, 165—313 (1926).

NORDHAUSEN, M.: Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite. Z. Bot. **2**, 465—506 (1910).

PRINGSHEIM, E. G.: Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. Flora (Jena), N. F. **26**, 61—110 (1931).

RAWITSCHER, F.: Der Geotropismus der Pflanzen. Jena 1932. — RAYDT, G.: Über die Bewegungen euphotometrischer Blätter. Jb. wiss. Bot. **64**, 731—769 (1925). — ROTHERT, W.: Über Heliotropismus. Beitr. Biol. Pflanz. **7**, 1—212 (1894).

SACHS, J.: Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 226—285 (1879). — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. — SCHWENDENER, S.: Über die Formveränderung eines cylindrischen Organs in Folge ungleicher Längenzunahme dreier, ursprünglich longitudinal gestellter Zonen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin, Physik.-math. Kl. **12**, 172—175 (1898). — SEYBOLD, A.: Untersuchungen über die Transpirationswiderstände und über die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. Planta (Berl.) **9**, 270—314 (1929). — SIERP, H.: Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jb. wiss. Bot. **55**, 343—408 (1915). — SNOW, R.: A test of Sachs's theory of the plagiotropism of laminae. New Phytologist **46**, 258—261 (1947). — On the interpretation of geostrophic and auxin torsions. New Phytologist **49**, 245—254 (1950). — STAHL, E.: Über sogenannte Kompaßpflanzen. Jena. Z. Naturwiss. **15**, 381—389 (1881). — STOCKER, O.: Über transversale Kompaßpflanzen. Flora (Jena), N. F. **20**, 371—376 (1926).

TODD, G. W., and A. W. GALSTON: A porphyrin pigment from photosensitive nonchlorophyllous plant tissue. Plant Physiol. **29**, 311—318 (1954).

VÖCHTING, H.: Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Ztg **46**, 501—514, 517—527, 533—541, 549—560 (1888).

WAGER, H.: The perception of light in plants. Ann. of Bot. **23**, 459—489 (1909). — WIESNER, J. v.: Der Lichtgenuß der Pflanze. Leipzig 1907. — Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **120**, 119—178 (1911).

YIN, H. C.: Diaphototropic movement of the leaves of *Malva neglecta*. Amer. J. Bot. **25**, 1—6 (1938). — Studies on the nyctinastic movement of the leaves of *Carica papaya*. Amer. J. Bot. **28**, 250—261 (1941).

ZIMMERMANN, W.: Die Schlafbewegungen der Laubblätter. Tübinger naturwiss. Abh. **1929**, H. 12, 16—36. — ZEYBEK, N.: Untersuchungen über den Mechanismus von artifiziell ausgelösten Wachstumstorsionen an *Helianthus annuus*-Hypokotylen. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Ser. B **22**, 1—44 (1957).

Phototropism of stems, roots and coleoptiles.

By

Arthur W. Galston.

With 30 figures.

I. Introduction.

Cylindrical plant organs placed in a gradient of visible light energy generally react by growing toward or away from the brighter light (Fig. 1). Such bending or curvature, due to unequal growth rates on the two sides of the differentially illuminated organ, is referred to as phototropism. While the basic phenomenon must have been familiar to botanists and laymen throughout the ages, it was first subjected to searching inquiry in the late 17th century, and the analytic interpretation of the mechanism by which curvature is produced has been restricted to the last seventy-five years. The earlier work, which cannot, for reasons of space, concern us here, is well reviewed by WIESNER (1881), SACHS (1890), PRINGSHEIM (1912) and BOYSEN-JENSEN (1936).

The modern era in research on phototropism was ushered in by the elegant experiments of CHARLES and FRANCIS DARWIN, described in "The Power of Movement in Plants" (1881). As is by now widely known, DARWIN was able to show that the tip of a grass coleoptile (Fig. 2) is able to perceive very weak unilateral light, and then somehow to transmit an impulse down the coleoptile a distance of several millimeters to the region which curves. Darwin conceived of the transmission in chemical terms, which hypothesis led, in the hands of various experimenters, to the discovery of the auxins as regulators of plant growth (ROTHERT 1892, 1894; FITTING 1905, 1906; BOYSEN-JENSEN 1910, 1911, 1928; PÁAL 1914, 1918; SÖDING 1925; CHOLODNY 1924, 1926, 1927, 1928, 1932, 1933; WENT 1928). Knowledge of the auxins has, in turn, led to an elucidation of the mechanism of phototropic bending.

Since the historical aspects of phototropism from the time of Darwin to the mid 1930's have also been well reviewed (BOYSEN-JENSEN 1936; WENT and THIMANN 1937) no special attention will be paid to such work in this article. In addition, since several recent extensive reviews exist (VAN OVERBEEK 1939; GALSTON 1950; SCHRANK 1951; BRAUNER 1954; BÜNNING 1956; WENT 1956) no attempt will be made to cover the more recent literature completely. In general, reference will be made to the most recent, or most definitive article, in which information about older or less definitive work can be found. Emphasis will be placed on a synthesis of the data into as coherent a theory of the mechanism of phototropic behavior as is now possible.

II. The phenomenology of phototropism.

The basic data of phototropism are simple, but their interpretation is complicated and controversial. For this reason, it seems desirable to begin this review with a brief account of the phenomenology of phototropism. In this section, we shall attempt to list, as facts, those observations about which there seems little or

no doubt, and which serve as a basis for the understanding of the physiology of the process. Possible interpretations of these facts will be reserved for a later section.

1. In general, stems and other aerial portions of plants are positively phototropic, bending toward unilateral illumination, while roots and other subterranean

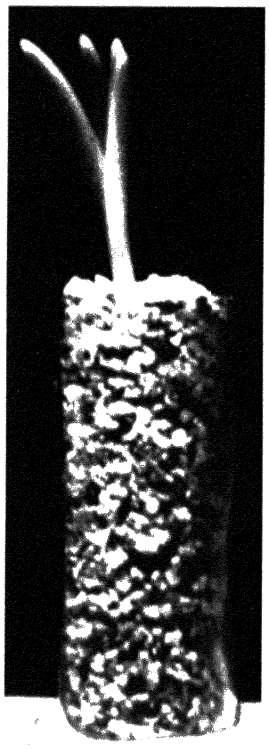
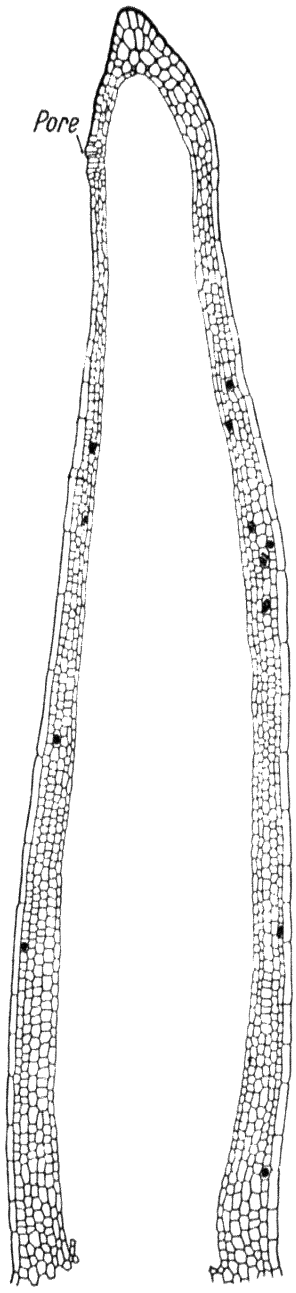


Fig. 1.



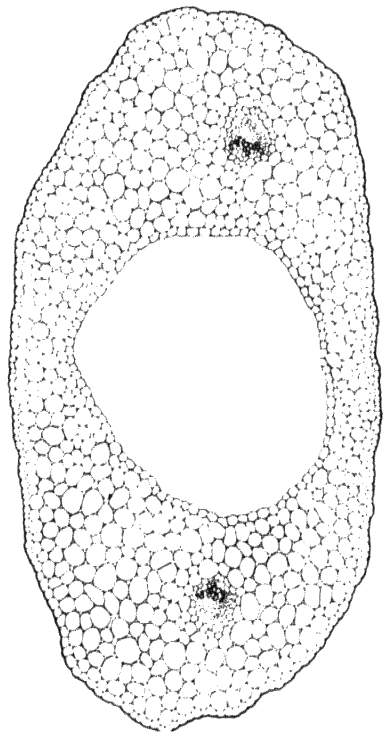


Fig. 2.

Fig. 1. Phototropic curvature of a corn coleoptile toward a unilateral source of light. Successive pictures were made at 30 minute intervals, starting with the unilateral light exposure. The light used for the photography was phototropically inactive. (Courtesy R. S. BANDURSKI.)

Fig. 2. Longitudinal and cross sections of a young *Avena* coleoptile. (From AVERY and BURKHOLDER 1936.)

organs are negatively phototropic, curving away from light. There are, however, many exceptions to this rule. It is well known that some tendrils and stems are negatively phototropic (KNIGHT 1812), that many roots are non-phototropic (HUBERT and FUNKE 1937), that some roots may be positively phototropic when very young and negatively phototropic when they are older (PILET 1952), that

apparently identical cells can respond to the same phototropic stimulus in opposite ways (MOHR 1956) and that a given organ, such as an *Avena* coleoptile, may be positively or negatively phototropic, depending on the incident intensity or total irradiance (DU BUY and NUERNBERGK 1932). With the *Avena* coleoptile, it appears that these are at least two separate positive curvatures, separated by a region of negative curvature, and followed by a region of decreased positive curvature. Experimentally, this means that low irradiances result in positive curvatures, intermediate irradiances in a negative curvature, high irradiances in another positive curvature, and still higher irradiances in a decreased positive curvature

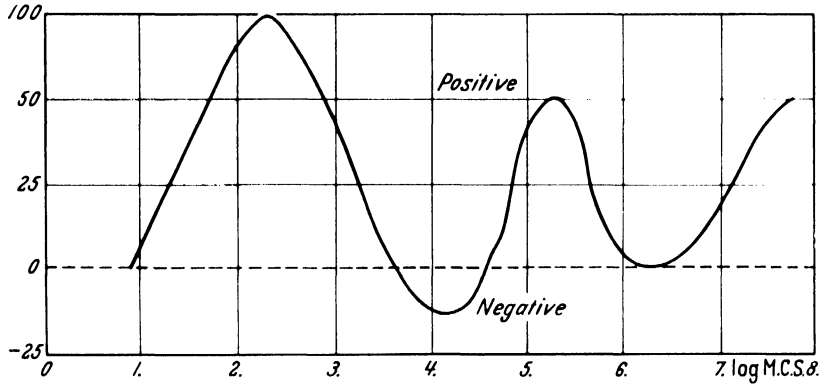


Fig. 3. A dose-response curve for the *Avena* coleoptile, exposed to the stated energies of blue light. Ordinate = angle of curvature; abscissa = log energy. (After DU BUY and NUERNBERGK 1934.)

(Fig. 3). BOYSEN-JENSEN (1936) has called attention to the fact that not all investigators find all the details of the DU BUY and NUERNBERGK curve. It is agreed, however (PRINGSHEIM 1909; CLARK 1913; ARISZ 1915; LUNDEGÅRDH 1922) that curvature increases with increasing energy up to about 100 MCS, then falls, then rises again.

2. Within certain restricted energy regions, such as the region of the first positive curvature of *Avena* coleoptiles, the curvature produced is dependent on the total energy impinging on the plant. Within very wide limits of intensity, the Bunsen-Roscoe reciprocity law, or law of photochemical equivalence, holds (FRÖSCHEL 1908, BLAAUW 1909).

$$I\,t = K$$

Table 1. *Constancy of energy required for elicitation of threshold phototropic response in Avena coleoptiles.* (After BLAAUW 1909; white light used.)

The minor variations in total irradiance required are regarded as insignificant.

Intensity (meter-candles)	Duration of illumination (sec.)	Total irradiance (meter-candle-seconds)	Intensity (meter-candles)	Duration of illumination (sec.)	Total irradiance (meter-candle-seconds)
0.00017	154,800	26.3	1.0998	25.	27.5
0.000439	46,800	20.6	3.02813	8.	24.2
0.000609	36,000	21.9	5.456	4.	21.8
0.000855	21,600	18.6	8.453	2.	16.9
0.001769	10,800	19.1	18.94	1.	18.9
0.002706	6,000	16,2	45.05	0.40	18.0
0.004773	3,600	17.2	308,7	0.08	24.7
0.01018	1,800	18.3	511.4	0.04	20.5
0.01640	1,200	19.7	1,255.	0.0182	22.8
0.0249	900	22.4	1,902.	0.01	19.0
0.0498	480	23.9	7,905.	0.00250	19.8
0.0896	240	21.6	13,094.	0.00125	16.4
0.6156	40.	24.8	26,520.	0.001	26.5

where I is intensity and t is time (Table 1). Half maximal first positive curvatures of the *Avena* coleoptile are elicited by about 30 ergs/cm² of blue light (GALSTON and BAKER 1949).

3. In the *Avena* coleoptile, and in certain stems and roots, the extreme apex is by far the most sensitive to light. In the *Avena* coleoptile, the region of greatest

Table 2a. *Relative sensitivity of various portions of the Avena coleoptile to unilateral light.* (After LANGE 1927.)

The data are expressed as the energy threshold (ET) in meter-candle-seconds, required for elicitation of curvature. The separate columns describe separate experiments.

Zone (μ)	ET	Zone (μ)	ET (MCS)	Zone (μ)	ET	Zone (μ)	ET
0– 50	124[1]	0– 100	47[1]	0–500	8	0–1000	5.3
50–100	70	100– 200	31				
		200– 300	35				
		300– 400	42				
		400 500	68	500 100	70		
		500 600	150				
		600 700	275				
		700 800	559				
		800 900	817				
		900–1000	1180				
				1000–1500	680		
				1500–2000	6290	1000–2000	570
						2000–3000	5590

[1] When this figure is corrected for the smaller area at the tip exposed to illumination, ET for the tip becomes smaller than of the area immediately behind it.

sensitivity has been localized to the upper 50 microns (LANGE 1927) which is clearly not much more than the diameter of a single epidermal cell. The further one moves away from the apex, the lower is the sensitivity (Table 2a). At a distance of 2 mm. from the tip, the sensitivity is down to 1/36,000 of the extreme

Table 2b. *Relative sensitivity of various portions of the Avena coleoptile to light.* (After SIERP and SEYBOLD 1926.)

The sensitivity figures given are the reciprocals of the energies required to elicit curvature.

Zone, mm. from tip	Relative sensitivity
0–0.5	33,948
0.5–1.0	564
1.0–1.5	34.7
1.5–2.0	8.42 24.2

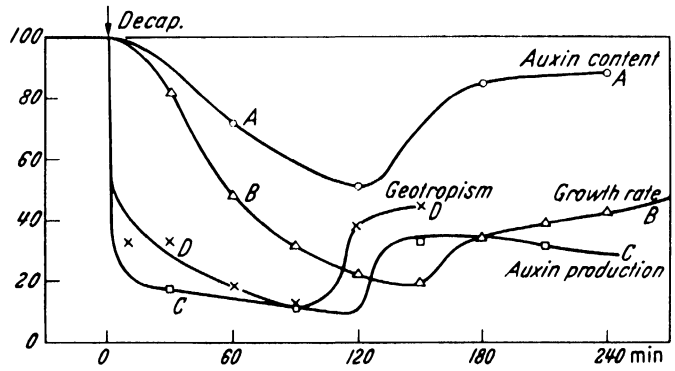


Fig. 4. Correlation between auxin production and tropic sensitivity in decapitated *Avena* coleoptiles. (After WENT 1942.)

apex (SIERP and SEYBOLD 1926) (Table 2b). Irradiation of the narrow side of the coleoptile elicits greater curvature than irradiation of the broad side (BRAUNER 1955).

Excision of the tip results in a sudden diminution in phototropic sensitivity (DOLK 1926; KOCH 1934). This is later overcome by the „regeneration of the physiological tip" (LI 1934; REINDERS 1934) which also restores auxin synthetic ability to the tip. Similar phenomena occur in *Raphanus* (VAN OVERBEEK 1932, 1933). WENT (1941) has shown that there exists a close relation between auxin *production* and both geotropic and phototropic sensitivity (Fig. 4). Growth

per se, on the other hand, is more closely related to auxin *content*. A similar situation seems to prevail in the sunflower, where the young leaves are effective both in light perception and in auxin synthesis (O'CONNOR 1938). It seems to be generally true that no matter what the organ, there is a good correlation between the locus of auxin *production* and the locus of phototropic sensitivity.

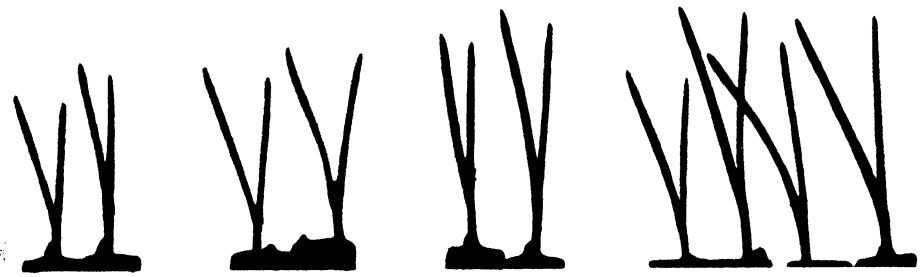


Fig. 5. The curvature elicited in *Avena* coleoptiles by unilaterally applied ultraviolet. Energy dose = 600 ergs/cm²; $\lambda = 280$ mμ. Pictures taken at intervals of 90 minutes. (After CURRY *et al.* 1956.)

4. Since light perception occurs at the extreme tip and the growth response occurs at least 1 cm away, conduction of some stimulus down the coleoptile is required. BOYSEN-JENSEN (1910) and later PURDY (1921) were able to show

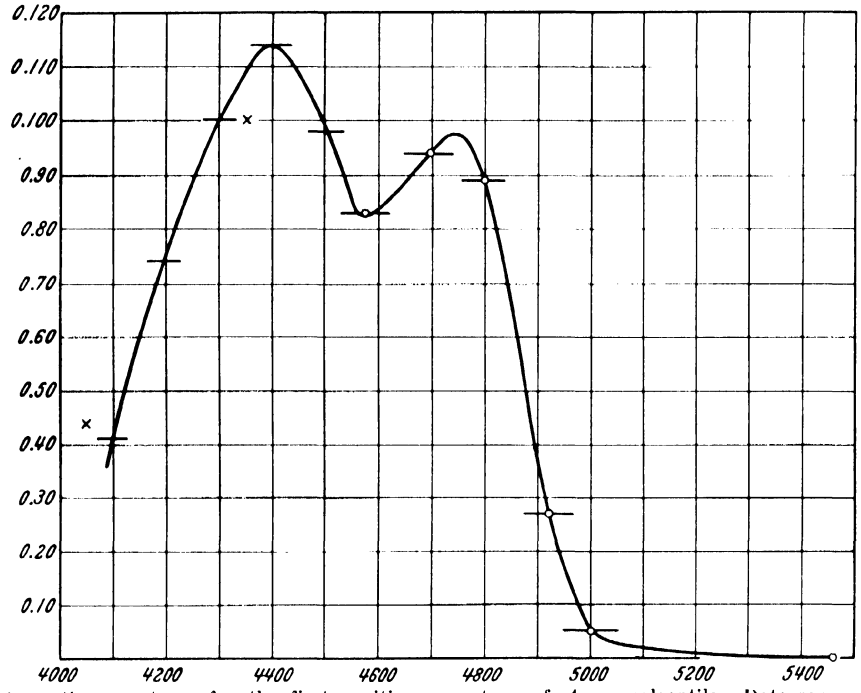


Fig. 6a. An action spectrum for the first positive curvature of *Avena* coleoptiles. Data represent relative efficiency of monochromatic light in overcoming effects of a Mazda bulb placed 180° from the monochromatic source. Ordinate = relative effectiveness; abscissa = λ in Å units. (After JOHNSTON 1934.)

clearly that curvature was inhibited by interruption of the shaded side by an incision and a mica barrier; no such inhibition of curvature resulted if the incision and barrier were placed on the lighted side. From this, one may deduce that the stimulus is transported mainly down the darkened side.

5. In the *Avena* coleoptile, and possibly in other organs, there is more than one region of sensitivity and probably more than one kind of phototropic reaction. For instance, irradiation of an *Avena* coleoptile with ultraviolet produces a sharp curvature at the base of the organ (Fig. 5) while the tip curvature results from much lower levels of energy in the visible (MILLS and SCHRANK

1954, CURRY *et al.* 1956). Since, in some cases, dose-response curves like that of Fig. 3 have been produced with polychromatic light, the possibility exists that the multiple-peaked nature of the dose-response curve is at least partly a result of the superposition of several simple curves representing different phototropic systems in the same organ.

Further evidence for the multiple nature of light receptor systems in the *Avena* coleoptile comes from the work of HAIG (1934a and b; 1935) who found, as had WENT (1926) previously, that both the tip and the base are light sensitive. The tip response is slow but extremely sensitive to low irradiances; the base response is faster but requires higher irradiances. Most interesting is the fact that the action spectra for the two regions appear to differ quite appreciably, indicating the operation of different photoreceptors (see below).

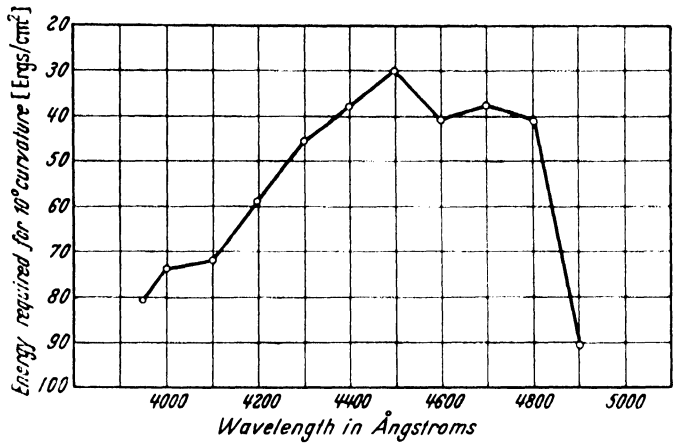


Fig. 6b. An action spectrum for the first positive curvature of *Avena* coleoptiles. Monochromatic light uni-laterally applied. Data represent energy required for a standard curvature. (After GALSTON and BAKER 1949.)

6. For the sensitive tip reaction of *Avena* coleoptiles, in the region of the first positive curvature, the short wavelengths of visible light are the most effective

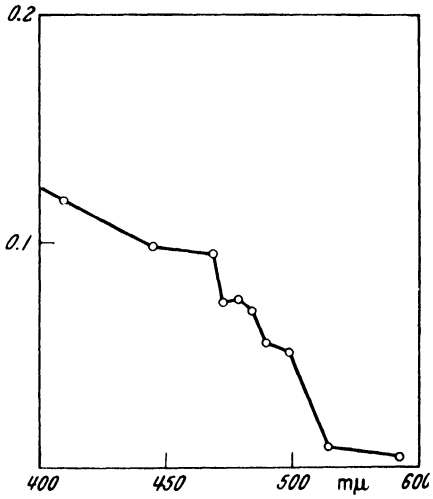


Fig. 7a. Action spectrum for the base reaction of *Avena* coleoptiles in the visible. (After HAIG 1934.)



Fig. 7b. Absorption spectra of chloroform extracts of tip and base of the *Avena* coleoptile. Solid line = tip; dotted line = base. (After BÜNNING 1955.)

in producing phototropic curvature, wavelengths longer than about 520 mμ being in most instances totally ineffective. Action spectra for the first positive *Avena* coleoptile curvature have been produced (JOHNSTON 1934; HAIG 1934; GALSTON and Baker 1949), showing maxima at about 440 and 480 mμ, a trough at about 460 mμ, and a "cut-off point" at about 520 mμ (Fig. 6a and b). Absorption in this region could be effected by a carotenoid, a riboflavin-type molecule, or other types of yellow pigments.

The action spectrum for the base reaction, as found by HAIG (1934), is appreciably different (Fig. 7a), showing constantly increasing action with decreasing

wavelength. Extracts of the tip and base regions of the coleoptile (BÜNNING 1955) also show some differences (Fig. 7b). In general it may be seen that the absorption spectrum of a chloroform extract of the tip resembles the action spectrum for the tip reaction, and the absorption spectrum of a similar extract of the base resembles the action spectrum of the base reaction. The nature of the photoreceptor will be examined at greater length later in this review.

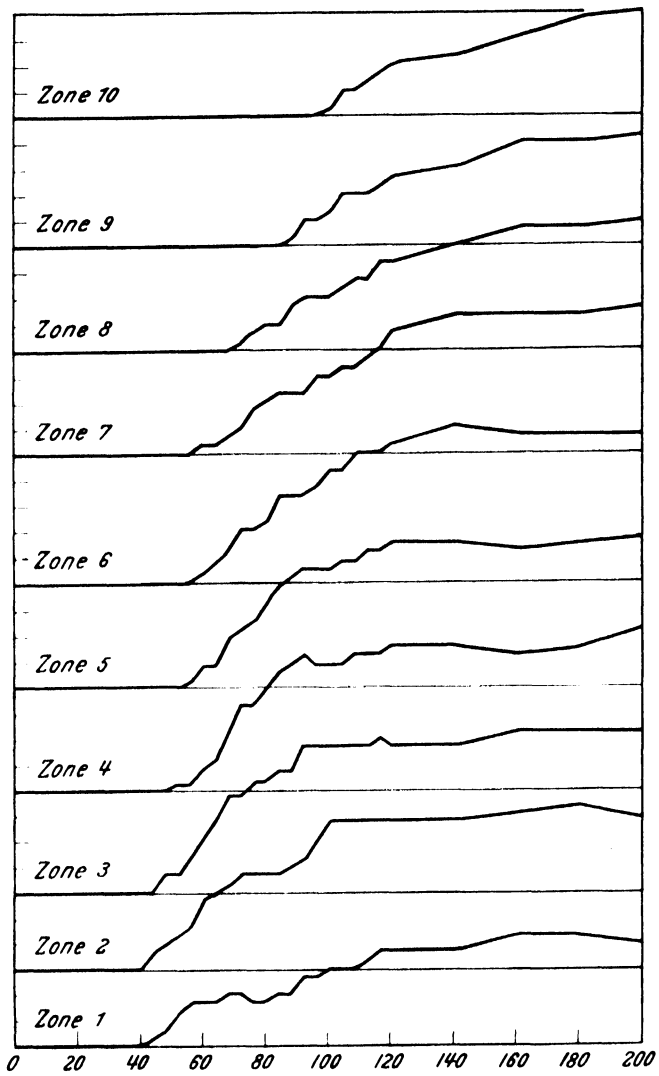


Fig. 8. Progression of curvature down the *Avena* coleoptile. Unilateral white light given at time 0 (50 MC × 10 sec). Zone 1 is the tip; zone 10 is the base. Ordinate = displacement; abscissa = time in minutes. (After DOLK 1929.)

There have been occasional reports of the phototropic efficacy of red light (ZOLLIKOFER 1920; BACHMANN and BERGANN 1930; ATKINS 1936; BÜNNING 1937; MANTEN 1948, MOHR 1956). In general, these have not been intensively studied, so that the significance of red light action in some instances and not in others cannot be properly evaluated.

In at least one case, however, it appears that the effect of red light in eliciting curvature is indirect, and not properly part of the phototropic mechanism. Working with the blue-green alga *Tolypothrix*, which requires several days of unilateral irradiation for curvature to occur, MANTEN (1948) found orange light to be effective in causing curvature of the trichomes, if the trichomes were also supplied with blue light. He interprets this as being due to the photosynthetic activity of orange light. Since, in these long-time experiments, the differential growth required for curvature could be prevented by an absence of substrate for growth, photosynthetically active orange light could make growth and curvature possible by supplying such substrates. The simultaneously applied blue light could then be effective in eliciting curvature.

7. The curvature of the *Avena* coleoptile is due to differential growth of the near and far sides of the organ (WENT 1928b). In the region of the first positive curvature, the curvature proceeds downward as a wave from just behind the tip to the base of the coleoptile in about one hour (Fig. 8) (DOLK 1929). The average rate of growth of the coleoptile during curvature is unaffected, the curvature resulting from a slowing down of the growth of the "light" side and a speeding up of the growth of the "dark" side (CHOLODNY 1930).

It is, of course, also known that symmetrical illumination of an *Avena* coleoptile results in a retardation of growth, followed by an overcompensation, the net result being an unaltered growth rate (Blaauw 1919; Went 1925) (Fig. 9). The question arises: is the light growth reaction (*i.e.*, the inhibition of growth by light) sufficient to explain phototropic curvature? This had been proposed by Blaauw (1919) in a paper presumably laying to rest for all time the problem of phototropism. Nonetheless, Pisek (1928) by unilateral illumination of some coleoptiles (light side = 80 MCS, dark side = 2.5 MCS) and symmetrical illumination of other coleoptiles (80 MCS and 2.5 MCS, respectively) was able to show that light-growth reactions are too small by a factor of four to account for the observed curvatures (Table 3). These results were supported by Beyer (1927), Boysen-Jensen (1928); Bergann (1930); Cholodny (1931) and Li (1934).

A very strong light-growth reaction has also been observed in *Raphanus* seedlings (van Overbeek 1933) and in excised epicotyl sections of etiolated peas (Galston and Hand 1949). In neither instance were the authors able to explain the inhibition in terms of auxin content, auxin destruction, or auxin transport. They were forced to conclude that light somehow alters the response of tissue to auxin. Thorning (1955) found the action spectrum for the light-growth reaction of *Avena* coleoptile to resemble that for phototropism. Despite this resemblance, the data mentioned above force one to the belief that there is more to phototropism than a light-growth reaction, and that the theory championed by Blaauw is untenable. The substitute Cholodny-Went theory, based on transverse auxin asymmetry, is now generally believed.

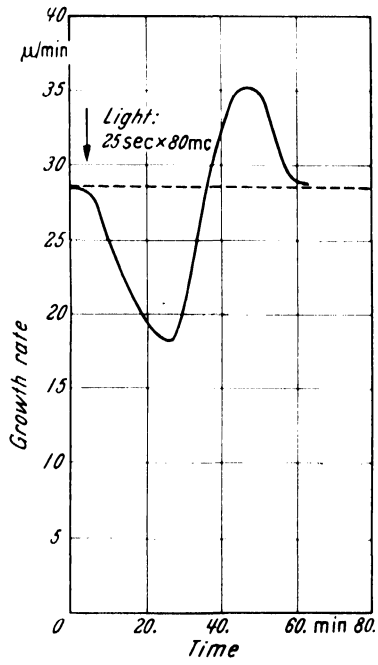


Fig. 9. The light-growth reaction of the *Avena* coleoptile. Ordinate = growth rate; abscissa = time after exposure to light. (After Went 1925.)

8. Within the asymmetrically illuminated coleoptile, there exists a light gradient, which may apparently vary from about 1.5:1 to about 35:1 (ratio of light on illuminated:unilluminated side) depending on the region of the coleoptile, the plane of incidence of light, the presence or absence of the leaf, and the

Table 3. *Effects of light on growth and curvature in the Avena coleoptile.* (After Pisek 1928, and Boysen-Jensen 1936.)

The data represent growth differences between different coleoptiles subjected to two different light intensities, and between the light and dark sides of single coleoptiles, having approximately the same light intensities as the separately illuminated coleoptiles.

	Difference in growth (mm)		
	After 1 hr.	After 2 hr.	After 3 hr.
Light growth reactions (2.5 MC – 80 MC) of separate coleoptiles	7.8	15.9	19.6
Growth of convex – growth of concave side of a unilaterally illuminated coleoptile	22.1	67	83

intensity and wavelength of light employed (Lundegårdh 1922; van Dillewijn 1927; Nuernbergk 1927; Bergann 1930; DuBuy 1934). For the tip region of the *Avena* coleoptile and blue light intense enough to produce a maximum first

positive curvature the ratio is about 4:1 (NUERNBERGK 1927). Measures such as infiltration with water, which decrease this ratio, also decrease the curvatures induced.

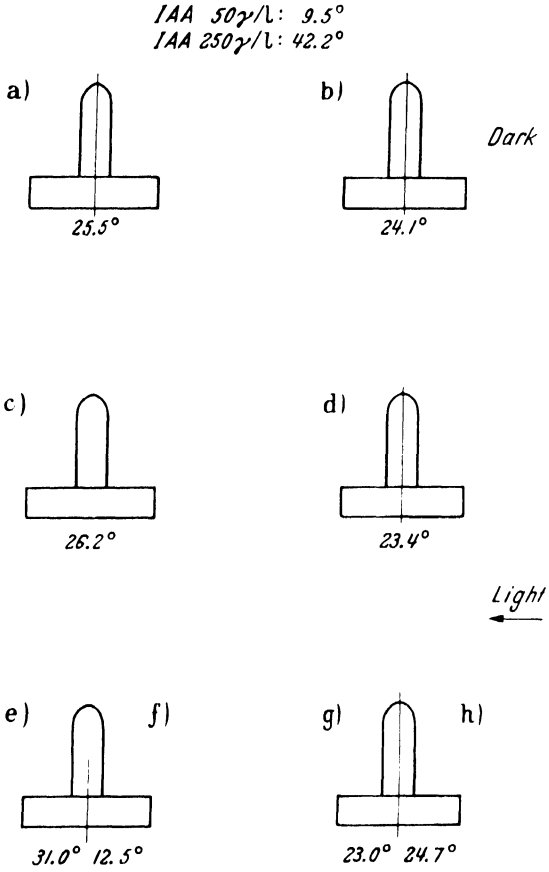


Fig. 10a–h. The effect of barrier insertion on the asymmetric auxin distribution in *Avena* coleoptiles. Standard curvatures listed above. (After BRIGGS *et al.* 1957.)

9. Curvature is maximal only if there is physical continuity between the illuminated and shaded side of the coleoptile. Insertion of a barrier between the illuminated and darkened sides in the region of maximum light sensitivity greatly decreases or completely negates the curvature (BOYSEN-JENSEN and NIELSEN 1925; BOYSEN-JENSEN 1928; BRIGGS *et al.* 1957; BRAUNER 1957).

10. There is a strong correlation between the growth effects of unilateral illumination and the amount of auxin which can be collected by diffusion from the separate halves of a coleoptile. Thus, the darkened half, which grows faster than the control (unirradiated) also yields more auxin; the illuminated half, which grows more slowly, has less auxin (WENT 1928). In general, the total amount of auxin released by a coleoptile tip is not greatly affected by pre-illumination, only its distribution being altered (WENT 1928; ASANA 1938; LAIBACH 1938). This also parallels the growth picture, not only for the region of the first positive curvature, but for the other curvatures as well (Table 4). Light also seems to be without effect on the rate of transport of auxin down an organ (VAN OVERBEEK 1932).

Table 4. *Correlation between auxin yield of "light" and "dark" sides of a unilaterally illuminated coleoptile and the type of curvature.* (After WENT and THIMANN 1937.)

Light, MCS	Type of curvature	Auxin distribution (%)		Reference
		Light side	Dark side	
0	None (control)	49.9	50.1	ASANA (1938)
20	1st +	41	59	WENT (1928)
100	1st +	26	74	WENT (1928)
500	1st +	36	64	VAN OVERBEEK (1936)
1000	1st +	32	68	WENT (1928)
?	1st +	31	69	ASANA (1938)
10,000	ca. 0	49	51	WENT (1928)
14,000	1st −	58	42	ASANA (1938)
—	1st +	17	83	WILDEN (1939)
—	1st −	62	38	WILDEN (1939)
—	2nd +	36	64	WILDEN (1939)

There seems not to be so close a correlation between phototropic behavior and extractable auxin (OPPENOORTH 1939, 1941; WENT 1942). Extractable auxin

data frequently indicate that measurable inactivation occurs (BURKHOLDER and JOHNSTON 1937; OPPENOORTH 1939), but this apparent inactivation is not reflected in the growth or tropistic behavior patterns.

The data of BRIGGS *et al.* (Fig. 10) demonstrate that interruption of the physical continuity of the coleoptile not only prevents curvature, but prevents the asymmetric auxin distribution which otherwise occurs. The two phenomena seem, therefore, to be obligatorily linked.

11. Completely dark-grown coleoptiles are most sensitive to light, symmetrical illumination during the growth period greatly decreasing their sensitivity to subsequent phototropic stimuli (FILZER 1930) and to geotropic stimulation (FRANCK 1951). The reason for this photoinduced decrease in sensitivity is unknown, though DELBRÜCK and REICHARDT (1956), studying the same phenomenon in *Phycomyces* sporangiophores, conclude that bleaching of the receptor pigment cannot be operative.

12. When a coleoptile is placed between two light sources of different intensity, it is able to respond by curving when the difference in intensity is as small as 3% (ARISZ 1915). This implies that within the coleoptile tip itself an intensity difference of about 1% suffices to induce curvature.

13. Coleoptiles of oat, corn and *Lolium* obey the Weber-Fechner law (PRINGSHEIM 1926; FULLER and THUENTE 1941), *i.e.*, irrespective of the energy falling on the coleoptile (within wide limits) a given curvature increment is elicited by a constant percentage increment in the light gradient.

Summary of the basic phenomena. Unilateral light, impinging on the coleoptile tip, the most sensitive portion of the organ, is absorbed by some yellow pigment, a light gradient being produced across the organ. The resultant photochemical action, which is dependent on the total energy absorbed in each part of the organ, results in a surplus of auxin on the dark side of the coleoptile. This eventuates in enhanced growth on the darkened side, leading to curvature. Physical continuity between light and dark sides of the tip is necessary for maximum curvature to occur, and continuity of tissue on the dark side is necessary for conduction of the stimulus downward. With increasing energy, curvatures may actually decrease, become negative and then increase again. This behavior may, in fact, be due to a multiplicity of receptor systems, located in different parts of the organ, and responding to different energy levels.

III. The mechanism of phototropic curvature.

Having tabulated the basic data of phototropism, we shall now proceed to a detailed analysis of the mechanism by which the curvature may be produced. In such an analysis, we shall start with the quantum impinging on the photoreceptor, and follow the events step by step, to the consummation of the curvature reaction. Since the basic facts of photochemistry and radiation biology have already been ably covered in this Encyclopaedia (SIMONIS 1956) we shall assume familiarity with them.

A. The nature of the photoreceptor.

Light, in order to be effective photochemically, must first be absorbed (Law of Grotthus and Draper). Where the rate of any photochemical reaction is limited by the absorption of quanta, then the nature of the absorbing pigment may be deduced from the shape of the action spectrum curve (BLUM 1941). In general, one expects the action spectrum will coincide very closely with the absorption spectrum

of the absorbing pigment. However, this expectation is seldom realized in biological experimentation, due to the presence of screening pigments, light scattering effects, orientation of pigments on surfaces leading to inapplicability of Beer's law, conjugation of the pigment with protein or other cell constituents leading to a shift in the absorption, *etc.* Thus, while action spectra may be very precisely determined with elaborate and elegant devices, their value is limited to an indication of the general kind of pigment which may be operating. Where two or more pigments exists, both of whose absorption spectra coincide reasonably well with the action spectrum for the process, then other means must be employed to decide between them. Precisely this situation appears to apply to phototropism.

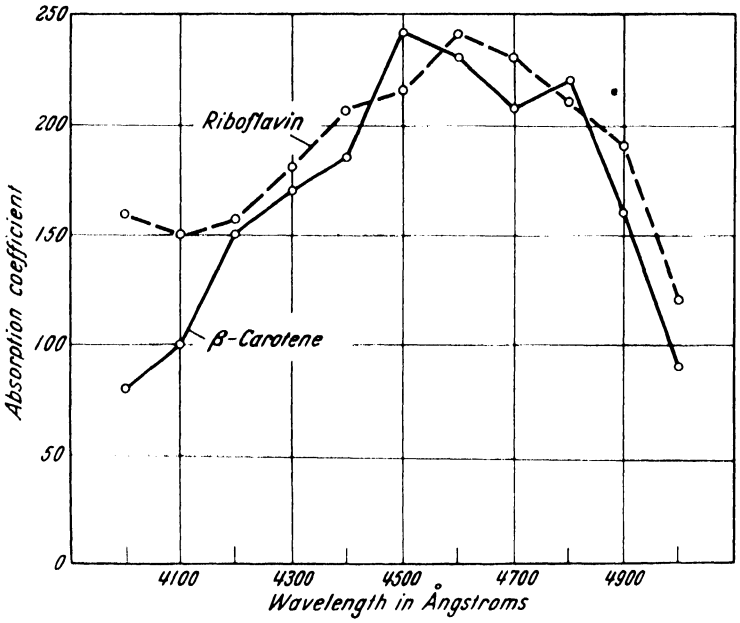


Fig. 11. Relative absorption spectra of carotene and riboflavin. Concentrations arbitrarily chosen to make major points coincide. (After GALSTON and BAKER 1949.)

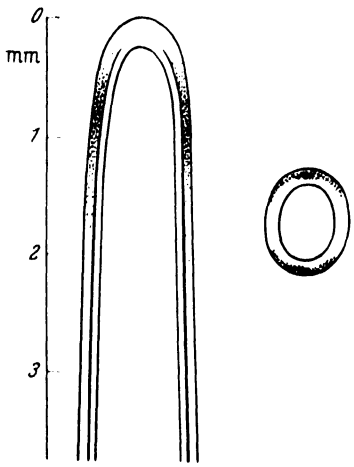


Fig. 12. Distribution of carotene in the *Avena* coleoptile. Carotene distribution roughly parallels phototropic sensitivity. Note, however, the virtual absence of carotene from the extreme tip, known to be maximally sensitive (see also Fig. 17). (After BÜNNING 1938.)

As already pointed out, phototropic curvature is elicited by blue light, with peaks of activity at *ca.* 480 and 440 mμ (Fig. 6a and b). When the first precise action spectrum was determined (JOHNSTON 1934) there seemed to be only one class of pigments known which would fit the action spectrum, *i.e.*, the carotenoids. In fact, the absorption spectrum of β-carotene (Fig. 11) coincides so well with this action spectrum that WALD and DUBUY (1936), finding carotenoids in the *Avena* coleoptile, concluded that carotenoids were, in fact, the photoreceptors in phototropic curvature of this organ. This suggestion is all the more logical since carotenoids are known to participate in photoreception in the retina (WALD 1954) and current comparative biochemical thinking emphasizes the unity of biochemical mechanisms in greatly diversified organisms. The finding by BÜNNING (1938) that carotene in *Avena* coleoptiles is most concentrated in the apex, which is maximally photosensitive, lent further support to the carotene theory of photoreception (Fig. 12). As we shall see later, this support is more apparent than real. Still further additional evidence for the carotene theory seemed to have been provided by the work of KONINGSBERGER and VERKAAIK (1936) and especially of KÖGL and SCHURINGA (1944), who demonstrated that "auxin-a-lactone", itself inactivated only by ultraviolet, could be sensitized by carotenoids for destruction by visible light. The relevance of the observation for an explanation of the known

asymmetry of auxin distribution is now questionable, in view of the widespread doubt regarding the reality of auxin *a* for plants, the lack of repeatability of these experiments (REINERT 1953, BRAUNER 1953) and in view also of the fact that

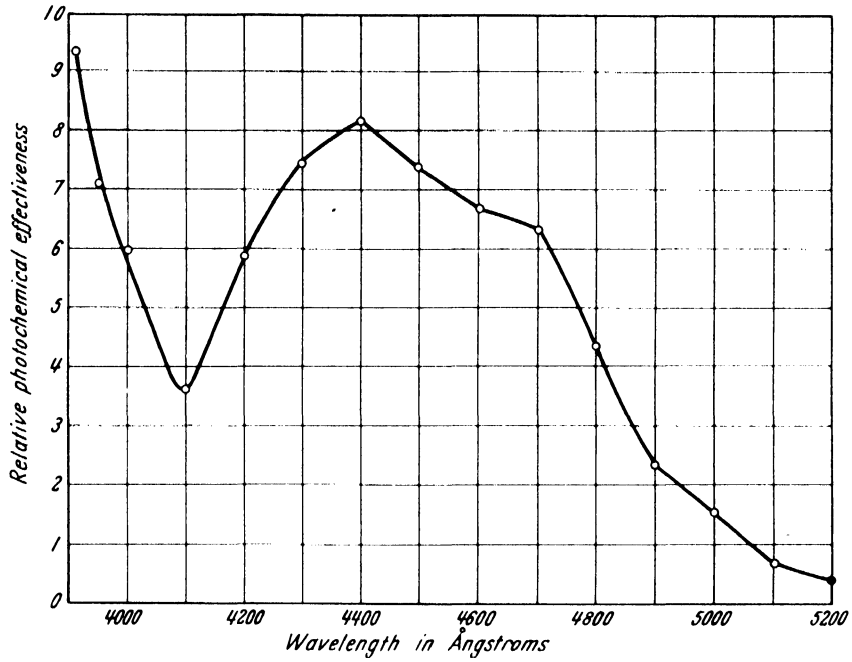


Fig. 13a. Action spectrum for the *in vitro* riboflavin-sensitized photoöxidation of indoleacetic acid. (After GALSTON and BAKER 1949.)

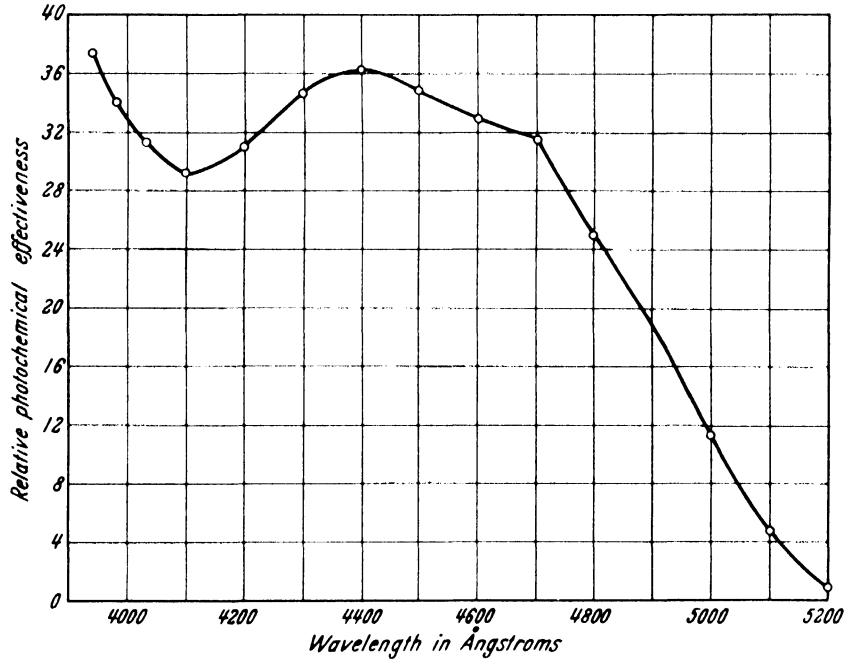


Fig. 13b. Action spectrum for the photoinactivation of indoleacetic acid by a *brei* of etiolated pea epicotyls. (After GALSTON and BAKER 1949.)

auxin inactivation by light seems inadequate to explain the facts of phototropism (see below).

There is no doubt that carotenoids function as photoreceptors in several important processes. They are believed to be photoreceptors in photosynthesis (DUTTON and MANNING 1941; EMERSON and LEWIS 1943), the energy absorbed

by the carotenoids being somehow transferred to chlorophyll *a*, possibly through the intervention of other pigments. Carotenoids are also known to be involved in animal vision (WALD 1954) and in various phototactic responses of ciliated cells (MANTEN 1948).

The first suggestion that another pigment might be the photoreceptor for phototropism came from the work of the present author (GALSTON 1949), who found that riboflavin (lactoflavin, vitamin B_2) could sensitize the photooxidation of indoleacetic acid (IAA), now believed to be a major auxin of higher plants. The action spectrum for this *in vitro* reaction rather closely resembles the action spectrum for phototropism, and also for the photoinactivation of IAA by a *brei* of etiolated pea epicotyls (Fig. 13a and b) (GALSTON and BAKER 1949). In addition, it could be shown that riboflavin could sensitize the photoinactivation of the diffusible auxin of the *Avena*

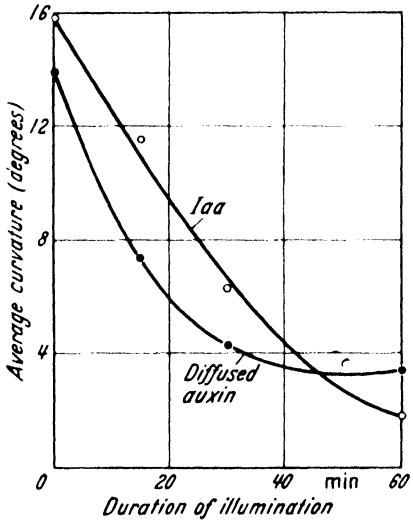


Fig. 14. Time course of the photoinactivation of diffusible auxin of the *Avena* coleoptile and of pure IAA in the presence of riboflavin as a photosensitizer. (After GALSTON 1950.)

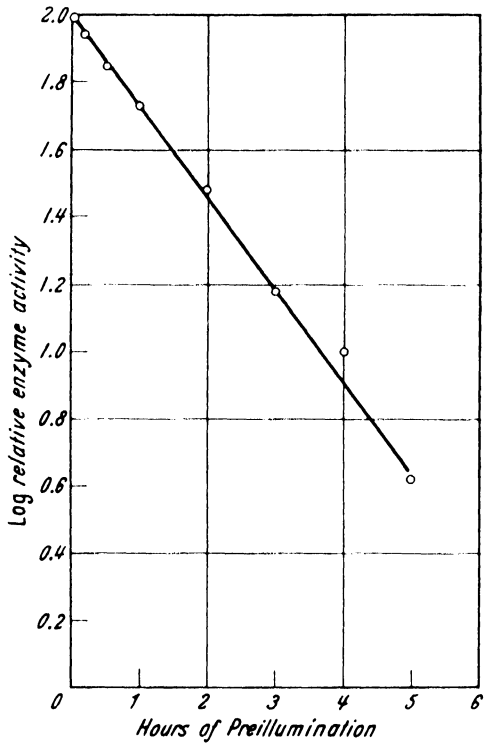


Fig. 15. Time course of the photoinactivation of α-amylase in the presence of riboflavin as a photosensitizer. Note "one-hit" type of curve. (After GALSTON 1950.)

coleoptile (Fig. 14), of several amino acids, including tryptophan, of other indole compounds, of peptides containing sensitive amino acids, of enzymes containing tryptophan (Fig. 15) and of bacteriophage (Fig. 16) (GALSTON and BAKER 1949; GALSTON 1950). Other fluorescent materials, such as eosin and fluorescein were also found active (GALSTON 1950) a fact later emphasized and extended by FERRI (1951) to include non-pigmented molecules such as quinine, and by GOLDACRE (1954) to unknown yellow pigments in plants. Thus, the occurrence of riboflavin in the sensitive regions of the coleoptile (GALSTON and BAKER 1949) together with its wide photochemical activity and coincidence of its absorption spectrum with the action spectrum of phototropism, suggested that it might act as photoreceptor for this process.

The photodynamic action of riboflavin extends to sensitization of photoreductions, as well as photooxidations. NICKERSON and MERKEL (1953) and MERKEL and NICKERSON (1954) were able to show that complexes of certain metals with riboflavin could reduce tetrazolium salts in the light. Electrons are considered to pass stepwise, one at a time, from the oxidizable metal, through riboflavin (which forms a semiquinone type of intermediate) to the reduceable

dye. The net result is the oxidation of the metal and reduction of the dye, catalyzed by riboflavin, which shows no net alteration as a result of this activity. These photoreductions are inhibited by oxygen, azide, dinitrophenol and various metals; the inhibitions are reversible by excess riboflavin. The photoreductions are promoted by a wide range of metal chelating agents, such as cysteine, ethylenediamine, mercaptosuccinic acid and sodium salts of ethylenediaminetetraacetic acid. KONDO (1956) has shown that light promotes the esterification of riboflavin in soybeans, the percentage of total flavin esterified rising from 58—71%. This esterification presumably occurs *via* the flavokinase recently demonstrated to occur in plants.

The riboflavin-sensitized photoöxidation of enzymes were shown by SHUGAR (1951) to be specific for enzymes containing tryptophan. Thus, the activity of ribonuclease, which is known not to contain tryptophan (KUNITZ 1941), is completely unaffected by the light-riboflavin system. On the other hand, lysozyme, known to contain tryptophan, is readily inactivated by light in the presence of riboflavin, this inactivation being inhibited by tyrosine, and more efficiently by tryptophan.

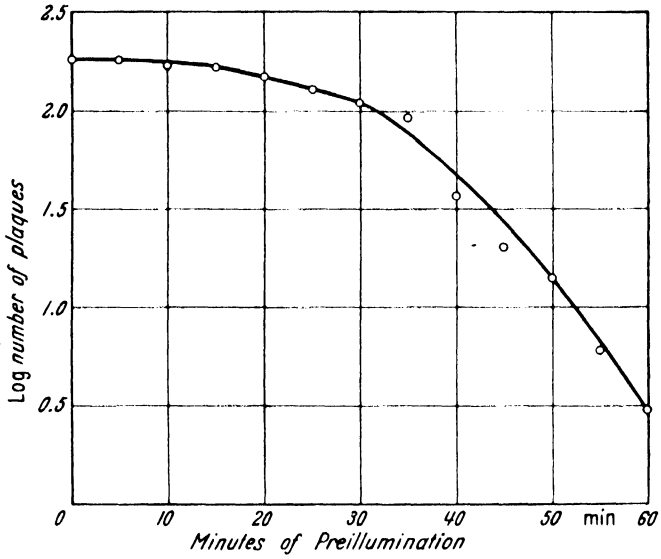


Fig. 16. Time course of the photoinactivation of bacteriophage T6r in the presence of riboflavin. Note complex kinetics, indicative of a "multiple-hit" mechanism. (After GALSTON 1950.)

Other examples of the versatile photodynamic action of riboflavin have been recorded for ascorbic acid (HAND *et al.* 1938), for dopa (ISAKA 1955), for 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (HANSEN and BUCHHOLTZ 1952; BELL 1956), for α-naphthaleneacetic acid (GORTNER and KENT 1953), for xanthine, xanthopterin and various amino acids (ISAKA and KATO 1952, 1955), and for intact erythrocytes (HAUSMANN and KUEN 1937).

The possible rôle of riboflavin in photoreception in animals has been mentioned by KARRER (1939) and accentuated by HEIMAN (1942). HEIMAN refers to the data of VON EULER and ADLER (1934) who found that the retinal tissue of certain deep sea fishes is extremely rich in free riboflavin, containing as much as 4175 μg per gram dry weight. This value is about 100 times greater than that of liver and kidney, usually considered rich in flavin. Riboflavin was limited to the pigmented epithelium, not being found in the visual-purple-containing rods and cones. HEIMAN also cites clinical evidence obtained by various medical men, indicating that riboflavin deficiency results in certain specific deficiencies in vision (diminished acuity, dimness of vision, photophobia), which are then alleviated or cured by administration of flavin. THEORELL (1935) also considered it likely that photoactivated riboflavin could serve as the initiator of a visual impulse.

The suggestion that riboflavin could be active in phototropic light perception was at once taken up and accepted by various workers. BRAUNER, while elucidating further the details of the flavin-sensitized photolysis of IAA (1952a and b, 1953, 1954), was also able to induce phototropic curvature in debladed sunflower seedlings supplied with an "artificial perception organ" consisting of a capillary filled with riboflavin and IAA (1952a). REINERT (1952, 1953) demonstrated that

various carotenoids are not only unable to sensitize the photoinactivation of IAA, but in the presence of the photochemically active riboflavin, can actually protect IAA from photoöxidation. In so doing, either by interfering with light absorption or by acting as alternate substrates for oxidation, they alter the action spectrum for IAA destruction from a predominantly single — to a clearly double-peaked curve (Fig. 17). This led REINERT to the suggestion that carotenoids, although photochemically inactive, could actually operate in phototropism by insuring the existence of an adequate light gradient known to be required for the induction of curvature. BÜNNING and colleagues (1953) adopted this „Schattenspender" theory of REINERT and showed the importance of accessory absorbing pigments in the phototropism of coleoptiles and roots. BÜNNING (1955) showed that the upper 2 mm. of the *Avena* coleoptile tip have *ca.* 65μg lutein per gram dry weight, enough to influence light absorption, the concentration of this substance decreasing markedly with increasing distance from the tip. However, in a previous paper detailing the distribution of carotenoids in the *Avena* coleoptile tip (1937) BÜNNING found that the extreme apex, which, as we have seen is the most sensitive region, is relatively deficient in carotenoids (Fig. 12). More exact quantitative data bearing on the question have been obtained by BRAUNER (1955) (Fig. 18). His study clearly shows a deficiency of carotene at the extreme tip and an absence of carotenoids from completely etiolated coleoptiles, which we know to be maximally sensitive in phototropism. The distribution patterns of these pigments cannot, therefore, be used as crucial evidence for their rôle as photoreceptors any more than the uniform distribution of riboflavin in the *Avena* coleoptile (GALSTON and BAKER 1949) can be used as evidence against its participation of the process. A very recent review by BRAUNER (1957) emphasizes this general point of view.



Fig. 17. Alteration of the action spectrum for the *in vitro* IAA-riboflavin reaction by the addition of β-carotene. Curve above—riboflavin alone; curve below—riboflavin + carotene. (After REINERT 1953.)

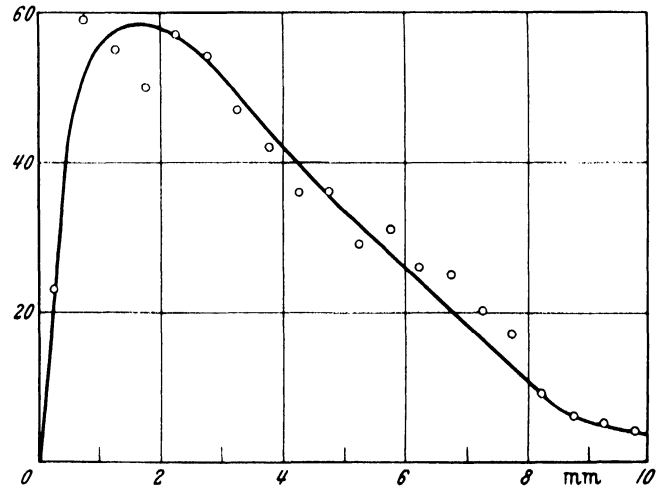


Fig. 18. Relative carotene content of the various zones of an *Avena* coleoptile after 4 hours of illumination with diffuse daylight. Carotene determined by the Mollsch crystallization technique. No carotene was demonstrable by the same technique in a completely etiolated coleoptile (see also Fig. 12). Ordinate = relative carotene content; abscissa = mm. from tip. (After BRAUNER 1955.)

We see, then, a growing tendency to accept riboflavin as the primary active pigment, carotene being reduced to the auxiliary rôle of a light screen. The main current evidence against this view is the recent paper of CURRY *et al.* (1956), who investigated the curvature of *Avena* seedlings toward ultraviolet. As men-

tioned earlier, this curvature is mainly at the base of the coleoptile, and thus differs from the curvature we have mainly been considering. As we have also shown earlier, the absorption spectra of riboflavin and β-carotene are closely similar in the visible, but diverge appreciably in the ultraviolet. Riboflavin rises to a secondary peak at about 380 mμ (Fig. 19), while carotene has no peaks in the near ultraviolet. The action spectrum results of CURRY *et al.* show no major peak in the near ultraviolet. These workers do find that decapitated plants are insensitive to ultraviolet, but that the application of IAA restores sensitivity. The action spectrum, with peaks at 280 and 297 mμ, resembles the absorption spectrum of IAA itself, displaced 12 mμ toward the visible (Fig. 20). They hypothesize that IAA supplied to the coleoptile is converted to some derivative with a slight altered absorption spectrum, which is then involved in growth and is

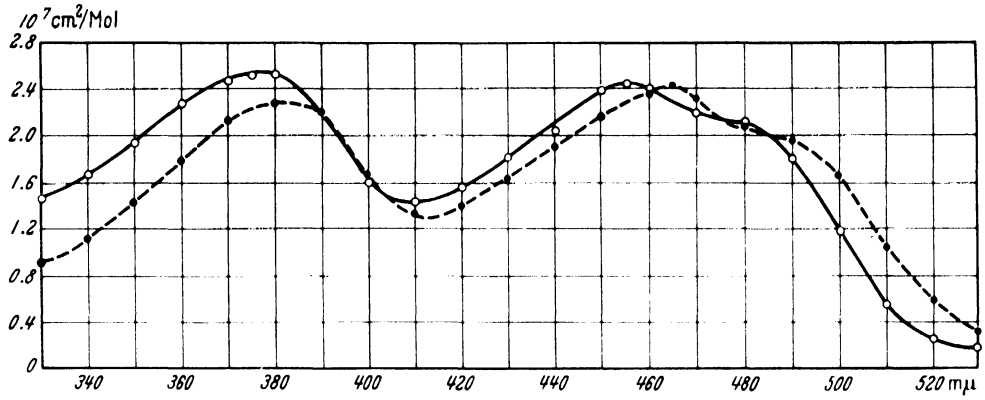


Fig. 19. The absorption spectrum of flavoproteins in the near ultraviolet and visible. Solid line = new yellow enzyme; dotted line = old yellow enzyme. (After O. WARBURG.)

destroyed by ultraviolet. In this system, therefore, neither riboflavin nor carotene is involved. Auxin itself may also not be directly involved, since *Phycomyces* sporangiophores, which are insensitive to auxin, behave similarly (CURRY and GRUEN 1957). A similar negation of auxin effects by ultraviolet has been reported by DE ZEEUW and LEOPOLD (1957), while the curvature of plants toward ultraviolet had previously been reported by COLLA (1927) and MILLS and SCHRANK (1924).

Another technique which has been employed in dealing with the nature of the photoreceptor is to obtain plants deficient in one or another pigment. On the basis of work with carotenoidless albino maize coleoptiles which reacted to blue light in the region of the first positive curvature (Fig. 21), BANDURSKI and GALSTON (1951) concluded that carotene could not be the photoreceptor. WENT (1956, p. 471) rejects this work on the basis of some of his own previous unpublished work showing that all presumably white corn coleoptiles have some carotene. This view bears only obliquely on the above work. It is, of course, impossible to prove a negative, *i.e.*, to prove that carotene is absent from any particular coleoptile; all that one can do is to show that carotene content is below some figure, which in BANDURSKI and GALSTON's was $\sim 0.1\%$ of the normal. Such carotene-poor coleoptiles, nonetheless react 50—80% as well as the normal coleoptiles, a fact which cannot be easily discounted.

Other work on albino plants has been done by WALLACE and SCHWARTING (1954), who studied phototropism in albino sunflower seedlings produced by ultrasonic treatment of the seeds. Certain pearl-white mutants are reported to be totally devoid of carotenoids, yet quite responsive phototropically. This lends support to the view that carotenoids cannot be functioning as the photoreceptor. Other evidence, as yet incomplete, has been obtained by LABOURIAU

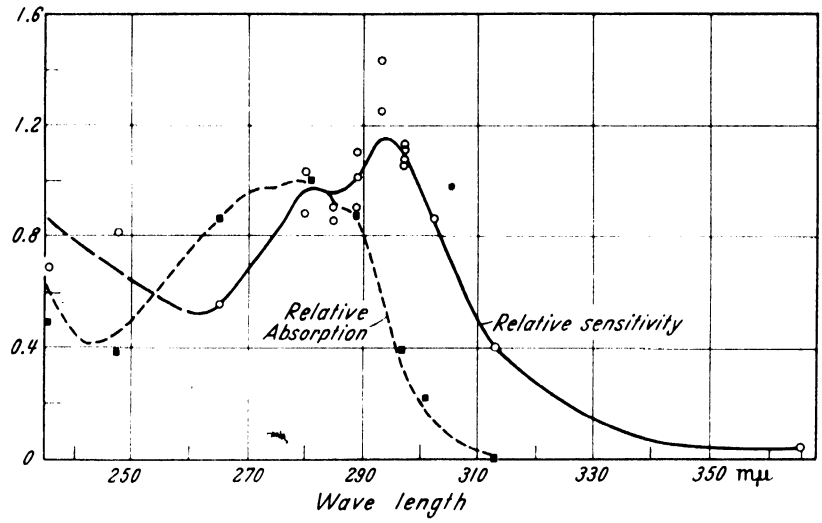


Fig. 20a. Action spectrum for the ultraviolet-induced "base" curvature of *Avena* coleoptiles (solid line). **Dotted** line is the absorption spectrum of IAA. (After CURRY *et al.* 1956.)

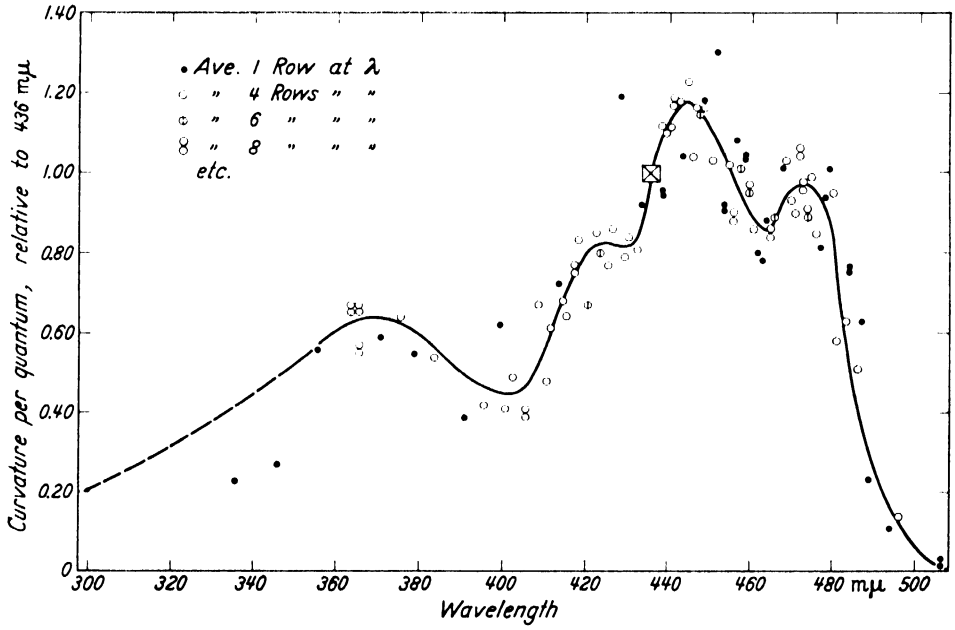


Fig. 20b.

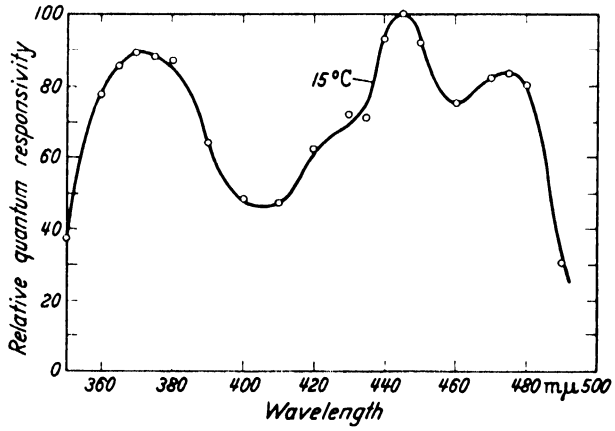


Fig. 20c.

Fig. 20b and c. Action spectra for the curvature of *Avena* coleoptiles toward near ultraviolet and visible light. Fig. 20b after CURRY; Fig. 20c after SHROPSHIRE; both presented at a symposium on tropisms at Stanford University in 1957. These probably represent the "tip" reaction.

and GALSTON (1955). An F_2 population of Colsess barley segregating 3 green : 1 albino was separated into the two classes, and the response of coleoptiles in the region of the first positive curvature examined. The results (Fig. 22) show little

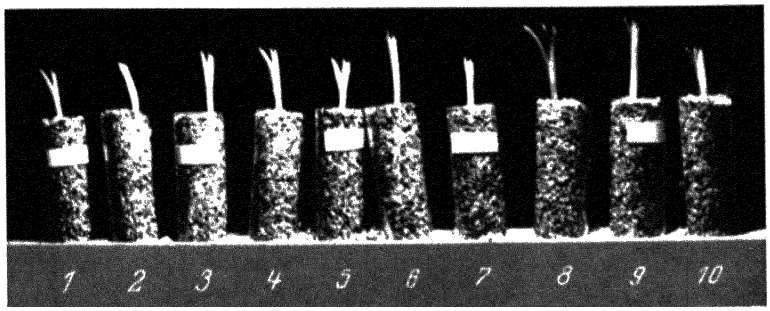


Fig. 21. Curvature of normal and mutant albino corn coleoptiles to unilateral blue light. First positive curvature. Mutant seedlings designated by the white label. Successive photographs taken at 30 min intervals by phototropically inactive light. (Courtesy R. S. BANDURSKI.)

or no difference in light sensitivity, yet the pigment analyses (not yet complete) indicate the virtual absence of carotenoids. Still other similar evidence comes from *Phycomyces* sporangiophores, where carotene deficiency may be induced by

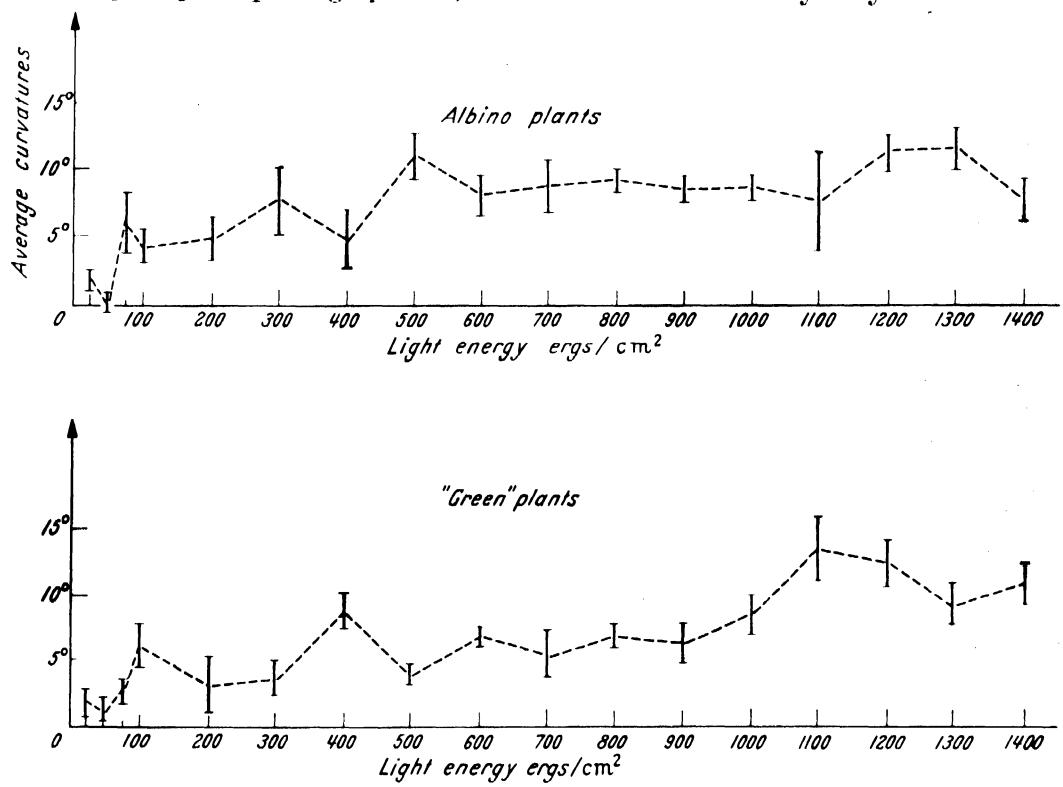


Fig. 22. Response of normal and albino Colsess barley coleoptiles to blue light. First positive curvature. Curves pass through mean values; bars indicate size of standard errors. (Unpublished data of L. G. LABOURIAU.)

growth on lactate or in the presence of diphenylamine in the medium (REINERT 1952). Such sporangiophores, with as little as 1% the normal carotene content, still respond normally to light.

While the data do not yet permit an unequivocal decision, the bulk of the evidence stands against carotene. It should be emphasized that anti-carotene evidence is not automatically pro-riboflavin evidence, for there exist many other blue-absorbing pigments in plants, including vitamin K, folic acid, other pteridines,

and various flavonoids, which could serve as the photoreceptor. None of these possibilities has yet been adequately investigated.

Since the above paragraphs were written, new evidence has appeared both *pro* and *con* the alleged photoreceptor rôle of riboflavin. In a symposium of the American Society of Plant Physiologists entitled "Recent Investigations on Tropisms" held at Stanford University, Stanford, California in August, 1957, two investigators, G. M. CURRY of Harvard University and W. SHROPSHIRE of the Smithsonian Institution in Washington, D.C. presented new action spectra for the phototropic curvature of *Avena* coleoptiles in the near ultraviolet region of the spectrum. Both agreed in showing prominent peaks at about 370 mμ (Figs. 20b and c), a region where flavins absorb heavily, and where carotenes do not. This evidence, while favoring flavins, is still not definitive, as several types of carotenoid molecules are known wich have one or more absorption peaks in this region. Once again, it appears clear that action spectra, by themselves cannot settle the question of the photoreceptor in this instance.

MER (1957) has questioned the rôle of riboflavin as a photoreceptor in plants. In attempting to influence light growth reactions in coleoptiles of *Avena* and coleoptile segments of wheat, he found great difficulty in getting riboflavin into the cell. Further, by analyzing his own results and the data of GALSTON and BAKER (1949) he concludes that the growth inhibition conferred by riboflavin in the light is due entirely to its ability to sensitize the *in vitro* photooxidation of IAA. He calls into question, via statistical analysis, the report of GALSTON and BAKER that riboflavin increases the growth of etiolated pea epicotyl sections in the dark, and thus disposes of this evidence that would imply entrance of riboflavin into the cell. In short, while not doubting *in vitro* action of riboflavin, he disputes the evidence implying *in vivo* function as a photoreceptor.

While it is obviously difficult for the present author to analyze dispassionately these results ard interpretations, he believes that at least three arguments render MER'S conclusions invalid:

(1) MER'S technique, *i.e.*, of attempting to introduce a photoreceptor from without, is open to serious question: If, as actually occurred, negative results are obtained, they could be due either to failure of the pigment to enter, failure of pigment to attach to proper site in the cell or to endogenous saturation of the system with photoreceptor. As an analogy, one can consider the probable result of an experiment in which chlorophyll is fed to a fully green leaf in an attempt to influence its photosynthetic rate.

(2) At no time did MER substitute new experimentation for statistical manipulation in his analysis of GALSTON and BAKER'S results. He felt it valid to transfer experimental conclusions obtained with grass seedlings to pea epicotyl sections, which seems unwarranted in view of the known differences in the effects of certain growth factors on different species.

(3) The riboflavin-induced promotion of growth of pea sections in the dark has been recently reconfirmed in our laboratory, and an undoubted *in vivo* photodynamic effect of exogenously-supplied riboflavin has been reported by W. H. KLEIN of the Smithsonian Institution in etiolated bean hooks (Symposium, Gatlinburg, Tennessee, August, 1957). In both of these experiments, riboflavin-phosphate (also known as flavin mononucleotide, FMN) was used in preference to free riboflavin, so as to obtain more efficient penetration, and effects were noted, both in dark and light, on *endogenous* growth. Since no exogenous IAA was applied, there can be no question of external flavin-auxin interactions, and the results must have *in vivo* significance. These results will be published in detail in the usual plant physiological journals.

B. The necessity for amplification of the stimulus.

It has been pointed out that subsequent to unilateral irradiation, there arises in the coleoptile an asymmetric auxin distribution, which then eventuates in asymmetric growth and curvature. The question now arises: by what mechanism is the absorption of a quantum of light transformed into an asymmetric auxin distribution pattern? Without, for the moment, reference to any particular mechanism, such as auxin destruction, altered auxin synthesis or transverse auxin migration, it can be shown that some sort of amplification of the stimulus occurs in the tissue.

It is known that the absorption of one quantum of light energy results in the production of only one primary activated molecule (Einstein law of photochemical equivalence). This primary activated molecule then produces subsequent chemical transformations. Photochemists frequently refer to the "quantum yield" of a radiation-induced reaction. This is merely an expression of the number of molecules ultimately altered per absorbed quantum. If we calculate the number of quanta absorbed by the receptor region of the coleoptile, and also the number of auxin molecules which would have to be "altered" in some way to produce the curvature, the ratio of the latter to the former will give us an apparent quantum yield. In the calculations which follow, certain assumptions and estimates have been made. All these estimates have been conservatively made so as to favor a low quantum yield. The fact that a high quantum yield in fact results, demonstrates conclusively the necessity for some amplification mechanism.

Assume the coleoptile to be a cylinder 0.8 mm in diameter, surmounted by a hemispherical tip with a radius of 0.4 mm. If we consider the semicircular projection of such a tip to be the receptor area (certainly an exaggeration) then the total receptor area is:

$$\frac{\pi r^2}{2} = \frac{(3.14)\,(0.04)^2}{2} = \frac{0.0052}{2} = 0.0026 \text{ cm}^2 \text{ (receptor surface area).}$$

The energy producing the maximum first positive curvature is roughly 50 ergs/cm^2 of light of wavelength 440 mμ (Arisz 1915; DuBuy and Nuernbergk 1934; Galston and Baker 1949)

$$\text{At } 440 \text{ m}\mu = \frac{3 \times 10^{10} \text{ cm/sec}}{4.4 \times 10^{-5} \text{ cm}} = 6.82 \times 10^{14} \text{ sec}^{-1}$$

$$E = h\nu = 6.55 \times 10^{-27} \text{ erg-sec} \times 6.82 \times 10^{14} \text{ sec}^{-1} = 4.67 \times 10^{-12} \text{ ergs}$$
(energy per quantum)

$$50 \text{ ergs/cm}^2 \times 0.0026 \text{ cm}^2 = 0.130 \text{ ergs received}$$

$$\frac{0.130 \text{ ergs}}{4.67 \times 10^{-12} \text{ ergs/quantum}} = 2.78 \times 10^{10} \text{ quanta received.}$$

Of this number of impinging quanta, only about 1% are absorbed at all (Wassink 1954) and of this small fraction, only about 4/5 are absorbed on the near side (see above). Therefore, only 0.8% of the incident quanta, or about 2.20×10^8 quanta, suffice to produce maximal first positive curvature.

Similar curvatures can, of course, be elicited by IAA applied in agar blocks to decapitated coleoptiles. Generally a concentration of 200 μg/L is adequate when applied in a block of 10 mm^3 volume. Such a block therefore contains 2.10^{-3} μg

IAA, of which only about 15% enters the coleoptile (WENT and THIMANN 1937). Therefore $3 \times 10^{-4}\,\mu g$ of IAA suffice to produce the curvature.

$$3 \times 10^{-4}\,\mu g = \frac{3 \times 10^{-10}\,gm}{175} = 1.71 \times 10^{-12}\,moles$$

$$1.71 \times 10^{-12}\,moles \times 6.026 \times 10^{23} = 1.03 \times 10^{12}\,molecules.$$

$$\text{The apparent quantum yield is thus } \frac{1.03 \times 10^{12}}{2.20 \times 10^{8}} = 4682.$$

Despite the numerous approximations made, this figure should not be in error by more than an order of magnitude. Although such high quantum yields have been found in gas-phase chain reactions, quantum yields in aqueous solution rarely greatly exceed 1.0. This indicates clearly the necessity for some amplification mechanism in the coleoptile. A similar conclusion was reached by WASSINK (1954) as a result of a somewhat different calculation.

C. Possible nature of the amplification mechanism.

There seem to be four possible mechanisms whereby the effect of a single absorbed quantum could be amplified to yield an apparent "alteration" of 4682 IAA molecules. The first two, based on auxin destruction, are improbable because little or no auxin destruction seems to occur in phototropism. The latter two mechanisms, based on constance of total auxin, but asymmetry of auxin distribution, would appear to be more probable.

1. Mechanisms based on auxin destruction.

a. Possibly IAA is not the auxin functional in phototropism at all. If there exists another auxin, such as auxin *a*, but about 4682 times more active than IAA in eliciting growth responses, then a single absorbed quantum, by altering a single such auxin molecule (quantum yield = 1.0) could produce the observed growth effects. This view, obliquely favored by WENT (1956), is unlikely because of the lack of evidence for the existence of such an active auxin. Certainly the evidence for auxin-*a* can no longer be taken seriously, and the burden of proof is upon the proponents of such a mechanism.

b. If IAA is the functional auxin of the *Avena* coleoptile, which seems highly likely (WILDMAN and BONNER 1948; TERPSTRA 1953; REINERT 1950), then a single absorbed quantum might initiate a chain decomposition reaction affecting 4682 molecules. Although, as pointed out previously, such a high quantum yield in aqueous solution is almost without precedent, it should not be regarded as impossible in a biological system. If, for instance, many IAA molecules were adsorbed and closely aligned on some orienting surface, mass decomposition could occur by resonance transfer of excitation energy *à la* ARNOLD and OPPENHEIMER (1950). Evidence for photoinactivation of auxin in *Avena* coleoptiles has been obtained by various investigators, including WENT (1928), BURKHOLDER and JOHNSTON (1937), OPPENOORTH (1939) and STEWART and WENT (1940). Auxin destruction has been considered important in phototropism by isolated workers (OPPENOORTH 1939; BOSE 1949; RUMMENI 1953).

2. Mechanisms based on auxin "redistribution".

The original data of WENT (1928), since confirmed in many laboratories, are the basis for the belief that auxin destruction is at best a minor factor in phototropic curvature. It will be recalled that WENT was able to recover 84% of the control (unilluminated coleoptile) auxin from the light and dark sides of a uni-

laterally illuminated coleoptile. The auxin content of the illuminated side was depressed to 27% of the original value (compared with 50% for the dark control) while the darkened side was elevated to 57%. In another of WENT's experiments, the ratio was as low as 11:89, which corresponds well with a ratio 17:83 obtained years later by WILDEN (1939). Thus, it seems necessary, in explaining phototropism, to explain how an asymmetry in auxin distribution can come about without the occurrence of appreciable destruction. Once again, two kinds of theories seem applicable.

a) Induction of a bioelectric potential, followed by electrophoretic migration of auxin.

Early in the study of phototropism, it was appreciated that since auxin is an acid, it would migrate toward the positive pole in an electric field. Evidence was soon obtained for the existence of the appropriate potentials in a unilaterally illuminated coleoptile (BOSE 1928; WALLER 1929), for the forced migration of auxin under the influence of applied potentials (KÖGL 1933; KOCH 1934; RAMSHORN 1934), for growth effects of weak electric currents (CHOLODNY and SANKEWITSCH 1937) and for the curvature of various plant organs toward a positively charged plate (BRAUNER and BÜNNING 1930; AMLONG 1933; KOCH 1934). Although subsequent experiments by CLARK (1935, 1937a und b) shed doubt on the validity of these early findings, they have been amply confirmed and extended by the elegant experiments of SCHRANK and his coworkers. The major findings of this group are as follows:

Unilateral light induces a transverse electrical polarity in the *Avena* coleoptile prior to curvature. With an intensity of 16 foot-candles, the illuminated side becomes electronegative (SCHRANK 1946). Ten μ amperes, applied for 10 minutes anywhere on the coleoptile, establishes a transverse polarity and causes bending, which is at first toward the positive side, later toward the negative side. A given quantity of current induces the greatest curvature most quickly when applied to the region of most active elongation (SCHRANK 1948). 200 MCS, sufficient to elicit a good first positive curvature, causes a transverse polarization such that the illuminated side is electronegative in the region of the apex (BACKUS and SCHRANK 1952). Knowing that half maximal curvature could be elicited either by 100 MCS white light or 5 μ amperes of current, SCHRANK was able to show that these two kinds of stimuli are additive when the positive pole is on the illuminated side, and cancel out when the positive pole is on the shaded side (SCHRANK 1948). (The electrodes must be considered to induce the opposite polarity in the tissue with which they are in contact.) Inorganic salts placed in the hollow of the coleoptile decrease curvature in the presence of a gravitational (and presumably light) stimulus (SCHRANK 1953). The induction of the transverse polarity by applied current is not dependent on the presence of the apex, and therefore presumably independent of auxin. The actual bending is a growth reaction, dependent on auxin (BACKUS and SCHRANK 1951). Lateral redistribution of IAA occurs after electrical induction of a transverse potential (WEBSTER and SCHRANK 1953). Longitudinal electrical polarities are also affected by ultraviolet (MILLS and SCHRANK 1954). There is a marked effect of the placement of electrodes along the length of the coleoptile on the growth curvatures produced by subsequently applied IAA (WIEGAND and SCHRANK 1955). SCHRANK has summarized his work in a review which appeared after the manuscript of this article had been completed (1957).

From these data, it seems impossible to escape the conclusion that light-induced potentials *can* cause the lateral migration of auxin in the coleoptile, leading to

subsequent curvatures. If such potentials were produced in such a way that one absorbed quantum leads to the migration of many auxin molecules, the required amplification could be accomplished. RUMMENI (1956) has, in fact, demonstrated changes in redox potentials during the riboflavin-IAA reaction. Lateral migration of auxin under the influence of photoinduced transverse potentials remains, therefore, as a likely, but not the only, methanism for the explanation of phototropic curvature.

It is therefore very puzzling that attempts to demonstrate the lateral migration unequivocally with the use of C^{14}-labelled IAA have yielded negative results. BÜNNING *et al.* (1956) removed the upper 0.2 mm of the *Avena* coleoptile and applied physiological levels of labelled IAA in a symmetrically-placed agar block. The coleoptiles were then illuminated unilaterally with an incandescent lamp for 50 minutes. After 60 minutes, curvature was apparent, and after 90 minutes the coleoptiles were harvested, slit into longitudinal halves, dried and counted. Surprisingly, no differences in radioactivity were apparent in the two halves (Table 5).

Table 5. *The effect of unilateral light on the distribution of 2-C^{14}-labelled IAA in a decapitated Avena coleoptile.* (BÜNNING *et al.* 1936.)
Activity of IAA = 2 mC/μ mol. Light = 40–100 Lux from incandescent bulb.

Experiment	IAA conc. gm/cc	No. of coleoptiles	Side of coleoptile	Impulse/min./mg dry wt.		
				Direct Counter	Gas flow Counter I	Gas flow Counter III
1	5.10^{-6}	100	L	4.04	69.8 ± 0.9	
			D	4.10	78.0 ± 0.9	
2	5.10^{-6}	100	L	1.83	40.7 ± 0.8	43.5 ± 0.8
			D	2.4	35.9 ± 0.7	38.7 ± 0.7
3	5.10^{-6}	100	L	1.12	20.2 ± 0.5	
			D	1.25	20.6 ± 0.5	
4	5.10^{-6}	120	L	3.56	82.9 ± 1.0	83.0 ± 1.0
			D	3.57	86.8 ± 1.0	86.7 ± 1.0
5	5.10^{-7}	120	L	1.16		
			D	1.08		
6	5.10^{-7}	72	L	0.57		
			D	0.32		
7	5.10^{-8}	450	L		0.89 ± 0.07	0.87 ± 0.07
			D		0.67 ± 0.44	0.74 ± 0.04

This leads BÜNNING and coworkers to reject lateral transport of auxin in favor of a mechanism involving auxin synthesis or destruction.

GORDON and EIB (1956a and b) conducted similar experiments with 5 mm coleoptile cylinders cut 2 mm below the tip. They found the transport of C^{14}-labelled IAA to be unaffected by symmetrical or unilateral light, though endogenous auxin distribution was altered under these conditions. This also suggests that auxin synthesis, rather than lateral transport, may be involved.

It should be mentioned, however, that in the experiments of the BÜNNING and GORDON groups, the apex of the coleoptile was removed. This may be the region of major importance in lateral redistribution (BRIGGS *et al.* 1957).

b) Light alteration of auxin synthesis.

It is an undoubted fact that what has been interpreted as lateral migration of auxin occurs most efficiently, if not exclusively, in the extreme tip of the coleoptile, which is also the locus of auxin synthesis. This coincidence leads naturally to the thought that the apparent lateral migration of auxin may actually

be caused by an asymmetric auxin synthesis. If, for instance, unilateral illumination led to the lateral migration of a precursor of auxin, or of a cofactor or enzyme for auxin synthesis, then the "lateral auxin migration" at the tip could be rationalized with auxin synthesis at the tip. It would also afford an amplification mechanism, since an instantaneous alteration of the activity of an enzyme with rapid turnover, extrapolated for a period of minutes, could give a very high apparent quantum yield.

Some support for such a theory comes from the work of GORDON (1955) on the effects of X-rays on auxin metabolism. SKOOG, 20 years earlier (1935) had shown that relatively low doses of X-irradiation (*ca.* 25 r) produced long-lasting growth effects on bean plants, these effects being interpretable as due to auxin deficiency. He was also able to show that the diffusion of auxin from apical

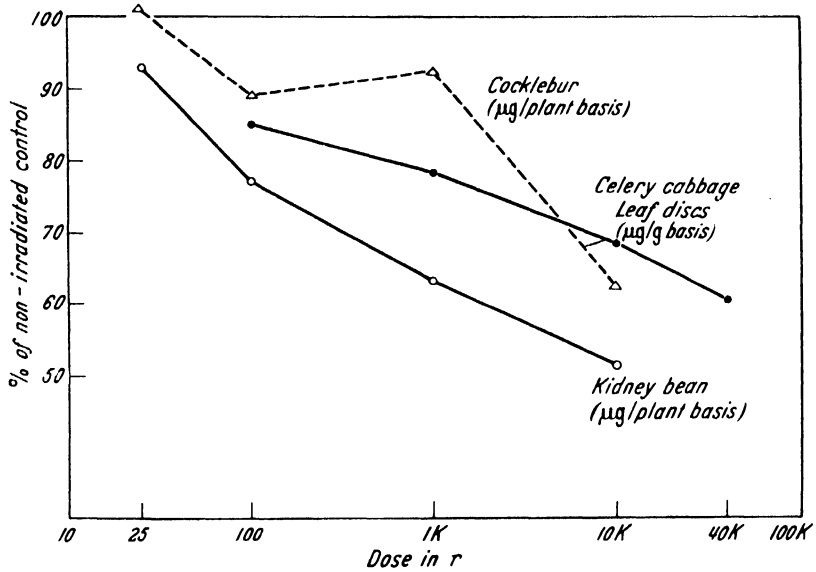


Fig. 23. Effects of X-irradiation on the auxin content of various plants. (After GORDON 1955.)

buds was inhibited for a full week subsequent to X-irradiation. After confirming these observations (Fig. 23) and ascertaining that auxin in solution and in the plant had no unusual radiosensitivity (GORDON and WEBER 1955), GORDON came to the conclusion that X-irradiation inactivates an enzyme involved in the transformation of precursor (tryptophan) into active auxin (IAA). More specifically, he was able to show that with increasing dose of X-rays, mung bean seedlings (and cell free homogenates thereof) become progressively blocked in the transformation of indoleacetaldehyde (IAc) to IAA (Fig. 24). This implies that tryptophan is normally converted to IAA *via* IAc, and that the enzyme oxidizing the aldehyde to the acid is the system specifically inactivated by the X-irradiation. Thus, the unexpectedly high "ionic yields" in these experiments are actually due to inactivation of an auxin-producing system.

It is also interesting that the highly-sensitive enzyme inactivated is in all probability a flavoprotein, since aldehyde oxidations are usually accomplished by such enzymes (LEMBERG *et al.* 1936). In view of the action spectrum evidence presented earlier, implicating riboflavin as a possible photoreceptor in phototropism, it would be tempting to ascribe to this aldehyde oxidase the sensitivity to blue light which such a theory demands. All that one can say at present is that enzymes can be photoinactivated in the presence of riboflavin (Fig. 15) and that flavoproteins might also suffer such a fate.

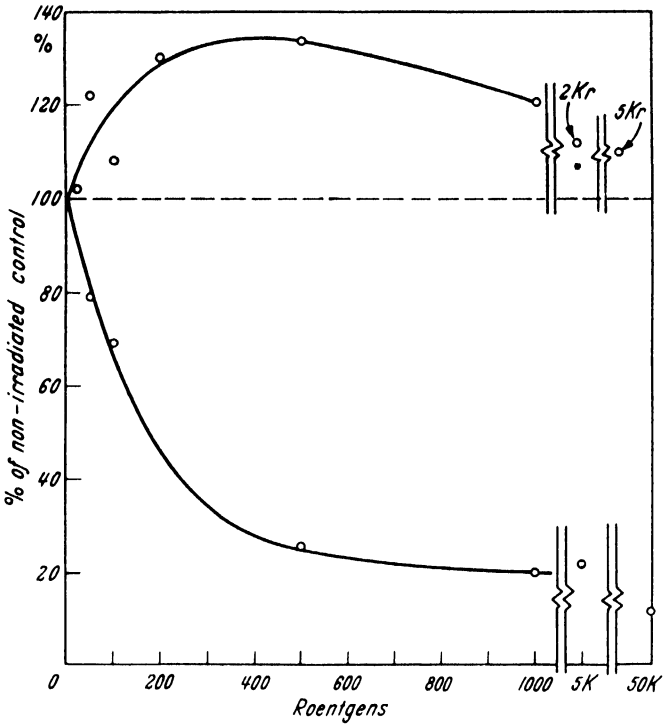


Fig. 24a. The effect of X-irradiation on the conversion of tryptophan to indoleacetaldehyde (upper curve) and indoleacetic acid (lower curve) by tryptophan-infiltrated mung bean seedlings. (After GORDON 1955.)

Yet, even if such photoinactivation of an aldehyde oxidase involved in auxin synthesis were to occur, this, in itself is still not sufficient to explain the process. Let us recall that the total yield of auxin from the illuminated tip is not altered, only its distribution being changed (Fig. 10). Let us recall also that physical continuity between light and dark sides of the coleoptile tip is required for curvature and for asymmetric auxin distribution to occur (Fig. 10) and that in the presence of unilateral light and a complete barrier through the tip, no alteration of auxin production on either side is observed (BRIGGS *et al.* 1957). To rationalize all of these facts, one would have to reason that light, impinging on one side of the coleoptile, somehow interferes with IAc conversion to IAA on that side. The IAc, which accumulates as a result of its continued production from tryptophan and its non-conversion to IAA, then migrates by random diffusion to the other side, where it is transformed to auxin. Since the overall production of auxin is substrate limited, the amount of auxin produced by the tip would be unaltered; its distribution would, however, be asymmetric.

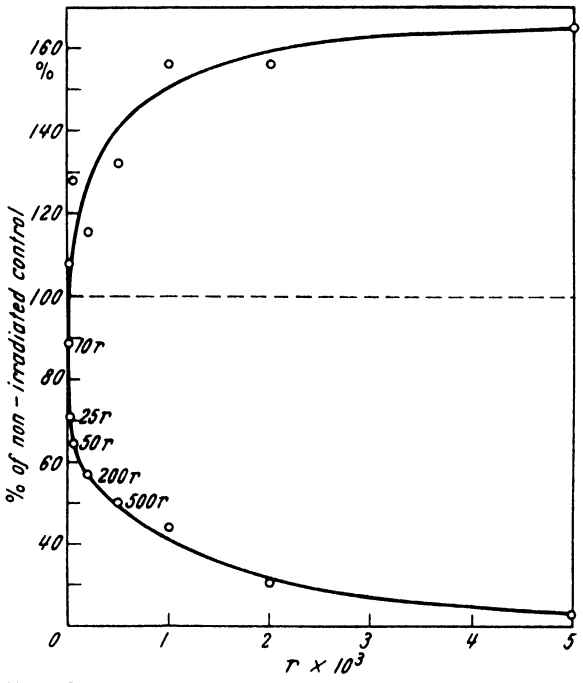


Fig. 24b. The same experiment, done with mung bean homogenates. (After GORDON 1955.)

Specifically, how could light interfere with auxin production in the manner required by the data? Two major classes of possibilities present themselves (a) Light might induce lateral migration of something required for auxin formation. The "something" could be either an auxin precursor such as IAc, a coenzyme for the auxin producing enzyme, such as flavin-adenine dinucleotide, or the enzyme itself, though the latter is unlikely, in view of the large size of the molecule.

(b) Light could result in a short-lived inactivation of the auxin-producing enzyme. During the period of the inactivation, the precursor, not being converted

to IAA on the lighted side, migrates randomly to the shaded side, where it is converted to IAA. Since the production of IAA at the tip is limited by the overall level of precursor (Skoog 1937) such a mechanism accounts for constancy of total auxin production, together with asymmetry of distribution on the two sides of the coleoptile.

What then, of the fact that in a completely divided coleoptile, no depression of auxin synthesis occurs on the lighted side (Fig. 10), as would seem to be predicted by the above mechanism? This might be understood in the following terms: Light causes a *temporary* inactivation of the auxin-producing enzyme. The precursor, which would normally randomly migrate to the shaded side, is trapped on the lighted side by the barrier. As the enzymatic activity is restored, the precursor becomes converted to IAA, and if auxin is collected by diffusion for a long enough time, there will be no difference in total auxin content of the blocks under the light and dark halves. Briggs *et al.* (1957) actually collected diffusible auxin for three hours, which should have been sufficient for enzyme regeneration to cover up the temporary lapse in auxin synthesis.

The theory of temporary inactivation of an auxin-producing enzyme, followed by its recovery, would also explain the greater than normal growth of the second half of the light growth reaction (Fig. 9). The photoinactivation of the enzyme leads to an accumulation of precursor which is only partially depleted by diffusion to the "dark" side. When the enzymatic activity is recovered, there is greater auxin production and greater growth because of the remaining precursor surplus. This supranormal growth rate after the initial growth depression is not adequately explained by any other theory.

Although this theory would seem to encompass under one scheme the probable photoreceptor, known chemical reactions and enzymes, and a feasible amplification mechanism, it cannot be said, at the present time, to be any more likely than a mechanism involving forced lateral movement of auxin under the influence of a bioelectric potential. On the other hand, it must also be remembered that the observed induced potentials must arise through the operation of some chemical system, and this system could indeed be the unilateral inactivation of an enzyme such as the aldehyde oxidase or a flavin-sensitized photoöxidation (Rummeni 1956). As with the photoreceptor problem, a definite decision cannot at the moment be made.

It should also be noted that visible light has been shown to affect auxin synthesis in various plants (Navez 1933, with *Lupinus*; van Overbeek 1932, with *Raphanus*; Avery 1935, with *Nicotiana*, Thimann and Skoog 1934, with *Vicia* and Naundorf 1940, with *Helianthus* roots). Although the effect generally observed was an increase in auxin production in previously darkened plants, the fact that polychromatic light was used renders the data non-critical for phototropism. In at least one instance (McIlvaine and Popp 1940) a decrease in auxin synthesis has been elicited by blue light.

Treatment of barley, tobacco and tomato plants with blue light has also been shown (Appleman and Pyfrom 1956) to result in marked changes in catalase activity. Earlier Metzner (1936) had obtained somewhat similar, but not such definite results with *Helianthus*. Since catalase is known, at least in *in vitro* systems (Galston, Bonner and Baker 1953) to spare auxin from destruction by indoleacetic acid oxidase, it may be that the observed effects of light on synthesis are, in reality, alterations of the synthesis-destruction balance. The net effect, of course, would be operationally indistinguishable from an effect on synthesis.

IV. Phenomena which may be related to, or a part of, the phototropic response.

Since, as we have seen above, we are unable, at the present state of our knowledge about phototropism, to give a definite explanation of the mechanism of the process, it behooves us to consider other photobiological phenomena which may be related to it, in the hope that such a consideration will help explain phototropism. In the discussion which follows, we shall be concerned mainly with processes for which some sort of an action spectrum has been obtained, such spectrum agreeing reasonably well with that already discussed as characteristic of phototropism.

A. Light-induced changes in the viscosity of protoplasm.

It was demonstrated by STÄLFELT (1946) that leaves of *Elodea* exposed to light suffer a change in protoplasmic viscosity, which could be studied by noting the centrifugal force required to throw the cell contents against one wall. VIRGIN (1948), following up this work, found similar phenomena in *Spirogyra* and *Mnium*, and reasoned that the phenomenon is probably common to the cytoplasm of all green plants. In subsequent investigations, VIRGIN (1950, 1951, 1952) was able to demonstrate the following facts (1) The effect is strictly confined to the illuminated cell, and even to that portion of the cell which is illuminated (Fig. 25). (2) The threshold light intensity for the induction of viscosity decreases in properly pretreated *Elodea* is less than .001 MC, which compares well with the .00015 MC stated to be the threshold for *Avena* coleoptile phototropism. (3) The reciprocity law holds, but only under very special

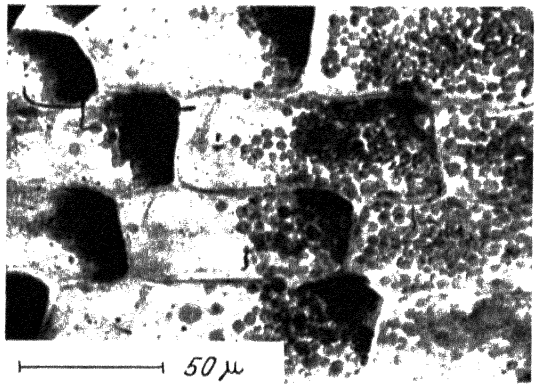


Fig. 25. Localization in the cell of *Elodea* of the effect of light on photoplasmic viscosity. Centrifugation toward the right. Left half illuminated, right half unilluminated. (After VIRGIN 1951.)

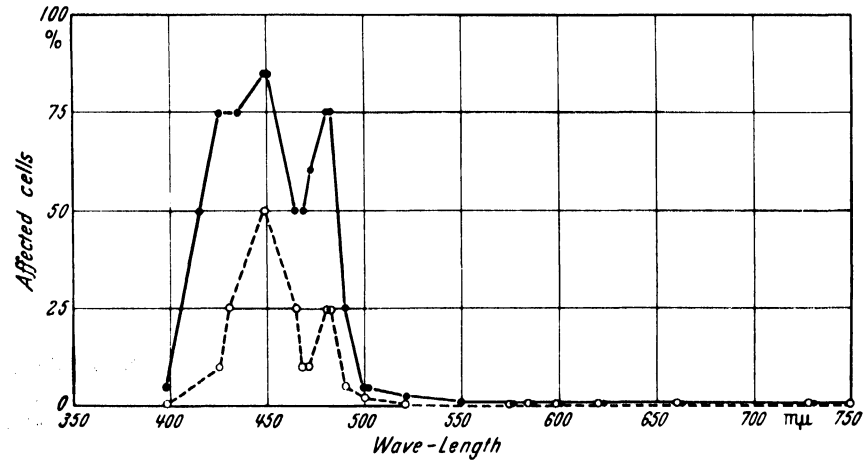


Fig. 26. Action spectrum for the light-induced decrease in protoplasmic viscosity in *Elodea*. The two curves represent two different experiments. (After VIRGIN 1952.)

conditions. (4) The action spectrum (Fig. 26) is very similar to that for photo tropism (Fig. 7a and b), demonstrating a peak at 450 mμ, a somewhat lower peak at 470 mμ and a cut-off point just beyond 500 mμ.

It may be seen then, that the phenomenon, in all essential photobiological respects, parallels phototropism. The similarity is all the greater when one considers also that auxin is known to produce an effect on protoplasmic viscosity similar to that elicited by low intensities of light (STÅLFELT 1950). Obviously, this phenomenon is so basic in nature that it is of possible importance in all cellular activities. Although one cannot state the physical basis for the altered viscosity, it probably has something to do with cell proteins and their hydration. This type of effect could, of course, affect enzymatic activity greatly and could therefore, as discussed above, serve as the basis for phototropic curvature. In any case, the close coincidence of the action spectra for the two processes compels one to view them as related.

B. Light-induced changes in protoplasmic streaming.

BOTTELIER (1933, 1934, 1935) was able to show that rate of protoplasmic streaming in etiolated *Avena* coleoptiles is greatly influenced by illumination. At low irradiances (200 ergs/cm^2), light depresses streaming, but at higher irradiances, (800 ergs/cm^2) it accelerates streaming. This is in the same energy range as the reversal from the first positive to the first negative phototropic curvature. Within selected ranges, the reciprocity law holds, permitting the determination of an action spectrum. BOTTELIER's data, although incomplete, permit the conclusion that the action spectrum for the depression in rate of protoplasmic streaming is identical with that for phototropism.

Functional significance in phototropism could, of course, be hypothesized in this instance. If the downward transport of auxin depended upon cytoplasmic streaming which, in turn, were affected by light, then light could control growth *via* control of auxin transport. Unfortunately for this hypothesis, the researche- of VAN OVERBEEK (1933) with the *Raphanus* hypocotyl showed no effect of lighs on the transport of auxin. Therefore, if this phenomenon has any connection with phototropsim, it must be through another pathway. Although this pathway is undefinable at present, it is noteworthy that streaming, like protoplasmic viscosity, is affected by auxin (THIMANN and SWEENEY 1937, 1938).

C. Light-induced chloroplast movements.

The movements of chloroplasts in cells, first reported in the mid-nineteenth century, are now known to be due largely to light falling on the cell. The plastids assume various orientations (apostrophe, epistrophe, parastrophe) in darkness, weak light and strong light respectively. These changes of position of the plastid must, unlike the purely passive plastid "movements" in cyclosis, depend on some activity of the plastid itself. These movements, accomplished by unknown mechanisms, are apparently functional in presenting the plastid with optimal light intensity, irrespective of the incident irradiance.

Recently, ZURZYCKA (1951) has shown that the low energy-induced movement (apostrophe-epistrophe) has an action spectrum very similar to that of phototropism, and is attributed by the author to absorption by carotenoids. On the other hand, the high intensity reaction (apostrophe-parastrophe) has an action spectrum indicating absorption by chlorophyll.

Once again, the similarity of action spectra indicates a similarity in photoreceptor (either carotenoid or flavin) for the two processes. In view of the fact that phototropism occurs in organs such as coleoptiles and roots, which are devoid of chloroplasts, no obvious functional relation of the two processes can be suggested.

D. Inhibition of lettuce seed germination.

FLINT and MC ALISTER (1935), studying the effect of light on seed germination, discovered the now well-known promotive effects of red and inhibitory effect of far-red. In addition, however, they discovered an inhibitory effect of blue light, which, when compared with the phototropic action spectrum, shows numerous close coincidences. This close relation was pointed out by BOYSEN-JENSEN (1936) who also suggested a functional association of the two processes. In view of the fact that the photoreactions controlling seed germination are at present not well understood, they do not now help us in explaining phototropism.

E. Miscellaneous effects.

1. Photoinduction of electrical polarity.

We have mentioned earlier the induction, by light, of transverse electric potentials in coleoptiles (SCHRANK 1946). Although the action spectrum for this effect is unknown, MILLS and SCHRANK (1954) do report that ultraviolet irradiation affects the longitudinal electrical polarity of the organ. If the action spectra do coincide, the participation of bioelectric effects in phototropic curvature would be made all the more probable.

2. Photoinduction of altered permeability.

Another interesting light effect with an undetermined action spectrum is the photoinduction of increased cell permeability in *Elodea* (LEPESCHKIN 1930). Previously darkened *Elodea* leaves were covered with metal foil, except for a thin slit, and the leaf then exposed to light. Subsequent immersion of the leaf in methylene blue resulted in the accumulation of this pigment in the illuminated cells. LEPESCHKIN interpreted this as a localized light-induced increase in permeability. It is unknown how general this phenomenon is, but obviously such a mechanism could influence growth and curvature by the regulation of the entry and exit from the cell of materials required for growth. JÄRVENKYLÄ (1937) found blue light to be most effective in increasing the permeability of *Rhoeo*, *Elodea* and *Chara* cells to various substances. This process is therefore possibly related to phototropism.

Closely related to, and possibly identical with light-altered permeability is the photoinduction of altered absorption rates. COLLANDER (1939) working with *Chara* and *Tolypellopsis*, found light to increase greatly absorption of lithium, potassium, strontium and rubidium, but not of calcium and manganese. Similar findings have been reported by ARISZ (1947).

3. Altered wall plasticity.

GESSNER (1936) showed that the elasticity and plasticity of *Helianthus* cell walls were lowered by illumination. *Lupinus luteus*, which, according to the author, shows no phototropic sensitivity, shows no such effects. The author believes the lowered plasticity to be causally related to the induced curvatures.

V. Experimental alteration of phototropic behavior.

In some instances, useful information about a process can be gained by an experimental alteration of the rate of the process. Deduction about the mode of action of the effective external factor may then be used to infer conclusions about the nature of the process itself. While it cannot be claimed that this is yet true for phototropism, the alterations of phototropic behavior are interesting enough to merit discussion on their own.

A. Photosensitizers.

In at least some cases, organs are not phototropically sensitive because they lack an absorbing pigment. Thus, BLUM and SCOTT (1933) were able to show that the addition of erythrosin to phototropically inactive roots made them phototropically active, and that the wavelengths of light effective in producing curvature are exactly those absorbed by the dye. Obviously, in these roots, all that is lacking for phototropism to occur is a proper absorbing pigment. On the other hand BOAS (1933) and BOAS and MERKENSCHLÄGER (1925) found that dilute eosin solutions supplied to *Lolium* seeds resulted in a complete loss of phototropic sensitivity. Eosin is known to sensitize auxin photoinactivation (SKOOG 1936) and its action in upsetting normal curvature may result from this fact. BOAS claims that certain porphyrins produce effects similar to those elicited by eosin.

A third type of response to externally applied photosensitizer has been reported by ZIEGLER (1950). Unilateral illumination of the roots of various seedlings under fluorescent substances results in the conversion of aphototropic and negatively phototropic behavior to positive phototropism. Conversely, normally positively phototropic *Avena* coleoptiles are converted to negative phototropism when illuminated in solutions of fluorescent materials.

B. Paraffin oil.

The *Phycomyces* sporangiophore, which is positively phototropic, differs from the *Avena* coleoptile in that its light-growth-reaction is an acceleration, rather than an inhibition (BLAAUW 1909). The positive curvature is ostensibly due to the fact that the transparent sporangiophore acts as a spherical lens, thus causing a longer light path and greater photochemical action on the "shaded" side than on the "light" side (CASTLE 1933). BUDER (1918) showed that illumination of sporangia under paraffin oil results in a transformation of this positive to a negative curvature, presumably because the paraffin oil, because of its high index of refraction, causes a dispersion of light in the sporangiophore, rather than a convergence at the rear of the organ. Unfortunately for this interpretation, DASSEK (1939) was able to demonstrate a similar inversion for *Lunularia* rhizoids and ZIEGLER (1950) was able to show a similar inversion for *Avena* coleoptiles (Fig. 27). Clearly the latter organ is not so transparent as to permit the BUDER interpretation, and ZIEGLER was not able to propose a reasonable substitute.

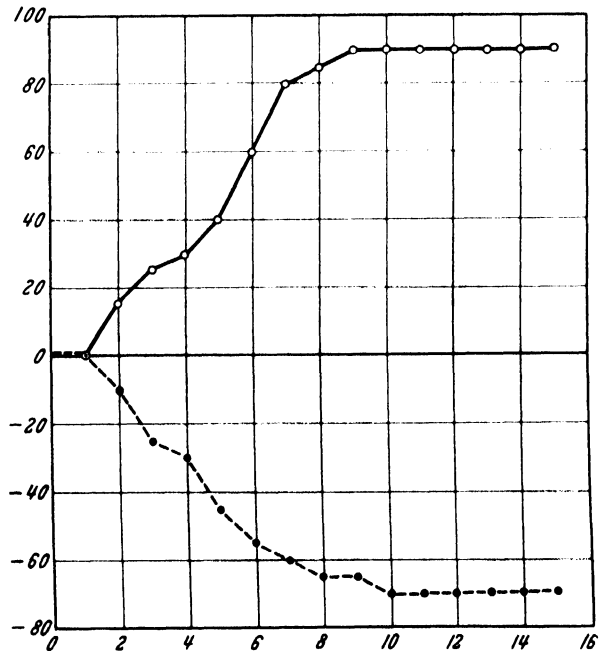


Fig. 27. Inversion of the phototropic behavior of *Avena* coleoptiles by immersion in paraffin oil. Curve above, coleoptiles in air; curve below, coleoptiles in paraffin oil. Ordinate = curvature in degrees; abscissa = time in hours. (After ZIEGLER 1950.)

C. Growth regulators.

Although phototropic curvature depends entirely on growth reactions, there must be some aspects of phototropism, probably at the photoreception end of the system, which transcend the growth mechanism. If selective inhibition or

enhancement of growth or phototropic sensitivity could be achieved, then perhaps some deductions could be made about the unique aspects of phototropism.

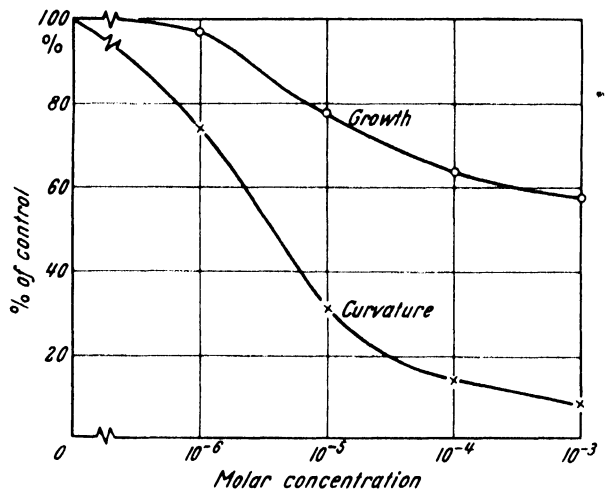


Fig. 28. Differential inhibition of growth and geotropic curvature in corn roots by the growth regulator N-1-naphthylphthalamic acid. (After CHING *et al.* 1956.)

RINA and ARDUMO-JOLANDE (1927) reported that Fe^{+++}, Cu^{++}, caffeine, quinine, strychnine, nicotine and brucine enhanced phototropic curvature without affecting the rate of elongation. This would imply that increased sensitivity to light had been conferred by these agents.

The reverse effect has been reported by NÉTIEN and CONILLOT (1951) for N-1-naphthylphthalamic acid, a known auxin analog. In their hands, phototropic sensitivity disappeared completely, while growth inhibition was only partial. A similar result has been reported for geotropism of *Avena*, corn and pea seedlings by CHING *et al.* (1956) (Fig. 28). The latter authors use their results to question the entire CHOLODNY-WENT theory of tropisms, as do AUDUS and BROWNBRIDGE (1957) for other reasons.

D. Alteration of the light gradient.

As has been pointed out previously, the induction of a differential growth pattern essential to curvature depends on the establishment of a light-gradient at the tip. Any measure which alters the light gradient alters the differential

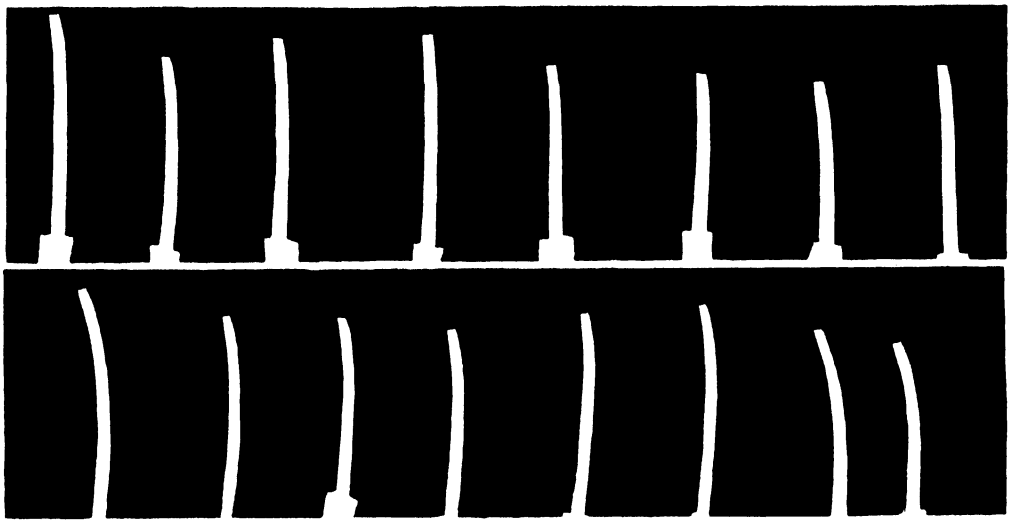


Fig. 29. Decreased curvature of *Avena* coleoptiles as a result of filling the central chamber with water. Top row, water filled; bottom row, air filled. (After DUBUY 1934.)

growth pattern, and thus the curvature. DUBUY (1934), for instance, found that filling the hollow coleoptile with water decreased the light gradient and also curvature (Fig. 29 and 30). BÜNNING (1955) found the tip to absorb more heavily than the base of the coleoptile, but that infiltration with water almost obliterates

this difference. BÜNNING *et al.* (1953) and later BRAUNER (1955, 1957) found that the presence in the coleoptile of a leaf or pigment solution greatly increases the light gradient and also curvature.

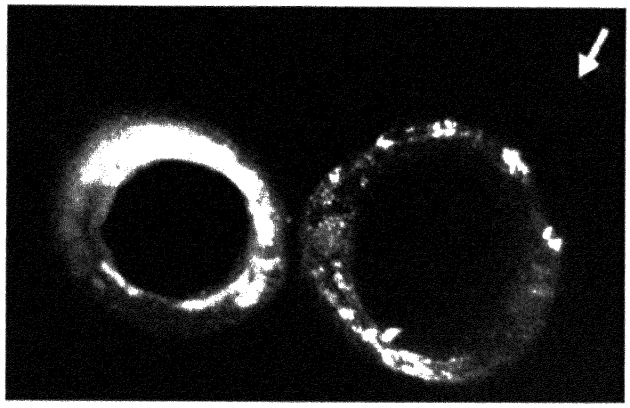


Fig. 30. Decreased light gradient caused by filling the coleoptile with water. Left, filled with air; right, filled with water. Light from the direction of the arrow. (After DUBUY 1934.)

E. "Short-circuiting" of induced potentials.

SCHRANK (1953) found that excised *Avena* coleoptiles, filled with various solutions, and placed horizontally, showed a decrease curvature upward (geotropism) if the solution contained salts of Li, K and Na, of which LiCl was most active. The effects were proportional to the concentration and conductivity of the salt, though some extraneous anti-K effects were implicated in the case of Li.

Since it had previously been demonstrated (WILKS and LUND 1947) that the longitudinal electrical polarity of the coleoptile is reduced by such salt solutions, SCHRANK regards it likely that the decreased curvature is due to decreased potential. This would probably also be true for phototropism.

VI. Summary and status of the problem.

It is quite clear that what is definitely known about phototropism is limited to a formal description of the external events. Inferences about the intimate intracellular details of the process must be drawn from data which, at present, are insufficient to permit decisions to be made between equally probable hypotheses. In this final section, the author hopes, by summarizing the major areas of uncertainty in the field, to suggest fertile areas for future investigation.

A. We do not yet know the receptor pigment in phototropism. The most likely present candidates for this rôle are some form of riboflavin or of carotene, though other blue-absorbing pigments such as folic acid, vitamin K and certain flavonoids cannot be ruled out with certainty. The answer to this problem is probably to be sought in further elucidation of action spectra in the near ultraviolet region of the spectrum, and in the study of specific mutants lacking one or another pigment. *In vitro* studies of photodynamic action and action spectrum studies in the visible do not seem to give promise of yielding much more definitive information.

B. Although it seems reasonably clear that asymmetry of auxin distribution is the cause of phototropic bending, we do not yet definitely know which auxin is involved in phototropism. IAA is generally assumed to function because it is undoubtedly the major auxin present in the *Avena* coleoptile and other phototropically sensitive organs. One must, however, bear in mind the fact that in

all plant preparations so far examined, small percentages of other, yet undefined, auxins exist, and that these may be functional in tropisms. This question can be resolved only by a continued extraction, chromatographic separation and quantitative estimation of the auxins present in plant tissues.

C. We do not know the mechanism by which asymmetry in auxin distribution is accomplished. Both photoinduced lateral transport and altered synthesis at the tip seem possible. The most fruitful approach to a resolution of this problem would appear to be the use of labelled auxin precursors, such as tryptophan, and labelled auxins such as IAA in intact coleoptiles. A combined use of radioautography, chromatography and auxin bioassay should tell us which of these putative mechanisms is functional.

D. We do not know why, and cannot even produce reasonable hypotheses to explain the reversal of phototropic response with increasing light dose. The phenomenon should at least be put on a firmer basis by the extended production of dose-response curves at various wavelengths.

E. We do not know how the plant amplifies the excitation produced by the original absorbed quantum into an effect apparently involving more than 4000 auxin molecules. An answer to this question, probably to be obtained by an investigation of photoactivated and inactivated enzyme systems, would bring us much closer to an understanding of the entire field of plant response to environmental stimuli.

Literature.

Amlong, H. U.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen geoelektrischen Effect und Geotropismus. Planta (Berl.) **21**, 211–250 (1933). — Appleman, D., and H. Z. Pyfrom: Changes in catalase activity and other responses induced in plants by red and blue light. Plant Physiol. **30**, 543–549 (1956). — Arisz, W. H.: Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. Trav. bot. néerl. **12**, 44–216 (1915). — Uptake and transport of chlorine by parenchymatic tissue of leaves of *Vallisneria spiralis*. I. The active uptake of chlorine. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **50**, 1019–1032 (1947). — Arnold, W., and J. R. Oppenheimer: Internal conversion in the photosynthetic mechanism of blue-green algae. J. Gen. Physiol. **33**, 423–435 (1950). — Asana, R. D.: On the relation between the distribution of auxin in the tip of the *Avena* coleptile and the first negative phototropic curvature. Ann. of Bot. **2**, 955–957 (1938). — Atkins, G. A.: The effect of pigment on phototropic response: A comparative study of reactions to monochromatic light. Ann. of Bot. **50**, 197–218 (1936). — Audus, L. J., and M. E. Brownbridge: Studies on the geotropism of roots. I. Growth rate distribution during response and the effects of applied auxins. J. of Exper. Bot. **8**, 105–124 (1957). — Avery jr., G. S.: Differential development of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth. Bull. Torrey Bot. Club **62**, 313–330 (1935).

Bachmann, F., u. F. Bergann: Über die Wertigkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge für die phototropische Reizung von *Avena sativa*. Planta (Berl.) **10**, 744–755 (1930). — Backus, G. E., and A. R. Schrank: Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to unilateral illumination. Plant Physiol. **27**, 251–262 (1952). — Bandurski, R. S., and A. W. Galston: Phototropic sensitivity of coleoptiles of albino corn. Maize Genet. Cooperation Newsletter **25**, 5 (1951). — Bell, G. R.: On the photochemical degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and structurally related compounds in the presence and absence of riboflavin. Bot. Gaz. **118**, 133–136 (1956). — Bergann, F.: Untersuchungen über Lichtwachstum, Lichtkrümmung und Lichtabfall bei *Avena sativa* mit Hilfe monochromatischen Lichtes. Planta (Berl.) **10**, 666–743 (1930). — Beyer, A.: Experimentelle Studien zur Blaauwschen Theorie. I. Die Wachstumsverhältnisse bei der phototropischen Krümmung vorbelichteter *Avena*-Keimlinge. Planta (Berl.) **4**, 411–436 (1927). — Blaauw, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209–372 (1909). — Licht und Wachstum. III. Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen **15**, 89–204 (1919). — Blum, H. F.: Photodynamic action and diseases caused by light. Reinhold 1941. — Blum, H. F., and K. G. Scott: Photodynamically induced tropisms in plant roots. Plant Physiol. **8** (4), 525–536 (1933). — Boas, F.: Eine neue Eosin-Wirkung auf Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **51** (6), 274–275 (1933). — Boas, F., u. F. Merkenschläger: Reizverlust, hervorgerufen durch Eosin. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 381–390 (1925). — Bose, D. M.: Tropic, diurnal and irritability responses

in plants. A physico-chemical theory. Trans. Bose. Res. Inst. Calcutta **18**, 1 (1949/50). — Bose, J. C.: The motor mechanism of plants, S. 429. New York: Longmans, Green & Company 1928. — Bottelier, H. P.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung von *Avena*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **36**, 790–795 (1933). — Bottelier, H. P.: Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Protoplasmaströmung in der *Avena*-Koleoptile. Rec. Trav. bot. néerl. **31**, 474–582 (1934). — Oxygen as a limiting factor of the protoplasmic streaming in *Avena* coleoptiles of different ages. Rec. Trav. bot. néerl. **32**, 287—292 (1935). — Boysen-Jensen, P.: Über die Leitung des phototropischen Reizes in *Avena*-Keimpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **28**, 118–120 (1910). — Die phototropische Enduktion in der Spitze der *Avena*-Koleoptile. Planta (Berl.) **5**, 464–477 (1928). — Growth hormones in plants. New York: McGraw Hill Book Company 1936. — Über die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. Det. kgl. danske Vidensk. Selsk. **13**, 1–31 (1936). — Boysen-Jensen, P., u. N. Nielsen: La transmission de l'irritation phototropique dans l'*Avena*. Bull. Acad. roy. Danmark **1911**, Nr 1, 3–24. — Studien über die hormonalen Beziehung zwischen Spitze und Basis der *Avena* koleoptile. Planta (Berl.) **1**, 321–331 (1925). — Brauner, L.: Über den Mechanismus der Photolyse des Heteroauxins. Naturwiss. **40**, 23–25 (1952). — Induktion phototropischer Reaktionen durch ein künstliches Perzeptionsorgan. Experientia (Basel) **8**, 1–5 (1952). — Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. I. Z. Bot. **41**, 291–341 (1953). — Tropisms and nastic movements. Annual Rev. Plant Physiol. **5**, 163 (1954). — Über die Funktion der Spitzenzone beim Phototropismus der *Avena*-Koleoptile. Z. Bot. **43**, 467–498 (1955). — The perception of the phototropic stimulus in the oat coleoptile. In: The biological action of growth substances, Soc. Exper. Biol. Symposium, No 11. Cambridge: Cambridge University Press 1957. — Brauner, L., u. E. Bünning: Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 470–476 (1930). — Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. II. Z. Bot. **42**, 83–124 (1954). — Briggs, W. R., R. D. Tocher and J. F. Wilson: Phototropic auxin redistribution in corn coleoptiles. Science (Lancaster, Pa.) **125** (1957). — Bünning, E.: Phototropismus und Carotenoide. I. Phototropische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge und Strahlungsabsorption im Pigment bei *Pilobolus*. Planta (Berl.) **26**, 719–736 (1937). — Phototropismus und Carotinoide. II. Das Carotin der Reizaufnahmezonen von *Pilobolus*, *Phycomyces* und *Avena*. Planta (Berl.) **27**, 148–158 (1937). — Phototropismus und Carotinoide. III. Weitere Untersuchungen an Pilzen und höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **27**, 583–610 (1937). — Weitere Untersuchungen über die Funktion gelber Pigmente beim Phototropismus der *Avena*-Koleoptile. Z. Bot. **43**, 167–174 (1955). — Bewegungen. Fortschr. Bot. **18**, 347 (1956). — Bünning, E., I. Dorn, G. Schneiderhöhn u. I. Thorning: Zur Funktion von Lactoflavin und Carotin beim Phototropismus und bei lichtbedingten Wachstumsbeeinflussungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 333–340 (1953). — Bünning, E., H-J. Reisener, F. Weygand, H. Simon u. J. F. Klebe: Versuche mit radioaktiver Indolylessigsäure zur Prüfung der sog. Ablenkung des Wuchshormonstromes durch Licht. Z. Naturforsch. **11b**, 363–364 (1956). — Buder, J.: Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 104–105 (1918). — Burkholder, P. R., and E. S. Johnston: Inactivation of plant growth substance by light. Smithsonian Inst. Miscell. Coll. **95**, 1–14 (1937).

Castle, E. S.: The refractive indices of whole cells. The physical basis of the positive phototropism of *Phycomyces*. J. Gen. Physiol. **17**, 41—62 (1933). — Ching, T. M. T., R. H. Hamilton and R. S. Bandurski: Selective inhibition of the geotropic response by n-l-Naphthylphthalamic acid. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 546–558 (1956). — Cholodny, N.: Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 356–362 (1924). — Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jb. wiss. Bot. **65**, 447–459 (1926). — Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zbl. **47** (10), 604–626 (1927). — Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta (Berl.) **6** (1), 118–138 (1928). — Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von *Avena sativa*. Jb. wiss. Bot. **73** (5), 720–758 (1930). — Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Vorläufige Mitt. Ber. dtsch. bot. Ges. **49**, 243–247 (1931). — Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. II. Ber. dtsch. bot. Ges. **50** (6), 317–320 (1932). — Beiträge zur Kritik der Blaauwschen Theorie des Phototropismus. Planta (Berl.) **20** (3), 549–576 (1933). — Cholodny, N. G., and E. Ch. Sankewitsch: Influence of weak electric currents on the growth of the coleoptile. Plant Physiol. **12**, 385–408 (1937). — Clark, O. L.: Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Z. Bot. **5**, 737–770 (1913). — Clark, W. G.: Note on the effect of light on the bioelectric potentials in the *Avena* coleoptile. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. **21**, 681–684 (1935). — Electrical polarity and auxin transport. Plant Physiol. **12**, 409–440 (1937). — Polar transport of auxin and electrical polarity in the coleoptile of *Avena*. Plant Physiol. **12**, 737–754 (1937). — Colla, S.: L'azione dei raggi ultraviolette sulle piante etiolate. Boll. Soc. ital. Biol. sperm. **2**, 724–726 (1927). — Collander, R.: Permeabilitätsstudien an Characeen. III. Die Aufnahme und Abgabe von Kationen. Proto-

plasma (Wien) **33**, 215–257 (1939). — CURRY, G. M., and H. E. GRUEN: Negative phototropism of *Phycomyces* in the ultraviolet. Nature (Lond.) **179**, 1028–1029 (1957). — CURRY, G. M., K. V. THIMANN and P. M. RAY: The base curvature of *Avena* seedlings to the ultraviolet. Physiol. Plantarum (Copenh.) **9**, 429–440 (1956).

DARWIN, C., and F. DARWIN: The power of movement in plants. New York: Appleton-Century Company 1881. — DASSEK, M.: Der Phototropismus der Lebermoosrhizoide. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 125–200 (1939). — DELBRÜCK, M., and W. REICHARDT: System analysis for the light growth reactions of *Phycomyces*. In: Cellular mechanisms in differentiation and growth. Edit. Dorothea Rudnick. Princeton University Press 1956. — DILLEWIJN, C. VAN: Die Lichtwachstumsreaktion von *Avena*. Rec. Trav. bot. néerl. **24**, 307–581 (1927). — DOLK, H. E.: Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of *Avena sativa* for light and gravitation. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **29**, 1113–1117 (1926). — Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **32**, 1127–1140 (1929). — DUBUY, H. G.: Der Phototropismus der *Avena*-Koleoptile und die Lichtabfallstheorie. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 530 (1934). — DUBUY, H. G., u. E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Erg. Biol. **9**, 358–544 (1932); **10**, 207–322 (1934); **12**, 325–543 (1935). — DUTTON, H. J., and W. M. MANNING: Evidence for carotenoid-sensitized photosynthesis in the diatom *Nitzschia closterium*. Amer. J. Bot. **28**, 516–526 (1941).

EMERSON, R., and C. M. LEWIS: The dependence of quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wave length of light. Amer. J. Bot. **30**, 165–178 (1943). — EULER, H. v., u. E. ADLER: Über Flavin und einen blau fluorescierenden Stoff in der Netzhaut der Fischaugen. Z. physiol. Chem. **228**, 1 (1934).

FERRI, M. G.: Photoinactivation of the plant hormone indoleacetic acid by fluorescent substances. Nature (Lond.) **168**, 334–335 (1951). — Fluorescence and photoinactivation of indoleacetic acid. Arch. of Biochem. a. Biophysics **31**, 127–131 (1951). — FILZER, P.: Weitere phototropische Untersuchungen. Planta (Berl.) **12**, 362–398 (1930). — FITTING, H.: Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Erg. Physiol. **4**, 684–763 (1905); **5**, 155–249 (1906). — FRANCK, F.: Der Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Thesis, Univ. Tübingen 1951. — FRÖSCHEL, P.: Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **188** (1909). — FULLER, H. J., and A. W. THUENTE: Some quantitative aspects of phototropism. Trans. Illinois State Acad. Sci. **34**, 86–88 (1941).

GALSTON, A. W.: Riboflavin-sensitized photoöxidation of indoleacetic acid and related compounds. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. **35**, 10–17 (1949). — Riboflavin, light and the growth of plants. Science (Lancaster, Pa.) **111**, 619–624 (1950). — Phototropism. II. Bot. Review **16**, 361–378 (1950). — GALSTON, A. W., and R. S. BAKER: Inactivation of enzymes by visible light in the presence of riboflavin. Science (Lancaster, Pa.) **109**, 485–486 (1949). — Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. Amer. J. Bot. **36**, 773–780 (1949). — GALSTON, A. W., J. BONNER and R. S. BAKER: Flavoprotein and peroxidase as components of the indoleacetic acid oxidase system of peas. Arch. of Biochem. a. Biophysics **49**, 456–470 (1953). — GALSTON, A. W., and M. E. HAND: Studies on the physiology of light action. I. Auxin and the light inhibition of growth. Amer. J. Bot. **36**, 85–94 (1949). — GESSNER, F.: Phototropismus und Wanddehnbarkeit. Jb. wiss. Bot. **82**, 796–802 (1936). — GIRI, K. V., P. R. KRISHNASWAMY and N. A. RAO: Occurrence of flavokinase activity in plants. Nature (Lond.) **179**, 1134–1135 (1957). — GOLDACRE, P. L.: The photochemical inactivation of indoleacetic acid sensitized by non-protein components of plant tissues. Austral. J. Biol. Sci. **7**, 225–250 (1954). — GORDON, S. A. Studies on the mechanism of phytohormone damage by ionizing radiation. Intl. Conf. Peaceful Uses Atomic Energy, 8 July 1955. — GORDON, S. A., and M. EIB: Auxin transport in the phototropic response. Plant Physiol. **31**, xiv (abstr.) (1956). — Hormonal relations in the phototropic response: Polarity and velocity of auxin transport. Argonne National Laboratory Quarterly Report, ANL-5597, April, May, June, 1956. — GORDON, S. A., and R. P. WEBER: Studies on the mechanism of phytohormone damage by ionizing radiation. I. The radiosensitivity of indoleacetic acid. Plant Physiol. **30**, 200–210 (1955). — GORTNER, W. A., and M. KENT: Indoleacetic acid oxidase and an inhibitor in pineapple tissue. J. of Biol. Chem. **204**, 593–603 (1953).

HAIG, C.: The spectral sensibility of *Avena*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **20**, 476–479 (1934). — The phototropic responses of *Avena* in relation to intensity and wavelength. Biol. Bull. **69**, 305–324 (1935). — The effect of intensity and wavelength on the response of *Avena* to light. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **20**, 296–303 (1954). — HAND, D. B., E. S. GUTHRIE and P. F. SHARP: Effect of oxygen, light and lactoflavin on the oxidation of vitamin C in milk. Science (Lancaster, Pa.) **87**, 439–441 (1938). — HANSEN, J. R., and K. P. BUCHHOLTZ: Inactivation of 2,4-D by riboflavin in the light. Weeds **1**, 237–242 (1952). — HAUSMANN, W., and F. M. KUEN: Über photobiologische Sensibilisation und Desensibilisation im Ultraviolett. Strahlenther. **60**, 270 (1937). — HEIMAN, M.: Riboflavin: Significance of its photodynamic

action and importance of its properties for the visual act. Arch. of Ophthalm. **28**, 493–502 (1942). — HUBERT, B., and G. L. FUNKE: The phototropism of terrestrial roots. Biol. Jaarboek **4**, 286–315 (1937).

ISAKA, S.: Photochemistry of riboflavin. III. Photooxidative activity of flavins and their behavior in relation to cupric ions. J. Coll. Arts. a. Sci. Chiba Univ. **1**, 263–266 (1955). — ISAKA, S., and J. KATO: Photodynamic activities of riboflavin. I. General properties of the photodynamic riboflavin. J. Coll. Arts. a. Sci. Chiba Univ. **1**, 43–50 (1952).

JÄRVENKYLÄ, Y. T.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten. Ann. bot. Soc. zool.-bot. fenn. „Vanamo" **9**, 1–99 (1937). — JOHNSTON, E. S.: Phototropic sensitivity in relation to wavelength. Smithsonian Inst. Miscell. Coll. **92**, 1–17 (1934).

KARRER, P.: Chemie der Flavine. Erg. Vitamin u. Hormonforsch. **11**, 381–417 (1939). — KNIGHT, T. A.: Sechs pflanzenphysiologische Abhandlungen. In OSTWALDS Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr 62. Leipzig 1895. — KOCH, K.: Untersuchungen über den Quer- und Längstransport des Wuchsstoffes in Pflanzenorganen. Planta (Berl.) **22**, 190–220 (1934). — KÖGL, F.: Über Auxine, VI. Mitt. Angew. Chem. **46**, 469–473 (1933). — KÖGL, F., u. G. J. SCHURINGA: Über die Inaktivierung von Auxin-a-lacton bei verschiedenen Wellenlängen und den Einfluß von Carotinoiden auf die Lichtreaktion. Hoppe-Seylers Z. **280**, 148–161 (1944). — KONDO, H.: On the change of flavin distribution in tissue of seeds on the stage of germination and on the photoinfluence upon it. J. Agricult. Chem. Soc. Japan **30**, 393–398 (1956). — KONINGSBERGER, V. J., u. B. VERKAAIK: On phototropic curvature in *Avena* caused by photo-chemical inactivation of auxin a via its lactone. Rec. Trav. bot. néerl. **35**, 1–13 (1938). — KUNITZ, M.: Crystalline ribonuclease. J. Gen. Physiol. **24**, 15–32 (1941).

LABOURIAU, L. G., and A. W. GALSTON: Phototropism in carotene-free plant organs. Plant Physiol. **30**, xxii (abstr.) (1955). — LAIBACH, F.: Zur Frage der Inaktivierung des Wuchsstoffes durch Licht. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 298–306 (1938). — LANGE, S.: Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jb. wiss. Bot. **67**, 1–51 (1927). — LEMBERG, R., R. A. WYNDHAM and N. P. HENRY: On liver aldehydrase. Austral. J. Exper. Biol. a. Med. Sci. **14**, 259 (1936). — LEPESCHKIN, W. W.: Light and the permeability of protoplasm. Amer. J. Bot. **17**, 953 (1930). — LI, TSI-TUNG: Phototropism of decapitated coleoptiles of *Avena sativa*. Sci. Rep. Nat. Tsing Hua Univ., Ser. B, Biol. a. Psychol. Sci. **2**, 1–10 (1934). — LUNDEGÅRDH, H.: Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus. Ark. Bot. (Stockh.) **18**, 1–62 (1922).

MANTEN, A.: Phototaxis, phototropism and photosynthesis in purple bacteria and blue-green algae. Thesis, Utrecht 1948. — MCILVAINE, H. R. C., and H. W. POPP: Further studies on growth substances in relation to the mechanism of action of radiation in plants. J. Agricult. Res. **60**, 207–215 (1940). — MER, C. L.: A reexamination of the supposed effect of riboflavin on growth. Plant Physiol. **32**, 175–185 (1957). — MERKEL, J. R., and W. J. NICKERSON: Riboflavin as a photocatalyst and hydrogen carrier in photochemical reduction. Biochim. et Biophysica Acta **14**, 303–311 (1954). — METZNER, P.: Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei einseitig belichteten Keimpflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 455–471 (1936). — MILLS, K. S., and A. R. SCHRANK: Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to unilateral ultraviolet irradiation. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **43**, 39–55 (1954). — MOHR, H.: Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen vom Licht. Planta (Berl.) **47**, 127–158 (1956).

NAUNDORF, G.: Untersuchungen über den Phototropismus der Keimwurzel von *Helianthus annuus*. Planta (Berl.) **30**, 639–663 (1940). — NAVEZ, A. E.: Growth promoting substances and illumination. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **19**, 636–638 (1933). — NÉTIEN, G., et R. CONILLOT: Action de l'acide naphthylphthalamique sur la germination es lès premiers stades de croissance des végétaux. Bull. mens. Soc. Linnéenne (Lyon) **20**, 49 (1951). — NICKERSON, W. J., and J. R. MERKEL: A light activation phenomenon in the enzymatic and nonenzymatic reduction of tetrazolium salts. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 1008 (1953). — NUERNBERGK, E.: Untersuchungen über die Lichtverteilung in Avenakoleoptilen und anderen phototropisch reizbaren Pflanzenorganen bei einseitiger Beleuchtung. Bot. Abh. **12**, 162 (1927).

O'CONNOR, M. W.: A study of phototropism in the sunflower. Ohio State Univ. Ph. D. Thesis 1938. — OPPENOORTH jr., W. F. F.: Photo-inactivation of auxin in the coleoptile of *Avena* and its bearing on phototropism. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **42**, 902–915 (1939). — On the rôle of auxin in phototropism and light growth reactions of *Avena* coleoptiles. Rec. Trav. bot. néerl. **38**, 287–372 (1941). — OVERBEEK, J. VAN: An analysis of phototropism in dicotyledons. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **35**, 1325–1335 (1932). — Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. Rec. Trav. bot. néerl. **30**, 537–626 (1933). — Phototropism. Bot. Review **5**, 655–681 (1939).

PÁAL, A.: Über phototropische Reizleitung. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 499–502 (1914). — Über phototropische Reizleitung. Jb. wiss. Bot. **58**, 406–458 (1918). — PILET, P.-E.: Le phototropisme des racines de *Lens culinaris* Medikus. Bull. Soc. Vaud. Sci. natur. **65**, 114–211

(1952). — PISEK, A.: Untersuchungen über den Autotropismus der Haferkoleoptile bei Lichtkrümmung, über Reizleitung und den Zusammenhang von Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus. Jb. wiss. Bot. **65**, 460–501 (1926). — PRINGSHEIM, E. G.: Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Beitr. Biol. Pflanz. **9**, 415–478 (1909). — Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin: Springer 1912. — Untersuchungen über das Webersche und das Resultantengesetz beim Phototropismus. Z. Bot. **18**, 209–254 (1926). — PURDY, H. A.: Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of *Avena*. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd. **3**, 1–29 (1921).

RAMSHORN, K.: Experimentelle Beiträge zur elektrophysiologischen Wachstumstheorie. Planta (Berl. **22**, 737–766 (1934). — REINDERS, D. E.: The sensibility for light of the base of normal and decapitated coleoptiles of *Avena*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **37**, 308–315 (1934). — REINERT, J.: Über den Wuchsstoffgehalt der *Avena*-Koleoptilspitze und die chemische Natur des extrahierbaren Auxins. Z. Naturforsch. **5b**, 374 (1950). — Über die Bedeutung von Carotin und Riboflavin für die Lichtreizaufnahme bei Pflanzen. Naturwiss. **39**, 47–48 (1952). — Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus von *Avena*-Koleoptilen und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. Z. Bot. **41**, 103–122 (1953). — RINA, G., and R. ARDUMO-JOLANDE: Contributo studio dell'eliotropismo nelle piante. L'azione di diverse sostanze eccitanti sopra di esso. Natura (Milano) **18**, 1–27 (1927). — ROTHERT, W.: Über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Ber. dtsch. bot. Ges. **10**, 374–390 (1892). — Über Heliotropismus. Beitr. Biol. Pflanz. **7**, 1–212 (1894). — RUMMENI, GERDA: On a chemical mechanism of the light-stimulus perception in plants. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 356–361 (1953). — Untersuchungen über die Redoxpotentiale bei der lichtinduzierten oxydativen Inaktivierung der β-Indolylessigsäure. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 325–336 (1956).

SACHS, J.: History of botany. Oxford: Clarendon Press 1890. — SCHRANK, A. R.: Note on the effect of unilateral illumination on the transverse electrical polarity in the *Avena* coleoptile. Plant Physiol. **21**, 362–365 (1946). — Electrical and curvature responses of the *Avena* coleoptile to transversely applied direct current. Plant Physiol. **23**, 188–200 (1948). — Experimental control of phototropic bending in the *Avena* coleoptile by application of direct current. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **1948**, 143–160. — Effect of inorganic ions and their conductances on geotropic curvature of the *Avena* coleoptile. Plant Physiol. **28**, 99–104 (1953). — Bioelectric implications in plant tropisms. In: The Biological action of growth substances, Soc. Exper. Biol. Symposium, No 11. Cambridge: Cambridge University Press 1957. — SCHRANK, A. R., and G. E. BACKUS: The relationship of auxin to electrically-induced growth responses in the *Avena* coleoptile. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **38**, 361–376 (1951). — SHUGAR, D.: Photosensibilization des enzymes et des derivés indoliques par la riboflavine. Bull. Soc. Chim. biol. Paris **33**, 710–718 (1951). — SIERP, H., u. A. SEYBOLD: Untersuchungen über Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jb. wiss. Bot. **65**, 592–610 (1926). — SIMONIS, W.: Die Wirkung von Licht und Strahlung auf die Zelle. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 655–705. 1956. — SKOOG, F.: The effect of X-irradiation on auxin and plant growth. J. Cellul. a. Comp. Physiol. **7**, 227–280 (1935). — A deseeded *Avena* test for small amounts of auxin and auxin precursors. J. Gen. Physiol. **20**, 311–334 (1937). — SÖDING, H.: Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jb. wiss. Bot. **64**, 587—603 (1925). — STÅLFELT, M. G.: The influence of light upon the viscosity of protoplasm. Ark. Bot. (Stockh.) A **33**, 1 (1946). — Quoted in Virgin, 1953. Ann. Estacion Exper. (Aula) **2**, 62 (1950). — STEWART, W. S., and F. W. WENT: Light stability of auxin in Avena coleoptiles. Bot. Gaz. **101**, 706–714 (1940).

TERPSTRA, W.: Chromatographic identification of the growth substance extracted from the *Avena* coleoptile tips. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **56**, 206–213 (1953). — THEORELL, H.: Quantitative Bestrahlungsversuche an gelbem Ferment, Flavinphosphorsäure und Lactoflavin. Biochem. Z. **279**, 186 (1935). — THIMANN, K. V., and F. SKOOG: Inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia faba*. Proc. Roy. Soc. (Lond.), Ser. B **114**, 317–339 (1934). — THIMANN, K. V., and B. M. SWEENEY: The effect of auxin on protoplasmic streaming. I. J. Gen. Physiol. **21**, 123–135 (1937). — II. J. Gen. Physiol. **21**, 439–461 (1938). — THORNING, I.: Untersuchungen über die Lichtwachstumsreaktionen dekapitierter *Avena*koleoptilen. Z. Bot. **43**, 175–179 (1955).

VIRGIN, H. I.: Changes in the viscosity of the cytoplasm of *Elodea densa* (Casp.) during continuous illium. Physiol. Plantarum (Copenh.) **1**, 147–155 (1948). — A localized effect of light on the protoplasmic viscosity of plant cells. Nature (Lond.) **166**, 485–486 (1950). — The effect of light on the protoplasmic viscosity. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 255–357 (1951). — An action spectrum for the light-induced changes in the viscosity of plant protoplasm. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 575–582 (1952).

WALD, G.: The molecular basis of visual excitation. Amer. Scientist **42**, 88–95 (1954). — WALD, G., and H. G. DUBUY: Pigments of the oat coleoptile. Science (Lancaster, Pa.) **84**, 247 (1936). — WALLACE, R. H., and A. E. SCHWARTING: A study of chlorophyll in a white mutant strain of *Helianthus annuus*. Plant Physiol. **29**, 431–436 (1954). — WALLER, J. C.:

Plant electricity. II. Towards an interpretation of the photo-electric currents of leaves. New Phytologist **28**, 291–302 (1929). — WASSINK, E. C.: Remarks on energy relations in photobiological processes. Proc. 1. Int. Photobiol. Congress (Amsterdam), pp. 307–322, 1954. — WEBSTER jr., W. W., and A. R. SCHRANK: Electrical induction of lateral transport of 3-indoleacetic acid in the *Avena* coleoptile. Arch. of Biochem. a. Biophysics **47**, 107–118 (1953). — WENT, F. W.: Over het verschil in gevoeligheid van top en basis der coleoptielen van *Avena* voor licht. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **34**, 1021–1027 (1925). — Concerning the difference in sensitivity of the tip and base of *Avena* to light. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **29**, 185–191 (1926). — Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufs. Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 483–489 (1928). — Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **25**, 1–116 (1929). — Growth, auxin and tropisms in decapitated *Avena* coleoptiles. Plant Physiol. **17**, 236–249 (1942). — Phototropism. In: Radiation Biology, edit. A. Hollaender. New York: McGraw-Hill 1956. — WENT, F. W., and K. V. THIMANN: Phytohormones. New York: Macmillan & Co. 1937. — WIEGAND, O. F., and A. R. SCHRANK: Curvature response of electrically stimulated *Avena* coleoptiles to 3-indoleacetic acid. Arch. of Biochem. a. Biophysics **56**, 459–468 (1955). — WIESNER, J.: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, S. 221. Vienna: Hölder 1881. — WILDEN, M.: Zur Analyse der positiven und negativen phototropischen Krümmungen. Planta (Berl.) **30**, 286–288 (1939). — WILDMAN, S. G., and J. BONNER: Observations on the chemical nature and formation of auxin in the *Avena* coleoptile. Amer. J. Bot. **35**, 740–746 (1948). — WILKS, S. S., and E. J. LUND: The electric correlation field and its variation in the coleoptile of *Avena sativa*. In: Bioelectric fields and growth. Austin: Texas Press 1947.

ZEEUW, D. DE, and A. C. LEOPOLD: The prevention of auxin responses by ultraviolet light. Amer. J. Bot. **44**, 225–228 (1957). — ZIEGLER, H.: Inversion phototropischer Reaktionen. Planta (Berl.) **38**, 474–498 (1950), [*cf.* also Vorl. Mitt. Naturwiss. Rdschau **2**, 83 (1949)]. — ZOLLIKOFER, C.: Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von *Avena sativa*. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **29**, 551 (1920). — ZURZYCKA, A.: The influence of wavelenght of light on the movements of chloroplasts in *Lemna trisulca* L. Acta Soc. Bot. polon. **21**, 17–37 (1951).

Phototropism of lower plants.

By

G. H. Banbury.

With 11 figures.

I. General introduction.

1. Survey of the literature.

Some of the early observations of phototropism in lower plants are reviewed in the classical text books of plant physiology by SACHS (1887), PFEFFER (1903), JOST (1907) and VINES (1886). The history of the development of ideas on this subject has been traced by WEEVERS (1949) and STILES (1950), and some aspects have been critically discussed by DU BUY and NUERNBERGK (1932, 1933, 1935). Phototropism in the algae was discussed by BLINKS (1951), in the Bryophytes by GARJEANNE (1932), in the Pteridophytes by DU BUY and NUERNBERGK (1938), and in various fungi by BULLER (1934). Other references are mentioned in general reviews of the topic of phototropism and will be separately cited in the course of this discussion.

2. Basic concepts.

Growth movements of plants in response to stimuli are termed tropisms if they occur in a direction spatially related to the direction of the stimulus. Such movements arise through an asymmetric distribution of growth brought about by a modification of internal metabolism; for example, when the rate of extension-growth on one side of a plant member is increased or reduced relative to that of the other side a curvature and change in the direction of longitudinal growth occurs.

In the case of phototropism the movements arise as a response to asymmetry in illumination, which may be diffuse or may be incident unilaterally from a single source situated to one side of the elongation axis of the responding structure. In either case the stimulus is perceived in the form of an asymmetrical distribution of light absorption within sensitive receptors in the organ, whether it be a single cell or a tissue. In this way an energy absorption gradient is produced across the axis of longitudinal growth in elongating organs, or across the diameter of a spherical structure such as a spore or fertilized egg. It is this fact, the production of a metabolic gradient related in direction to the direction of the stimulus, that distinguishes the effect of stimuli eliciting tropic responses from those which produce other types of response. While recognising this it should also be recognised that the immediate metabolic response may be of the same kind in either case; the tropic response is a special instance of the general response given by the organ when the stimulus is received. Considering the case of a stimulus by light, it is,

in general, true that photo-sensitive structures react to a change in the intensity of light energy input. If the internal metabolic change is uniform in space the consequence may be a change in growth rate; if however the rate of photon absorption varies in space about the growth axis, then this asymmetry of energy uptake leads to metabolic asymmetry and hence to unequal growth rates spatially distributed in relation to the direction of the stimulus. Responses resulting from changes in energy input that affect the plant uniformly are not themselves tropisms, but studies of such responses, as initiated by BLAAUW (1909 et seq.) for the light-growth response, may still provide fundamental information for the elucidation of the phototropic response. The tropic curvature in complex, anatomically differentiated organs may well be the ultimate consequence of a number of different photo-effects, but in general it may be said that without any knowledge of the light-growth response to a change in energy input with time it is quite impossible to begin to provide a satisfactory explanation of the mechanism of a phototropic curvature.

So far as the higher plants are concerned there is general agreement that the growth responses of phototropism are mediated through the regulation of growth rates by auxin. Light may have more than one effect on this auxin action; photo-inactivation of auxin, photo-inactivation of a substance inhibiting auxin destruction by a separate system, light-induced translocation and redistribution of auxin, and light-induced change in sensitivity to auxin or rate of production of auxin have all been considered by workers carrying out studies in this field with Angiosperms as their light-sensitive material.

Within the lower green plants can be found a range of organisation and morphological differentiation extending from single-celled organisms to plant bodies showing a complexity and integration of behaviour quite comparable with that of the Phanerogams.

The question which has to be discussed here is how far the phototropic behaviour of lower green plants and fungi can be interpreted along the lines adopted for the higher plants, and what special features may have to be taken into account when considering the behaviour of simple and relatively transparent structures. Before considering this problem it will be convenient to outline the information available on the occurrence of phototropism in lower plants, and to pay particular attention to the few instances in which the phenomenon has been subjected to more detailed study. This done, some attempt will be made to interpret the available data and to consider the probable nature of the photosensitive and growth-regulating systems.

The same order of treatment will be followed with regard to the fungi. The fungi have been discussed separately because they are so distinct, not only in their mode of nutrition, but also in the chemical and physical composition of their cell walls, in their mode of growth and in the structure and organisation of the tissues of the larger types.

One other physical principle may be mentioned here, of wide validity in photobiological phenomena. It was established in the work of BLAAUW (1909 et seq.) that, provided that the duration of exposure is short compared with the time taken for a response to show, the magnitude of the response to the stimulus of light is determined by the product of the intensity of illumination and the exposure time. This relationship holds over several orders of magnitude of variation in either quantity, and has repeatedly been confirmed both for light-growth responses and phototropic curvatures.

II. The occurrence of phototropism in lower green plants.

1. Systematic statement.

a) Algae.

A number of investigators have found that, though light is not essential for germination, unilateral white light will determine the polarity of the spores of various algae when germination occurs; the first cleavage plane is formed perpendicular to the direction of incidence of the light, and the rhizoid emerges on the side away from the light source. This has been demonstrated in the following genera: *Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*, *Dictyota*, *Laurencia* and *Cytoseira*. ROSENVINGE (1889) showed that neither gravity nor contact with a solid surface influenced the first division in *Fucus spiralis*, and with that species and *Ascophyllum* he observed the influence of unilateral light and also a tendency for rhizoids to arise on the mutually facing sides of eggs germinating close together. FARMER and WILLIAMS (1896), FARMER (1898), WINKLER (1900), PEIRCE and RANDOLPH (1905) and KNIEP (1907) confirmed these observations and extended them to the other genera mentioned above. WINKLER pointed out that the young rhizoids responded with a negative phototropic curvature when unilaterally illuminated. The study of these phenomena was placed on a quantitative basis by HURD (1920) who also, incidentally, introduced the term "group orientation" for the phenomenon of interaction between adjacent spores recently reinvestigated by JAFFE (1955).

An account of later developments in this work is given in Section 2a.

As long ago as 1882 BERTHOLD recognised the positive phototropism of branches and the negative phototropism of the rhizoids of *Bryopsis*. DARSIE (1939) found that *Bryopsis* gave a clear phototropic response with twelve hours oblique illumination of about 600 Metre Candles intensity of white light; only the blue end of the spectrum was effective. Some positive phototropic response is common in attached algae such as *Cladophora* and *Griffithsia*, and was observed in *Derbesia* by FELDMANN (1936) and in *Acetabularia* by NASR (1939). This alga has been much used of late as the test material in detailed modern studies of polarity, growth and morphogenesis, (see BETH 1955a, b for references), but the mechanism of its phototropism has not yet been further clarified. In BETH (1955b) one notes however that the cells of the related *Acicularia* are shorter in higher light intensities, and it seems not unlikely that positive phototropism is brought about by light-induced reduction of effective auxin concentration on the side facing the prevailing illumination.

How far can it be said that auxin plays a rôle in regulating the growth of algae? There is abundant evidence that auxin is produced in algal tissues. DU BUY and OLSEN (1937) obtained an extract from *Fucus* eggs which, though not identified, had an auxin activity. They found it active in determining the polarity of the embryo. Auxin which was active when tested on *Avena* was present in high concentration in egg cells and sperms, in lower concentrations in fruiting tips and least in the thallus. VAN OVERBEEK (1940a) found auxin in *Macrocystis* equivalent to 0.5 μg/Kg. fresh weight of indolylacetic acid, and (1940b) also showed its presence in other brown algae. He found the highest concentration in the tips of the thallus of *Fucus evanescens*, and less in older parts. In *Macrocystis pyrifera* there was a gradient from the apical blade where growth is most rapid through a lower concentration in the lateral blades to the stipe with least auxin. DARSIE (1939) found considerable auxin present, but no distinct polar gradient in *Bryopsis*; external application of auxin gave no clear response except at high, inhibitory, concentrations. BURROWS (1956) has produced evidence for apical control of cell division and of branching in the Fucaceae. DAVIDSON (1950) found

that the growth of vegetative thalli of *Fucus evanescens* and *Ascophyllum nodosum* could be somewhat increased by addition to the sea water of appropriate concentrations of indolylacetic acid and naphthalene acetic acid, and there was some indication of an interaction of light with the auxin. Other studies include that of BRANNON and BARTSCH (1939) who observed the effects of auxin on growth and cell division in green algae, and DAVIDSON (1950) who found that indolylacetic acid had a distinct action on *Rhizoclonium hieroglyphicum*, a filamentous septate coenocytic freshwater green alga with a basal holdfast, showing both terminal and intercalary growth. Extension growth was promoted, while the diameter of the filaments was not increased. WILLIAMS (1952) found that *Codium decorticum*, a coenocytic marine alga, also responded to treatment with indolylacetic acid, the apical pieces elongating more than the untreated controls. It seems highly probable that illumination will result in some increase in inactivation and perhaps some redistribution of auxin in these simple plants, but their growth habit renders it unlikely that phototropic responses will often be observed. In the larger members of the Phaeophyceae the growth habit renders improbable any significant phototropism after the sporeling stage. MANTEN (1948) found that the trichomes of the actively growing blue-green alga *Tolypothrix distorta var. symplocoides* were positively phototropic: of the pigments isolated from the cells, β-carotene was considered by him to be the sensitiser of the phototropic response, because its absorption spectrum best fitted the action spectrum.

b) Bryophytes.

Hepaticae.

The phototropism of the seta of the sporogonium of *Pellia* has been described by DU BUY and NUERNBERGK (1932) and will be separately discussed in section 2d. The gametophyte thallus of *Marchantia* shows an interesting peculiarity; the green photosynthetic filaments within the air chambers commonly exhibit an inclination in the direction of the source of the prevailing illumination. Antheridiophores and archegoniophores are positively phototropic, curving in the region in which growth is active. The dorsiventrality of the germinating gemmae is determined by light, not gravity, and the rhizoids emerge from the surface away from the light. These rhizoids, and those of thalli in general, are negatively phototropic; this is more fully discussed in 2c. There appears to be a tendency for the thalli to behave as dia-phototropic; when obliquely illuminated from the direction of the base thalli under natural conditions show an upward curvature at the tip tending to bring the plane of the thallus perpendicular to the angle of incidence of the light. This phenomenon, observed also with many fern prothalli, does not seem to have been investigated; it might repay proper study including the use of a clinostat.

Musci.

Isolated erect gametophyte plants show distinct positive phototropism; though this is often concealed by the dense tufted natural growth habit it can readily be confirmed by culture on agar, when buds arising from caulonemata show a clear response. A further examination of a large moss such as *Polytrichum* or *Dawsonia* sp. might provide more information on the course of this reaction. In mosses as in liverworts the rhizoids are negatively phototropic.

The seta of a developing *Funaria* sporophyte turns towards a source of unilateral illumination, and perhaps in consequence when the capsule turns over it does so towards this source.

The place of origin and direction of growth of the protonemata formed when moss spores germinate is determined by the direction of prevailing illumination. MEYER (1954) in a summary of his researches with mosses reported that most of the spores of *Physcomitrium turbinatum* germinate by producing the non-chlorophyllose rhizoid first and then the chloronema, the former being negatively phototropic to daylight and the latter positively phototropic. Germination only takes place in the light in this species, but will under favourable conditions proceed in the dark with spores of *Funaria hygrometrica*. The same phototropic responses are shown by this species, and BRIGGS (personal communication 1957) has found that spores of *Bryum caespiticum* and *Encalypta vulgaris* give similar responses, though the chloronemata develop before the rhizoids. The branches of the chloronemata, secondary and tertiary, are also strongly positively phototropic to weak daylight. If the dish is turned through a right angle a prompt change in direction of subsequent growth follows; the filaments are presumably anchored by contact with the agar substratum and are not free to show any curvature behind the growing tip.

Moss and fern spore germination is further discussed in Section 2b.

There are a number of reports indicating that auxin control is a basic feature of the growth of Bryophytes. From the work of ROUSSEAU (1954) and that of other investigators to which she refers it is clear that liverwort tissues are sensitive to auxin. BENSON-EVANS (1955a) found that archegoniophore stalks of *Conocephalum conicum* were sensitive to, and elongated under the influence of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. BOPP (1953, 1954) has shown that indolylacetic acid has a distinct influence on the protonema of *Funaria*, inhibiting bud formation, and he also suggests that an auxin-inhibitor in the calyptra inhibits the growth of the sporophyte seta. LARUE and NARAYANASWAMI (1957), working with *Lunularia*, have obtained evidence for the production of an auxin, which from chromatographic identification was probably indolylacetic acid, at thallus apices; this auxin inhibited germination of gemmae within the cups and generation of adventitious buds on cut thalli, and its effects could be replicated by treatment with indolylacetic acid in lanolin or agar. Extracts of the apices were active in the *Avena* coleoptile test. HALBSGUTH (1953) and HALBSGUTH and KOHLENBACH (1953) obtained evidence for the influence of indolylacetic acid on the germination of gemmae and the subsequent development of the thallus. From such information one may reasonably postulate that an auxin, quite probably indolylacetic acid, is present in Bryophyte tissues and that it is likely that the positive phototropism of upright negatively orthogeotropic organs is due to reduction of growth on the side toward the source, this happening because of reduction of auxin concentration in the elongating cells.

c) Pteridophytes.

The gametophyte in the Pteridophytes is very variable; it may be like a moss protonema, a thalloid or leafy liverwort, or be cone-shaped or cylindrical. The spore on germination forms a rhizoid and a germination tube, then a prothallial plate, and by divisions in the horizontal plane this becomes a thicker prothallus. It is attached to the substratum by rhizoids resembling those of Bryophytes.

The results, so far as phototropism is concerned, of the extensive studies of the fern prothallus by KLEBS are summarised briefly by DU BUY and NUERNBERGK (1938), who cite many early references. Light usually, if perhaps not always, determines the plane of germination of the Pteridophyte spore (see 2b) and the dorsiventrality of the thallus formed either directly or from a positively phototropic filament (GOEBEL 1928). The more strongly illuminated side becomes

the dorsal or "upper" surface, and rhizoids develop on the shaded side. Sometimes the prothallus is positively phototropic at first, but transverse or dia-phototropism always follows, according to MUSSACK (1933). This phototropic behaviour is shown in response to wavelengths less than 550 mμ, which also establish the dorsiventrality. Illumination from beneath can reverse normal dorsiventrality and bring about rhizoid formation on the upper surface, as was shown by NĚMEC (1906) for *Gymnogramme*. Rhizoids tend to grow out perpendicularly from the ventral surface of the thallus (BISCHOFF 1912) and seem to be insensitive to gravity. Their light-growth responses and phototropism do not seem to have been investigated as have those of liverwort rhizoids (2c).

The gametophyte prothallus of many ferns shows during development in uneven shade a tendancy to grow away from the light and to turn upwards at the apex, bringing the plane of the younger part of the thallus more nearly perpendicular to the prevailing direction of obliquely incident light. The petioles of the tender leaves of young sporophytes show a distinct phototropic response, curving towards a light source and spreading the lamina perpendicular to the light. A dense cluster of sporophytes arising from a carpet of prothalli shows a leaf mosaic arrangement. It is not known whether in these cases the sensitivity is located in the petiole and the lamina acts only as a source of auxin, or whether the lamina provides a differential auxin supply. Investigation of this point in conjunction with a study of the vascular traces would provide some interesting opportunities for elucidating the mechanism of the effects described. The present writer has noted the dia-phototropism of the prothalli in the following species —*Adiantum capillis-veneris*, *Athyrium felix-femina*, *Dryopteris felix-mas*, *Dryopteris dilitata*, *Cystopteris fragilis*, *Anemia phyllitidis*, *Polypodium vulgare*, *Davallia pentaphylla*, *Todea barbara* and *Gystopteris bulbifera* — and all but the last two bore young sporophytes the first leaf of which showed positive phototropism. This behaviour is quite well known, but not well studied.

PRANKERD (1922) records some observations on leaves of *Asplenium*, and DUBUY and NUERNBERGK illustrate their observations on *Nephrolepis*. The torsions of fronds, bringing the lamina perpendicular to the direction of incidence of light, are often striking, but apart from the obvious observation that response only occurs in zones in which growth is taking place little detailed information seems to be available. Older sporophytes of ferns having thick prostrate rhizomes and coarse leaves with tough petioles do not exhibit marked phototropic responses, nor have any phototropic phenomena of particular interest been recorded for other Pteridophytes. A few casual observations suggest that where a young upright stem is found some positive phototropic response can be demonstrated with unilateral illumination. At least so far as the vascular Cryptogams are concerned it can be said that there is nothing to suggest any difference of major significance between the phototropic responses shown by their organs and those shown by corresponding parts of Phanerogams. Indolylacetic acid is known to have a growth-promoting action on various elongating tissues in Cryptogams. ALLSOP (1956) found that a concentration of 10 μg./g. of indolylacetonitrile induced great internode extension in sporelings of *Marsilea*. Both stimulatory and inhibitory effects are known; for instance, ALBAUM (1938) demonstrated the presence of auxin in *Pteris longifolia* prothalli and its transport from the apex toward the base, and he also found evidence suggesting that the auxin-producing centre of the young sporophyte is its primary leaf. The latter produces auxin which for a time inhibits the outgrowth of other leaves and of adventitious processes from the prothallus. In the course of an investigation of the significance of an auxin-inactivating enzyme found in *Osmunda cinnamonea* BRIGGS, STEEVES, SUSSEX and

WETMORE (1955) incidentally showed that the leaves of this fern contain endogenous auxin some of which during translocation disappears in the region of rachis elongation. It seems reasonable to suppose that phototropism in the sporophytes of Pteridophytes is not substantially different from the same phenomenon in flowering plants.

2. Some specially studied structures.

Certain organisms have been found particularly convenient by reason of their ready availability or the simplicity in structure of one of their parts, and have therefore received detailed attention. It is proposed to discuss such examples separately before attempting any summary of the more general implications of the results reported.

a) The germinating spores of the Fucaceae.

Detailed studies of the influence of unilateral light on germinating eggs were begun by HURD (1920) using a species identified by GARDNER as *Fucus inflatus*. She studied the effect of light of different wavelengths, using Wratten filters; the transmission of these was measured with a bismuth-silver thermopile and in some experiments balanced by adjusting the position of the source. Light of 580—700 mμ did not influence polarity, but shorter wavelengths had a determining effect; rhizoids arose on the side away from the light. These rhizoids were observed to be very sensitive to illumination with wavelengths of 400—520 mμ and some weak response was observed with 520—560 mμ. HURD remarked that sensitivity was confined to the tips, but her results only show that the response appeared at the end of the tube, where growth occurs. WHITAKER (1936) and WHITAKER and LOWRANCE (1936) showed that the response of a population of fertilized *Fucus* eggs to unilateral white light depends on how long before exposure the eggs were fertilized. At 15° C exposure for 1 hour beginning 2 hours after fertilization was ineffective, while the same exposure 7 to 11 hours after fertilization caused over 95% of the rhizoids to form on the side away from the light; they appeared 12 to 24 hours after fertilization (see Fig. 1). WHITAKER (1941) using fused quartz vessels and monochromatic ultra-violet light of 280 mμ, found upwards of 97% of *Fucus* eggs formed their rhizoids away from the source; the same time scale was followed. The low response with eggs irradiated shortly after fertilization may be attributed to gradual recovery of the eggs from the metabolic asymmetry induced by exposure. The light employed by WHITAKER was of high spectral purity, the mercury arc emission having been passed through two large quartz prism monochromators. The response of eggs to λ 280 mμ was proportional over a wide range to the dosage, which was given at constant intensity by varying the exposure time (see Fig. 2). A high dosage, of the order of 10,000 ergs/mm^2 caused the rhizoids to originate almost exactly away from the source; twice this dosage inhibited their formation.

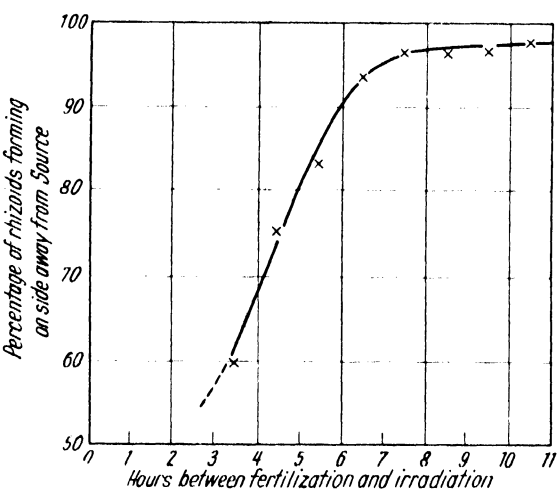


Fig. 1. Response of *Fucus* eggs to unilateral illumination at various times after fertilization. (Based on WHITAKER 1936.)

Wave lengths 366, 313, 265, 254, 248 and 235 mμ were also effective, though the two higher wavelengths only achieved the same response with much greater doses. A beam of 280 mμ incident on a layer of *Fucus* eggs packed only one cell deep was virtually completely absorbed; at 366 mμ absorption was 85%, the difference in proportion absorbed being much less than the relative drop in photodynamic effectiveness. This can be related to an important earlier observation by NIENBURG (1922), (Fig. 3). He projected a sharply defined beam of light upwards through the bottom of a glass chamber in which were placed fertilized *Fucus* eggs. Eggs left in the darkness outside the path of the beam germinated with rhizoids arising in any direction at random, those illuminated from below produced rhizoids growing upwards, while those that chanced to be half in and half out of the beam at its edge produced rhizoids on the side of the egg in darkness, growing away at right angles to the direction of the beam. They never arose on the side in the light.

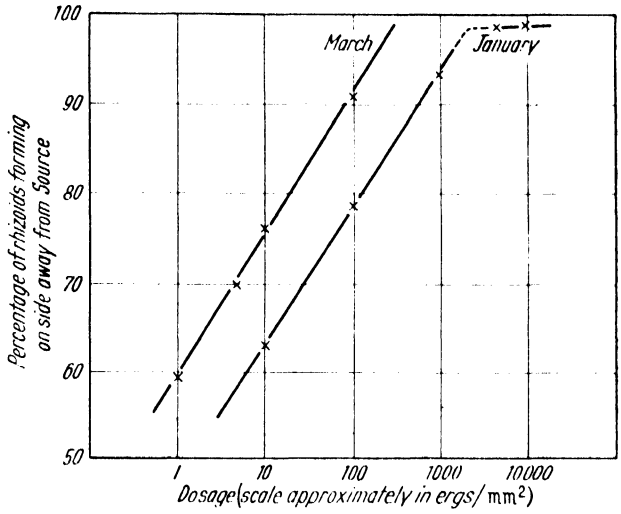


Fig. 2. Response of *Fucus* eggs to unilateral irradiation, λ 280 mμ, with various dosages: experiments in January and March. (Based on WHITAKER 1941.)

In cases where the egg was only half in the beam there must have been a steep gradient of light absorption with only a little scattered light passing through the part of the egg outside the beam. Clearly relatively large local light absorption in eggs ready to germinate leads to absence of wall distension and tube formation in that region. This would be compatible with an interpretation based on a photo-inactivation of auxin. If auxin is at first uniformly distributed in the eggs, and uneven light absorption leads to an asymmetry in auxin content through partial photo-destruction or redistribution, one might expect the formation of the rhizoid by wall growth and uneven swelling of the turgid egg on the side with the greater auxin content. This solution is expected on the basis of the results of OLSON and DUBUY (1937) with *Fucus* eggs resting on the ends of glass capillary tubes containing either plain sea water or indolylacetic acid dissolved in sea water. They found that the rhizoids formed at random from eggs over plain sea water, but arose on the side of, and developed into, the auxin solution. Although tests with auxin concentrations much lower than 500 μg./ml. are desirable, the available information is consistent with the above hypothesis. The fertilized eggs are rich in oil and pigments and it seems probable that visible blue light as well as ultraviolet would be more strongly absorbed on the side towards the source of unilateral illumination.

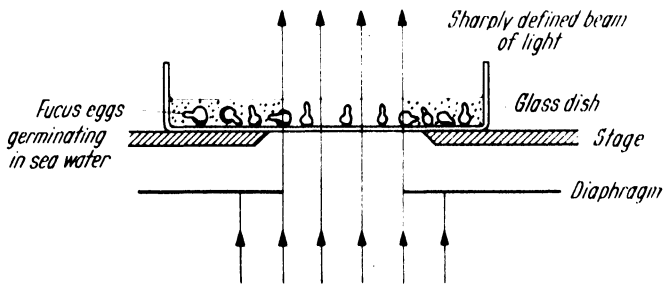


Fig. 3. Experiment of NIENBURG (1922).

The negative phototropism of the growing rhizoids cannot be explained with such confidence, though reasonable postulates can be advanced. Unfortunately

the effect of uniform illumination with effective wave lengths on the rate of straight growth by the rhizoids has, it appears, never been determined, so it is not possible to say whether there is a light-growth reaction followed by reversion to the former rate of growth, or perhaps a change in growth rate that persists so long as illumination is continued. HURD (1920) remarks that growth is as fast in the dark as in light, or faster, but she gives no data. If there is a negative light-growth reaction, negative phototropism would be expected by analogy with hyaline fungal hyphae and liverwort rhizoids (q. v.). It would be desirable to test the reaction of the rhizoid to grazing illumination along one side of the tip in the manner adopted by GETTKANDT (1954) with *Puccinia triticina* germ tubes. It is interesting to observe that a negative phototropic response is given by *Fucus* rhizoids not only with short wave length visible light but also, strongly, with ultra-violet of for example, 250—280 mμ. In contrast to this, for *Phycomyces* sporangiophores (q.v.) CURRY and GRUEN (1957) have found that with wavelengths shorter than 300 mμ there is a negative phototropic curvature. The normal positive curvature of this hypha with unilateral visible blue light is produced because of its cylindrical lens form and relatively great transparency in the sensitive and responding zone. On the other hand it is probably more opaque to ultra-violet light, so that more light of λ 250 mμ is absorbed on the illuminated side in an organ about 85 μ in diameter. The *Fucus* rhizoids, being so much thinner, perhaps absorb even ultra-violet light more effectively in the side away from the source. This point, and the behaviour of rhizoids in an indolylacetic acid concentration gradient, needs experimental investigation. It may well be that the suggestion that higher auxin concentration leads to greater wall growth, and illumination results in a lowering of auxin concentration in the region of photon absorption will correctly explain the phenomena so far observed with these eggs.

Recently a new aspect has been revealed by the work of JAFFE (1956, and personal communication 1957) extending the observation by CHILD that when fertilized eggs were illuminated alternately from each of two diametrically opposed directions two rhizoids sometimes emerged, growing perpendicular to the light path from opposite sides of the egg. This might be due to the fact that if light is incident on both "poles" the peripheral protoplasm in the equatorial region is receiving the lowest flux of any peripheral cytoplasm; the effective difference will depend on the specific absorption of the cytoplasm and the intensity of the light. Eggs illuminated by a vertical beam of plane polarised light directed down on to the culture and reflected back again after passing through the dish showed a marked tendency to develop rhizoids horizontally and in the plane of polarisation. The effect reported seems much greater than could be accounted for by differences in reflection at the egg surface, which would change according to the relationship between the plane of polarisation and the curvature of the surface, and it suggests that a regular spatial arrangement of elongated photo-receptor units may have to be envisaged. This could result in differential absorption or possibly differential scattering of polarised light. It is not difficult to picture such an orderly arrangement associated with the surface membrane; it is harder to see how it could persist through the volume of the cytoplasm. Further as yet unpublished work by JAFFE (personal communication 1957) tends to confirm the view that rhizoid emergence is most likely to take place from the region with the least light absorption, and, when the illumination is polarised, to take a direction suggesting an anisotropic arrangement of the photo-receptors.

b) The germinating spores of mosses and ferns.

There have been a few recent studies of the action of light and externally applied auxin solutions on these objects. HEITZ (1942) found that for spores of *Funaria hygrometrica*, which germinate well on alkaline agar, light favours but is not essential for germination. The chloronemata are strongly positively phototropic; the rhizoids negatively phototropic and positively geotropic. Full daylight gave short, fat chloronemata, weak light gave thinner, longer ones. One may suspect that the light-growth reaction here is negative, though this has not been established. It would imply that the positive phototropism of the chloronemata arises through a reduction in growth rate on the side nearer the source, with most light absorbed on that side of the relatively opaque thread; the same negative light-growth reaction would also give negative phototropism in the rhizoid if it, being relative transparent, has through lens action in air a higher photo-absorption in the side further from the source. This suggestion needs experimental investigation; the "half side" illumination technique as used by GETTKANDT (1954) would probably provide valuable information. HEITZ noticed, incidentally, that the chloronemata turned outwards from a group of germinating spores, a reaction suggesting comparison with the "group orientation" behaviour of germinating *Fucus* eggs.

Brightly illuminated *Funaria* spores germinate to give a rhizoid first, then chloronemata; with lower light intensity the rhizoid may arise later or not at all. It is very interesting to note that 1.0, 0.1 and 0.01 μg./ml. indolylacetic acid solutions had the same effect as strong light when applied to spores germinating under conditions of weak illumination; that is, these auxin solutions favoured emergence of rhizoids which curved away from the light, instead of chloronemata. This observation does not seem explicable by the theories hitherto advanced, and the phenomenon requires further investigation. BENSON-EVANS (1955b) has recorded that she found that *Mnium hornum* spores germinating in 2,4-dichlorophenoxyacetic acid solutions of concentrations between 1,000 and 1 μg./ml. showed swollen rhizoids, suggesting abnormally rapid cell wall extension.

VAN ANDEL (1955) drew attention to the fact that on a substratum poor in nutrients all positively phototropic green filaments growing from spores of *Funaria* are soon transformed into negatively phototropic and slightly positively geotropic rhizoids; this change might possibly be explained by an increase in transparency of the filament to light of active wavelengths consequent on progressive starvation. Because of the lens effect this could lead to greater photo-inactivation of auxin and reduced growth on the side of the filament away from the light instead of that facing it, but the matter requires an experimental determination of whether the light-growth reaction has changed before any conclusion can be drawn.

KLEBS (1917), STEPHAN (1928) and ORTH (1937) all agree that there is a distinct difference in action between the long and the short wavelengths of visible light, and that phototropic activity is centred on the blue end of the spectrum.

KLEBS found that red and green light favoured spore germination, while the blue and violet end of the visible spectrum was inhibiting. STEPHAN (1928) found that blue light of about 500 mμ is required for normal development of the prothallus of *Dickinsonia antarctica* and *Pteris longifolia*. He noted one curious feature; blue light, which usually results in less elongation of cells along a growth axis, seemed to favour elongation in the *Equisetum* prothallus, but more information is required on the intensity of illumination giving this effect.

ORTH (1937) found that none of the fern spores that he tested would germinate in complete darkness, and germination could be obtained in light of all wavelengths tested, but red, yellow and green light was favourable, 750—1000 mμ and

490—600 mμ relatively inhibiting. Considerable interest attaches to the recent work of MOHR (1956a, b) on factors influencing the germination of spores of *Dryopteris felix-mas* which provides a more detailed extension of these studies and explains some of the discrepancies. Using interference filters which gave narrower and more precisely defined spectral transmission than those previously employed, MOHR determined the action spectrum for spore germination: there was no germination in the dark. It seems quite clear that the action spectrum which he obtained for germination-promoting activity, starting at 500 mμ, reaching a maximum at 650—670 mμ and falling to zero at 720 mμ, is different from the one thought to be associated with the phototropic behaviour of the rhizoid, and is more like that of photo-dynamic action on seed germination and in photoperiodism. In his second paper (1956b) MOHR describes the influence of light on protonema growth and spore polarity. KLEBS (1917) had already shown that in blue light the protonema is checked in its growth and soon forms a multicellular prothallus, while visible red light favoured extension growth. ORTH (1937) found an inhibition of protonema growth with infra-red light of 1000 mμ, a result not in agreement with that of KLEBS: MOHR found the protonemata unaffected by radiation of wavelengths between 760 and 1100 mμ. For his observations on protonema growth MOHR employed illumination of different wavelengths but usually equal intensities obtained with interference and, for higher intensities at 4,000 erg/cm²/sec., coloured glass filters. Polarity in differentiation, and elongation of the protonema, were promoted by wavelengths between 500 and 760 mμ, though less effectively at the red end of that range; blue light led to disturbance of the polar order of cell division and so to prothallium formation, and to marked inhibition of extension growth, the effect being roughly proportional to intensity for a given exposure time. The chloronemata, unlike the rhizoids, show great phototropic sensitivity. Activity is greatest in blue and in red light, with very little response above 700 mμ, but more in red light than between 500 and 600 mμ. It would be very interesting to know the action spectrum for the light-growth response of chloronemata to confirm in detail this unusual activity of red light, but there seems no doubt that unilateral illumination with red, as well as blue light, brought about phototropic curvatures. Approximately 10% of the protonemata showed negative phototropism, possibly, MOHR suggests, because of partial destruction of a previously supra-optimal auxin content. External indolylacetic acid in the culture medium disturbed growth and polarity; the effect of a gradient of auxin concentration is not known. It is evident however that there is here a negative light-growth reaction associated with maximum light absorption in the side nearer to the source of unilateral illumination.

c) Liverwort rhizoids.

The negative phototropic response of liverwort rhizoids was observed by HABERLANDT (1889), but he was primarily concerned with geotropism in his studies. DASSEK (1939) gives a full account of other scattered references to the subject, which she examined more extensively, working mostly with gemma rhizoids of *Marchantia polymorpha* and *Lunularia cruciata*, and exploiting among her techniques some developed by BUDER.

In moist air the rhizoids were phototropically sensitive to light of 470—497 mμ wavelengths obtained by using Schott filters. Wavelengths greater than 497 mμ obtained from a high intensity lamp were not effective, but for sunlight she quoted a limit of 524 mμ: earlier statements of a sensitivity to red light and not to blue were therefore rejected by DASSEK. The rhizoids when unilaterally illuminated gave a negative phototropic curvature in air, no curvature or a slightly negative

one when immersed in water, and a positive curvature towards the source when submerged under liquid paraffin. Symmetrical illumination gave a negative light growth reaction. The spectral sensitivity range was the same in all three media.

DASSEK's observations on inversion of phototropism fall into line with those of BUDER (1918, 1920) and CASTLE (1932b) with *Phycomyces*. In air the very transparent liverwort rhizoid acts as a convex cylindrical lens, refracting light towards a line of focus just outside the back surface. Because of the longer length of path in the rear half of the rhizoid or the more intense illumination of the peripheral cytoplasm lining the far wall, growth is more inhibited on the rear side, giving a curvature away from the light source. In water the rhizoid is in a medium of nearly the same refractive index, and the light absorption in the front and back is almost equal, so there is little if any curvature; in paraffin (with a refractive index of 1 · 47) the light is refracted as if through a double-concave cylindrical lens, so giving more light absorption in the front half, with consequent inhibition of growth on that side and curvature towards the source. When similarly tested *Chara* rhizoids gave no light-growth response and showed no phototropism. The negative light-growth response of liverwort rhizoids occured about 30—45 minutes after illumination of the dark-adapted rhizoid; it was followed by reversion to the former growth rate, or even above it. Here again the behaviour resembles that of the *Phycomyces* sporangiophore. The photo-sensitive region is the tip, which, as HABERLANDT (1889) showed, is also the growing region. Illumination of one half of this zone, leaving the other half in darkness (see section III 2a) caused the growth on that side to be checked, and the rhizoid to move in a direction perpendicular to the beam and into it. This result could be obtained in water, in which there was little or no light absorption gradient and phototropic response on normal unilateral illumination. Thus these rhizoids provide another good instance of BLAAUW's unequal light-growth response as a cause of phototropism and also demonstrate the comparative reactive independence of the two sides.

No information is available on the nature of the photo-reaction that reduces growth in these rhizoids; it may well involve enhanced destruction of sub-optimal amounts of indolylacetic acid.

d) The phototropism of the sporogonia and carpophores of liverworts.

The earlier studies of DU BUY reported in the reviews by DU BUY and NUERNBERGK show clearly that the seta of *Pellia* is not controlled during its elongation by a gradient of auxin from the capsule or just beneath it. Decapitated setae elongate as well as intact; indeed, excised lengths without apex or base grow well. If a seta of *Pellia* is illuminated unilaterally over part only of its growing zone the positive phototropic curvature that takes place is confined to the stimulated region; there is no transmission of stimulus. On the other hand the antheridiophores and archegoniophores of *Marchantia* have a differently regulated growth pattern to correspond with their different morphological nature and origin. In them excision of the terminal disc with its apices substantially reduces the rate of elongation of the stalk, suggesting that a basipetally-moving auxin supply has been interrupted. The phototropic behaviour of these structures has apparently not been investigated in much detail.

DOUIN (1938, 1953) studied the sensitiveness of sporogonia of Jungermanniaceae and the carpophores of *Marchantia* to light and gravity. The curvatures produced were due to relatively shorter cell length on the inner side. He found that the stimulus must be provided while the tissue was still elongating, and that the sensitivity diminished with elongation. Growth of the stalk in *Fegatella* is basifugal, as in *Pellia*. DOUIN confirms DU BUY'S observation that here there

is no apical auxin-producing centre. He suggests as a possible alternative to destruction of intracellular auxin as a cause of phototropism another explanation linked to the fact that the cells contain chlorophyll; the proposal is that light-induced CO_2 consumption would lead to reduction in growth of the adjacent tissues. One suspects that the internal carbon dioxide concentration would not be high enough for any such CO_2 effect on growth to operate.

There does not seem to be any strong reason for discarding a tentative explanation of phototropism here based on a change in relative auxin concentrations between opposite sides of these structures. One envisages a photo-inactivation of auxin or of an auxin protector giving reduction in auxin concentration on the illuminated side and a consequent reduction in growth in the same region. That auxin does occur in, and has a growth regulating action on liverwort tissues seems well established; that being so, it is reasonable to suppose that it plays a fundamental rôle in the phototropic response.

It appears that in all these cases the phototropism is based on a light-induced reduction of growth rate on the side nearer the source, there being a negative light-growth response. The positive phototropism is not reversed when a young sporophyte of *Pellia* grows submerged under liquid paraffin during the unilateral exposure; there is no lens effect with a relatively opaque tissue. Nevertheless such a reversal does sometimes occur without any lens effect in young seedling plants; instances with *Avena* and *Helianthus* were investigated by ZIEGLER (1950), but have not been fully explained.

3. Photo-perception and growth regulation in lower green plants.

As has been pointed out in the various sections it appears that the photo-responses of lower green plants show no outstanding difference from those of the flowering plants. With simpler vegetative structure there is less organisation and integration of growth, but at the cellular and tissue levels the response to auxin and the effect of light on cell elongation is similar. Since vastly more information is available on the mechanism of phototropism in flowering plants and their various parts, it is to that literature that one must turn for detailed information on the process. No detailed work has been undertaken to assess the relative rôles of carotene and riboflavin as photo-absorbers in lower green plants. The simple, transparent, negatively phototropic rhizoids of liverworts would seem particularly well suited to work on the action spectrum of the light-growth response and phototropism, because they are relatively free from coloured pigments which might absorb light of wave lengths active in phototropism without contributing to the reaction. Indeed it might be suggested that in the future more attention should be paid to small and simple structures such as Fucus eggs, moss and fern spores, and rhizoids. For studies of action spectra, of the nature and distribution of the photo-receptors, of the primary photo-effect and of the light-growth response they may offer important advantages over more complex higher plant tissues. For example, in such structures light-induced auxin re-distribution within a tissue, which may be an important factor in phototropism in coleoptiles and dicot seedlings, need not be considered. On the other hand, in such small, relatively transparent structures the optical properties conferred by the shape of the cell, and, it is suggested, the shape and distribution of the photo-receptor units, do have to be taken into account. It may be that further study of these intracellular gradients will contribute to an elucidation of the production of gradients of auxin or inhibitor concentration within complex plant organs.

III. Phototropism in fungi.

1. Survey of the literature.

An illustrated general account of the occurrence and significance of phototropism in fungi is given by BULLER (1934), who contributed extensively to knowledge of the subject; it is also discussed by DUBUY and NUERNBERGK (1932, 1935), by LANGERON and VANBREUSEGHEM (1952), and WOLF and WOLF (1947), and by INGOLD (1953) in connection with spore dispersal.

The physiological aspects have been referred to by JOHNSTON (1936), BÜNNING (1953, 1956) and HAWKER (1950), and in the reviews by GALSTON (1950) and BRAUNER (1954).

2. Occurrence of the phenomenon.

A phototropic response is not a general characteristic feature of fungal hyphae, and is not usually shown by hyphae ramifying on a substratum, but it is quite commonly shown by hyphae forming or associated with reproductive structures. This capacity to respond to asymmetrical illumination by a change in distribution, and hence direction, of growth may develop at only one particular stage in the life of a hypha or tissue.

Negative phototropism is shown in the emergence and growth of the germination hypha of the spores of some pathogenic fungi. This has been supposed to favour penetration of the germ tube into the tissue of the host and so to promote invasion, but the results of attempts to demonstrate this have been inconclusive. This negative phototropism is discussed in Section 3a.

One may in passing remark that positive phototropism is particularly characteristic of coprophilous fungi: situated on a substratum which is likely to be lumpy and irregular, they may derive particular advantage from their ability, through a phototropic response, to select a clear space for spore discharge or liberation.

a) Phycomycetes.

In this class positive phototropism is shown by the sporangiophores of some of the Mucorales. It is very well known in species of *Mucor*, *Phycomyces*, *Sporodinia*, *Pilobolus* and *Pilaria*, and in *Entomophthora* of the Entomophthorales. The phenomenon is variable, and among related genera some show it and others do not; sporangiophores of *Rhizopus* can grow in diverging tufts hanging downwards, indifferent to the stimulus of light and gravity. Unlike species of *Entomophthora*, *Basidiobolus ranarum* does not give a phototropic response. There is a positive light-growth reaction, but no curvature of the conidiophore in unilateral illumination; apparently symmetrical light absorption gives an equal response in the front and the back of the organ, because of a critical value for the opacity of the contents.

The phototropism of the sporangiophores of *Phycomyces* and of *Pilobolus*, which has been extensively studied, is discussed in 3b and 3c respectively.

b) Ascomycetes.

In this class phototropism is well known in the Ascoboleae and in the Discomycetes generally. The perithecial necks of many Pyrenomycetes are positively phototropic; this phenomenon has been studied by BACKUS (1937). The growing stipes of the large fruiting structures of *Morchella* and *Helvella* curve toward light. In all cases the biological significance seems to be in the probability that the side receiving more light will be facing an open space into which spores may with advantage be dispersed.

Phototropism is also shown on a smaller scale in these fungi. The hymenium of the Discomycetes may be plane, concave or convex, but in examples of each type positive phototropism of the tips of asci or paraphyses or both has been observed. The phenomenon is of particular importance in cases where the hymenium lines a cup, as in *Aleuria*, or is thrown into folds, as in *Morchella*, for without it many of the ascospores when discharged would impinge on the hymenium on the opposite side. BULLER (1934) describes and illustrates many examples of the responses of asci and paraphyses. When an ascus which has curved phototropically discharges its ascospores it straightens up, and the previously terminal operculum lies displaced to the illuminated side of the ascus. In some species, as, for example, *Aleuria vesiculosa*, the paraphyses grow up before the asci and curve phototropically towards the mouth of the cup; the ripening asci are guided by them in the same direction, curving to an extent depending on their position with respect to the mouth.

c) Basidiomycetes.

Positive phototropism is shown by the stipes of young sporophores of many Agarics, *Lentinus Coprinus* and *Collybia* being genera that have been observed in this connection. Surprisingly little is known about growth and its regulation in these fleshy fungi.

DUBUY and NUERNBERGK (1932, 1935), in their review gave an account of earlier studies of the growth of the sporophore. The irregular subsequent movements and deflections of fine glass marker pins initially inserted horizontally at regular intervals up the side of the stipe show clearly that its extension takes place by uneven elongation and sliding growth of the component hyphae. Neighbouring hyphae do not necessarily elongate at the same rate or to the same extent, though the region of elongation, as indicated by superficial ink marking, can be shown to move basifugally as growth continues. The study by BONNER, KANE and LEVEY (1956) has confirmed that in the Agaricus type of sporophore the major tissues are differentiated at an early stage, and growth of the stipe is largely a matter of increase in cell size as a result of a rapid influx of materials from the substratum mycelium. Young sporophores of, for example, *Psalliota campestris* show no sign of phototropism, but the stipes of *Coprinus* species show during the early stages of elongation a marked positive phototropism.

In light the rate of elongation and final length of the stipe of *Coprinus* is greatly reduced. Since light tends to inhibit the development of sporophore initials, which in consequence grow out from the shaded or underside of dung balls, it seems probable that the positive phototropism is a continuation of the same kind of response, a photo-inhibition of growth, but less strongly developed. At a later stage photo-sensitivity seems lacking, and the orientation is determined by gravity. In many other genera gravity alone seems to determine the orientation throughout, but it would be worth while to look for photo-responses in sporophores grown on a clinostat. CHAKRABARTY (1941) found that a fungus designated in his paper *Agaricus polyporus* Berk., which would fructify on potato dextrose agar, formed a small umbilicate pileus; during growth the fructification was first negatively phototropic (this may have been rather that light inhibited the formation of sporophore initials) and became positively phototropic after the formation of the flattened knob. Here too light reduced the rate and extent of elongation of the stipe as compared with the growth in darkness. BÜNNING, DORN, SCHNEIDERHÖHN and THORNING (1953) and SCHNEIDERHÖHN (1954) found that the action spectrum for light-induced reduction of "etiolation" elongation

of the stipe of *Coprinus lagopus* agreed better with the one-peaked absorption spectrum of riboflavin in visible light than it did with the twin-peaked curve for β-carotene, and interpreted this as evidence that the former pigment is the effective photo-receptor for phototropism in *Coprinus*.

It is not inconceivable that with the loose texture and sliding growth of some stipes a positive phototropism could arise from a positive light-growth reaction and positive phototropism in the hyphae on the illuminated side. A tendancy to curve towards the source might be shown by hyphae on the near, illuminated side, and passive bending and sliding by those left unilluminated on the opposite side. Such a case has not been reported, but the whole field is relatively little explored.

JEFFREYS and GREULACH (1956) used *Coprinus sterquilinus* for their studies of geo- and photo-tropism and growth regulation. When the upper half or quarter of the stipe of young sporophores was removed this did not affect the growth rate of the stump and its negative geotropic response when displaced into a horizontal position. When the stipe was split longitudinally each strip independently showed negative geotropism. When the upper part only of a stipe was unilaterally illuminated a positive phototropic curvature was shown by that region only; when the whole length of the stipe was so illuminated, the curve developed along this whole length: there was no evidence for conduction of a stimulus within the tissue. No curvatures were produced by unilateral decapitation of the pileus, or by unilateral application to decapitated stipes of indolylacetic acid solution, or a diffusate from stipes or from excised tips of *Avena* coleoptiles. JEFFREYS and GREULACH are of the opinion that these tropisms in *Coprinus* differ from those of vascular plants in that neither auxin nor probably any other hormone is involved. This would imply that each hypha may be the seat of photo- and geo-perception and may respond in so far as it is capable of growth and curvature, which may be constrained by neighbouring hyphae in the weft that makes up the tissue of these fleshy fungi. HAWKER (1950) however mentions briefly that she obtained curvatures in the stipe of *Collybia velutipes* by cutting away half the young pileus, or by decapitation and then placing the pileus or a block of "fruit-body-extract" agar asymmetrically on the stump. Current experiments by the present author have not so far confirmed these observations, and results with indolylacetic acid paste have not differed from controls, but much more investigation is needed before general conclusions can properly be drawn.

d) Fungi imperfecti.

There have been few important studies of phototropism in these fungi, many of which show no response to unilateral illumination. *Aspergillus clavatus* grown in daylight forms large conidiophores which give a positive light-growth response and are positively phototropic. A more striking example is *Aspergillus giganteus* Wehmer, which forms ordinary conidiophores 2 to 3 mm. long and also, but only in light, giant conidiophores which may attain a height of 7 cm. and an average diameter of 100 μ. They give a positive light-growth response—indeed they only elongate in light—and are strongly phototropic.

GARDNER (1955) has made a study of the influence of light intensity and quality on the elongation of these giant unicellular conidiophores. She found that extremely low intensities of light were sufficient to induce their formation and elongation; the length of time between inoculation and their initiation, and the number formed, varied, within limits, with the light intensity. Elongation ceased when illumination was discontinued, and conidia were soon formed:

extension growth may thus be a direct index of the operation of the light-growth system. More information is required on the relationship between illumination and the growth rate and final height attained, but some conclusions can be drawn from data obtained by GARDNER, using coloured glass filters, on the spectral sensitivity of elongation growth. She found that elongation occurred only in wavelengths shorter than 530 mμ; ultraviolet in the 380 mμ region was highly effective. An extract of the pigment present in *A. giganteus* (prepared by methods appropriate to the assumption that carotenoids were the photoreceptors) had an absorption spectrum in the visible region almost identical with that of the pigment, largely β-carotene, extracted from *Phycomyces*; there was, however, also marked and increasing absorption below 380 mμ. GARDNER suggests that the extract contained another photo-sensitive substance, probably a colourless carotenoid, with high absorption in the near ultraviolet. It is not possible from the data given to judge how nearly the action spectrum for elongation, and the absorption spectrum of the pigment in the ultraviolet region, accord with the absorption spectrum of riboflavin. The effect of unilateral ultraviolet irradiation was not examined: it would be interesting to plot the action spectrum in this region and to find out whether there is a transition from positive to negative phototropism in the region of 300 mμ as found by CURRY and GRUEN (1957) for *Phycomyces* sporangiophores, which have approximately the same diameter as these conidiophores.

TABER and VINING (personal communication 1957) have obtained some striking results with a colourless stilbaceous fungus, *Isaria cretacea*, which forms coremia-like upgrowths that can attain a height of up to seven centimetres, and are positively phototropic. They have been unable to extract any carotene from the mycelium. Coremia 1 to 2 cm. tall grown in light passed through a Coleman Junior spectrophotometer gave the following results, using 10 mμ intervals: phototropism was strongly positive in the range 400—490 mμ, weak or absent at 510—630 mμ, and was again strong at 650—690 mμ. In otherwise confirmatory work with Klett-Summerson filters this second active range was not covered. These results if fully confirmed indicate that carotene is not the photosensitiser in this fungus, and that some unidentified photo-receptor, perhaps in addition to riboflavin, must be involved. They also suggest that it would be well worth re-examining the question of the sensitivity of other fungi, and in particular of various species of Pilobolus, to longer wave illumination.

3. Some specially studied structures.

Most of the detailed work on phototropism in fungi has been carried out on the three types of structure discussed in the immediately following sub-sections. The more general implications are considered in the concluding Section 4.

a) The germination hyphae of fungal spores.

WARD (1902) reported a negative phototropic response with the germ tubes of uredospores of *Puccinia dispersa*, and FROMME (1915) found that *P. coronata* behaved similarly. Instances of negative curvatures of the germ tubes of uredospores of cereal roots were observed by STOCK (1931). Positive phototropism of germ tubes was not found in cases studied with this possibility in mind by CHEREWICK (1944), COCHRAN (1945) and SNELL (1922). Negative phototropism was found by ROBINSON (1914) to be shown not only by the germ tubes arising from sporidia of *P. malvacearum* but also quite distinctly by germinating conidia of the Hyphomycete *Botrytis*.

Most of the work cited above was carried out using daylight as the source of unilateral illumination, but FORBES (1939) obtained further information using Corning coloured glass filters. He worked with the uredospore germ tubes of *Puccinia coronata*, *P. graminis avenae*, *P. graminis tritici*, and *P. triticina*. These all gave negative curvatures with white and blue light, and all but *P. graminis tritici* showed some negative response with violet. There was no response with green light; *P. triticina* also gave a negative curvature with the red light employed. Other tests carried out by FORBES gave no support to the idea that negative phototropism is an important factor in the initial invasion of the host leaf; susceptible plants were entered by hyphae quite successfully in the dark.

A more extensive study of the phototropism of germ tubes was undertaken by GETTKANDT (1954), who, incidentally, took the view that this property was probably of considerable significance in plant invasion. GETTKANDT germinated her spores and grew the hyphae on 7% gelatin. She found that the tips of the hyphae for a distance of 4—6 μ, were carotene-free. Using Schott filters she found that only blue, violet and ultraviolet light was effective in bringing about a phototropic response, the upper limit being between 450 and 480 mμ. Ultraviolet was effective but the wavelengths used were not determined, and she did not observe any reversal to a positive phototropic response with ultraviolet, as might have been expected from the recent observations of CURRY and GRUEN (1957) with *Phycomyces* sporangiophores. The source which she employed may have emitted a high proportion of longwave ultraviolet and some visible violet light.

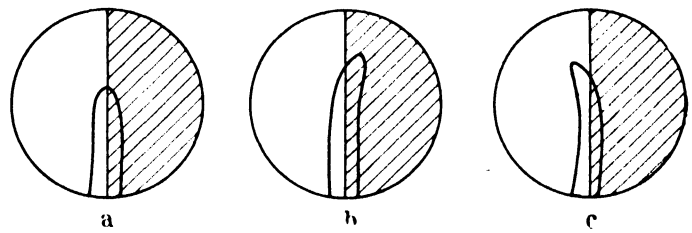


Fig. 4a–c. BUDER's "half-side" illumination method. a Appearance of the hypha at the beginning of the experiment, with one flank illuminated and the other in darkness. b A positive light-growth reaction; the hypha bends perpendicularly away from the illuminated half of the field. c A negative light-growth reaction; the hypha bends perpendicularly into the illuminated half of the field.

Under liquid paraffin the phototropic curvature was reversed because of the reversal of the lens effect. The light-growth reaction was tested by BUDER'S half-side illumination technique (Fig. 4) previously used by DASSEK (1939) on rhizoids, and by SCHNEIDER (1942) and PAUL (1950) on *Pilobolus* sporangiophores. *P. triticina* germ tubes gave a clear negative light-growth reaction, the tip of the hypha curving into the illuminating beam. It is thus quite definite that the germ tube shows a negative phototropic response at the apex owing to growth reduction on the side further from the light source, this effect arising because of the lens action in this hyaline zone. This behaviour exactly corresponds to the situation described by DASSEK in liverwort rhizoids. Using a minute spot of light GETTKANDT found that only the extreme tip of the germ tube responded; illumination of a zone more than 4 μ from the tip was ineffective. This terminal sensitive region appeared to be completely free from carotene, which can be observed in oil droplets a short distance behind the tip. In two of the species tested, *P. menthae* and *Botrytis cinerea*, no carotene was visible yet the germ tubes showed marked negative phototropism, and in other species there was no correlation between the carotene content of the hyphae and the extent of the negative response if any. GETTKANDT therefore drew the conclusion that carotene was not the photo-receptor pigment in these hyphae. It should however be remembered that perhaps only a very small concentration of carotene is needed for the photo-reaction.

Negative phototropism of fungal germ tubes is probably not a common phenomenon; it does not appear to have been noticed in instances other than those quoted, and indeed it is lacking in many other species of rust that have deliberately been examined.

b) The sporangiophore of Phycomyces.

Introduction.

The earlier studies with *Phycomyces*[1] sporangiophores have been summarised by JOHNSTON (1936), STILES (1950), WEEVERS (1949), HAWKER (1950) and BÜNNING (1953), and recently some aspects have been briefly reviewed by BANBURY (1952) and DELBRÜCK and REICHARDT (1956).

The *Phycomyces* sporangiophore was the test object which together with the *Avena* coleoptile provided the basis for BLAAUW'S formulation of the "light-growth response" concept and with which he established the applicability within wide limits of the Roscoe-Bunsen law that the photo-response is determined by the product of the light intensity and the time of exposure—that is, by the total light quantity, or number of quanta, received.

BLAAUW (1914) first investigated the growth of sporangiophores illuminated from four sides, and observed that the growth rate increased about three minutes after the illumination commenced, or rather longer, he thought, with weak illumination. The maximum growth rate was reached after seven minutes, and then there was a decrease. BLAAUW considered that the size of the response increased, and the reaction time before onset of the response decreased, with increase in intensity of illumination. He showed that the growing region at the apex of the sporangiophore was the region to which photo-perception was confined. These observations of the light-growth response were later confirmed and extended by WIECHULLA (1932), but DELBRÜCK and REICHARDT (1956) have questioned the variation of reaction time with intensity; this point is discussed later. In 1918 BLAAUW developed a theory of phototropism interpreted as the result of an unequal light-growth reaction in the proximal and distal sides of the unilaterally illuminated organ. In the case of the transparent sporangiophore of *Phycomyces* he supposed that there would be a tendency for light to focus in the side of the sporangiophore away from the source, and this would give a stronger positive light-growth reaction on that side and so bring about a positive phototropic curvature. At high light intensities there may be no phototropic curvature though a positive light-growth response can still be demonstrated. CASTLE (1931 b) explained this as a consequence of the occurrence of an equal, maximum, light-growth response in both front and rear halves of the sporangiophore, and demonstrated that with sufficiently short exposure even the highest intensities of illumination would yield a positive curvature; it is necessary to reduce the total quantity of light energy supplied to a level at which the amount absorbed in the side facing the source is insufficient to bring about the maximum, saturation response. CASTLE (1932 b) attributed instances of the reversal of phototropism at very high intensities to a positive thermal-growth reaction in the near side of a light-saturated sporangiophore exposed near a powerful source, and showed that when infra-red rays were filtered out no reversal occurred. It is also possible that ultraviolet light, which, as recently shown by CURRY and GRUEN (1957), can bring about a negative phototropic curvature, may have contributed to the negative phototropic response of sporangiophores exposed near a carbon arc source.

[1] Some publications refer to *Phycomyces nitens* Kunze, but most studies were made with *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff.

The growth system.

In sporangiophores the driving force for cell elongation is turgor, which is radially symmetrical in action in a coenocytic cylindrical organ. This turgor is maintained by protoplasmic activity in the mycelium in the substratum some centimetres beneath the growing zone. Under uniform conditions the rate of supply of material to a particular sporangiophore must remain constant for some hours of steady elongation. It would be interesting to know whether the same rate is maintained during the period when elongation ceases and the sporangium is formed. It is not clear whether the rate of elongation is actually limited by the rate of wall formation at the apex or by the rate of delivery of water or organic materials from the base, and a study of volume changes during sporangium formation might provide some indication on this point.

When, as a result of illumination, a positive light-growth reaction or a curvature occurs it seems that it must arise because of a local change in wall plasticity or rate of intussusceptive wall formation; local changes in osmotic pressure in the growing zone would not affect the rate or symmetry of cell expansion. Light-growth responses and phototropic curvatures are perhaps to be regarded primarily as changes in sporangiophore shape rather than as growth responses involving a changed rate of increase in volume. A local reduction in wall pressure and increase in wall area would lead to change in shape in a turgid cell ,with expansion at the apex and elastic contraction lower down—but through fall in turgor it would also cause a temporary increase in osmotic water uptake from the substratum. This, one supposes, would be followed by a gradual check, because of a reduction in suction force and rise in turgor occurring through dilution of the contents of the sporangiophore, and perhaps also because of a temporary reduction in rate of cell wall formation brought about by partial exhaustion of the supply of some essential material. Not enough is known of the interrelationships between a sporangiophore and its supply base for a clear picture to be presented, but it seems probable that a satisfactory account of the complete light-growth response will need to take into consideration the inevitable consequences at the base of changes at the apex of the sporangiophore. The average growth rate will depend on the rate of supply of organic materials, but the relatively short-term changes may be a reflection of the interaction of changes in both the rate of wall formation and the rate of water uptake, these changes occurring at opposite ends of a slightly extensible hypha without cross walls.

During steady growth not less than 3 hours after sporangium formation (at stage IVb of CASTLE 1942) the rate of growth is independent, or very nearly so, of the intensity of illumination, provided that the illumination and other external factors remain constant. BLAAUW (1918) and TOLLENAAR and BLAAUW (1921) believed that there was a slight connection between the steady growth rate and the level of constant illumination, but DELBRÜCK and REICHARDT (1956) were unable to confirm this, nor did they find any net gain in total growth when sporangiophores were stimulated repeatedly at appropriate intervals by temporary increase in the intensity of illumination. There does not appear to be any detailed information on differences in final height attained between sporangiophores grown in complete darkness and in light of various wavelengths and intensities. It must surely have been noticed by some workers, but apparently not, however, recorded, that while in light, even weak daylight, sporangia will form on sporangiophores before they attain a length of about one centimetre, formation is delayed till the sporangiophores are several centimetres long when growth takes place in complete darkness. It would be interesting to know whether the action spectrum for this formative effect of light is the same as that for the phototropic response.

Optical properties; the lens effect[1].

BLAAUW recognised that the rather transparent upper part of the sporangiophore of *Phycomyces* behaves as a cylindrical lens, light coming from one side being focussed into a narrow strip along the rear wall of the hypha (Fig. 5). He assumed that this brightly illuminated zone had a preponderant effect on growth distribution, and interpreted the phototropic curvature as a consequence of the greater light-growth response in the rear of the unilaterally illuminated sporangiophore. OEHLKERS (1926) considered that lens action alone was insufficient to explain the greater response in the rear side of the hypha. He suggested that there was total internal reflection of rays reaching the rear wall, and that this would increase light absorption in the peripheral cytoplasm of the far half of the cell; there is, however, no such total internal reflection. Since light in fact passes through the hypha and comes to an approximate focus shortly beyond the wall CASTLE (1933) was able to determine experimentally the mean refractive index of the sporangiophore; he found a value of 1.38. He then calculated that for such a sporangiophore illuminated with parallel light the mean length of path of light in the rear half of the cell is 1.26 times as great as that in the front. CASTLE assumed that the action of light is primarily on cytoplasm uniformly distributed throughout the sensitive zone of the sporangiophore, and estimated that, allowing for reflection, more light energy would be absorbed in the rear half than in the front provided that the absorption coefficient was not too great. He estimated that the absorption coefficient for a millimetre path length must not be greater than 4 for large and 8 for small sporangiophores. CASTLE's interpretation may be summarised in his statement "The longer total path of light rays through the protoplasm of the far half of the cells is the significant factor in the phototropism of relatively transparent cells".

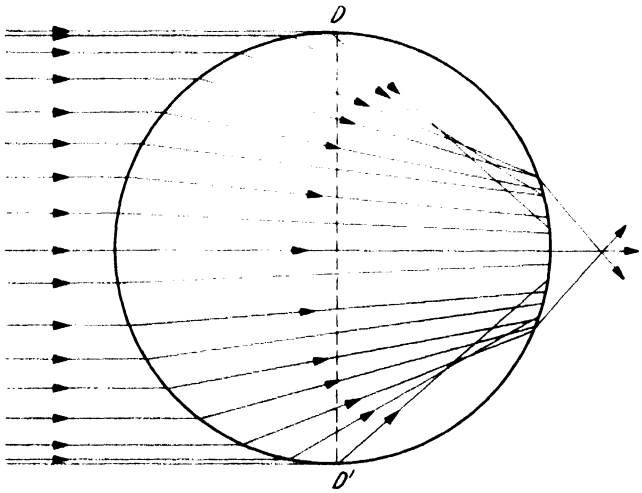


Fig. 5. Diagram of the paths of light rays in a transparent hypha seen in transverse section. The refractive index is taken as 1.37. The mean path length in the distal side of the diameter *DD'* is 25% greater than in the proximal. (After CASTLE 1933, modified.)

In the tip of the young *Phycomyces* and *Pilobolus* sporangiophore, and immediately below the sporangium in the older *Phycomyces*, there is a considerable aggregation of protoplasm, as there is in the ring at the base of the *Pilobolus* subsporangial swelling, but even in *Phycomyces* vacuoles may occupy a part of the volume. They seem to in *Phycomyces* as observed by phase contrast microscopy, but further study of this point is called for. While the appearance of the sensitive region in *Phycomyces* sporangiophores does not seem to justify CASTLE's assumption of uniform photo-absorption for a given flux, over any considerable fraction of the total light path the average absorption for a given flux along that path may be constant. In the subsporangial swelling of *Pilobolus*, however, it is clear that most of the light path lies through vacuolar sap; here surely the photoperception is confined to the peripheral cytoplasm, with some subsequent conduction of the stimulus. Perhaps there is some photo-reaction in all protoplasm

[1] See Addendum, REICHARDT and VARJÚ (1958).

in the sensitive region; in any case it appears that the effect can not always be strictly localised in the immediately adjacent wall, but is transmitted to the region where extension growth and spiral rotation is coming to a halt. (See the subsection on "Spiral growth and the phototropic curvature".)

BUDER (1946, and see GETTKANDT 1954) took the view that photo-perception is localised (probably in β-carotene) in the protoplasm lining the wall in the sensitive region. While CASTLE'S interpretation of lens action has assumed uniform specific absorption along the light path, and transmission of the photo-effect to the growing wall, BUDER held that the local concentration of light by lens action would result in a narrow, concentrated growth reaction, giving a mechanical advantage over distributed growth, presumably leading to easier local stretching and wall growth under uniform turgor pressure. This, as DELBRÜCK and REICHARDT (1956) pointed out, does not allow for the appreciable separation in space of perception and response. The growth leading to a tropic curvature in the Phycomyces or young *Pilobolus* sporangiophore must, it will be shown, occur in a short section near the base of the growing zone.

It has generally been assumed that sporangiophores are radially symmetrical in opacity, but HEUCKEL (1927) claimed that in *Mucor mucedo* and in *Pilobolus crystallinus* the protoplasm on the far side of the unilaterally illuminated sporangiophore was denser than on the side nearer the light. This difference was observed after fixing these hyphae in boiling corrosive sublimate. BANBURY (1952) was unable to detect any asymmetry in opacity in living sporangiophores of *Mucor mucedo* or *Phycomyces blakesleeanus* during or immediately after unilateral illumination. However, in view of some observations suggesting increase in optical density on the lower side of sporangiophores subjected to stimulation by gravity in a horizontal position, it is proposed to re-examine sporangiophores after photo- and geo-stimulation using a "phase contrast" microscope.

It is not difficult to imagine that small aggregates of photo-absorbing material might tend to become arranged in the cytoplasm in a distribution determined by the light flux rather as chloroplasts do, and quite a small concentration gradient, though difficult to detect, might have important consequences in modifying the distribution of photon absorption. There is, however, at present no evidence to support such a supposition.

The reactive independance of the opposite sides of the sporangiophore was confirmed by illuminating one flank of a sporangiophore with a narrow horizontal pencil of light which "grazed" one edge leaving the other side in darkness—a method similar to BUDER'S "half-side" illumination technique. The sporangiophore gave, as expected, a positive light-growth response, curving out of the beam in a plane almost perpendicular to it.

Reversal of phototropism under paraffin.

BUDER (1918, 1920), testing the "lens-theory," verified that when sporangiophores were submerged in liquid paraffin and unilaterally illuminated by a horizontal beam they responded with a sharp negative phototropic curvature. If the illumination was continued the curvature exceeded 90° and then there was an upward adjustment and oscillation as they grew along the path of the beam. Under the paraffin of refractive index 1.47 the lens action is reversed, the light rays diverging slightly as they pass through the sporangiophore, so that both the mean path length and the flux are higher in the proximal side. The greater positive light growth reaction is therefore transferred to the front, and a negative curvature results. An alternative explanation, that the relatively anaerobic conditions under paraffin were responsible for the reversal, was found not to be

correct; in air diluted with nitrogen, or in pure nitrogen, no reversal, but only reduction to elimination of the positive curvature and growth was found (BANBURY 1952).

ZIEGLER (1950) investigated this phenomenon of reversal of curvature under paraffin, which he found to be shown also by various relatively massive organs such as *Avena* coleoptiles and *Helianthus* hypocotyls, where no lens effect would be expected. ZIEGLER suggested that liquid paraffin would, because of its dielectric properties, change the surface charge of these illuminated tissues, so modifying the potential gradient which he supposed to be the result of the primary photoelectric reaction of the tissue. He found that fluorescent dyestuffs gave a similar reversal of phototropic curvatures, arising as a result of reversal of the light-growth response. ZIEGLER rejected the "lens effect" explanation of the reversal

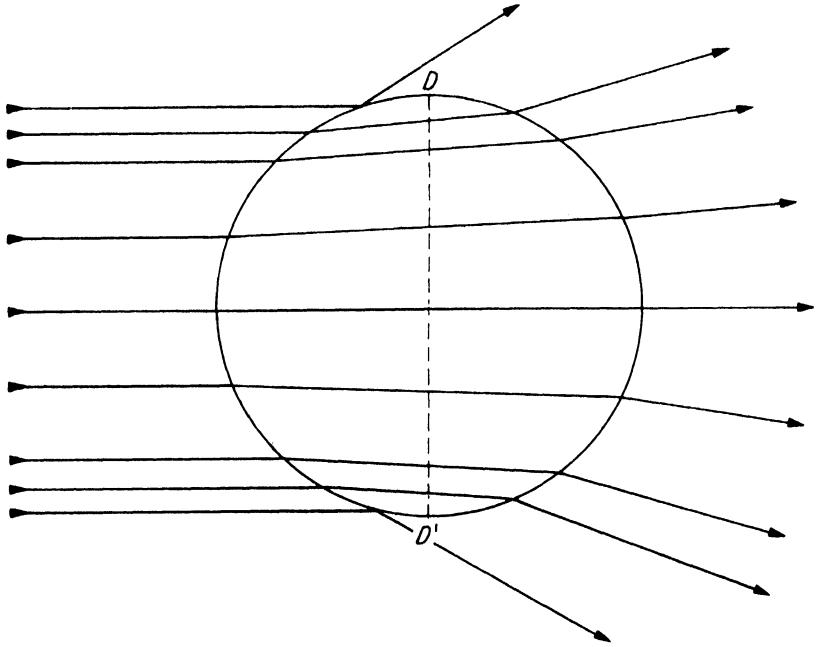


Fig. 6. Diagram of the paths of light rays in a transparent hypha corresponding to that in Fig. 5 but immersed in liquid paraffin of refractive index 1.47.

of phototropism in *Phycomyces* sporangiophores under paraffin to bring it into line with the behaviour of the other massive organs. These intriguing observations with higher plant tissues can not be further discussed here, but see BRAUNER (1954). The present writer has confirmed that *Phycomyces* sporangiophores under paraffin give a clear positive light-growth response when illuminated from above and also behave in the same manner as in air when they are illuminated along one flank by a narrow grazing beam, so there is not reason to doubt BUDER'S interpretation of their behaviour as a simple consequence of reversal of the lens effect from convex to concave when submerged in a medium of greater refractive index.

The light- and dark-growth responses and phototropism.

The pioneer work by BLAAUW and TOLLENAAR and BLAAUW (1921) on photoresponses of *Phycomyces* was later extended by CASTLE (1929 *et seq.*), OORT (1932) and WIECHULLA (1932).

CASTLE (1930a, b) emphasised the similarities in detail between the properties of the light-growth response and the phototropic response to unilateral illumination. He regarded the reaction time between commencement of the stimulus and the first detectable growth response as being made up of three components;

first the exposure time (which might be only a fraction of a second), then a latent period involving products directly consequent upon the photochemical changes produced, and a further action time before the change in growth could be detected. The reaction time of both modes of response was constant for a particular intensity of illumination provided the exposure time was not too short; below this value it was found to vary, in the same way for both, as a function of the duration of exposure, becoming longer as the exposure time was shortened.

Under constant conditions in darkness or under a particular level of illumination sporangiophores grow at a uniform rate during the period of, say, from three to twelve hours after sporangium formation. With temporary or permanent increase in illumination there is a temporary increase in extension rate; this is followed by a decrease and finally the original rate is resumed. OORT (1932) reported that the positive phase of the response showed several oscillations with maxima following each other at intervals of rather more than half a minute,and previously BLAAUW (1918) had found slower, diminishing, fluctuations in the succeeding negative phase. Neither of these phenomena could be confirmed by DELBRÜCK and REICHARDT (1956). WIECHULLA (1932) found that with a 40 metre-candle-seconds stimulus the response began after 5 minutes, the growth rate was almost doubled, and then fell well below the rate in darkness; with weaker stimuli there was a longer reaction time before a response was detected, and with 0.5 M.C.S. the response was near the limit of detection, and was just demonstrable after 11 minutes. For this stimulus no fall below the rate in darkness was detected. It is important to bear in mind the great difficulty in drawing reliable conclusions concerning behaviour at the limits of sensitivity of the measuring techniques employed; these estimates of reaction time are open to doubt.

When a sporangiophore that has been growing under uniform illumination suddenly has the illumination cut off it responds, after a latent period of several minutes, by a temporary decrease in the rate of elongation, followed by an increase and then adjustment to the former growth rate with no net change in average growth rate. This latter reaction, which has been termed the dark-growth response, was recognised by TOLLENAAR and BLAAUW (1921) and subsequently investigated by CASTLE. It showed clearly that sporangiophores become "adapted" to a particular level of illumination, or to darkness, according to their previous treatment; they respond to an increase in level of illumination by a temporary increase in growth, and to decrease in illumination by a reverse reaction. CASTLE (1932a) regarded the light- and dark-growth responses as due to equivalent increases or decreases in the concentration of a growth regulating substance. He attempted (1929) to account for the rates of dark adaptation as determined by a bimolecular reaction perhaps modified by an autocatalytic process. CASTLE (1932a) pointed out reasons for believing that the reaction time of the dark-growth response is compound, like the light-response; it is shorter the more intense the previous illumination. He found that the rate of dark adaptation after previous adaptation to a wide range of constant light intensities was proportioned to the logarithm of the preceding intensity of illumination. A constant amount of dark adaptation always took place before the response, CASTLE found. Making the assumption that changes in the rate of growth follow changes in the concentration of a substance which at constant light intensity is in equilibrium with a photo-sensitive component of the system, he examined possible equations to describe the equilibrium, and concluded that the partial velocity of the photo-reaction should be taken as proportional to the logarithm of the intensity of illumination.

CASTLE's concept, then, was of a photo-sensitive substance formed in the dark and activated by subsequent illumination. Its accumulation in the dark corre-

sponds with "dark adaptation"—increased sensitivity to light after a period of darkness, and light and dark growth responses are respectively due to increase and decrease in the level of concentration. The response is transient, being limited by an earlier stage in the system. The fact that the latent period for the dark response is longer than that for the light could be explained by postulating that activation in the light is rapid, but that the activated stage is deactivated or consumed relatively more slowly in the dark. These ideas are modified and extended in a subsequent paper by CASTLE and HONEYMAN (1933) which seeks to analyse the inter-relationships of the light-sensitive and growth systems by considering the implications of the latent period which occupies most of the reaction time if the exposure time is short.

OORT (1932) found that more than 2 hours had to elapse after a light stimulus before the response to a second stimulus was as large as could be expected with complete dark adaption. CASTLE and HONEYMAN (1933) pointed out that his data indicate that minimal reaction times were shown by sporangiophores after 40 minutes of dark adaptation. They therefore concluded that the light system must have recovered after 40 minutes and that the extra hour and a half needed for recovery to a full-scale light-growth response represented the extra time needed for the growth system proper to recover complete equilibrium. They summed up their interpretation in the assertion that after a flash of light the light system reaches equilibrium in about one third of the time required by the growth system.

CASTLE and HONEYMAN (1933) attempted to describe the probable events during the latency, which is never less than two minutes, between a stimulus and the first detectable change in rate of growth. They concluded that since light is not necessary for growth the transient positive light-growth reaction must represent an acceleration of changes already under way, rather than any contribution of an essential material. They considered two likely possibilities:

1. Acceleration of an early stage in a sequence of growth processes; the latent period would then represent the time for this temporary acceleration to affect the final stage, the extension of the cell wall.

2. A product of the action of light in the protoplasm diffuses or is transported to the wall in the growing region.

The most cogent argument against the first possibility is that if light accelerated some early stage of the growth process one would expect fast growing cells to exhibit shorter reaction times than slow growing ones, for the rate of propagation of a fluctuation in a quicker series of reactions should be greater than in a similar system proceding more slowly; they found no correlation of reaction time with rate of growth. On the other hand measurements of the individual reaction times of the cells used above showed that those with greater diameters had distinctly longer reaction times. They suggested that this would be expected if during the latent period some photo-product distributed in the cytoplasm had to be transported centrifugally to the wall. As they themselves pointed out, however, if the photolyte were uniformly distributed initially, and if the response followed when a critical concentration per unit area of wall had accumulated, the larger cells might be expected to have shorter reaction times. They estimated that the temperature coefficient, for the interval 15° C to 25° C, was 1.7: the reciprocal of the reaction time was taken as an index of the speed of the process occurring during the latent period. This value is not incompatible with the hypothesis that a movement of a photo-product is taking place during this latent period.

All these studies by CASTLE (1929, 1930a, b, 1932a, 1935) and CASTLE and HONEYMAN (1933) analyse the dependance of the reaction time or the latent period on the stimulus size, and its relation to properties of the particular cell, but the matter remains undecided in view of the failure of DELBRÜCK and REICHARDT (1956) to confirm any such variation in reaction time. These latter workers shrewdly point out that as the measurements of reaction time depend on fixing the moment of onset of a change in growth rate, the point indicated is that at which change in growth rate exceeds the error of measurement. This will appear earlier when the rate of change in growth rate is faster even if the true latent period is constant. They found no significant variation in reaction time in their measurements. Nevertheless data published by CASTLE are in conformity with the conclusions he drew, and certain aspects of CASTLE'S results tend to give support to his statements that the reaction times show significant and consistant variation according to the illumination. For instance, he did not find shorter reaction times, for a given illumination, with more rapidly growing sporangiophores. They might have been expected in that experiment if the smaller estimates had merely been a result of earlier recognition of a more rapid change in growth rate. Until more extensive observations are available together with information on the sensitiveness and precision of the measuring equipment it is not possible to judge the validity of deductions concerning the alleged components of the latent period.

Photo-adaptation.

This concept has been referred to in discussions of light-growth responses without precise definition, and in the past it has been confused with the idea of a "refractory period" following stimulation, introduced by analogy from "threshold" systems such as nerve-muscle preparations from animals. OORT (1932) showed that a light stimulus not only produces a growth response in a sporangiophore but raises the level of adaptation to light, so that a second similar stimulus after a brief interval does not produce so large a response. If the stimulus is large and given to a fully dark-adapted sporangiophore, the second stimulus following after say five minutes may produce a response so slight as to be undetected by a measuring instrument quite adequate to demonstrate the first. OORT demonstrated that successive stimuli only five minutes apart produced distinct responses when the growth rate was measured with adequate precision.

DELBRÜCK and REICHARDT (1956), using a stimulus size such that a standard response that was easily measured followed, established that the stimuli have to be increased in proportion to the adapting intensity: the amount of light given in a short flash has to be equal to that given by eight minutes of the adapting illumination for the standard response to follow. The adaptation level of a particular sporangiophore can thus be expressed in terms of the "equivalent intensity", the intensity with which it would have to be equilibrated in order to reach the same adaptation: it equals the value of the critical stimulus divided by eight minutes.

The further analysis in this important paper is outside the scope of this chapter, though fundamental to an understanding of the nature of light-growth responses, but it may just be mentioned that DELBRÜCK and REICHARDT calculate that the photo-reaction can not possibly be a bleaching of the photoreceptor, because the amount of energy from the source bringing about the response is far too low to bleach an appreciable proportion of pigment molecules.

DELBRÜCK and REICHARDT (1956) considered possible models exhibiting the properties they deduced for the light and growth system of the sporangiophore,

and they point out the need to assume two branches in the chain of action starting at the light input, one branch leading to the setting of the level of adaptation and the other branch utilizing the light input directly to maintain a comparison between the value of the intensity of illumination at a particular moment and the level of adaptation within the sporangiophore.

Photo-absorption and the quantum requirement.

WASSINK and BOUMAN (1947) have attempted, by analysing data published by BLAAUW in 1909, to determine the minimum number of light quanta essential for initiation of a phototropic curvature in *Phycomyces*. They plotted percentage of sporangiophores seen to have curved against the log of incident light energy and obtained an S-shaped curve the steepness of which they considered should be an indication of the number of quanta required to produce the reaction. The data appeared to fit best a one-quantum curve; for *Avena* a much higher number appeared to be required. The log of the percentage of sporangiophores not showing a curvature plotted against a linear scale of incident light energy gave a shallow sloping line fitting a one-quantum-per-cell process better than the steeper curves for more quanta.

This interpretation has been criticised by BANBURY (1952) and by DELBRÜCK and REICHARDT (1956). The response of sporangiophores to illumination is a graded, not an all-or-none response, and the percentage of sporangiophores showing a curvature depends on the measuring technique. WASSINK and BOUMAN took the view that one photon effectively absorbed leads to a measurable curvature, and suggested that degrees of curvature corresponding with 1, 2, 3 or 4 photons absorbed might be exhibited. It is indeed difficult to imagine any process by which a single photon effectively absorbed in a cylindrical organ could stimulate a tropic response related in direction to the external path the light ray had previously followed. The statistical distribution of photon absorption throughout the sensitive volume of the hypha has to be considered; with a positive light-growth response photon absorption near the rear wall favours positive curvature, that near the front, negative. If the numbers of quanta absorbed are large, even a small steady difference between them will result in an asymmetry of growth and a tropic curvature: CASTLE'S (1933) calculations suggest that the difference between the number of quanta absorbed in the front and the number absorbed in the rear half is likely to be about 10%. If however BUDER (1946) is right in thinking that effective photon absorption is confined to a thin film of peripheral cytoplasm or a bounding membrane, the significant difference between average light absorption per unit area on the front wall and the light absorption in the narrow brightly illuminated vertical strip near the focus may be much greater than this.

When illuminated by two horizontally opposed sources of moderate intensity, sporangiophores will turn towards one when it is only 10% brighter than the other. If, taking CASTLE'S view, the total photon absorption in the rear half is compared with that in the side facing this stronger source, it appears that a phototropic curvature can be produced when the rate of photon absorption in the rear half is at a level not more than 0.5% greater than that in the front (BANBURY 1952). On the other hand on BUDER'S interpretation the flux at the brightly illuminated strip in the wall nearer the weaker source but receiving light focussed from the stronger would be several per cent greater than that on the side toward the stronger source, though a value can not be calculated without a knowledge of the percentage of light absorbed in passage through the sporangiophore.

The effect of ultra-violet light.

CURRY and GRUEN (1957) using a capillary mercury lamp and a grating monochromator with quartz optics found that the unfiltered green light caused marked negative curvatures of *Phycomyces* sporangiophores. Addition of a plain glass filter to the system eliminated this response, thus showing that it was due to ultra-violet light of wavelength less than 300 mμ in the second-order spectrum from the monochromator. When sporangiophores were exposed to ultra-violet light of wave-length 280 mμ, negative curvatures began to develop after about five minutes, and after twenty to thirty minutes most of the sporangiophores had curved through at least 90°, pointing directly away from the light source. With continuous exposure to light of 280 mμ at an intensity of approximately 150 ergs/cm^2/second the curvatures attained magnitudes of 120—160°, at which angle the tips of the sporangiophores began to receive the ultra-violet on the opposite side, so that they oscillated upwards, eventually reaching an equilibrium position close to the horizontal.

During this process the negative phototropic curvature became modified by the rotational component of the growth, so that after twenty minutes the curvatures were 10—20° out of the plane of the beam and after an hour the sporangiophores had grown into the form of a helix. When the ultra-violet exposure was discontinued the apical region of the sporangiophore straightened up leaving unaffected the curvature beneath. This straightening, a negative geotropic response, indicates that the growth system had not suffered significant damage, a conclusion confirmed by the fact that curvatures rapidly developed in the opposite direction when the cultures were rotated through 180° about a vertical axis while being exposed to the ultraviolet.

It was found by CURRY and GRUEN that the light-growth reaction with ultra-violet light is positive, as with visible blue light, but that wave lengths 297—237 mμ all gave marked negative phototropic curvatures. It appears that there is a high specific absorption of radiation of these short wavelengths, and though on unilateral illumination the light is focussed by the cylindrical lens, the absorption per unit length of path is so high that most photons are absorbed near the front, rather than in the rear of the hypha, and the growth rate is higher on the side nearer to the source, leading to a negative curvature. At 302 mμ no curvature was observed: here it seems probable that an equal photon absorption and equal light-growth response occurred in front and rear, and the only observable effect would be a transient increase in rate of elongation.

An interpretation of these results by CARLILE (1957) is discussed in the section on riboflavin.

Ultraviolet light has been found to produce curvatures in parts of higher plants (*e.g.* BRUMFIELD 1953) where there is no lens effect, and DE ZEEUW and LEOPOLD (1957) have presented evidence that exposure to ultraviolet results in an interference with the normal action of auxin in the plant. Nevertheless the reversal of the phototropic response in *Phycomyces* seems explicable on physical principles without supposing any change in the normal growth process specific to ultraviolet as contrasted with blue light.

It has been mentioned that CURRY and GRUEN observed that prompt reversal of the negative phototropic curvature with unilateral ultraviolet illumination occurred when the culture was rotated through 180°; the sensitivity remained high through many such reversals. They concluded from this that there is little adaptation to ultraviolet.

It may be that there is little adaptation, as could well be determined by observing whether the same intensity of response followed each time when a sporangiophore was first illuminated

symmetrically with, say, 0.2 ergs/cm²/sec of ultraviolet radiation, and then at half-hour intervals the illumination was increased by successive equal increments of 0.2 ergs/cm²/sec. If there were no adaptation the same response would follow each time; with adaptation it would diminish.

Their conclusion is not, however, necessarily implied by prompt reversibility of the phototropic curvature. Adaptation can be regarded not only in relation to the sporangiophore as a whole, but as a property varying in level throughout the growing region according to the light flux at each point. Now phototropic curvatures arise when the rate of effective photon absorption in one side of the growing zone is appreciably different from that in the other side, leading to asymmetry in growth rate. In the case of a sporangiophore uniformly illuminated with blue light the flux throughout the apical zone will be nearly the same, and growth will be symmetrical about the longitudinal axis, leading to vertical extension. If the blue light comes from a unilateral source there are rather more photons absorbed in the far half than in the near (or in the narrow strip of rear wall, where the light is almost focussed, than in an equal area of the near wall), so giving a positive phototropic curvature. The gradient is not steep, and the levels of adaptation in the two regions do not greatly differ, but rotation through 180°, reversing this small flux gradient, results in small changes in the growth rates of the two sides, leading to eventual reversal of the curvature. A much greater difference between the two sides in the rates of photon absorption can be produced by illumination by BUDER'S "half-side" technique, or by a grazing pencil of light (BANBURY 1952) or even by unilateral illumination under liquid paraffin. Similarly there is a steep gradient of photon absorption, declining from front to back, when the sporangiophore is exposed to unilateral ultraviolet light, because of the high absorption coefficient for short wavelengths. In all these cases there is a marked difference in flux, and consequently in levels of adaptation, between the peripheral cytoplasm in the two sides. Therefore rotation of the sporangiophore through 180°, reversing the gradient, might be expected to result in the quick reversal of curvature found in each of these instances.

The effect of polarised light.

CASTLE (1934) found that there was a difference in phototropic effectiveness of a given intensity of polarised light depending on the relationship between its plane of polarisation and the longitudinal axis of the sporangiophore. CASTLE employed the "null deflection" method with two horizontally opposed beams, and found that for equal phototropic effect the beam polarised vertically had to be 10—15% more intense than that polarised horizontally, which is less reflected at the surface.

From FRESNELL'S formulae, taking the refractive index for the chitin wall as 1.50 and making some simplifying assumptions, CASTLE estimated that the vertical beam would need to be more than 20% greater than the horizontal for balance. He regarded this as a satisfactory agreement with his experimental result and concluded that no specific effect of plane polarised light on the growth processes of the cell need be postulated.

JAFFE, in view of his results indicating an orientation of the photo-receptors in *Fucus* eggs (1956), has reinvestigated this problem with *Phycomyces* and obtained data (private communication 1957) which he interprets as indicating orientation of the photo-receptor units here too. The possible significance of this phenomenon in the phototropism of fungal hyphae will have to be considered in future studies.

The effect of ionising radiations.

There is a marked contrast between the light-growth reaction shown by the sporangiophores and the effect of ionising x- and γ-rays extensively investigated by FORSSBERG (1943). These very high frequency radiations produce a negative growth reaction following which the former growth rate is quickly resumed when irradiation ceases. The light-sensitive region only extends for about 2 mm. below the sporangium after that has formed, but it appears that all parts of the sporangiophore are equally sensitive to x- and γ-rays, the effect being conducted to the growth zone. The effect varies with the growth rate, suggesting a direct link with some growth-regulating process. This contrasts with the effect of light, where the growth rate appears to have no influence on the quantitative yield in the light-growth reaction, implying that the photo-reaction does not immediately involve any stage in the growth process. This negative growth reaction produced by x- and γ-rays is stated to be very sensitive to changes in external conditions, such as small air currents, and though reported by BLAAUW and VAN HEYNINGEN (1925) was not detected by DELBRÜCK and REICHARDT (1956).

Spiral growth and the phototropic curvature.

OORT (1931) first pointed out that during extension growth of *Phycomyces* sporangiophores the apex of the hypha rotates around the vertical axis, and a more extensive account of this "spiral growth" was given by CASTLE (1942) who correlated the developmental stages of sporangium growth, originally described by ERRERA (1884), with the rotation. CASTLE, who also drew attention to the temporary stage of counterclockwise rotation immediately after sporangium formation, discusses this problem of oriented growth and its relation to wall structure (1953), but has not considered its implications for the phototropic response. DELBRÜCK and REICHARDT (1956) however draw attention to the fact that the tropic response must be confined to the base of the growing zone where growth is slowing up and rotation at a minimum. Were this not so, spiral growth subsequent to the perception of the stimulus would cause the growing zone to bend into a helix instead of a curvature in one plane toward the source of unilateral illumination. It has in fact been noted by CURRY and GRUEN (1957) that the negative curvatures shown by *Phycomyces* sporangiophores illuminated with ultra-violet light do deviate from this plane by 10 to 20° in the first 20 minutes of exposure, and after an hour show a corkscrew appearance, and a similar deviation was noted by PAUL (1950) when young sporangiophores of *Pilobolus* grew under water toward a source of visible light. In the latter case one may suppose that the internal turgor was very high and the normal regulation of cell wall stretching disturbed, with consequent deviation to the left of the direction of the source, and helical growth. The fact that curvatures in air with visible light stimulation are smooth and exactly related in direction to the source, or the resultant of more than one source, strongly suggests that the tropic response is confined to the lowermost part of the growing zone. DELBRÜCK and REICHARDT sought to ascertain whether the light-growth response itself was confined to the base of the zone of growth by shielding all but one narrow section 0.25 mm. long with a collar before illumination. Successive sections were tested with stimuli giving maximum response, and it was found that the response observed bore the same proportion to that obtained with illumination of the whole zone as 0.25 mm. did to the full length of the growing zone, except that the response of the topmost section seemed rather smaller. The shapes of the response curves and their latent periods were alike, indicating an independent response in each fraction, the

full response without screening being the summation of these components. It is not impossible that illumination leads to conduction of the stimulus, so producing a response at the lower limit of the growing zone, but they suggest one would then expect longer latent times for the upper sections.

The locus of perception; stimulus transmission.

The implications of this slight separation between the perceiving and responding sites are of importance in an account of the phototropic curvature. Just how far down appreciable photosensitivity extends has not been determined, but both for the young sporangiophore, which is a cylinder with a blunt point, and for the cylinder of the mature (Stage IV B) sporangiophore, stimulation is certainly effective over the top two millimetres.

For a large sporangiophore with a diameter of say 90 μ a unilateral beam of light is thus effective over an area equivalent to approximately 2×0.09 mm^2 projected on to a plane surface. The volume of the growing zone is $2 \times \pi \times 0.045^2$ mm^3, or about 0.012 mm^3. The maximum length of path for translocation centrifugally from the centre of the cell would be 0.045 mm, and for downward movement from the top to the base of the growing zone 2 mm. The maximum vertical path length would thus appear to be about forty times the radial, and taking into account the increasing volume of cytoplasm involved with centrifugal movement along a radius the mean centrifugal path length is less than 2% of the mean vertical path, and less than 0.02 mm. There is little detailed information on diffusion rates over such short distances, and in any case the nature and the concentration gradient of the photo-product after a brief effective stimulus are quite unknown. However, reasoning from the results of many experiments measuring diffusion-limited rates of exchange and uptake of radioactive tracers it may be concluded that it is highly unlikely that a latent period of as much as two or rather more minutes, but never less, could possibly be due to the time taken for centrifugal diffusion. One might postulate that a critical concentration must be reached before the growth response can occur, but it still seems impossible to explain on this basis the facts that when the stimulus is increased the size of the growth response is also increased, but the reaction time does not decrease below two minutes.

It is difficult to envisage how, in the absence of conduction or a steady mass flow along the vertical axis, there could be diffusion of a specific substance downwards over a distance exceeding 1 mm. without nearly complete equalisation of concentration between the two flanks of the coenocytic sporangiophore, leading to elimination of the phototropic response. There are no obvious boundaries in the sporangiophore across which a potential difference might develop bringing about uni-directional movement of a charged substance, but it is possible that there are at the sub-microscopic level minute polarised structures, perhaps at the outer surface of the cytoplasm, which might provide for significantly accelerated downward transmission over distances of the order of 1 mm. Examination with the electron microscope might well provide evidence in place of speculations on this point.

If the effect of light stimulus is strictly localised within a distance small by comparison with the diameter of the cell, then under normal turgor conditions there must presumably be some gradient established within the cytoplasm sufficiently persistent to regulate wall extension and give a directionally accurate, undeviating phototropic curvature toward a visible light source. Hitherto unpublished observations by the present author indicate that illumination of one flank at the tip of a "stage I" sporangiophore (prior to sporangium formation)

with a very narrow grazing pencil of light leads to subsequent curvature in a plane almost perpendicular to the beam and an appreciable distance, a millimetre or more behind the region of wall surface actually illuminated. This observation of curvature below the region illuminated, not in the region illuminated but left behind by subsequent growth, supports the deduction by DELBRÜCK and REICHARDT (1956) that the tropic response is confined to the base of the growing zone, and indicates that there is a downward transmission of the stimulus, but more observations are required to confirm this.

c) The sporangiophore of Pilobolus.

The first detailed quantitative study of phototropism in *Pilobolus* was undertaken by PARR (1918), who provided a review of earlier work. She determined the response of young sporangiophores to light of measured wave lengths and intensities. The energy of the light in ergs/cm²/sec was obtained using a calibrated thermopile and galvanometer, and the various spectral regions she employed, produced by prism refraction, were analysed with a spectrometer. She determined the presentation time (between 50 and 100 minutes) needed to produce a just detectable curvature one hour afterwards in half of the dark-adapted pointed young sporangiophores. She found that these sporangiophores, tested before the subsporangial swelling had formed, responded to all wavelengths within the visible spectrum, with minimum response in the red and maximum in the violet end. The presentation time did not vary directly with the energy in the different regions, but varied inversely with the square root of the wave frequency, PARR concluded.

There are a number of curious features in these results which can not be fully discussed here. It is surprising that such a sharp subjective distinction could be drawn between "curved" and "not curved" when the response is a graded one, and that the proportion of sporangiophores showing a detectable curvature showed such a rapid increase as the critical value for the presentation time with each particular wavelength was reached and passed. Presentation times of one hour and more are almost certainly far too long for the BUNSEN-ROSCOE law that the response is proportional to the quantity of light, (intensity $\times$ time), to apply even to the rather slowly growing *Pilobolus* sporangiophore. PARR analysed her data for a relationship between presentation time and either intensity of illumination or wavelength, but did not consider the possibility that both simultaneously might exert an influence on the photo-response. Various aspects of this pioneer work have been discussed and criticised by CASTLE (1931) and BÜNNING (1936); it was not realised at the time of PARR'S work that to elicit a photo-response light must be absorbed in a sensitive receptor substance, and there was then no reason for attaching particular importance to differences in photo-response with equal quantities of light of different wavelengths. It is possible to produce, as CASTLE did, a rough action spectrum from the data given, but there is no justification for continuing to quote this work as a reliable interpretation of the photo-response of *Pilobolus*. The outstanding point of interest is the evidence for a phototropic response to wavelengths in the range 704—712 mμ and 638—695 mμ. PARR did not give any indication of the species with which she worked. BÜNNING (1936) found that *P. Kleinii* was sensitive to light of wavelengths as long as 650—690 mμ.

FLINT (1942) reinvestigated the sensitivity to red light, which seemed to him incompatible with effective absorption in carotene. Using a reflecting monochromator he produced a beam of red light with a range of 658—702 mμ centred at 680 mμ, of intensity about 300 ergs/cm²/sec; with Italian rye grass this beam produced no phototropism but promoted chlorophyll formation. It did not result

in orientation of sporangiophores of *Pilobolus longipes*. FLINT therefore recorded his disagreement with PARR and with BÜNNING, and interpreted his results as fully consistent with an association of carotenoids with phototropic sensitivity.

Using light transmitted through various Schott filters, PAUL (1950) investigated the spectral range of sensitivity of young sporangiophores growing in air and in paraffin. Using BUDER'S "half-side" illumination method he found that *Pilobolus crystallinus*, which was the most red-sensitive, gave a reaction as far as 625 mμ into the longer waves, but for *P. kleinii* and *P. sphaerosporus* the limit was reached at 570 mμ. He states that SCHNEIDER obtained results agreeing with this.

It is not unlikely that there are variations within a species, or in the interpretation of a species, which have contributed to these disagreements, but in any case it seems probable that there is an as yet unidentified photo-sensitiser present in some strains of *Pilobolus* (as in *Isaria cretacea*), which is responsible for a phototropic response to wavelengths longer than 600 mμ.

Phototropic orientation.

ALLEN and JOLIVETTE (1914) studied the directional accuracy of phototropism, using either a single source of white light or two sources used consecutively or simultaneously; they also tried two sources of different colours. They found that the sporangiophores pointed very accurately at a source of white or blue light (making, of course, no allowance for range), but they were very inaccurate in red light. These workers also observed and were puzzled by the fact that when two separate light sources subtended an angle greater than 10^0 at the culture, the mature sporangiophores pointed and discharged at one or other of these sources, not in the intermediate direction. PRINGSHEIM and CZURDA (1927) found that young, unswollen sporangiophores of *Pilobolus* exposed to two sources take up an intermediate resultant position pointing between them according to their relative intensities; when the subsporangial swelling develops the sporangiophore directs itself toward one or other of the sources, if they are sufficiently separated. They explained this by assuming that light entering the subsporangial swelling at a small angle was refracted to the base on the same side and there produced a negative light-growth response. VAN DER WEY (1929) pointed out that their first assumption was incorrect, and proposed an explanation based on his studies with mature sporangiophores of *P. kleinii*: BULLER (1934) had independently reached similar conclusions. They ascribed a particular importance to the carotin-rich zone at the base of the swelling as the locus of photo-perception in the mature sporangiophore, and emphasised that light from a source which is refracted at a small angle to focus on to this region will be more effective than light from another source focussing outside this region. If two sources subtend an angle greater than 10^0, VAN DER WEY found, movements of the sporangiophore give an overriding advantage to one or the other (Fig. 7); at 4^0 separation, on the other hand, they combine to produce an influence towards an intermediate resultant direction, since light from both is focussed on to the sensitive carotin zone (Fig. 8 and 9).

BULLER (1934) discusses the problem very fully. It is clear that different species of *Pilobolus* with differently shaped subsporangial swellings, and perhaps varying also in the extent of the region of maximum sensitivity, will not show this transition, from domination by one source to an intermediate response, at the same angle of separation between the sources, but the principle will probably apply to all of them. It may be that the narrow pencil of light that passes through the clearer "pore" in the carotin-rich ring into the top of the tubular hypha

significantly influences the orientation, but the photo-sensitivity of the hypha just beneath the ring has not been thoroughly investigated.

Considerable revision of older ideas on *Pilobolus* is necessary in view of the results obtained by SCHNEIDER (1942) and PAUL (1950) who have made use of

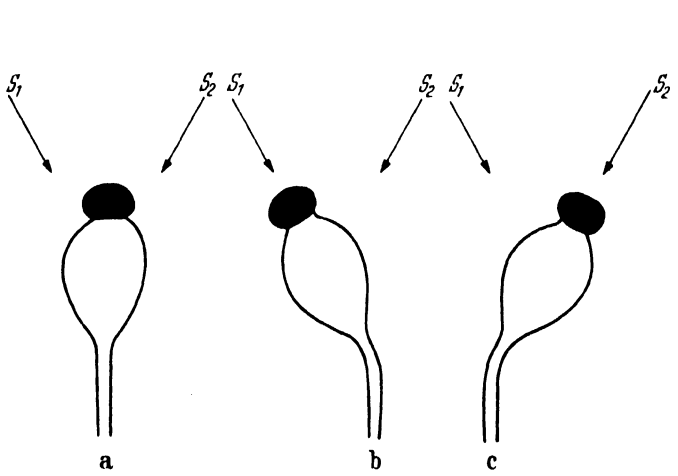


Fig. 7a–c. When a *Pilobolus* sporangiophore is illuminated simultaneously by light coming from two separate sources S_1 and S_2 which subtend an angle of 60° at the subsporangial swelling (a), it turns toward either S_1 (b) or S_2 (c).

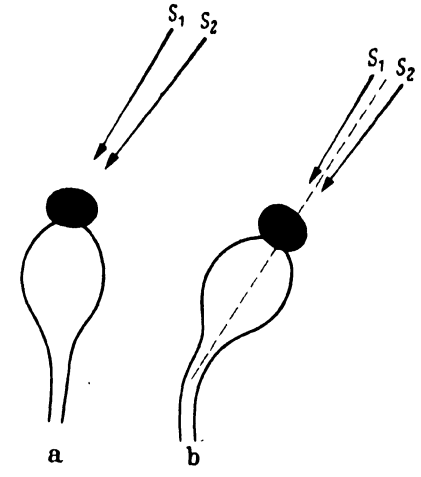


Fig. 8a and b. When a *Pilobolus* sporangiophore is illuminated by light coming from two separate sources, S_1 and S_2, which subtend an angle of 5° at the subsporangial swelling (a), it turns to point along the intermediate resultant — the line which bisects the angle if S_1 and S_2 are equal (b).

methods developed by BUDER. SCHNEIDER observed, it may incidentally be mentioned, that the young sporangiophores of *Pilobolus crystallinus* are not very sensitive to gravity though the ripe ones are more sentitive; *P. kleinii* was even less sensitive. She obtained measurements of the threshold value for a just

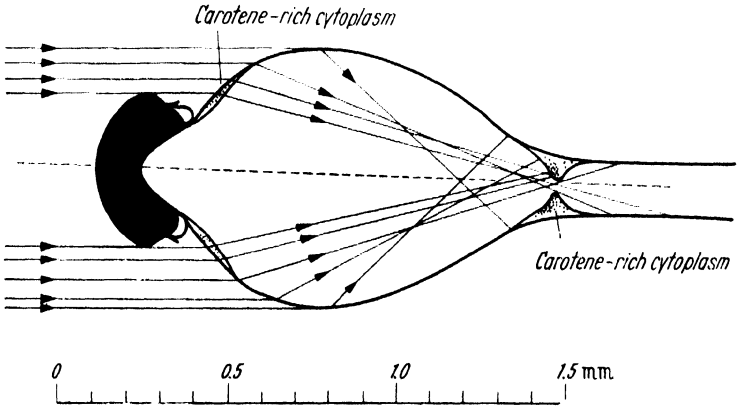


Fig. 9. Diagram of paths of light rays arriving at an angle of 3° with the axis of a *Pilobolus* sporangiophore. The refractive index of the sap was taken as 1.34. (After BULLER 1934, modified.)

detectable response to light, and found that the ripe sporangiophores were less sensitive than the young by a factor of over 10^5. Such data are only of value for comparison between sporangia under the same experimental conditions, for since the phototropic response is a graded one they must always be a function of the measuring technique. It is however of interest to note that at such low light intensities the sporangiophores did not point exactly to the source, but deviated somewhat to the left of the light path; this is probably an instance of the influence of the spiral mode of wall growth.

SCHNEIDER studied the behaviour of ripening sporangiophores under water, thereby eliminating the obscuring effect of excretory droplets that would otherwise have collected over the surface. She observed that the accumulation of carotene in a ring at the base of the subsporangial swelling took place only at a late stage, being completed 60 to 90 minutes before discharge was due to follow; the carotene ring coincided in position with the growing region. The ring was less strongly developed in *P. crystallinus* than in *P. kleinii*.

Both sporangiophores when young reacted positively under water. *P. kleinii* reacted with positive phototropism before the carotene aggregated, showed no response while carotene accumulated, and when the ring was fully formed showed a negative reaction. *P. crystallinus* gave a positive reaction before and during the ring formation, and when it was fully formed the reaction depended on its density, being negative if it was very dense, but otherwise positive.

Illuminating only a narrow strip 0 · 03 mm. wide, SCHNEIDER investigated the location of the light-sensitive zone more exactly; in some tests she illuminated only one side of the structure. Sensitivity was located in the carotene-containing growing region. The carotene ring was located 0 · 06 mm. below the opening out of the subsporangial swelling, and the most sensitive region was a 0.03 mm. zone in the upper half of the carotene ring; above and below this sensitivity declined. Illumination by the "half-side" technique led to curvatures perpendicular to the direction of incidence of the light beam.

SCHNEIDER summarised results obtained by unilateral illumination with a narrow strip of light underwater thus:

P. kleinii. Illumination of the carotene ring zone (zone with greatest carotene density) led to a negative phototropic curvature.

Illumination of the upper half of the carotene ring zone (zone with relatively greater carotene density) led to a negative curvature.

Illumination of the lower half of the carotene ring zone (zone with relatively lower carotene density) led to no curvature.

P. crystallinus (carotene ring at lowest point of swelling).

Illumination of the carotene ring zone led, in cases where the carotene was dense, to a negative curvature; in cases where it was less dense, to a positive curvature.

Illumination of the lower part of the zone, where there was very little carotene, led to a positive curvature.

These results all indicate that the carotene here concentrated in solution in oil droplets is not a photo-sensitive pigment, but is functioning as a light screen.

PAUL (1950) investigated the phototropic behaviour of young sporangiophores of *Pilobolus crystallinus*, *P. kleinii* and *P. sphaerosporus* and found very significant differences between them. The young sporangiophore of *P. crystallinus* before the sporangium develops has a clear colourless photo-sensitive apical growing zone and shows a positive light-growth response; thus through lens action it gives a positive phototropic response as does *Phycomyces*. In *Pilobolus kleinii* and *P. sphaerosporus* however the apical zone contains a high concentration of carotene and is relatively opaque. These young sporangiophores, however, show a negative light-growth response, and positive phototropism follows through reduction of growth rate on the side nearer the light. This seems to be the first clear instance of a negative light-growth response in the Mucorales. The light-growth reaction was tested both by direct measurements of the growth rate in phototropically inactive red light and then in white light, and by BUDER'S "half-side" method in which one flank of the tip was illuminated leaving the other side in darkness; the results were completely consistent. The young sporangiophores of *P. crystal-*

linus showed a positive phototropic curvature in air but a negative curvature when illuminated under liquid paraffin, confirming that the tip was behaving as a cylindrical lens: *P. kleinii* and *P. sphaerosporus* curved positively toward the source under paraffin as well as in air, so showing that there was no effective lens action in their opaque tips.

It would, as BÜNNING (1956) remarks, be interesting to know whether there is any causal connection between the high concentration of carotene and the negative light-growth reaction.

PAUL found that the ripe sporangiophores all showed a positive light-growth reaction. This is not inconsistent with the negative curvatures recorded by SCHNEIDER for ripe sporangiophores illuminated unilaterally at the carotene ring underwater, for there the reduction of lens action and the relatively great opacity led, one supposes, to a greater positive light-growth response on the illuminated side. PAUL'S results for *P. kleinii* indicate that the light-growth reaction can change with age from negative to positive. This might be explained in terms of a growth-promoting hormone subject to photo-inactivation and present in sub-optimal concentration in the young sporangiophore of *P. kleinii*, but increasing in effective concentration as the subsporangial swelling develops, till photo-destruction becomes favourable to growth, but there is no evidence at present to confirm such a hypothesis.

What, then, are obvious remaining uncertainties in an interpretation of the phototropism of these fungi? It seems clear according to PAUL that before the subsporangial swelling develops the sporangiophore shows phototropism based either (a) on a positive light-growth reaction and a cylindrical lens effect, giving, in the absence of dense carotene accumulation, greater light absorption on the side away from the light in *Pilobolus kleinii* and *P. sphaerosporus*, or (b) on a negative light-growth reaction and more light absorbed on the near side in *Pilobolus crystallinus* with its dense carotene content at the tip. Under natural conditions this stage is reached on one day, sporangium formation beginning in the evening, by which time the orientation toward light is quite marked. Sporangium maturation and the formation of the subsporangial swelling takes place overnight, and in the morning the structure is again exposed to the influence of light, which may be incident from a different direction if direct sunlight shines on it. Further adjustment of position is possible at this stage, at which formation of the carotene ring at the base of the swelling commences.

If light absorbed by carotene does not bring about a growth response, it is clear that the thin carotene ring near the top of the subsporangial swelling, and the more marked ring at the base, will have a partial shading or screening effect on protoplasm lying in the continuation of the light path through and past this carotene, and will reduce the light-growth response. BULLER suggested that the upper carotene zone might be connected with the breakdown of the wall at sporangium discharge; it is hardly likely that carotene would play a part here if it is not active as a photo-sensitiser in phototropism. It might well be that the accumulation of a ring of protoplasm containing some other photo-sensitiser is associated with wall dissolution, and that carotene accumulates only because it is normally present in the protoplasm at this stage, but another function for the carotene can be envisaged. Reference to the diagrammatic longitudinal section (Fig. 9) will show that this ring partially intercepts some of the light that falls on the upper part of the subsporangial swelling from a source in the direction in which the sporangium is pointing; this light would later strike the growing zone at the base of the swelling. The ring of carotene there also absorbs much light which would otherwise pass through the boundary layer of protoplasm lining the wall and then

out. If carotene is not a photo-sensitiser then its effect here is greatly to reduce any photo-stimulus in the most sensitive growing zone. Now normally phototropic orientation is complete by the time the ring is fully developed. For discharge what is then required, one might suppose, is an increase in internal turgor pressure, which will be favoured by cessation of growth in volume. Therefore the function of the carotene may be to check any further phototropic adjustment when the sporangial apparatus is nearly ready for discharge.

It is true that illumination from an entirely new direction, *e.g.* at right angles to the long axis of the swelling, will still bring about a full phototropic response within about half an hour, but such a stimulus, rather unlikely under natural conditions, leads to illumination of protoplasm outside the basal carotene ring but still, it would appear, capable of perceiving the stimulus and initiating a response. Preliminary experiments by the present writer indicate that such a response in sporangiophores nearly ready for discharge and then illuminated unilaterally from a new direction delays sporangium discharge, as would be expected on the interpretation now tentatively advanced. Against this suggestion it could be urged that darkness at this stage somewhat delays sporangium discharge, whereas it should result in an absence of any interruption in the rise of turgor pressure. This delay might however have its origin in a postponement of the dissolution of the wall at the upper end of the subsporangial swelling if that process is accelerated by light; there is no evidence for or against this supposition.

Carotene, instead of being the photosensitive pigment of the "retina" of the *Pilobolus* ocellus, may have to be relegated to the rôle of desensitising screen, but this is far from proved. It would indeed be valuable to determine the behaviour of strains lacking or deficient in carotene, if such can be obtained as mutants or by diphenylamine treatment; both the young sporangiophores and older ones with a swelling should be further studied before the full significance of this interesting work by PAUL and SCHNEIDER can be assessed. For the present one may remark that BLAAUW's interpretation of phototropism as an asymmetric light-growth response, when applied with due regard to the shape and degree of transparency of fungal hyphae, serves well to explain their observed behaviour.

4. General observations on photo-perception and the phototropic response.

a) Photo-receptors, absorption spectra and action spectra.

Light can only bring about a reaction when photons are effectively absorbed in the receptor substance forming part of the photo-sensitive reaction system. The effectiveness of light of different wavelengths (in other words, photons of various energy content) can be expressed in terms of the reciprocal of the total energy required, at each wavelength, to elicit a constant degree of response. The shape and position of a curve of such results would correspond with the absorption spectrum of the photo-receptor if it alone in the material investigated were absorbing light. However, many substances in the cell wall and contents absorb light to some appreciable extent, and it is unusual for an action spectrum to fit exactly any particular absorption spectrum. This matter was discussed by CASTLE (1931a) and GALSTON (1950), and more extensively by BÜNNING (1937b) who considered the possible effects of cell shape and reflection of light.

It may be well to pay particular attention to the situation in a relatively transparent hypha, which is equivalent in optical properties to a cylindrical lens. If only one pigment, the photo-receptor, is present, the action spectrum curve will resemble the absorption spectrum; if there is also another pigment present which absorbs in the same range as the photo-sensitizer, the form of the action

spectrum is bound to be modified. The nature of the modification will necessarily depend on the relative concentrations of the effective and ineffective absorber and on the region in which the greater proportion of the photo-reaction is taking place. If the rate of absorption along the light path is high, so that most of the photons are absorbed near the front surface, and a considerable proportion of them ineffectively, then the influence of absorption in the inactive pigment, which produces a sharply declining gradient of light absorption from front to back, and a change in spectral composition, may dominate the action spectrum. Assuming, for the purpose of illustration, that carotene is an inactive light absorber so far as phototropism is concerned, and that riboflavin is a photosensitiser, then their presence together in this case would yield an action spectrum curve of the form illustrated diagramatically in Fig. 10c or c′. On the other hand, if the hypha is rather transparent and a considerable proportion of the light passes completely through it, the peak of the action spectrum for a light-growth reaction occurring mainly in the rear half of the cell, could, it is suggested, be rendered sharper by a high proportion of inactive absorption (Fig. 10d). This would particularly be the case if the photo-perception occurs solely or mainly at the peripheral surface, rather than being uniform throughout for a given flux at the point in question as supposed by CASTLE (1933).

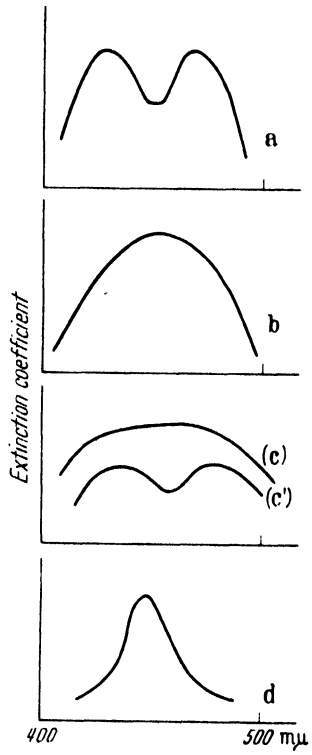


Fig. 10a—d. a Carotene type absorption spectrum; b Riboflavin type; c and c′ see text; d see text.

It is very desirable that the validity of suppositions of this kind should be fully tested experimentally. It would be possible to give equal doses of illumination with light of different wavelengths to capillary tubes containing a mixture of carotene and riboflavin together with indolylacetic acid or some sensitive enzyme system, and to measure the degree of inactivation. If this were done for tubes of different diameters and with various ratios of carotene and riboflavin concentration, a decisive test could be made of the adequacy of the suppositions advanced to explain the results that have been obtained in determining action spectra for phototropism of fungal hyphae.

CASTLE (1931), BUDER (1932, cited from WALD 1943) and BÜNNING (1937b) found an action spectrum with a single rather broad maximum around 430 mμ for *Phycomyces* sporangiophores. BÜNNING also found a similar action spectrum with immature sporangiophores of *Pilobolus*. On the other hand with mature *Pilobolus* sporangiophores the action spectrum for phototropic bending possessed two maxima, at 445 and 485 mμ; these agreed closely with the peaks in the absorption spectrum of the pigments in the living cell, obtained by determining photoelectrically the difference between the absorption in pigmented and unpigmented regions. It seems that in this case the absorption spectrum of β-carotene dominated the response curve. This might imply either that β-carotene was there an effective photosensitiser, or that most light was absorbed on the side towards the source, because β-carotene formed a dense inactive light screen, and that the light-growth reaction was negative at that stage. The mature sporangiophore of *Pilobolus* presents a rather complicated optical situation (see Section 3 c) and the interpretation of its behaviour will depend on the angle the incident light makes with the longitudinal axis of the sporangiophore. In view of the uncertainty here, and of the new problems raised by the results of SCHNEIDER and PAUL already discussed, it is very desirable that more detailed studies should be

made of the action spectra, in visible and ultra-violet light, of a number of species of *Pilobolus*, and of *Phycomyces*.

For a reliable determination of the effectiveness of different wavelengths of light in producing a light-growth response either the change in rate of elongation under symmetrical illumination or the response to illumination by BUDER'S "half-side" technique could be used. These methods would minimise the change in distribution of photon absorption that is, with unilateral illumination of the organ, an unavoidable consequence of the change of absorption coefficient and refractive index with wavelength. The collection of adequate data by these methods would, however, be a very time-consuming task. The action spectrum for phototropic curvature can be determined by finding the amount of light energy of each of a series of wavelengths which, administered over a period not exceeding say 20 seconds will subsequently produce a particular average degree of curvature, say 30°, from the vertical. Alternatively a "null deflection" method can be used, such as was employed by CASTLE (1931a). The sporangiophores were placed between two light sources differing in wavelength and the adjustment found at which some sporangiophores showed no curvature, and of the rest, half turned towards each of the two sources. CASTLE employed Wratten filters together with copper chloride solution: the energy content of each monochromatic beam was calculated, and its reciprocal served as an index of relative effectiveness in eliciting the phototropic response. Other studies, among them those by BLAAUW (1909), PARR (1918) and WIECHULLA (1932) are briefly discussed by JOHNSTON (1936), but it must be concluded that the available information is not sufficient for a detailed picture of the action spectrum of any one species of fungus or a reliable indication of the range of variation in action spectra between different species of fungi.

b) Carotene[1].

The function of carotenoids as photo-sensitisers in phototropism was thoroughly investigated and assessed by BÜNNING (1936, 1937) and subsequently reviewed by WALD (1943), GALSTON (1950), GOODWIN (1952) and BRAUNER (1954), and briefly reassessed by BÜNNING (1956).

There were two main reasons for regarding carotene, or carotenoids, as the photo-receptors.

1. They were observed to be present, often in unusually high concentration, in organs showing a phototropic response.

2. The action spectra found for the response by various organs corresponded, though not always closely, with the absorption spectra of carotenoids. The photo-receptor (for visible light) was clearly a yellow pigment and no other yellow pigment was present in comparable concentration or had attracted the attention of investigators.

Both of these arguments now require considerable qualification in the light of more recent observations. In the first place there is sometimes no close correlation between high carotene content and phototropic sensitivity. This point was made by GETTKANDT (1954) in respect of the tips of germination hyphae, and by SCHNEIDER (1943) and PAUL (1950) for *Pilobolus* sporangiophores. REINERT (1952) observed the phototropic response of a strain of *Phycomyces* that formed carotene when grown on a substratum containing glucose, but little, if any, when acetate was the carbon source. The sporangiophores formed on the latter medium showed a phototropic response as great as, or rather greater than, that given by normal carotene-containing ones. Similarly GOODWIN (1952) stated that when

[1] See Addendum, GOODWIN (1958).

this mould was grown on a medium containing diphenylamine (which almost completely inhibits the synthesis of several carotenoids) it formed sporangiophores containing only about 3% of the normal β-carotene content, but still fully responsive to illumination. It may of course be that only a small fraction of the concentration normally present is needed for the photo-reaction. If this be so, the argument based on a correlation of high carotene content with localisation of sensitivity is abandoned. Structures already referred to, like the coremia of *Isaria*, and *Botrytis* germ tubes, may contain sufficient traces of carotene, perhaps protein-bound, but there is no evidence to indicate this. The results with *Pilobolus* make it seem probable that carotene there functions as an inactive light screen, and perhaps this conclusion is quite generally applicable.

It would be mistaken to rule out carotene on the ground that it does not inactivate indolylacetic acid in vitro, for the primary photo-reaction and the light-growth response in fungi may not involve that substance.

c) Riboflavin.

Riboflavin is now generally believed to be an important, if not the only, photosensitizer for phototropism in green plants. It is commonly considered to bring about in the tissues a photo-oxidation of indolylacetic acid of the type demonstrated by GALSTON and BRAUNER in vitro. Yet WAYGOOD and MACLACHLAN (1956a, b) have given impressive reasons for modifying the original concept, and regarding riboflavin as having at physiological concentrations a protective function, limiting the oxidation of indolylacetic acid by a manganese-phenol-peroxidase system. This protective influence has been shown to be photo-reversible; after illumination of the solution with blue light the oxidase system operates unchecked for a time.

It must be remembered that there is considerable evidence (see the chapter by GALSTON) that photo-destruction of indolylacetic acid can not alone account for the phototropism of green shoots, and that the possibilities of changed rate of auxin production, asymmetrical translocation of auxin and changed sensitivity of the tissue to auxin have also to be considered. The possible rôle of riboflavin as the photo-promoter of these changes awaits elucidation.

Riboflavin may well be of universal occurrence in fungal tissues, though, since interest in it as a possible photo-receptor is of comparatively recent development, there is no extensive literature on its distribution in fungi. It has been noted in cases where the production is large; for instance SARASIN (1953) reports that she found it occurring in considerable concentration in the culture solution in which a strain of *Aspergillus niger* had been grown, and the production of excess riboflavin secreted into the culture medium of *Ashbya gossypii* has been demonstrated and investigated by GOODMAN and FERRERA (1954).

The positive case for riboflavin as the photosensitiser in fungi rests on two main points.

1. The action spectra for the phototropic response of *Phycomyces* sporangiophores and the young sporangiophores of *Pilobolus* before formation of the terminal swelling, with one broad maximum in the region 430–450 mμ fits the absorption spectrum of riboflavin rather better than that of β-carotene.

2. The data for the phototropic response of *Phycomyces* sporangiophores presented by CURRY and GRUEN (1957), which include the reversal to negative phototropism in the ultraviolet below 302 mμ, have been interpreted by CARLILE (1957) as showing clear evidence of conformity with the absorption spectrum to be expected of a riboflavin-protein. CARLILE took the degree of curvature reported, regardless of sign, as an index of phototropic effectiveness, and plotted

an action spectrum from the data (Fig. 11). This curve is clearly liable to give a misleading impression in the region of phototropic reversal, because it is not possible to distinguish between the absence of a light-growth reaction and the alternative explanation, a light-growth reaction equal on the sides toward and away from the light source because of equal effective photon absorption in either flank. Nevertheless the general form of the curve in the 240—300 mμ region agrees reasonably with his suggestion. Other substances, including indolylacetic acid itself, show high absorption in the region of 280 mμ and the possibility of direct photon absorption and inactivation of some substance involved in the growth process should not be overlooked.

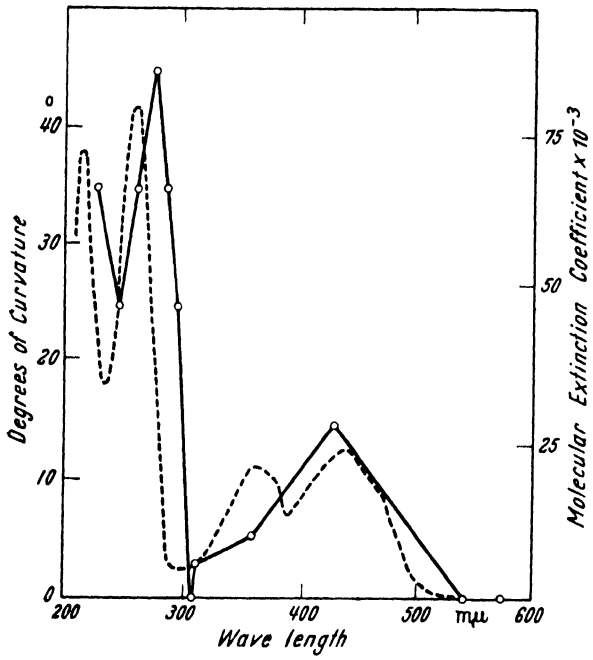


Fig. 11. Approximate action spectrum of phototropic response of *Phycomyces* sporangiophores compared with absorption spectrum of riboflavin. Left hand vertical scale indicates the angle of curvature, in degrees, regardless of sign. Mean values were taken from the data of CURRY and GRUEN (1957) and plotted thus o—o—o. Right hand vertical scale indicates the molecular extinction coefficient $\times 10^{-3}$. The absorption spectrum of riboflavin is plotted thus - - - - - - -. (After CARLILE 1957.)

Riboflavin was probably present in the various carotene-deficient structures already mentioned, such as the tips of *Botrytis* and *P. triticina* germ tubes and young *Pilobolus* sporangiophores, the coremia of *Isaria cretacea*, and the mutant or diphenylamine-treated strains of *Phycomyces*, all of which showed a phototropic response.

Supporting evidence for the participation of riboflavin in photoresponses in fungi comes from the observations of BÜNNING *et al.* (1953) and SCHNEIDERHÖHN (1954) that the action spectrum for reduction of etiolation in *Coprinus* by light of different wavelengths fitted a riboflavin absorption spectrum.

There are many reported instances of the effect of light on the initiation or maturation of fruiting structures, but in few cases is the action spectrum known. Recently INGOLD and DRING (1957) established that light promoted spore discharge in *Sordaria fimicola*; discharge rose during the day and fell at night in a diurnal rhythm. Experiments with light of different colours, obtained with Ilford glass filters and adjusted to approximately the same energy values showed that the main effect was in the blue. An orange alcohol-soluble pigment was extracted from the mycelium; it had a single peak of absorption with a maximum at 470 mμ and negligible absorption between 570 mμ and 900 mμ, consistent with its being the photoreceptor, but sufficient information is not yet available to make it possible to draw conclusions as to the nature of the pigment. One thorough study which provides an indication of the methods by which further investigations of photosensitisers in fungi might profitably be persued has recently been undertaken by PAGE (1956). He studied the conditions regulating the formation of trophocysts (sporangial precursors) and sporangia in a strain of *Pilobolus kleinii* which formed these structures only after the mycelium of the fungus had been exposed to light. Determination of the action spectrum for trophocyst formation by means of the monochromator from a Beckman spectrophotometer indicated that light of wavelengths between 390—510 mμ was effective, but not light

of wavelengths longer than 520 mμ. Addition of diphenylamine at a concentration of 25 μg/ml suppressed all visible carotinoids but had no consistent effect on trophocyst formation. On the other hand l-lyxoflavin at 100 μg/ml inhibited growth and trophocyst formation. The inhibition of growth was relieved by riboflavin at 10 μg/ml, and the inhibition of trophocyst formation was relieved completely by riboflavin and partially by increased exposure to light. The action spectrum and the behaviour with inhibitors suggest that it was a flavin in the mycelium which absorbed light to initiate trophocyst formation, though the inhibition of their formation might possibly arise from the prior check to growth by the l-lyxoflavin. Exposure of trophocysts to light after a period of darkness stimulated initiation of sporangiophores. It would be interesting to ascertain whether radiation in the ultra-violet region has an action spectrum here corresponding to the absorption spectrum of riboflavin in the same spectral region. Although the action of light here is not directly related to phototropism it is possible that the same photoreceptor may interact with a number of different morphogenetic and metabolic processes at different stages in the life cycle. This work provides evidence that riboflavin functions as a photo-receptor in *Pilobolus*; the same pigment may well prove to be the photosensitiser for the phototropic response.

d) Growth regulation and the search for growth hormones in fungi[1].

The early literature on this subject has been briefly reviewed by RICHARDS (1949), BANBURY (1952) and BRIAN (1957). According to RONSDORF (1935), KÖGL identified heteroauxin as a constituent of the "rhizopin" solution produced by *Rhizopus suinus*, and NIELSON (1930) and THIMANN (1935) studied this biologically active solution. HEYN (1935) identified indolylacetic acid in ether extracts of *Phycomyces* mycelium by measuring its diffusion rate in agar. KÖGL and VERKAAIK (1944) reported the presence of both indolylacetic acid and auxin-a in the sporangiophores of *Phycomyces*. The mould was grown and harvested, and then acid and ether extracts prepared and vacuum dried, either in the dark or in red light that was incapable of inducing a phototropic curvature in *Phycomyces*. About 96% of the activity of the extracted auxin (measured by the *Avena* coleoptile curvature test), was destroyed by hot 5% hydrochloric acid. By the diffusion test this activity was associated with a molecular weight of about 175, corresponding well with indolylacetic acid. The remaining 4% of the extracted activity, unlike the rest, was acid resistant but destroyed by alkali, and gave a diffusion test result suggesting a molecular weight in the region of 330, corresponding with the properties ascribed to auxin-a. KÖGL and VERKAAIK therefore concluded that the phototropism of *Phycomyces* could be attributed to the photoinactivation of auxin-a or some closely related substance. The photo-receptor was assumed to be β-carotene. They stated that the acid-resistant auxin fraction from *Phycomyces* was found by KONINGSBERGER and VERKAAIK to be capable of regenerating phototropic sensitivity in twice decapitated *Avena* coleoptiles, and was thus physiologically similar in its behaviour to auxin-a. It seems possible that this result would have been given by protein-bound indolylacetic acid or some such precursor in solution perhaps together with a photosensitising substance such as riboflavin, possibly also protein-bound. In any case the twice-decapitated *Avena* coleoptile is capable of some phototropic response when supplied with just sufficient indolylacetic acid at the tip, so it is far from certain that some photo-sensitive auxin other than indolylacetic acid or a precursor of it must have been present in the *Phycomyces* extract.

[1] See Addendum, MAASS (1958).

From his recent studies of many moulds belonging to various major taxonomic groups BRIAN (1957) has concluded that indolylacetic acid is a common minor metabolic product of fungi growing in the presence of tryptophane. It generally occurs at concentrations in the mgm./l. region, but accumulation is sometimes prevented by a specific oxidase enzyme capable of bringing about the oxidative destruction of indolylacetic acid. For example *Omphalia flavida*, which grows on leaves of coffee and many other hosts and causes premature leaf drop, has been shown by SEQUEIRA and STEEVES (1954) to produce such an enzyme. This active oxidative enzyme can be isolated both from the mycelium and from filtrates of the culture medium in which *Omphalia* has been grown. Destruction of auxin in the leaves tends to lead to premature abscission, but the premature leaf drop can be reduced by treatment of the infected plants with applied indolylacetic acid. Also an extracellular enzyme from *Polyporus versicolor* was shown by TONHAZY and PELCZAR (1954) to bring about the oxidation of indolylacetic acid.

There seems no doubt that very many fungi contain traces of indolylacetic acid, and enzymes bringing about its degradation may also be common. It is not clear, however, whether it plays any rôle in regulating the growth of these fungi; at present the miscellaneous evidence seems to be contradictory.

In the section on Basidiomycetes mention has already been made of the negative results obtained by JEFFREYS and GREULACH (1956) when they applied indolylacetic acid and diffusate of *Avena* tips to the stipe of *Coprinus sterquilinus*, and of the lack of response of *Collybia velutipes* tested with indolylacetic acid paste.

LEONIAN and LILLY (1937) found no growth promoting activity when solutions of indolylacetic acid of concentrations of 100 to 0.1 μg./ml. were tested against a wide range of Zygomycetous fungi, and MURDIA (1939) found no growth stimulation with various members of the Saprolegniaceae although these had cellulose hyphal walls. RICHARDS (1949) tested the action of solutions of indolylacetic acid, naphthaleneacetic acid, 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and 2,4,5-trichlorphenoxyacetic acid on cultures of *Phycomyces blakesleeanus*, *Aspergillus candidus*, *Schizophyllum commune* and *Neurospora tetrasperma*. She found some stimulations of hyphal growth rate in the range 10^{-3} to 10^{-4} Molar, with inhibition at higher concentrations. The growth promotion was in the region of 10% above the controls under favourable conditions; it was not shown in the case of *Schizophyllum*. It is difficult to assess the significance of RICHARD'S observations; since suppression or reduction in fruiting structures—selerotia, perithecia and conidiospores—was observed, there may have been redistribution of nutrient materials within the mycelium, with a changed growth rate as a secondary effect. On the other hand GENTILE and KLEIN (1955) have produced evidence not only that indolylacetic acid is present in *Diplodia natalensis*, but, in their view, indicating that it is required for growth, and not merely a functionless metabolic by-product. They consider that the endogenous concentration is close to optimum for growth, with a regulated biosynthesis. Their argument is based on the interaction of indolylacetic acid and an antagonist, 2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid. Each of these substances was independently growth-inhibiting, but in appropriate combination the inhibitory effects of trichlorophenoxyacetic acid were wholly or partially reversed by indolylacetic acid. This in their view indicates that indolylacetic acid, for which the fungus is autotrophic, is required for growth. Also MACHLIS and OSSIA (1953) found that the auxins indolylacetic acid and indolylbutyric acid, and tryptophane, promoted the germination of the meiosporangia of *Euallomyces* when added to the bathing medium: indole was without action. There is a suggestion here of an action on the walls of the sporangia, but further investigation is needed to establish whether this is indeed a direct action

on a system tending to increase the plasticity of the wall or to produce more wall substance.

Little is known of the process of hyphal wall formation, but recently GLASER and BROWN (1957) have obtained an enzyme from *Neurospora crassa* capable of synthesising chitin from the N-acetylglucosamine moiety of uridine diphospho-N-acetylglucosamine. CANTINO LOVETT and HORENSTEIN (1957) have demonstrated the presence in *Blastocladiella emersonii* of an enzyme system closely bound to the hyphal wall which acetylates glucosamine to acetylglucosamine. They also found in the cytoplasm a chitinase which degraded chitin to acetylglucosamine and glucosamine. The interaction of these two systems might well, as they suggest, control the rate of wall formation in the presence of a sufficient concentration of glucosamine. In aerial hyphae growing away from the absorbing region the translocation of glucosamine may however set a limit to the average rate of chitin synthesis, though local fluctuations in the rate might perhaps be occasioned by changes in activity of one of these enzyme systems. Glucosamine is readily shown to be present in chitin-walled fungi: it was demonstrable in all preparations obtained from 31 different species of fungi from 12 genera tested by MARTIN and ADAMS (1956). There is as yet no information on whether indolylacetic acid has any influence on chitin synthesis. Indeed there is still no general agreement concerning the primary action of indolylacetic acid on cellulose-walled cells.

WHITMAN (1955) has stated that considerable extension growth under influence of indolylacetic acid is shown by wheat coleoptiles without corresponding production of cellulose, and BENNET-CLARK (1956) found wall extension without appreciable cellulose, "hemi-cellulose" or pectin formation in the absence of externally supplied sugar. BENNET-CLARK has suggested that indolylacetic acid may act primarily on the pectin component of plant cell walls, and ORDIN, CLELAND and BONNER (1955) using C^{14} tracer obtained evidence that indolylacetic acid promotes the uptake of C^{14} from glucose, and the methyl group of methionine, into the hot-water-soluble fraction of *Avena* coleoptile cell walls even when the external osmotic pressure was too high for growth. Indolylacetic acid also delayed the loss by exchange of C^{14} from sections that had previously taken it up in this way, when they were incubated with the corresponding unlabelled compound. GLASZIOU (1957) found that indolylacetic acid promoted the binding of pectin methylesterase to a cell-wall suspension prepared from tobacco pith. The effect increased with increasing auxin concentration up to a limit beyond which inhibition was observed. GLASZIOU reviews the available information and suggests that the immobilisation of this esterase by binding to the walls of the cells would favour methylation of the pectates of the cell wall and hence increase their plasticity.

The evidence at present available seems at least compatible with the hypothesis that auxin does act on the pectin component of plant cell walls rather than on cellulose formation, though of course an action on other enzyme systems is not excluded. In view of the paucity of information regarding the frequency of occurrence of pectin with chitin in the hyphal wall of fungi, and the lack of evidence of any action of indolylacetic acid on chitin synthesis, one is quite unable to say whether indolylacetic acid is likely to affect the rate of growth of fungal hyphae.

BANBURY (1952) attempted to test directly the action of indolylacetic acid on the rate of growth of a hypha by applying this auxin, in concentrations ranging from 10.000 to 10 μg./ml. in lanolin emulsion paste, to one side of *Phycomyces* sporangiophores, using a micromanipulator needle, and working in weak red light. The method was open to objection because of some uncertainty as to the extent to which indolylacetic acid would leave the non-aqueous solvent and penetrate the chitin wall, and also because of the small curvatures often shown

by sporangiophores treated with plain paste as controls. However no consistent induced curvatures attributable to the indolylacetic acid were obtained and the author concluded that there was no clear evidence that indolylacetic acid possessed the properties of a myco-auxin.

More extensive as yet unpublished independent work has been carried out by GRUEN (private communication 1957). He also applied indolylacetic acid, in aqueous solution, to one side of *Phycomyces* sporangiophores and obtained results rather similar to those reported by the present writer, but suggesting that more attention must be paid in future work to the uppermost part of the growing zone.

Since *Phycomyces* sporangiophores show a positive light-growth reaction, implying that the internal photo-reaction results in growth promotion, BRAUNER (1954) suggested that the phenomenon here might be photo-inactivation of a supra-optimal concentration of indolylacetic acid in the sporangiophore. Were this the case, no growth promotion and consequent curvature could be expected from external application of more indolylacetic acid to sporangiophores not previously light saturated; indeed one might expect some inhibition of growth at high concentrations. In an attempt to test this hypothesis two experimental approaches have been undertaken by the author. In the first, previously strongly illuminated sporangiophores have been treated by application of auxin paste to one side of the growing zone, and as another line of approach sporangiophores illuminated from one side with blue light were treated with auxin paste on the side away from the light. This investigation, still in progress, needs extension over a wider range of concentrations and conditions, but it may be stated provisionally that results in the first series did not show significant curvatures from growth responses on the treated side, nor was the usual phototropic curvature suppressed by the second type of treatment. There still remains, however, uncertainty as to whether indolylacetic acid penetrates the apical region of these aerial hyphae, though it appears to pass readily from the submerged mycelium to the aqueous nutrient substratum.

Another point to be considered is that if indolylacetic acid were present in supra-optimal and actively inhibitory concentration in the *Phycomyces* sporangiophore, it would appear necessary to postulate that displacement of a sporangiophore into the horizontal position results in an upward migration of auxin, for this organ responds with a negative geotropic curvature. This contrasts with the usual observations of downward migration of indolylacetic acid in green plant tissues when so displaced.

More certain information on growth-regulating substances in fungi may be hoped for from current work on the examination of extracts from growing hyphae by paper "chromatography", and studies of the effects of auxin antagonists. The only conclusion that the author would draw is that there is as yet no clear evidence that indolylacetic acid has an action on chitin-walled fungal hyphae comparable to its action on tissues with pectin-cellulose walls. It is possible that the growth of fungal hyphae is not regulated in a manner comparable to that found in simple structures with cellulose walls, and there may be no such thing as a "myco-auxin".

Literature.

ALBAUM, H. G.: Inhibitions due to growth hormones in fern prothallia and sporophytes. Amer. J. Bot. **25**, 124–133 (1938). — ALLSOP, A.: Morphogenetic effects of 3-indolylacetonitrile on sporelings of *Marsilea* in aseptic culture. J. exp. Bot. **7**, 1–14 (1956).

BACKUS, M. P.: Phototropic response of perithecial necks in *Neurospora*. Mycologia **29**, 383–386 (1937). — BANBURY, G. H.: Physiological studies in the Mucorales. J. exp.

Bot. **3**, 77–94 (1952). — BENNET-CLARK, T. A.: Salt accumulation and mode of action of auxin. In: The Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances. Edited R. L. WAIN and F. WIGHTMAN. London: Butterworth Sci. Publ. 1956. — BENSON-EVANS, K.: The effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the female heads of *Conocephalum conicum*. Trans. brit. bryol. Soc. **2**, 289–290 (1955a). — Some notes on spore germination in *Mnium hornum* Hedw. Trans. brit. bryol. Soc. **2**, 291 (1955b). — BERNHARD, O.: Die phototropische Reaktion von *Avena* und *Phycomyces* bei geringsten Beleuchtungsstärken. Diss. Breslau 1940. — BERTHOLD, G.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jb. wiss. Bot. **13**, 567–717 (1882). — BETH, K.: Beziehungen zwischen Wachstum und Formbildung in Abhängigkeit von Licht und Temperatur bei *Acetabularia*. Z. Naturforsch. **10b**, 267–276 (1955a). — Unterschiedliche Beeinflussung von Wachstum und Teilung durch Veränderung von Licht und Temperatur. Z. Naturforsch. **10b**, 276–281 (1955b). — BISCHOFF, H.: Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden. Beih. bot. Zbl. **28** (I), 94–133 (1912). — BLAAUW, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 209–372 (1909). — Licht und Wachstum. I. Z. Bot. **6**, 641–703 (1914). — III. Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen **15**, 91–203 (1918). — BLAAUW, A. H., and W. VAN HEYNINGEN: The radium growth response of one cell. Proc. Acad. Sci. Amst. **28**, 403–417 (1925). — BLINKS, L. R.: Physiology and biochemistry of algae, chapt. 14. In: Manual of Phycology. Edit. G. M. SMITH. Waltham: Chronica Botanica Co. 1951. — BONNER, J. T., K. K. KANE and R. H. LEVEY: Studies on the mechanics of growth in the common mushroom, *Agaricus campestris*. Mycologia (N. Y.) **48**, 13–19 (1956). — BOPP, M.: Die Wirkung von Heteroauxin auf Protonemawachstum und Knospenbildung von *Funaria hygrometrica*. Z. Bot. **41**, 1 (1953). — Die Wirkung von Maleinhydrazid und Kalyptraextrakt auf die Verdickung von Laubmoossporogonen. Naturwissenschaften **41**, 234–235 (1954). — BRANNON, M. A., and A. F. BARTSCH: Influence of growth substances on growth and cell division in green algae. Amer. J. Bot. **26**, 271–279 (1939). — BRAUNER, L.: Tropisms and nastic movements. Ann. Rev. Plant Physiol. **5**, 163–182 (1954). — BRIAN, P. W.: The effects of some microbial metabolic products on plant growth, p. 166–182. In: The Biological Action of Growth Substances. Edit. H. K. PORTER. Cambridge: University Press 1957. — BRIGGS, W. R., T. A. STEEVES, I. M. SUSSEX and R. H. WETMORE: A comparison of auxin destruction by tissue extracts and intact tissues of the fern *Osmunda cinnamomea* L. Plant Physiol. **30**, 148–155 (1955). — BRUMFIELD, R. T.: Curvatures in Timothy roots induced by ultraviolet radiation. Amer. J. Bot. **40**, 615–617 (1953). — BUCH, H.: Über den Photo- und Hydrotropismus der Lebermoospflanzen. Oversikt av. Finska Vetenskaps Soc. Förhandl. **64**, 1–79 (1922). — BUDER, J.: Die Inversion des Phototropismus bei *Phycomyces*. Ber. dtsch. bot. Ges. **36**, 104–105 (1918). — Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. dtsch. bot. Ges. **38**, 10–14 (1920). — Über die phototropische Empfindlichkeit von *Phycomyces* für verschiedene Spektralgebiete. Beitr. Biol. Pflanz. **19**, 420–430 (1932). — Übersicht über Ergebnisse einiger noch ungedruckter Arbeiten aus den Botanischen Anstalten der Universität Breslau (mimeographed private communication) 1946. — BÜNNING, E.: Phototropismus und Carotinoide. I. Phototropische Wirksamkeit von Strahlen verschiedener Wellenlänge und Strahlungsabsorption im Pigment bei *Pilobolus*. Planta (Berl.) **26**, 712–736 (1936). — II. Das Carotin der Reizaufnahmezonen von *Pilobolus*, *Phycomyces* und *Avena*. Planta (Berl.) **27**, 148–158 (1937a). — III. Weitere Untersuchungen an Pilzen und höheren Pflanzen. Planta (Berl.) **27**, 583–610 (1937b). — Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin: Springer 1953). — Bewegungen. Fortschr. Bot. **18**, 347 (1956). — BÜNNING, E., I. DORN, G. SCHNEIDERHÖHN u. I. THORNING: Zur Funktion von Lactoflavin und Carotin beim Phototropismus und bei lichtbedingten Wachstumsbeeinflussungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 333–340 (1953). — BULLER, A. H. R.: Researches on Fungi, vol. 6. London: Longmans, Green & Co. 1934. — BURROWS, E. M.: Growth control in the Fucaceae. In: Second International Seaweed Symposium. Edit. T. BRAARUD and N. A. SØRENSEN. London and New York: Pergamon Press 1956.

CANTINO, E. C., J. LOVETT and E. A. HORENSTEIN: Chitin synthesis and nitrogen metabolism during differentiation in *Blastocladiella emersonii*. Amer. J. Bot. **44**, 498–505 (1957). — CARLILE, M. J.: Phototropism of *Phycomyces* sporangiophores. Nature (Lond.) **180**, 202 (1957). — CASTLE, E. S.: Dark adaptation and the light growth response of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **12**, 391–400 (1929). — The light-sensitive system as the basis of the photic responses of *Phycomyces*. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **16**, 1–6 (1930a). — Phototropism and the light-sensitive system of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **13**, 421–435 (1930b). — The phototropic sensitivity of *Phycomyces* as related to wavelength. J. gen. Physiol. **14**, 701–711 (1931a). — Phototropic "indifference" and the light-sensitive system of *Phycomyces*. Bot. Gaz. **91**, 206–212 (1931b). — Dark adaptation and the dark growth response of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **16**, 75–88 (1932a). — On "reversal" of phototropism in *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **15**, 487–489 (1932b). — The refractive indices of whole cells. The physical basis of the positive phototropism of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **17**, 41–62

(1933). — Photic excitation and phototropism in single plant cells. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **3**, 224–229 (1935). — Spiral growth and reversal of spiraling in *Phycomyces* and their bearing on primary wall structure. Amer. J. Bot. **29**, 664–672 (1942). — Problems of oriented growth and structure in *Phycomyces*. Quart. Rev. Biol. **28**, 364–372 (1953). — CASTLE, E. S., and A. J. M. HONEYMAN: The light-growth response and the growth system of *Phycomyces*. J. gen. Physiol. **18**, 385–397 (1933). — CHAKRABARTY, M.: Production of fruit-bodies of *Agaricus polyporus* Berk. in artificial culture. Curr. Sci. **10**, 26–28 (1941). — CHEREWICK, W. J.: Studies in the biology of *Erysiphe graminis* DC. Canad. J. Res., C **22**, 52–86 (1944). — COCHRAN, V. W.: The effect of artificial light on the germination of urediospores of *Phragmidium mucronatum* (Fr.) Schlecht. Phytopathology **35**, 458–461 (1945). — CURRY, G. M., and H. E. GRUEN: Negative phototropism of *Phycomyces* in the ultra-violet. Nature (Lond.) **179**, 1028–1029 (1957).

DARSIE, M. L.: Certain aspects of phototropism, growth and polarity in the single celled marine algae, *Bryopsis*. Thesis, Stanley University 1939. Cit. by L. R. BLINKS in chapt. 14, Manual of Phycology, edit. G. M. SMITH. Waltham: Chronica Botanica Co. 1951. — DASSEK, M.: Der Phototropismus der Lebermoosrhizoide. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 125–200 (1939). — DAVIDSON, F. F.: The effects of auxins on the growth of marine algae. Amer. J. Bot. **37**, 502–510 (1950). — DELBRÜCK, M., and W. REICHARDT: System analysis for the light growth reaction of *Phycomyces*. In: Cellular mechanisms in differentiation and growth. Edit. DOROTHEA RUNICH. Princeton: University Press 1956. — DE ZEEUW, D., and A. C. LEOPOLD: The prevention of auxin responses by ultra-violet light. Amer. J. Bot. **44**, 225–228 (1957). — DOUIN, R.: Sur la sensibilité photo-géotropique du sporogone des hépatiques. C. R. Acad. Sci. (Paris) **206**, 764–766 (1938). — Sur les réactions phototropiques et géotropiques des appareils reproducteur des hépatiques. Rev. gén. Bot. **60**, 321–337 (1953). — DU BUY, H. G., and E. NUERNBERGK: Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Ergebn. Biol. **9** (1932); **10** (1934); **12** (1935).— Growth, tropisms and other movements, chapt. 10, p. 303–346. In: Manual of Pteridology, edit. by FR. VERDOORN. The Hague: Martinus Nijhoff 1938. — DU BUY, H. G., and R. A. OLSON: The presence of growth regulators during the early development of *Fucus*. Amer. J. Bot. **24**, 609–611 (1937).

ERRERA, L.: Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von *Phycomyces*. Bot. Ztg **52**, 496–503 (1884).

FARMER, J. B.: Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life history and cytology. Phil. Trans. B **190**, 623–645 (1898). — FARMER, J. B., and J. L. WILLIAMS: On fertilization, and the segmentation of the spore, in *Fucus*. Proc. roy. Soc. B **60**, 188–195 (1896). — FELDMANN, J.: Sur le phototropisme du *Derbesia Lamourouxii*. Rev. Algol. **9**, 145–147 (1936). — FORBES, I. L.: Factors affecting the development of *Puccinia coronata* in Louisiana. Phytopathology **29**, 659–684 (1939). — FORSSBERG, A. G.: Studien über einige biologische Wirkungen der Röntgen- und γ-Strahlen, insbesondere an *Phycomyces Blakesleeanus*. Acta radiol. (Stockh.) Suppl. **49**, 1–143 (1943). — FROMME, F. D.: Negative heliotropism of the urediniospore germ-tubes of *Puccinia rhamni*. Amer. J. Bot. **2**, 82–85 (1915).

GALSTON, A. W.: Phototropism. II. Bot. Review **16**, 361–378 (1950). — GARDNER, E. B.: Conidiophore elongation in *Aspergillus giganteus*. Trans. N. Y. Acad. Sci. **17**, 476–490 (1955). — GARJEANNE, A. J. M.: Physiology, chapt. 8, p. 227–232. In: Manual of Bryology, edit. by F. R. VERDOORN. The Hague: Martinus Nijhoff 1932. — GENTILE, A. C., and R. M. KLEIN: The apparent necessity of indoleacetic acid for the growth of *Diplodia*. Physiol. Plantarum (Cph.) **8**, 291–299 (1955). — GOEBEL, K.: Über die Einwirkung des Lichtes auf die Flächenentwicklung der Farnprothallien. Rec. Trav. bot. néerl. A **25**, 122–128 (1928). — GETTKANDT, G.: Zur Kenntnis des Phototropismus der Keimmyzelien einiger parasitischer Pilze. Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. Kl. **3**, 691–710 (1954). — GLASER, L., and D. H. BROWN: The enzymic synthesis of chitin by extracts of *Neurospora crassa*. Biochim. biophys. Acta **23**, 449–450 (1957). — GLASZIOU, K. T.: The effect of 3-indolylacetic acid on the binding of pectin methylesterase to the cell walls of tobacco pith. Aust. J. biol. Sci. **10**, 337–341 (1957). — GOODMAN, J. J., and R. R. FERRERA: Synthesis of riboflavin by *Ashbya gossypii* grown in a synthetic medium. Mycologia (N. Y.) **46**, 556–563 (1954). — GOODWIN, T. W.: Fungal carotenoids. Bot. Review **18**, 291–316 (1952).

HABERLANDT, G.: Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*. Öst. bot. Z. **39**, 93–98 (1889). — HALBSGUTH, W.: Über die Entwicklung der Dorsiventralität bei *Marchantia polymorpha* L. Ein Wuchsstoffproblem? Biol. Zbl. **72**, 52–104 (1953). — HALBSGUTH, W., u. H. KOHLENBACH: Einige Versuche über die Wirkung von Heteroauxin auf die Symmetrieentwicklung der Brutkörperkeimlinge von *Marchantia polymorpha* L. Planta (Berl.) **42**, 349–366 (1953). — HAWKER, L. E.: Physiology of Fungi. London: University London Press 1950. — HEITZ, E.: Die keimende *Funaria*-Spore als physiologisches Versuchsobjekt. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 17–27 (1942). — HEUCKEL, A.: Le phototropisme des Mucorini. Bull. Inst. Rech. biol. St. Biol. Univ. Perm. **5**, 307–310

(1927). — HURD, A. M.: Effect of unilateral monochromatic light and group orientation on the polarity of germinating *Fucus* spores. Bot. Gaz. **70**, 25–50 (1920). — HURLEY-PY, G.: Influence de la lumière sur la culture aseptique des prothalles de Fougères. C. R. Soc. Biol. (Paris) **142**, 297–300 (1948).

INGOLD, C. T.: Dispersal in Fungi. Oxford: Clarendon Press 1953. — INGOLD, C. T., and V. J. DRING: An analysis of spore discharge in *Sordaria*. Ann. Bot. (Lond.) **21**, 465–478 (1957).

JAFFE, L.: Do *Fucus* eggs interact through a CO_2-p_H gradient? Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **41**, 267–270 (1955). — Effect of polarized light on polarity of *Fucus*. Science **123**, 1081–1082 (1956). — JEFFREYS, D. B., and V. A. GREULACH: The nature of tropisms of *Coprinus sterquilinus*. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. **72**, 153–158 (1956). — JOHNSTON, E. S.: Growth movements in relation to radiation, chapt. 33, p. 1073–1091. In: Biological Effects of Radiation, vol. 2, edit. B. M. DUGGAR. London: McGraw-Hill 1936. — JOLIVETTE, H. D. M.: Studies on the reactions of *Pilobolus* to light stimuli. Bot. Gaz. **57**, 89–121 (1914). — JOST, L.: Lectures on Plant Physiology. Oxford: Clarendon Press 1907. Lecture 36.

KNAPP, E.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fucaceen-Eiern. I. Zur Kenntnis der Polarität der Eier von *Cytosira barlata*. Planta (Berl.) **14**, 731–740 (1931). — KNIEP, H.: Beiträge zur Keimungs-Physiologie und Biologie von *Fucus*. Jb. wiss. Bot. **44**, 635–642 (1907). — KÖGL, F., u. B. VERKAAIK: Über das Vorkommen von Auxin in lichtempfindlichen Pilzen. Z. physiol. Chem. **280**, 162–166 (1944).

LANGERON, M., et R. VANBREUSEGHEM: Précis de Mycologie. Paris: Masson & Cie. 1952. — LARUE, C. D., and S. NARAYANASWAMI: Auxin inhibition in the liverwort *Lunularia*. New Phytologist **56**, 61–70 (1957).

MACHLIS, L., and E. OSSIA: Maturation of the meiosporangia of *Euallomyces*. II. Preliminary observations on the effect of auxins. Amer. J. Bot. **40**, 465–468 (1953). — MANTEN, A.: Phototaxis, phototropism and photosynthesis in purple bacteria and blue-green algae. Diss. Univ. Utrecht 1948. See Biol. Abstr. **23**, Sect. 19654 (1949). — MARTIN, S. M., and G. A. ADAMS: A survey of fungal polysaccharides. Canad. J. Microbiol. **2**, 715–721 (1956). — MEYER, S. L.: Fifteen years of research in moss physiology. Huitième Congr. int. de Botanique, Paris. Rapports et communications aux Sect. 14, 15 and 16, p. 125–126, 1954. — MOHR, H.: Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta (Berl.) **46**, 534–551 (1956a). — Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen von Licht. Planta (Berl.) **47**, 127–158 (1956b). — MUSSACK, A.: Untersuchungen über *Cystopteris fragilis*. Beih. bot. Zbl. **51** (I), 204–254 (1933).

NASR, A. H.: On the phototropism of *Acetabularia caliculus*. Rev. Algol. **11**, 347–350 (1939). — NIENBURG, W.: Die Keimungsrichtung von *Fucus*-Eiern und die Theorie der Lichtperzeption. Ber. dtsch. bot. Ges. **40**, 38–40 (1922). — NĚMEC, B.: Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Jb. wiss. Bot. **43**, 501–579 (1906).

OEHLKERS, F.: Phototropische Untersuchungen an *Phycomyces nitens*. Z. Bot. **19**, 1–44 (1927). — OLSON, R. A., and H. G. DU BUY: The role of growth substance in the polarity and morphogenesis of *Fucus*. Amer. J. Bot. **24**, 611–615 (1937). — OORT, A. J. P.: The spiral growth of *Phycomyces*. Proc. Acad. Sci. Amst. **34**, 564–575 (1931). — Die Wiederherstellung der Empfindlichkeit nach einem Lichtreiz. Proc. Acad. Sci. Amst. **29**, 5–47 (1932). — ORDIN, L., R. CLELAND and J. BONNER: Influence of auxin on cell-wall metabolism. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **41**, 1023–1029 (1955). — ORTH, R.: Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken. Jb. wiss. Bot. **84**, 358–426 (1937). — OVERBEEK, J. VAN: Auxin in marine algae. Plant Physiol. **15**, 291–299 (1940a). — Auxin in marine algae. II. Bot. Gaz. **101**, 940–947 (1940b).

PAGE, R. M.: Studies on the development of asexual reproductive structures in *Pilobolus*. Mycologia (N. Y.) **48**, 206–224 (1956). — PARR, R.: The response of *Pilobolus* to light. Ann. Bot. (Lond.) **32**, 177–205 (1918). — PAUL, H. L.: Phototropische Untersuchungen an jungen Sporangienträgern von *Pilobolus*-Arten. Diss. Halle 1950. — PEIRCE, G. J.: Studies of irritability in plants. Ann. Bot. (Lond.) **20**, 449–465 (1906). — PEIRCE, G. J., and F. A. RANDOLPH: Studies of irritability in algae. Bot. Gaz. **40**, 321–350 (1905). — PFEFFER, W.: The Physiology of Plants, chapt. 6, part III, edit. A. J. EWART. Oxford: Clarendon Press 1903. — PRANKERD, T. L.: On the irritability of the fronds of *Asplenium bulbiferum* with special references to graviperception. Proc. roy. Soc. B **93**, 143–152 (1922). — PRINGSHEIM, E. G., u. V. CZURDA: Phototropische Reaktion und ballistische Probleme bei *Pilobolus*. Jb. wiss. Bot. **66**, 863–901 (1927).

REINERT, J.: Über die Bedeutung von Carotin und Riboflavin für die Lichtreizaufnahme bei Pflanzen. Naturwissenschaften **39** (2), 47–48 (1952). — RICHARDS, R. R.: Responses of representative fungi to certain growth-regulating substances. Bot. Gaz. **110**, 523–550 (1949). — ROSENVINGE, M. L. K.: Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Rev. gén. Bot. **1**, 53–62, 123–135 (1889). — ROUSSEAU, J.: Action de l'acid a-naphtaline-acetique sur les spores de *Marchantia polymorpha* L. Bull. Soc. bot. France **99**, 308–310 (1952). — Action des heteroauxines sur quelques Marchantiales.

Huitième Congr. int. de Botanique, Paris. Rapports et communications aux Sect. 14, 15 and 16, p. 126–127, 1954.

SACHS, J. v.: Lectures on the Physiology of Plants. Oxford: Clarendon Press 1887. Lecture 39. — SARASIN, A.: Untersuchungen über die Lactoflavinbildung durch *Aspergillus niger* van Tieghem. Ber. schweiz. bot. Ges. **63**, 287–316 (1953). — SCHNEIDER, R.: Untersuchung über die Lichtreizbarkeit von *Pilobolus*. Diss. Breslau 1942. — SCHNEIDERHÖHN, G.: Das Aktionsspektrum der Wachstumsbeeinflussung durch Licht bei *Coprinus lagopus*. Arch. Mikrobiol. **21**, 230–236 (1954). — SCHRANK, A. R.: Plant tropisms. Ann. Rev. Plant Physiol. **1**, 59–74 (1950). — SEEMANN, J. C.: Die Wachstumszone der Sporangienträger von *Phycomyces* und ihre Reaktion auf Kontaktreize. Diss. Breslau 1939. — SEQUEIRA, L., and T. A. STEEVES: Auxin inactivation and its relation to leaf drop caused by the fungus *Omphalia flavida*. Plant Physiol. **29**, 11–16 (1954). — SNELL, W. H.: Studies of certain fungi of economic importance in the decay of building timbers. Bull. U. S. Dept. Agric. **1922**, 1053. — STAHL, E.: Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Theilung der Equisetumsporen. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 334–340 (1885). — STEPHAN, J.: Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmter Spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitäten auf die Keimung und das Wachstum einiger Farne und Moose. Planta (Berl.) **5**, 381–443 (1928). — STILES, W.: An introduction to the principles of plant physiology. London: Methuen & Co. 1950. — STOCK, F.: Keimung und Keimschlauchwachstum der Uredosporen einiger Getreideroste. Phytopath. Z. **3**, 231–279 (1931).

THIMANN, K. V.: On the plant growth hormone produced by *Rhizopus suinus*. J. biol. Chem. **109**, 279–291 (1935). — TOLLENAAR, D.: Dark-growth responses. Proc. roy. Acad. Sci. Amst. **26**, 378–379 (1921). — TOLLENAAR, D., and A. H. BLAAUW: Light and dark adaptation of a plant cell. Proc. roy. Acad. Sci. Amst. **24**, 1–16 (1921). — TONHAZY, N., and M. J. PELCZAR: Oxidation of indoleacetic acid by an extracellular enzyme from *Polyporus versicolor*. Science **120**, 141 (1954).

VINES, S. H.: Lectures on the Physiology of Plants. Cambridge: University Press 1886. Lecture 17.

WALD, G.: The photoreceptor function of the carotenoids and vitamin A. In R. S. HARRIS and K. V. THIMANN, Vitamins and Hormones, vol. 1, p. 195–227. New York: Academic Press 1943. — WASSINK, E. C., and M. A. BOUMAN: Can phototropism be initiated by a one-quantum-per-cell process? Enzymologia **12**, 193–197 (1947). — WAYGOOD, E. R., and G. A. MACLACHLAN: Biochemical mechanisms in phototropism. Chem. Can. **8**, 40–45 (1956a). — The effect of catalase, riboflavin and light on the oxidation of indoleacetic acid. Physiol. Plantarum (Cph.) **9**, 607–617 (1956b). — WYAGOOD, E. R., A. OAKS and G. A. MACLACHLAN: The enzymically catalyzed oxidation of indoleacetic acid. Canad. J. Bot. **34**, 905–926 (1956). — WESTON, W. A. R. D.: Effects of light on urediniospores of black stem rust of wheat, *Puccinia graminis tritici*. Nature (Lond.) **128**, 67–68 (1931a). — The effect of ultra-violet radiation on the urediniospores of some physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*. Sci. Agric. **12**, 81–87 (1931b). — The reaction of disease organisms to certain wave lengths in the visible and invisible spectrum. II. Reaction of uredinio-spores to visible light; wavelengths between 400 and 780 mμ. Phytopath. Z. **4**, 229–246 (1932). — WEEVERS, TH.: Fifty Years of Plant Physiology. Amsterdam: Scheltema & Holkema's Boekhandel 1949. — WEY, H. G. VAN DER: Über die phototropische Reaktion von *Pilobolus*. Proc. kon. ned. Akad. Wet. **32**, 1–13 (1929). — WHITAKER, D. M.: The effect of white light upon the rate of development of the rhizoid protuberance and the first cell division in *Fucus furcatus*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **70**, 100–108 (1936). — The effects of ultra-centrifuging and of p_H on the development of *Fucus* eggs. J. cell. comp. Physiol. **15**, 173–178 (1940). — The effect of unilateral ultra-violet light on the development of the *Fucus* egg. J. gen. Physiol. **24**, 263–278 (1941). — WHITAKER, D. M., and E. W. LOWRANCE: On the period of susceptibility in the egg of *Fucus furcatus* when polarity is induced by brief exposure to directed white light. J. cell. comp. Physiol. **7**, 417–424 (1936). — WIECHULLA, O.: Beiträge zur Kenntnis der Lichtwachstumsreaktionen von *Phycomyces*. Beitr. Biol. Pflanz. **19**, 371–419 (1932). — WIGHTMAN, F.: Cit. by BENNET-CLARK 1956. — WILLIAMS, L. G.: Effects of indoleacetic acid on growth in *Codium*. Amer. J. Bot. **39**, 107–109 (1952). — WINKLER, H.: Über den Einfluß äußerer Factoren auf die Theilung der Eier von *Cystosira*. Ber. dtsch. bot. Ges. **18**, 297–305 (1900). — WOLF, F. A., and F. T. WOLF: The Fungi, vol. 2. New York: John Wiley & Sons 1947. — WORTMAN, J.: Über den Einfluß der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile. Bot. Ztg **41**, 457, 473 (1883).

ZIEGLER, H.: Inversion phototropischer Reaktionen. Planta (Berl.) **38**, 474–498 (1950).

Addendum: Papers that have appeared in 1958.

GOODWIN, T. W.: Carotenoids, Function in Fungi, Vol. X of this Handbook.

MAASS, W.: Zur Frage einer Beteiligung von Indolylessigsäure beim Wachstum und beim Phototropismus von *Phycomyces*. Arch. Mikrobiol. **30**, 73–90 (1958).

REICHARDT, W., u. D. VARJÚ: Eine Inversionsphase der phototropischen Reaktion. Z. physik. Chem., N. F. **15**, 297–320 (1958).

*

Tagesperiodische Bewegungen.

Von

E. Bünning.

Mit 119 Abbildungen.

A. Allgemeiner Überblick.

1. Gebietsabgrenzung.

In den folgenden Abschnitten sollen nicht alle Typen tagesperiodisch ablaufender Bewegungen besprochen werden. Wir wissen jetzt, daß bei den tagesperiodischen Bewegungen sowohl hinsichtlich der Bewegungsmechanik als auch hinsichtlich der regulierenden Faktoren ganz verschiedenartige Reaktionstypen zu unterscheiden sind. Die Bewegungen können bei den höheren Pflanzen auf Wachstums- oder Turgorschwankungen beruhen. Als äußere regulierende Faktoren kommen namentlich der Licht-Dunkel-Wechsel sowie der Wechsel hoher und niedriger Temperatur in Betracht. Es wäre aber nicht sinnvoll, bei der Besprechung tagesperiodischer Bewegungen auch die durch Übertragung von Licht zu Dunkelheit oder umgekehrt verursachten photonastischen und phototropischen Bewegungen, die sich zu jeder beliebigen Tageszeit und wiederholt innerhalb eines Tages durch entsprechende Bedingungen induzieren lassen, zu berücksichtigen. Ebensowenig wäre es zweckmäßig, hier die analogen einfachen thermonastischen Bewegungen, etwa die beliebig oft innerhalb eines Tages wiederholbaren Öffnungs- und Schließungsbewegungen vom Typ der Bewegungen bei *Tulipa*- und *Crocus*-Blüten ausführlich zu besprechen. Diese einfachen photonastischen thermonastischen usw. Bewegungen gehören in andere Abschnitte dieses Handbuchs. Hier wollen wir uns auf die Bewegungen beschränken, deren Besonderheit Pfeffer (1875) schon durch die Formulierung gekennzeichnet hat, an ihnen seien „Nachwirkungsbewegungen" beteiligt. Pfeffer selber hat allerdings diese Trennung nicht scharf vorgenommen; auch in der 2. Auflage seiner „Pflanzenphysiologie" geht die Besprechung der einfachen Reaktionen jener Art noch mit der Behandlung der tagesperiodischen oder „nyktinastischen" Bewegungen durcheinander. Das erklärt sich einfach daraus, daß Pfeffer erst im Verlauf seiner Untersuchungen immer deutlicher die Besonderheit der tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne, nämlich die Beteiligung eines Tagesautonomie, erkannt hat.

Gerade wenn wir die Wandlung der Anschauungen Pfeffers kurz betrachten, wird uns klar, wie das Gebiet der tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne abzugrenzen ist. Pfeffer kennzeichnete 1875 seine vorherige (1873) und sodann revidierte Ansicht folgendermaßen: „Gestützt auf die Blüthen dieser Pflanze *(Bellis perennis)* hielt ich früher eine im Dunkeln fortdauernde Bewegung für unwahrscheinlich und glaubte, die thatsächlich beobachteten Bewegungen auf unvollkommenen Lichtabschluß schieben zu können, ein Irrthum, welchen Versuche bei möglichst vollkommener Verdunklung sofort ergaben." Späterhin (1911) ging er noch einen wesentlichen Schritt weiter und gelangte zu der Ansicht,

es ergäbe sich, „daß bei den einzelnen Pflanzenarten differente und unter Umständen verwickelte Verhältnisse obwalten können." Das gelte, schreibt er, auch in bezug auf die Bedeutung der tagesperiodischen autonomen Oscillationen für die Schlafbewegungen, bei deren Zustandekommen jene in gewissen Fällen offenbar nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommen, während sie sich in anderen Fällen mit den photonastischen Reaktionen kombinieren dürften und während es sich bei gewissen Objekten vielleicht nur um eine zeitliche Regulierung der tagesperiodischen autonomen Bewegungstätigkeit handele.

Bei den tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne ist also jene Tagesautonomie beteiligt, d. h. eine Komponente, welche es verhindert, daß die Bewegungen so wie einfache photonastische, phototropische oder thermonastische Reaktionen beliebig oft innerhalb eines Tages hervorgerufen werden können. Dadurch werden die tagesperiodischen Bewegungen zu einem Phänomen eigener Art. Wir können die Behandlung dieser Bewegungen von der Besprechung photo- und thermonastischer Reaktionen klar trennen.

2. Historisches.

Die tagesperiodischen Blattbewegungen („nyktinastische Bewegungen", „Schlafbewegungen") gehören zu den pflanzlichen Bewegungsvorgängen, die besonders früh wissenschaftliches Interesse gefunden haben. So ist die ältere Geschichte der Erforschung dieser Bewegungen auch wiederholt skizziert worden. Es kann etwa auf die Darstellungen bei PFEFFER (1875) und GOEBEL (1924) verwiesen werden.

PFEFFER nennt als ältesten Autor PLINIUS, dem „vielleicht nicht unbekannt war, daß sich Stellungsänderungen der Blätter täglich wiederholen". GOEBEL schreibt, „daß den Griechen beim Asienzug ALEXANDERS DES GROSSEN zunächst das Verhalten von *Tamarindus indica* auffallen mußte, einem Baum, der ... den Unterschied der Tag- und Nachtstellung der Blätter besonders einheitlich hervortreten läßt". Im 13. Jahrhundert hat ALBERTUS MAGNUS die Lageänderung der Blätter erwähnt. Im 16. Jahrhundert berichteten VALERIUS CORDUS und GARCIAS DE HORTO über die tagesperiodischen Blattbewegungen der Leguminosen, die ja auch späterhin die Hauptobjekte blieben.

Ausführlicher sind die Beobachtungen LINNÉS, auf den bekanntlich die Bezeichnung „Schlafbewegungen" zurückgeht. LINNÉ hat sich auch ausführlich mit den ökologischen Deutungsmöglichkeiten dieser Bewegungen befaßt. Wenn er hierbei auch zu weit gegangen ist (vgl. GOEBEL), würden wir heute doch nicht mehr sagen, daß die Bezeichnung „Pflanzenschlaf" physiologisch ganz abwegig wäre. Neuere Arbeiten haben tiefgreifende Übereinstimmungen in bestimmten Komponenten tagesperiodischer Phänomene bei Pflanzen und Tieren aufgezeigt. Oft sind die tagesperiodischen Bewegungen Hand in Hand mit anderen Reaktionen der Blätter behandelt worden, so z. B. von MEYEN gemeinsam mit den seismonastischen Reaktionen. Erst später wurden die Phänomene konsequent getrennt.

Sehr früh begann auch schon die Beschäftigung mit den die Bewegungen regulierenden Faktoren. HILL (1757 bzw. 1776) fand die Umkehrbarkeit der Bewegungen durch einen inversen Licht-Dunkel-Wechsel und betrachtete diesen daher naturgemäß als entscheidende Bewegungsursache. ZINN (1759) jedoch fand, daß die Bewegungsrhythmik durch solche äußeren Faktoren (Licht-Dunkel-Wechsel, Wechsel hoher und niedriger Temperaturen) nicht ganz beliebig sofort modifiziert werden kann und er verwies daher ausdrücklich auf noch unbekannte Komponenten. Mindestens bis zu den Studien ZINNs geht also die Erforschung der

endogenen Tagesrhythmik als Komponente der tagesperiodischen Bewegungen zurück. Bekanntlich ist jene endogene Rhythmik, die ein allgemein-physiologisch wichtiges Phänomen darstellt (vgl. dieses Handbuch, Band II), ja gerade durch das Studium tagesperiodischer Blattbewegungen erkannt worden, obwohl sie auch an vielen anderen tagesperiodisch verlaufenden physiologischen Erscheinungen beteiligt ist.

De Candolle hat weitere Versuche über die Regulierbarkeit der Bewegungen durch einen experimentell geänderten Licht-Dunkel-Wechsel beschrieben, aber die Frage offengelassen, ob auch eine erbliche Rhythmik beteiligt sei. Auch Sachs (1863) fand Hinweise für die Beteiligung einer erblichen Rhythmik. Beobachtungen über die Umkehrbarkeit der Bewegungen durch experimentell geänderte Licht-Dunkel-Bedingungen finden sich bei Dutrochet und bei Meyen.

So etwa war der Stand der Forschungen, als Pfeffer (seit 1873) das Problem der tagesperiodischen Bewegungen wieder aufgriff. Er hat dabei, wie schon erwähnt, zunächst einen rein exogenen Charakter der Bewegungen angenommen, diese also als reine „Rezeptionsbewegungen" betrachtet. Die äußeren Faktoren hat er ebenso wie die Bewegungsmechanik gründlich studiert. Erst später hat Pfeffer dann durch seine eigenen Versuche die Beteiligung einer „Tagesautonomie" bei den tagesperiodischen Bewegungen selber klar herausgearbeitet.

Als regulierender Faktor der tagesperiodischen Bewegungen wurde, wie gesagt, bald der Licht-Dunkel-Wechsel erkannt. Vorher war auch schon auf den Wechsel von hoher und niedriger Temperatur als mögliche Ursache der Bewegungen bei manchen Pflanzen hingewiesen worden. Es kann etwa auf die Arbeiten von Dassen (1837) und von Hoffmann (1850) verwiesen werden. Erst Pfeffer verdanken wir genauere Untersuchungen, aus denen sich ergibt, daß bei einigen Objekten der Licht-Dunkel-Wechsel, bei anderen der Temperaturwechsel, bei manchen aber auch beide Faktoren regulieren können.

Auch Feuchtigkeitsschwankungen sind gelegentlich als entscheidend regulierende Faktoren angegeben worden. Jetzt wissen wir, daß ihnen höchstens eine relativ geringe Bedeutung zukommt.

Dem Bewegungsmechanismus haben sich auch schon mehrere der älteren Autoren zugewandt. Zum Beispiel berichtete Meyen (1839) über die Fortsetzung der Bewegungen nach dem Abtrennen der oberen oder der unteren Gelenkhälfte. Brücke fand das periodische und antagonistische Schwanken der Expansionskraft in den Schwellgeweben.

Als Bewegungsmechanismus wurden von den älteren Autoren (etwa zu Anfang des 19. Jahrhunderts) wie auch für andere Reizbewegungen Schwankungen des hydrostatischen Drucks oder Quellungsvorgänge in den Zellwänden angenommen.

3. Vorkommen tagesperiodischer Bewegungen.

a) Allgemeines.

Tagesperiodische Bewegungen sind bei Pflanzen überaus weit verbreitet (Abb. 1—11). Einige Arten zeigen sie besonders deutlich, bei anderen sind sie weniger auffällig. Es kann sich um Bewegungen der Laubblätter oder der Blütenblätter und anderer Blattorgane handeln. Auch Sprosse, Seitenzweige usw. können derartige Bewegungen ausführen. Im Tagesrhythmus kann z. B. auch die bekannte Alterseinrollung von Ranken erfolgen. Ein extrem andersartiger Fall besteht in tagesperiodischen Schwankungen des geotaktischen oder phototaktischen Reaktionsvermögens von Planktonorganismen.

Nur in einigen Fällen ist experimentell sichergestellt worden, daß es sich um tagesperiodische Bewegungen im engeren Sinne handelt, also nicht beliebig oft



Abb. 1a u. b. Sproß von *Desmodium gyrans*. a in Tagstellung, b in Nachtstellung. (Nach DARWIN aus PFEFFER 1904.)

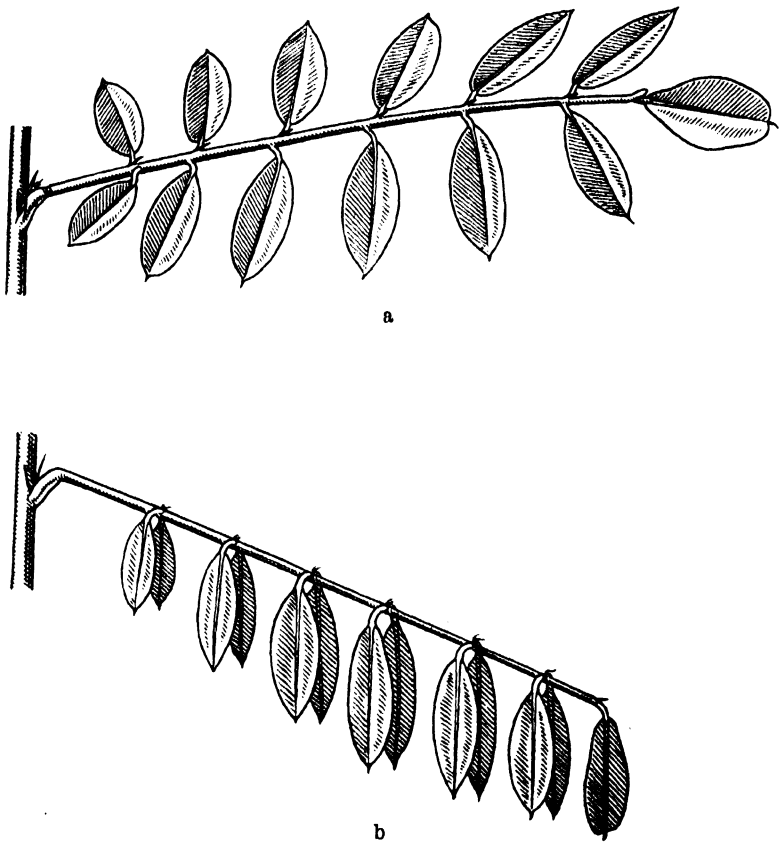


Abb. 2a u. b. Blatt von *Amorpha fruticosa*. a in Tagstellung, b in Nachtstellung. (Nach PFEFFER 1904.)

am Tage durch Wechsel von Licht und Dunkelheit oder hoher und niedriger Temperatur usw. eine entsprechende Änderung des Bewegungsverhaltens induziert werden kann. Da jene wenigen Fälle ihrerseits aber wieder einen hohen Prozentsatz der überhaupt geprüften darstellen, dürfen wir vermuten, daß es sich bei den meisten Fällen tagessperiodischer Bewegungen um tagesperiodische Bewegungen im engeren Sinne handelt, d. h. um solche, bei denen die Pflanzen eine besondere Eignung zum Bewegungsablauf im Tagesrhythmus zeigen (wir würden jetzt sagen, bei denen die endogene Tagesrhythmik stark mitwirkt).



Abb. 3 a u. b. *Trifolium repens*. a Blatt während des Tages, b während der Nacht. (Nach DARWIN.)



Abb. 4 a u. b. *Lotus creticus*. Stamm mit Blüten, a am Tage, b nachts, *S* nebenblattähnliche Blättchen. (Nach DARWIN.)

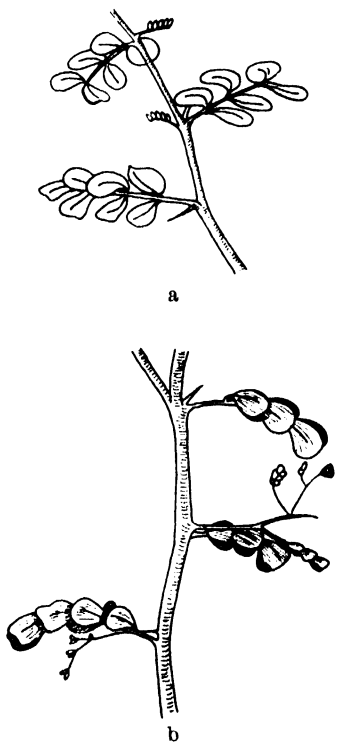


Abb. 5 a u. b. *Haematoxylon campaechianum*. a Zweig während des Tages, b während der Nacht. (Nach DARWIN.)



Abb. 6. *Nicotiana glauca*. Sprosse mit am Tage ausgebreiteten und nachts gehobenen Blättern. (Nach DARWIN.)

b) Laubblätter.

Bei den Laubblättern können die Bewegungen entweder so verlaufen, daß abends eine Senkung, morgens eine Hebung erfolgt, oder aber im umgekehrten Sinne. Zu den Objekten mit besonders auffälligen tagesperiodischen Blattbewegungen gehören die meisten Leguminosen und Oxalideen. Die Bewegungen können z. B. so verlaufen, wie sie bei *Desmodium gyrans* (Abb. 1) besonders extrem auftreten: Die Blattstiele heben sich abends, während sich die Spreiten stark senken. Andere Leguminosen wie z. B. *Phaseolus* verhalten sich ebenso, wenn auch weniger auffällig. Bei den gefiederten Blättern von *Amorpha*, *Robinia* und anderen breiten sich die Blättchen tagsüber aus, nachts legen sie sich mit der Unterseite aneinander (Abb. 2). Bei anderen Arten, z. B. *Acacia lophanta*, *Mimosa pudica*, heben sich die Fiederblättchen umgekehrt abends und legen sich mit der Oberseite aneinander. Bei *Mimosa* senken sich abends außerdem die Hauptblattstiele. Die Nachtstellung ist hier dadurch ähnlich wie die Stellung nach seismischer Reizung.

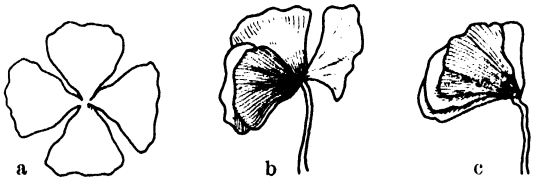


Abb. 7a—c. *Marsilea quadrifolia*. a Blatt während des Tages, senkrecht von oben gesehen, b Beginn des Übergangs zur Nachtstellung, c Nachtstellung. (Nach DARWIN.)

Einige Beispiele, die die Mannigfaltigkeit dartun sollen, sind in Abb. 1—8 zusammengestellt. Dabei sind sowohl durch Turgorbewegungen in Gelenken als auch durch Wachstum bedingte Bewegungen berücksichtigt.



Abb. 8a u. b. *Amaranthus blitum*. Gipfel einer Pflanze. a in Tagstellung, b in Nachtstellung. (Nach JOST.)

Auch bei Kotyledonen sind, wie schon DARWIN ausführlich beschrieben hat, tagesperiodische Bewegungen weitverbreitet. DARWIN meinte sogar, die Erscheinung sei hier häufiger als bei den Folgeblättern. Bei den Kotyledonen kann die Bewegungsrichtung entgegengesetzt zu der der Folgeblätter sein; sie besteht nach DARWIN besonders häufig in einer nächtlichen Hebung und einer morgendlichen Senkung.

c) Blüten.

Bei den Blüten kommt bekanntlich sowohl Öffnung am Morgen als auch Öffnung am Abend vor. Dabei werden, wie wir seit LINNÉ („Blumenuhr") wissen, von den einzelnen Arten ziemlich genau spezifische Tageszeiten des Öffnens und Schließens eingehalten. Bei Blüten scheint dabei der Prozentsatz von Fällen, in denen es sich um rein exogene, also z. B. rein thermonastische Bewegungen

handelt, recht groß zu sein. Solche Fälle aber sollen uns hier ja nicht näher interessieren.

Die tagesperiodischen Bewegungen von Blüten müssen nicht immer in einem Öffnen oder Schließen bestehen. Bei den Körbchen von *Chrysanthemum frutescens* z. B. besteht die Bewegung darin, daß die Randblüten am Tage in der für Kompositen bekannten Weise ausgebreitet sind, während sie sich abends mehr nach abwärts schlagen (GOEBEL).

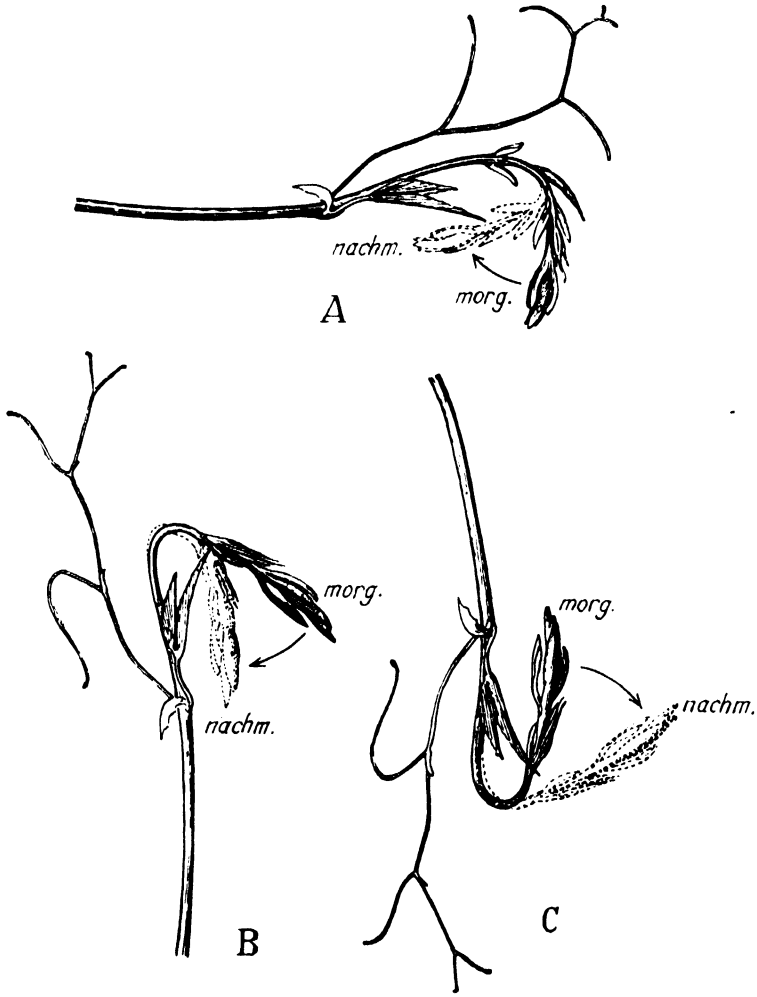


Abb. 9 A—C. *Parthenocissus vitacea*. Langsprosse mit tagesperiodischen Bewegungen der Spitze. A in horizontaler Normallage, B vertikal aufwärts, C vertikal abwärts orientiert. Punktiert: Morgenstellung, ausgezogen: Nachmittagsstellung. (Nach ZIMMERMANN.)

Nicht nur bei den Blütenblättern, sondern auch bei anderen Blütenorganen können tagesperiodische Bewegungen vorkommen. Zum Beispiel hat MORREN sie für die Staubfäden von *Sparmannia* beschrieben.

d) Sproßorgane.

Tagesperiodische Bewegungen von Sproßorganen sind (nach GOEBEL vor allem bei tropischen Pflanzen) weit verbreitet. Wir finden solche Bewegungen vorwiegend an dorsiventral gebauten Sproßorganen. Schon von LINNÉ und TREVIRANUS wurden sie beobachtet. Aber auch, wenn physiologisch radiäre Sproßorgane etwa gewaltsam in eine Schräglage gebracht werden, können sie unter Umständen tagesperiodische Bewegungen ausführen. Einen solchen Fall hat BOSE beschrieben: Ein durch äußere Einwirkung in eine Schräglage gebrachtes Exemplar von *Phoenix dactylifera* änderte den Winkel dieser Schräglage

tagesperiodisch (morgens Hebung, nachmittags Senkung). Als weiteres Beispiel können die hakenförmig eingekrümmten Sproßenden von *Parthenocissus vitacea* genannt werden. Diese Einkrümmung verstärkt sich tagsüber, nachts wird sie wieder geringer (ZIMMERMANN 1932, KAUPP, Abb. 9 u. 10).

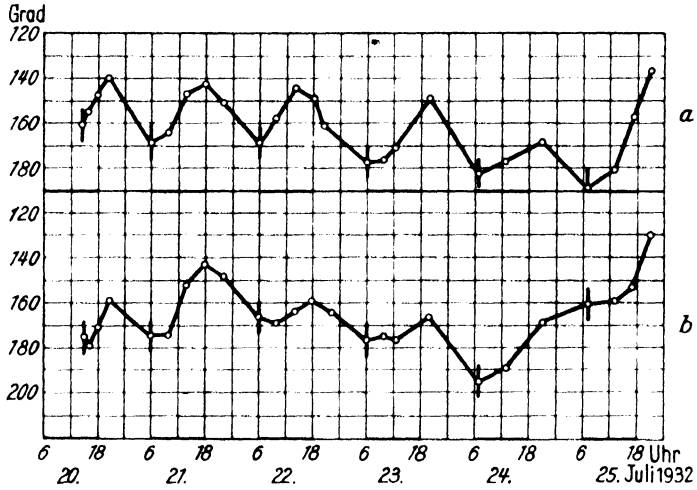


Abb. 10. *Parthenocissus vitacea*. Tagesperiodische Bewegungen der Sproßspitzen. Sproßachsen horizontal festgehalten, Enden frei in der Normallage. Kurve *a* = Sonnenlage an Südwand, Kurve *b* = Schattenlage an Nordwand. Ordinate = Durchschnittswerte der Winkel, Abszisse = Zeit. Die erste Frühablesung ist jeweils durch einen Vertikalstrich hervorgehoben. (Nach ZIMMERMANN.)

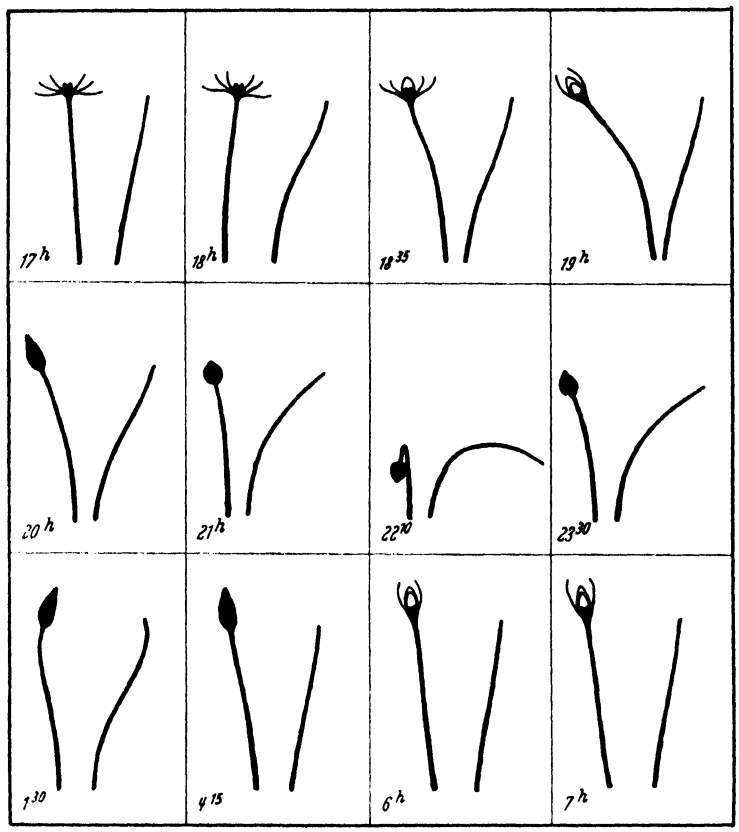


Abb. 11. Nächtliche Nutation der Blütenstiele von *Nymphaea gigantea*. Jeweils von zwei zueinander senkrechten Ebenen aus betrachtet (die Blüte ist rechts weggelassen). (Nach SCHMUCKER.)

Sodann kann hier auf das Verhalten vieler Blütenschäfte hingewiesen werden, die tagesperiodische „Nick-Bewegungen" zeigen (vgl. z. B. ZIMMERMANN 1932, SCHMUCKER, Abb. 11).

e) Spaltöffnungen.

Die Spaltöffnungsbewegungen verlaufen unter normalen Bedingungen natürlich meist tagesperiodisch. Gerade auch für diese Bewegungen wurde die Beteiligung eines spezifischen tagesperiodischen Reaktionsbestrebens (welches sich in der Möglichkeit endogen-tagesperiodischer Bewegungen äußert) mehrfach nachgewiesen (vgl. TAGAWA, GREGORY und PEARSE, PORTSMOUTH und S. 451 dieses Bandes).

f) Phototaxis.

Es sei hier nur auf das von POHL ausführlicher untersuchte Phänomen der tagesperiodischen Änderung des phototaktischen Reaktionsvermögens von *Euglena* hingewiesen (Abb. 12). Damit ist ein Fall beobachtet worden, der auf grundsätzlich übereinstimmende Phänomene bei höheren und niederen Pflanzen ver-

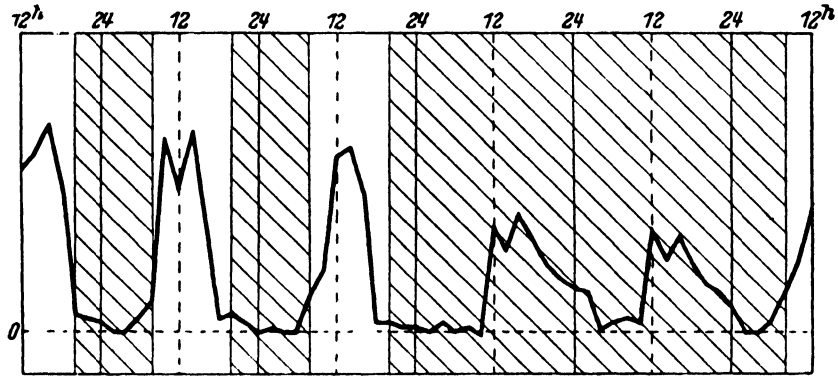


Abb. 12. Verlauf der phototaktischen Sensibilität von *Euglena gracilis* bei 12:12stündigem Tag-Nacht-Wechsel und anschließender konstanter Dunkelheit. (Nach POHL.)

weist; denn POHL konnte zeigen, daß an diesen Empfindlichkeitsschwankungen in ähnlicher Weise die endogene Tagesrhythmik beteiligt ist wie bei den tagesperiodischen Bewegungen höherer Pflanzen. BRUCE und PITTENDRIGH fanden das Phänomen ebenfalls und untersuchten es weiter.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß tagesperiodische Bewegungsphänomene bei Pflanzen weitverbreitet sind. Zur Analyse dienten vor allem tagesperiodische Blattbewegungen, auf die sich die weiteren Abschnitte daher beschränken.

4. Methodisches.

DARWIN hat den Bewegungsverlauf verfolgt, indem er Glasfäden etwa an der Mittelrippe der Blätter befestigte und deren Lage in bestimmten Zeitabständen aufzeichnete. Ein Beispiel für eine solche Aufzeichnung ist in Abb. 13 wiedergegeben.

Seit den Untersuchungen PFEFFERs ist die Registrierung mit berußten Registriertrommeln üblich geworden (Abb. 14). PFEFFER hat bei seinen Untersuchungen auch schon die nichtbenutzten Teile der Pflanze fixiert (Abb. 15). Das ist wichtig, da ja z. B. bei den Leguminosen nicht nur das Laminargelenk, sondern auch das Basalgelenk Bewegungen durchführt und diese sich ohne solche Maßnahmen mit jenen überlagern können (das stört stark, weil die Reaktionsweise beider Gelenke geradezu antagonistisch sein kann). Die von KLEINHOONTE gewählte Art der Übertragung auf die Trommel mit Hilfe einer Rolle bietet den Vorteil, daß auf der Kurve Punkte gleicher Zeit nicht in einem Kreisbogen, sondern senkrecht übereinanderstehen (Abb. 16).

Im allgemeinen liegen auf den registrierten und in den Veröffentlichungen abgebildeten Kurven die Senkungsmaxima infolge der Hebelübertragung oben, die Hebungsmaxima unten.

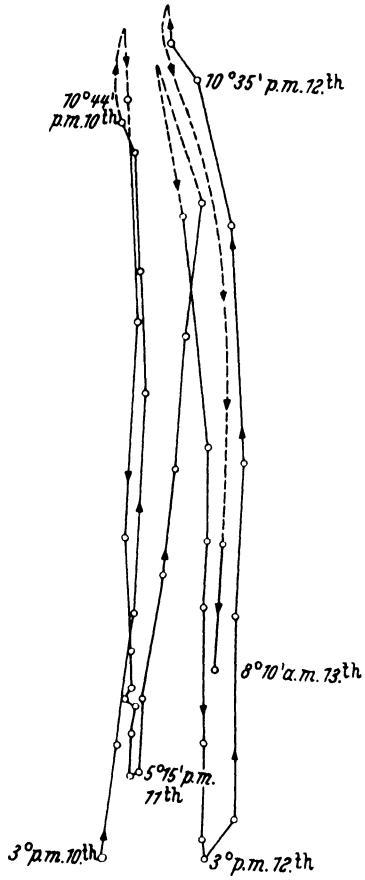


Abb. 13.

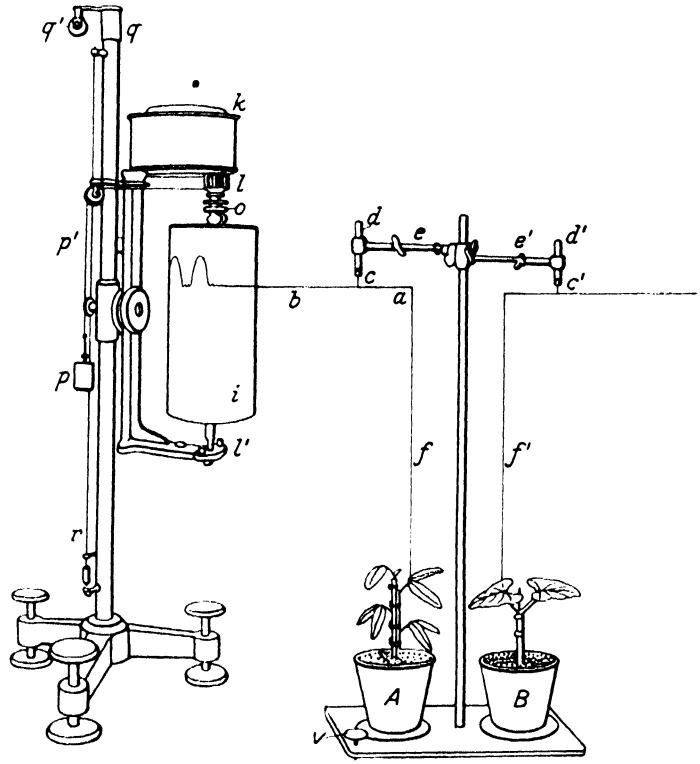


Abb. 14.

Abb. 13. *Nicotiana tabacum*. Circumnutation und nyktitropische Bewegung eines Blattes an einer senkrechten Glasplatte von 3 p.m., 10. Juli, bis 8. 10. a.m., am 13 Juli aufgezeichnet. (Nach DARWIN.)

Abb. 14. Registrierung tagesperiodischer Bewegungen nach der Methode von PFEFFER (1907).

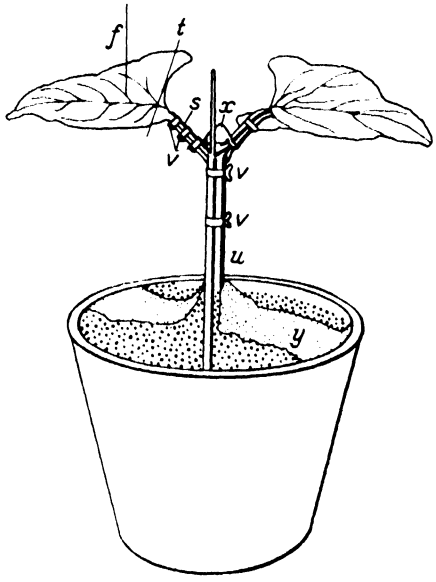


Abb. 15.

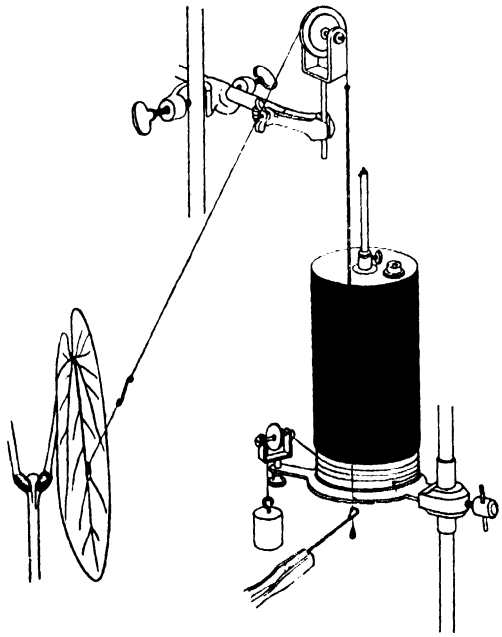


Abb. 16.

Abb. 15. Bandagierung der Pflanze zur Registrierung der tagesperiodischen Bewegungen. *f* Kokon-Faden; *t* (Glascapillare (zur Verhinderung einer Berührung des Fadens mit der Blattspreite bei starker Blattsenkung); *u* Holzstab; *y* Gipsguß; *v* Bastschleifen; *s* Drahtarm; *x* Siegellack zur Verbindung von Draht und Holz. (Nach PFEFFER 1907.)

Abb. 16. Registrierung der Blattbewegungen von *Canavalia ensiformis*. (Nach KLEINHOONTE.)

5. Allgemeines über den Bewegungsverlauf.

Die auf den folgenden Seiten abgebildeten Bewegungskurven lassen erkennen, daß auch im experimentell bedingten schroffen Wechsel von Licht und völliger Dunkelheit (also bei Verhinderung der Dämmerung) nicht einfach ein Übergang von extremer Tag- zu extremer Nachtstellung erfolgt, sondern eine mehr pendelartige Bewegung eintritt. Dabei läßt sich oft die Lage extremer Senkung auf ungefähr 1 Std genau angeben. Für die Auswertung bei manchen Fragestellungen ist das wichtig.

Weiterhin sei noch hingewiesen auf das regelmäßige Vorkommen sog. Nebenschwingungen auf den Bewegungskurven. Diese Nebenschwingungen sind als „autonome, kurzperiodische Bewegungen" schon von PFEFFER beschrieben worden. Sie haben mit den tagesperiodischen Bewegungen nicht unmittelbar etwas zu tun, obwohl erwähnt werden kann, daß ihre Stärke tagesperiodisch schwankt.

B. Allgemeine Bedingungen der Bewegungen und Bewegungsmechanik.

I. Allgemeine Bedingungen der Bewegungstätigkeit.

a) Schwerkraft.

Die Beziehung der tagesperiodischen Bewegungen zur Schwerkraft ist von Fall zu Fall verschieden. Bei manchen Pflanzen können die Bewegungen ohne den einseitigen Einfluß der Schwerkraft verlaufen. So verhalten sich z. B. viele Blüten, deren Öffnungs- und Schließungsbewegungen am Klinostaten ungehindert weiterlaufen können. Auch die Laubblätter mancher Pflanzen können sich am Klinostaten weiterbewegen. In solchen Fällen kann die Schwerkraft trotzdem für die Möglichkeit tagesperiodischer Bewegungen wichtig sein, insofern nämlich, als sie *vorher* einwirken mußte, um die physiologische Dorsiventralität zu bedingen. Jedoch gibt es auch viele Pflanzen, bei denen die Schwerkraft *während* der Ausführung der Bewegungen wichtig ist. Die tagesperiodische Bewegung kann nämlich bei solchen Arten praktisch darin bestehen, daß sich die Gleichgewichtslage im Schwerefeld der Erde tagesperiodisch ändert. Das gilt für die sog. *geonyktitropischen Pflanzen.* Es sind das Arten, bei denen die Bewegungsrichtung der Blätter nach der Inversstellung der Pflanze in bezug auf das Schwerefeld der Erde unverändert bleibt, die Bewegungen sind also in bezug auf die Pflanze dann umgekehrt. Zu diesen geonyktitropischen Pflanzen gehören z. B. *Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* (FISCHER). Bei diesen Pflanzen ist die geisch bedingte Dorsiventralität also nur labil. Wird ein Exemplar von *Phaseolus multiflorus* invers aufgestellt, so tritt normalerweise eine geotropische Reaktion der Blätter ein, die diese wieder in eine zum Schwerefeld der Erde normale Lage bringt (Abb. 17). Werden die Blätter fixiert, so zeigt sich das genannte, aus Abb. 17 ersichtliche Verhalten. Bei einer Rotation der Pflanze am Klinostaten, mit horizontal stehender Klinostatenachse, hören die Bewegungen bei solchen Arten, wie FISCHER fand, auf. STOPPEL hat das Verhalten bei Inversstellung, das FISCHER nur im normalen Licht-Dunkel-Wechsel prüfte, auch an etiolierten Pflanzen untersucht. Diese verhielten sich ebenso wie die normalen, außerdem aber zeigte sich, wie rasch sich die Blätter der neuen Lage im Schwerefeld der Erde einfügen; der Zeitpunkt der stärksten Senkung wird nach der Inversstellung kaum verschoben (Abb. 18).

Man kann natürlich sagen, daß bei solchen Pflanzen die tagesperiodischen Bewegungen auf einer tagesperiodischen Änderung der geotropischen Gleichgewichtslage beruhen. Sogar von einem Wechsel-Geotropismus ist aus diesem

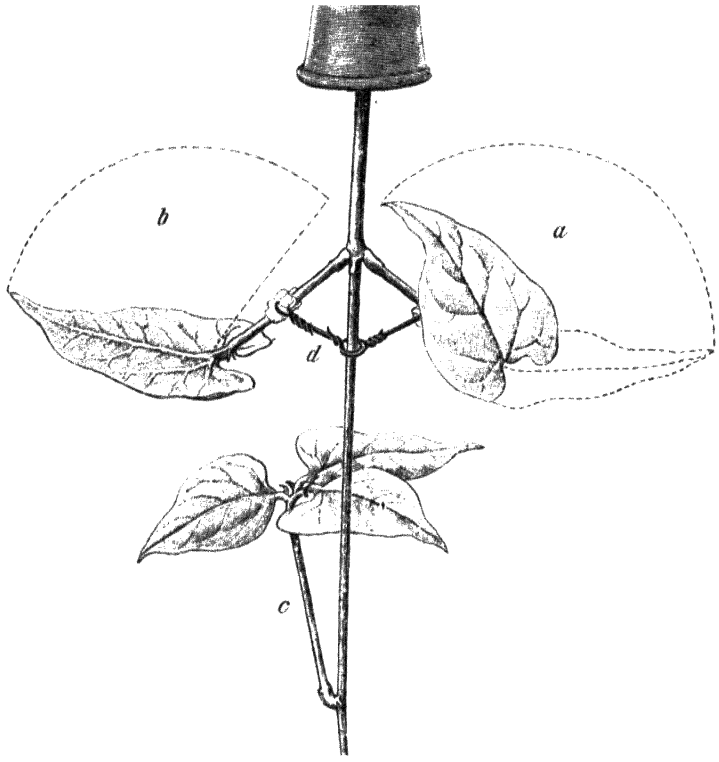


Abb. 17. *Phaseolus multiflorus* in inverser Aufstellung. Die Stiele der ersten beiden Laubblätter sind durch den Draht *d* unverrückbar fixiert, so daß nur das unterhalb der Blattlamina befindliche Gelenk Bewegungen ausführen kann. Das Blatt *a* ist in der Tagstellung, das Blatt *b* in der Nachstellung gezeichnet. Die Blättchen des dreizähligen Blattes *c* sind durch die Drehung in dem Hauptgelenk in die Lage zurückgeführt, welche sie gegenüber dem Licht normalerweise einnehmen und führen deshalb auch die normalgerichteten Schlafbewegungen aus. (Nach PFEFFER.)

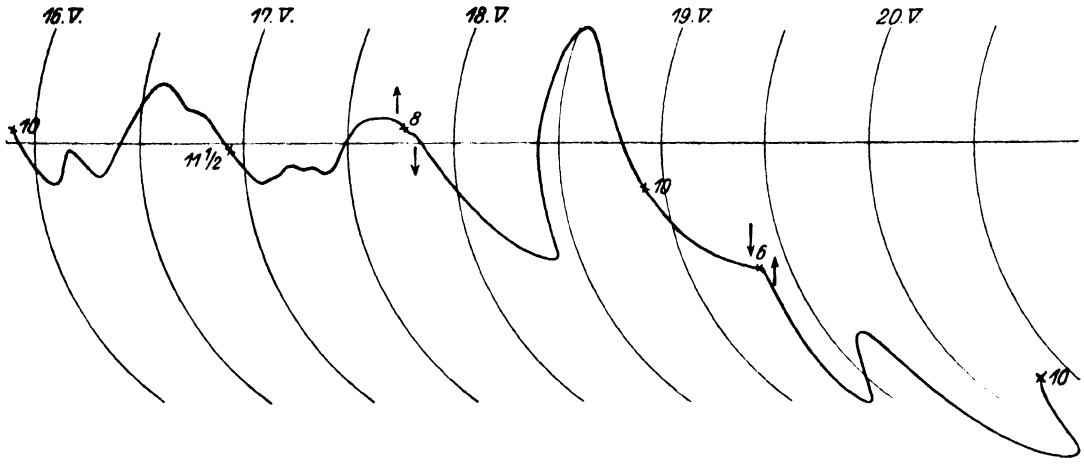


Abb. 18. Kurve der Bewegungen des Blattes bei normal aufrechter und inverser Stellung der Pflanze: Normal aufrecht vom 16. 5., 10 Uhr morgens, bis 18. 5., 8 Uhr morgens und vom 19. 5., 6 Uhr abends, bis 20. 5., 10 Uhr abends. Invers aufgestellt vom 18. 5., 8 Uhr morgens, bis 19. 5., 6 Uhr abends. Die beiden nach oben zeigenden Pfeile geben das Ende der ersten und den Beginn der zweiten Normalstellung an, die beiden nach unten zeigenden Pfeile Beginn und Ende der Inversstellung. Das Blatt senkt sich unabhängig von der Orientierung immer in den frühen Morgenstunden am meisten zur Erde. (Nach STOPPEL.)

Grunde gesprochen worden (ZIMMERMANN 1927). Gegen diese Bezeichnung kann man aber einwenden, daß die Bewegungen auch noch auf dem Klinostaten eine gewisse Zeit lang weiterlaufen können.

STOPPEL hat weitere Versuche mit abgeschnittenen Blättern etiolierter Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* durchgeführt. Bei diesen Blättern stand die Medianebene entweder senkrecht oder parallel zur horizontalen Klinostatenachse. Im erstgenannten Fall war die Bewegungsperiodizität innerhalb von 24 Std beendet. Im zweitgenannten Fall hingegen setzte sich die Bewegung mit einer um 12 Std verschobenen Periode fort (Abb. 19 u. 20).



Abb. 19. *Phaseolus multiflorus*, Klinostatenversuch. Der Blattstiel steht senkrecht zur horizontalen Klinostatenachse. (Nach STOPPEL.)

Die allmähliche Beendigung der tagesperiodischen Bewegung geonyktitropischer Pflanzen am Klinostaten (beim Montieren der ganzen Pflanzen auf den Klinostaten, wobei die Hauptachse der Pflanze parallel zur Klinostatenachse steht) ist mehrfach beobachtet worden (BROUWER, KLEINHOONTE). KLEINHOONTE fand dieses Verhalten für *Canavalia ensiformis* sowohl im normalen Licht-Dunkel-Wechsel als auch im Dauerlicht. Wie wenig es aber treffend ist, die tagesperiodischen Bewegungen in diesen Fällen als geotropisch zu bezeichnen, geht aus weiteren Versuchen KLEINHOONTEs hervor: Wird eine mehrere Tage im Dunkeln auf dem Klinostaten rotierte Pflanze wieder in die normale Stellung gebracht, so zeigt sie sofort wieder tagesperiodische Bewegungen. Dabei entspricht

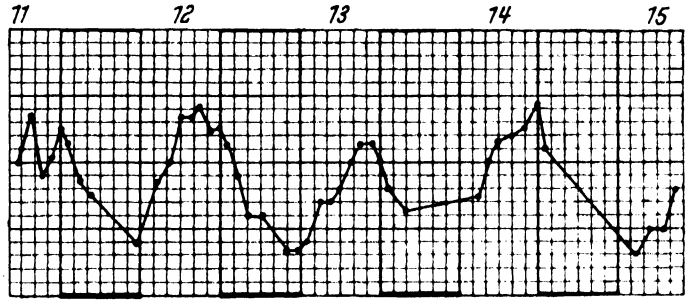


Abb. 20.

Abb. 20. *Phaseolus multiflorus*, Klinostatenversuch. Blattstiel parallel zur horizontalen Klinostatenachse. Zahlen oben: Tage des Monats. (Nach STOPPEL.)

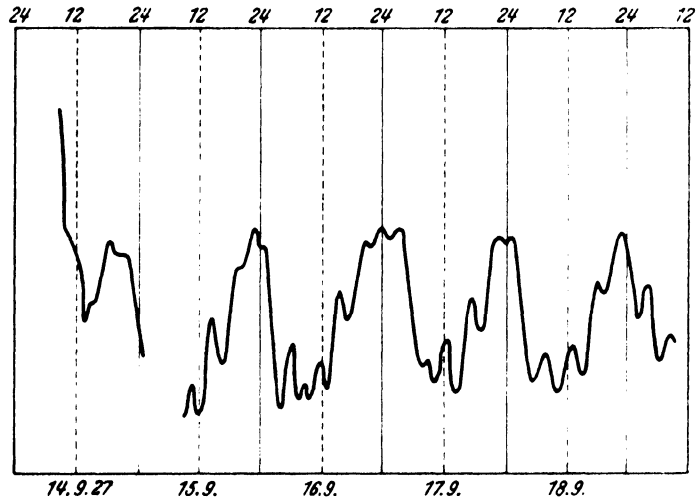


Abb. 21.

Abb. 21. *Canavalia ensiformis*. Bewegungskurve einer im Gewächshaus aufgezogenen Pflanze. Nachdem die Pflanze während einiger Tage im Versuchszimmer in konstanter Dunkelheit an der horizontalen Klinostatenachse gedreht worden war und die periodischen Bewegungen dadurch verschwunden waren, wurde sie, ebenfalls in konstanter Dunkelheit, morgens um 8 Uhr mit dem Kymographion verbunden. Man sieht, wie sofort eine starke Hebung des Blattes auftritt, welche jedoch am Nachmittag rückgängig wird, so daß in der Nacht eine Nachtstellung eingenommen wird. Dann fängt die Hebung des Blattes wieder an (ein Teil der Kurve ging verloren, weil der Zeiger zu tief sank). Man sieht, daß in den nächsten Tagen in konstanter Dunkelheit die normale Bewegung ausgeführt wird (stärkste Blattsenkung während der Mitternacht: einer Kurvenhebung entspricht Blattsenkung und umgekehrt). Zahlen oben: Uhrzeit. (Nach KLEINHOONTE.)

die zeitliche Lage der Bewegungsphase dem vorher durch den Licht-Dunkel-Wechsel einregulierten Gang der Rhythmik. Man kann also nachweisen, daß die Rhythmik der Zellvorgänge in den Pflanzen weiterläuft, obwohl die Bewegung gar nicht stattfindet (Abb. 22).

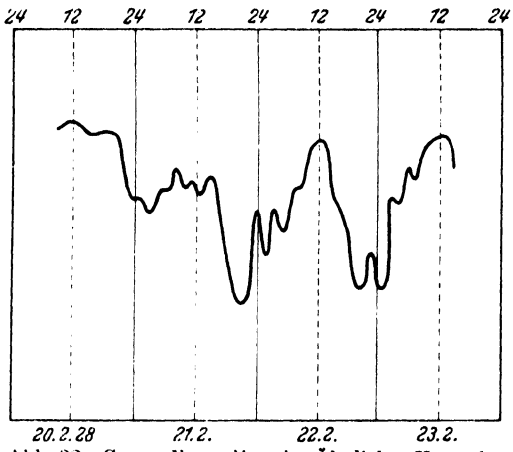


Abb. 22. *Canavalia ensiformis*. Ähnlicher Versuch wie in Abb. 21, jedoch wurde erst die normale Bewegung durch besondere Beleuchtungsbedingungen im Versuchszimmer verschoben. Die Pflanze wurde morgens um 9 Uhr vom Klinostaten genommen und zeigte in den folgenden Tagen in konstanter Dunkelheit die verschobene Bewegung; die Nachtstellungen werden um Mittag eingenommen. Zahlen oben: Uhrzeit. (Nach KLEINHOONTE.)

Ganz anders verhalten sich die „*autonyktitropischen*" *Pflanzen* (FISCHER), also jene schon erwähnten, bei denen die Bewegungen nach Inversstellung der Pflanze unverändert *in bezug auf die Pflanze* weiterlaufen. Hierher gehören außer vielen Blüten auch die Laubblätter von *Acacia lophanta*, *Trifolium pratense* und *Biophytum sensitivum*. Es ist nicht verwunderlich, daß bei diesen Pflanzen die Bewegung auch während der Rotation auf dem Klinostaten nicht abgeschwächt wird. So verhalten sich nach SCHMITZ auch die Laubblätter von *Coleus*.

Zusammenfassend können wir sagen, daß bei den tagesperiodischen Bewegungen eine Dorsiventralität wichtig ist. Dabei handelt es sich in der Regel um eine geisch induzierte Dorsiventralität. Die Induktion kann entweder labil oder stabil sein. So ist die Schwerkraft eine Bedingung, die wenigstens bei den tagesperiodischen Bewegungen der Laubblätter entweder nur *vor* der Bewegungstätigkeit oder auch noch *beim Ablauf* der Bewegungen gegeben sein muß.

b) Temperatur.

Der Wechsel hoher und niedriger Temperatur kann ähnlich wie der Licht-Dunkel-Wechsel einen starken regulierenden Einfluß auf die tagesperiodischen Bewegungen haben. Darüber wird später berichtet. Hier interessiert die Temperatur nur als allgemeine Bedingung der Bewegungstätigkeit.

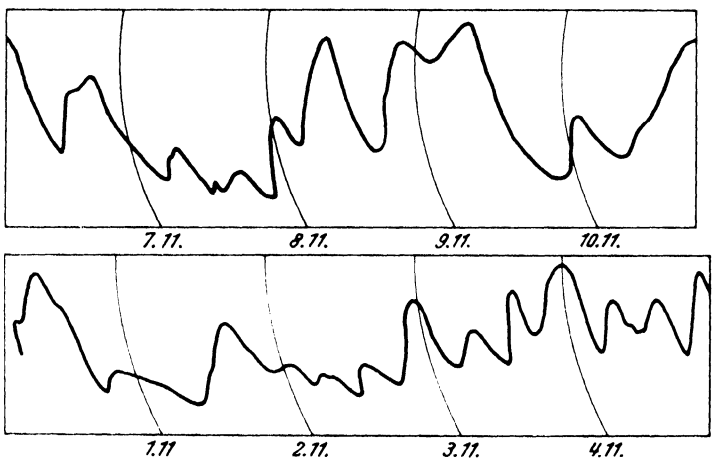


Abb. 23. *Phaseolus multiflorus*. Unregelmäßiger Verlauf der Blattbewegungen im Dauerdunkel bei niedriger Temperatur (obere Kurve 10°, untere Kurve 15°). (Nach LEINWEBER.)

Die Bewegungen sind an bestimmte Mindesttemperaturen gebunden. Diese können in der Nacht sehr niedrig sein. Am Tage sind meist höhere Temperaturen erforderlich, um einen normalen Ablauf der Bewegungen zu ermöglichen. Werden die Versuche bei konstanter Temperatur ausgeführt, so zeigt sich, daß z. B. bei *Phaseolus* die Bewegungstätigkeit schon bei Temperaturen zwischen 10 und 15° aufhören kann (Abb. 23). Auch bei Temperaturen, die man im allgemeinen noch nicht als extrem überoptimal für Pflanzen ansieht, können die Bewegungen bereits stark

gestört sein. Die starke Abhängigkeit von der Temperatur zeigt sich namentlich dann, wenn die Bewegungen unter konstanten Lichtbedingungen (Dauerlicht oder Dauerdunkel) untersucht werden (BÜNNING 1931, LEINWEBER). Deutlich zeigt sich das, wenn man prüft, wie gut sich die registrierten Kurven unter verschiedenen Temperaturbedingungen auswerten lassen (Abb. 24). Es besteht für *Phaseolus multiflorus* ein klares Optimum bei etwa 20°. Bei Temperaturen, die von dem Optimum zu weit abweichen, können die Bewegungen nicht nur unklar werden, sondern es kann sich auch ein ganz unregelmäßiger Kurvenverlauf einstellen [sofern der regulierende Licht-Dunkel-Wechsel fehlt (BÜNNING und TAZAWA, Abb. 23 u. 25)]. Nicht selten ist dabei eine deutliche extreme Verkürzung der Periodenlänge zu beobachten (Abb. 25). Dieses Phänomen erklärt sich aus der Natur der endogenen Tagesrhythmik: Es handelt sich um Kippschwingungen, bei denen eine Spannungs- mit einer Entspannungsphase alterniert. Bei *Phaseolus* ist die Spannungsphase mit der Blattsenkung koordiniert. Niedrige Temperatur verhindert wegen der verschlechterten Energieversorgung die Spannung, so daß die Entspannung früher eintritt, und für diese selber auch nur eine kürzere Zeit benötigt wird (BÜNNING, unveröffentlicht).

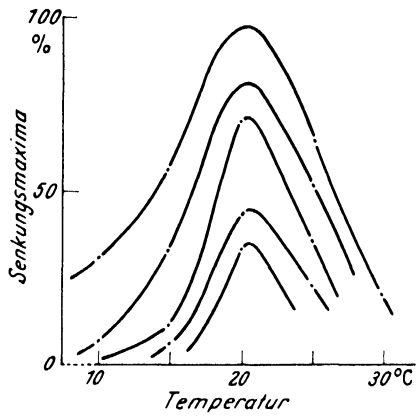


Abb. 24. *Phaseolus multiflorus*. Temperaturoptimumkurven für das Auftreten deutlich erkennbarer tagesperiodischer Bewegungen bei konstanten Bedingungen. Abszisse: Temperatur; Ordinate: Prozentsatz auswertbarer Senkungsmaxima und zwar (in dieser Reihenfolge von oben nach unten) für das 2., 3., 4., 5. und 6. Senkungsmaximum nach Beginn der Übertragung in die betreffenden konstanten Bedingungen. (Nach LEINWEBER.)

Erwähnt sei dazu noch, daß, von diesen Störungen bei extremen Temperaturen abgesehen, die Periodenlänge unter konstanten Bedingungen (also ohne Licht-Dunkel-Wechsel) weitgehend temperaturunabhängig ist (LEINWEBER). Jedoch

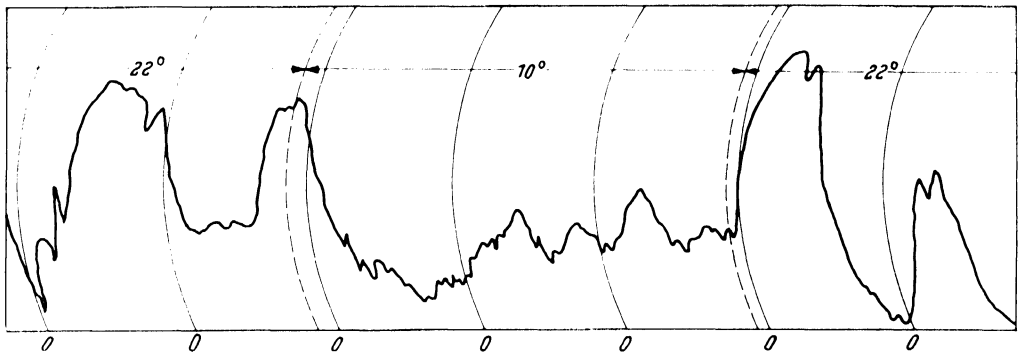


Abb. 25. *Phaseolus multiflorus*. Unregelmäßiger Verlauf der Blattbewegungen bei niedriger Temperatur und Wiederherstellung der normalen Periodizität bei der Übertragung in höhere Temperaturen. Zahlen unten: Uhrzeit Null. (Nach BÜNNING und TAZAWA.)

ist das mehr ein Problem der Physiologie der endogenen Tagesrhythmik als ein solches der tagesperiodischen Bewegungen.

c) Licht.

Die Bewegungstätigkeit kann grundsätzlich in Form von „Nachschwingungen" oder „autonomen Bewegungen" auch im Dauerdunkel oder Dauerlicht fortgesetzt werden. Jedoch hängt es sehr von den sonstigen Bedingungen ab, wie sich die Pflanze dabei verhält.

Normale, im Gewächshaus aufgewachsene Pflanzen vertragen dauernde Dunkelheit meist nicht. Sie zeigen eine Fortsetzung der tagesperiodischen

Bewegungen nur noch für kurze Zeit (Abb. 26). Ganz anders verhalten sich etioliert aufgewachsene Pflanzen, die die endogenen Bewegungen im Dauerdunkel wochenlang fortsetzen können. Daher wurden Versuche über die endogenen Bewegungen meist mit etiolierten Pflanzen durchgeführt.

Das Wesen dieser Dunkelstarre ist, obwohl sich schon die älteren Autoren (vgl. Pfeffer 1875) mit ihr beschäftigten, bisher nicht geklärt worden. Ein

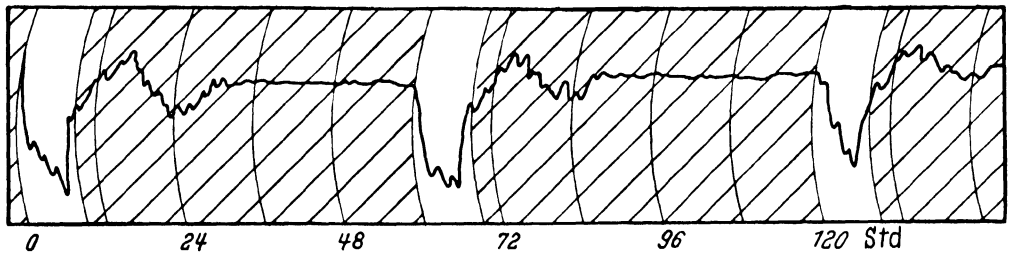


Abb. 26. *Glycine soja*. Tagesperiodische Blattbewegungen von Pflanzen, die aus dem Gewächshaus in die Dunkelkammer übertragen wurden. Die Dunkelzeiten sind schraffiert eingezeichnet. Man sieht, daß die Bewegung im Dunkeln nur jeweils kurze Zeit andauert und dann ein Starrezustand eintritt. Durch zwischengeschaltete Lichtperioden wird die Bewegung wieder in Gang gesetzt. (Nach Bünning.)

Mangel an Reservekohlenhydraten kann nicht entscheidend sein, da sich diese in den starren Gelenken noch reichlich vorfinden. Pfeffer hat auch darauf hingewiesen, daß die Pflanze sogar dann dunkelstarr wird, wenn man die Blätter allein verdunkelt, die übrigen Teile aber im Licht beläßt. Aus solchen und anderen

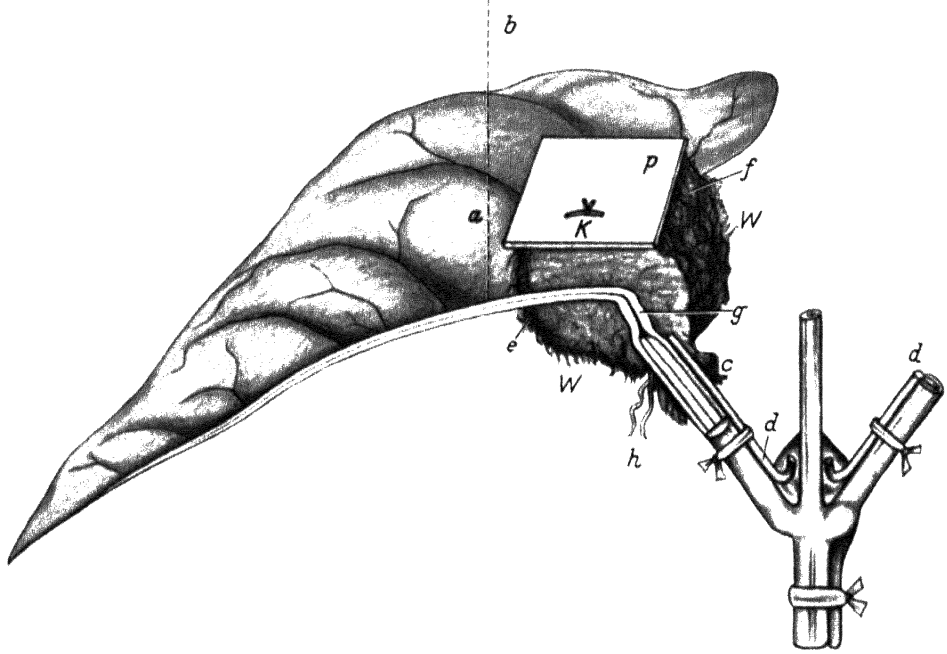


Abb. 27. *Phaseolus vitellinus*. Methode der Bandagierung und Gelenkumhüllung der Blätter. *W* Watte; *p* Papierstück; *K* Fadenschleife. Bedeutung der weiteren Einzelheiten vgl. Orginal. (Nach Pfeffer 1915.)

Beobachtungen folgt nicht nur die Bedeutungslosigkeit des Verbrauches von Reservestoffen, sondern auch, daß die Anhäufung von CO_2 nicht ausschlaggebend sein kann. Pfeffer hat wohl mit Recht gefolgert, daß die Dunkelstarre mit der Funktion des Chlorophyllapparates zusammenhängt. Man darf hierzu wohl auf die bekannte Erscheinung hinweisen, daß grüne Pflanzen im Dunkeln rascher Schäden zeigen und absterben als im Dunkeln aufgewachsene.

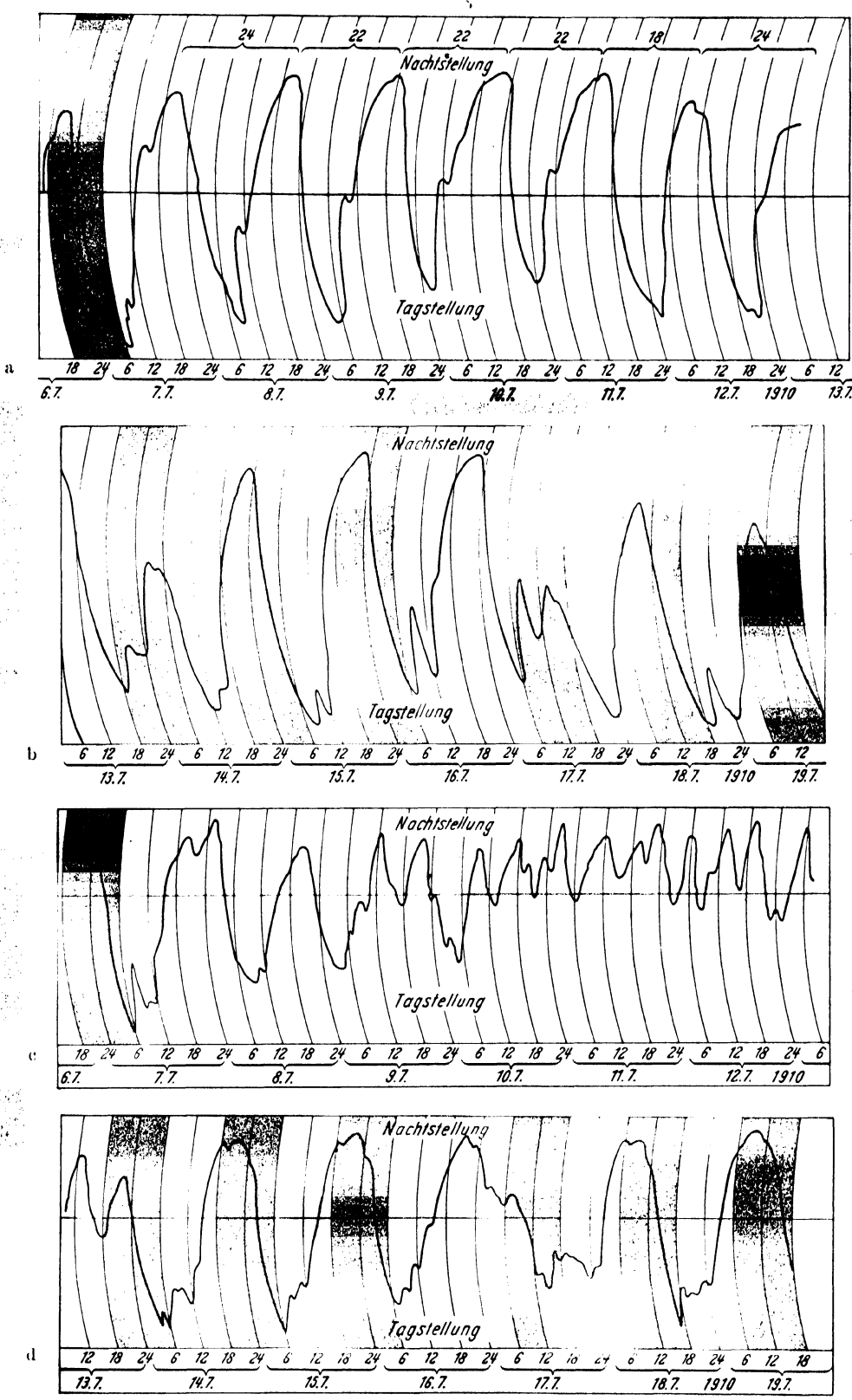


Abb. 28a—d. *Phaseolus vitellinus.* Vom umhüllten Gelenk wurden die Kurven Abb. 28a und b, vom nichtumhüllten Gelenk des gegenüberstehenden Primärblattes die Kurven 28c und d beschrieben. Nach dem Bandagieren am 1. 7. 1910 verblieb die Pflanze im Gewächshaus, bis sie am 6. 7. abends zum Versuch aufgestellt wurde. Beleuchtet wurde in der aus der Figur ersichtlichen Weise (Dunkelzeiten schattiert). Man sieht, daß bei verdunkeltem Gelenk (a und b) die tagesperiodische Bewegung sowohl im Dauerlicht als auch im Licht-Dunkelwechsel beibehalten wird, bei nichtverdunkeltem Gelenk (c und d) aber nur im Licht-Dunkelwechsel. Bei a sind oben die Periodenlängen in Stunden angegeben. (Nach PFEFFER 1915.)

Auch Dauerlichtbedingungen sind für die tagesperiodischen Bewegungen von Laubblättern ungünstig. An Stelle der tagesperiodischen Bewegungen treten dann oft nur kurzperiodische Hebungen und Senkungen auf. Im Gegensatz zur Dunkelstarre sind hierbei aber nicht pathologische Vorgänge in den Blattspreiten, sondern Störungen in den Gelenken entscheidend. Man kann daher im Dauerlicht tagesperiodische Bewegungen gut registrieren, sofern die Gelenke verdunkelt werden (PFEFFER). Dieses Verfahren ist demzufolge bei mehreren Untersuchungen angewandt worden (Abb. 28).

Neuerdings hat sich gezeigt, daß die Störung unterbleibt, wenn man als Dauerlicht nur Strahlen unter etwa 700 mμ bietet. Nur im Dunkelrot, das in Glühbirnen ja reichlich enthalten ist, hören die Bewegungen auf. Bei der Benutzung von Leuchtstoffröhren aber laufen die Bewegungen gut weiter. Dabei wirken Strahlen unter 600 mμ wie Dunkelheit, während Hellrot die Bewegungen zwar sehr gut weiterlaufen läßt, die Periodenlänge aber etwas größer wird (BÜNNING und LÖRCHER, LÖRCHER, vgl. S. 647).

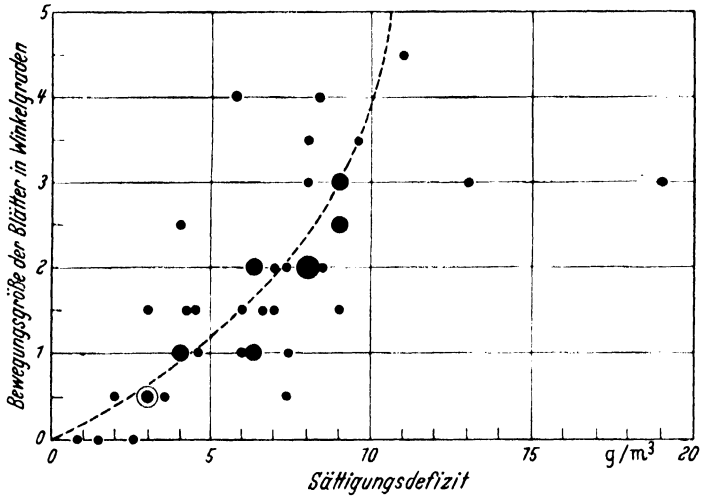


Abb. 29. Beziehung zwischen Luftfeuchtigkeit und Bewegungsgröße bei den Laubblättern von *Nicotiana tabacum*. (Nach SCHIRMACHER.)

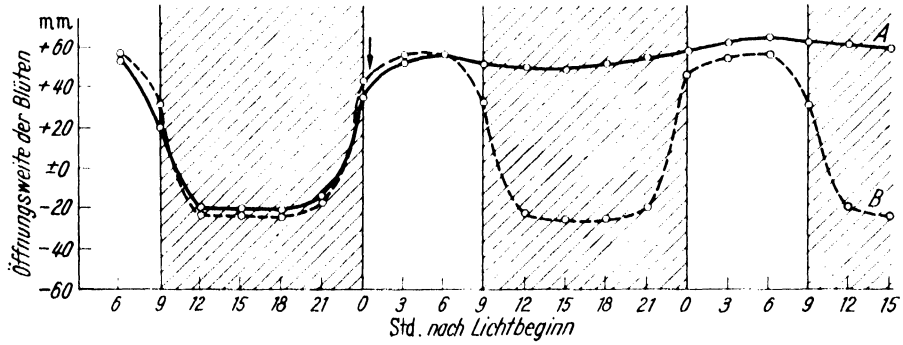


Abb. 30. Verlauf der Blütenbewegungen bei *Kalanchoe blossfeldiana* unter normalen Bedingungen (*B*) und an in Wasser getauchten Blüten (*A*). (Nach ZUR LIPPE.)

d) Feuchtigkeit.

SCHIRMACHER fand für tagesperiodische Wachstumsbewegungen, daß die Reaktionen bei hoher Luftfeuchtigkeit stark reduziert sind oder ganz eingestellt werden. Für *Nicotiana tabacum* ist eine solche Beziehung in Abb. 29 wiedergegeben.

Vergleichbar hiermit ist die Angabe von ZUR LIPPE, daß die Blütenbewegung von *Kalanchoe* unter Wasser stark gehemmt ist (Abb. 30). Jedenfalls also ist die

Bewegung (wohl durch den Wachstumsanteil an ihr) bei völliger Ausschließung der Transpiration nicht ganz unterdrückt. Für die Turgorbewegungen von *Phaseolus*-Gelenken fand WALDE ein uneingeschränktes Fortlaufen in sehr hoher Luftfeuchtigkeit. Aber sogar unter Wasser getauchte Blätter von *Phaseolus* können die Bewegung noch fortführen (BÜNNING 1934).

e) Sauerstoff.

Wird die Sauerstoffkonzentration durch Übertragung in einen luftverdünnten oder einen mit einem anderen Gas (Wasserstoff) gefüllten Raum unter ein bestimmtes Maß erniedrigt, so hören die tagesperiodischen Bewegungen auf (KABSCH, CORRENS, SUESSENGUTH, BÜNNING 1935). *Oxalis* braucht etwa 3,5% der normalen Sauerstoffkonzentration, andere Arten 3—5%. Offenbar ist der Sauerstoff nur für den Übergang in die Nachtstellung notwendig; jedenfalls erfolgt bei Sauerstoffmangel ein Übergang zu extremer Tagstellung (Abb. 31, vgl. DUTROCHET 1837, BÜNNING 1934). Freilich bleibt die Frage offen, ob diese starke Hebung physiologisch wirklich mit einer extremen Tagstellung vergleichbar ist. Nach unveröffentlichten Versuchen besteht ein solcher Zusammenhang: In dem endodiurnalen Kippschwingungssystem (vgl. S. 593) läßt sich die Spannungsphase (welche zur Blattsenkung führt) bei *Phaseolus* durch O_2-Entzug (N-Atmosphäre) anscheinend leichter hemmen als die Entspannungsphase.

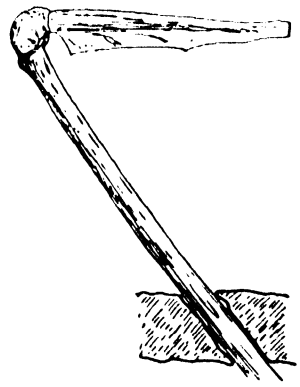


Abb. 31. *Phaseolus multiflorus*. Der Blattstiel wurde in normaler Stellung in einem Kork befestigt, die Spreite zum größten Teil entfernt. Das Blatt wurde vollständig in Wasser getaucht. Es tritt so übernormale Blatthebung ein. (Nach BÜNNING 1934.)

f) Sonstige chemische Faktoren.

In der Literatur liegen manche Angaben über die Wirkung verschiedener chemischer Agentien auf die tagesperiodischen Bewegungen vor. Weitreichende Schlußfolgerungen lassen sich aus diesen Beobachtungen nicht ziehen, weil die Bewegung ein viel zu komplizierter Vorgang ist und nicht leicht erkannt werden kann, ob es sich bei jenen Beeinflussungen um Effekte auf die endogene Tagesrhythmik, auf die Lichtreaktion, Dunkelreaktion oder schließlich nur auf den Bewegungsmechanismus handelt. So begnügen wir uns hier mit einem mehr summarischen Hinweis.

Reichlicher CO_2-Gehalt der Luft bedingt einen Übergang der Blätter in Nachtstellung (KABSCH, SUESSENGUTH). Erinnert sei dazu an die gegenteilige Wirkung von Sauerstoffmangel.

Narkotica wie Chloroform, Äther und Leuchtgas hemmen sowohl die Hebungs- als auch die Senkungsbewegung (SUESSENGUTH; vgl. auch KOSANIN).

Entquellend wirkende Substanzen bedingen einen Übergang in die Nachtstellung (SUESSENGUTH).

In neuerer Zeit wurde die Frage der Beeinflussung der tagesperiodischen Bewegungen durch chemische Faktoren wieder aufgegriffen. Es handelt sich dabei um Untersuchungen, die nicht so sehr vom Interesse an dem eigentlich bewegungsphysiologischen Phänomen ausgehen, sondern um Arbeiten, die das Problem der bei den Bewegungen beteiligten endogenen Tagesrhythmik betreffen. Da aber in dem diesbezüglichen Abschnitt dieses Handbuches über diese Arbeiten nicht mehr berichtet werden konnte, sei hier auf sie eingegangen (BÜNNING 1956, 1957, BÜNNING und SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN).

Atmungsgifte wie 2,4-Dinitrophenol unterdrücken in ausreichend hohen Konzentrationen die Bewegungstätigkeit (Abb. 32a). Die Periodenlänge wird dabei

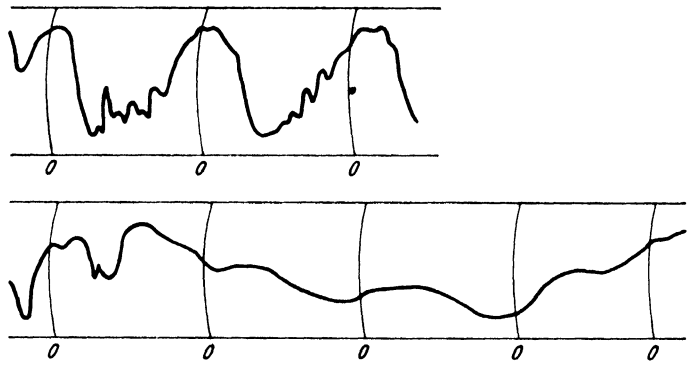


Abb. 32a. *Phaseolus multiflorus*. Tagesperiodische Blattbewegungen im Dauerlicht bei konstanter Temperatur. Die Bewegungen wurden an abgeschnittenen, in Wasser stehenden Blättern registriert. Oben Kontrolle, unten 2,4-Dinitrophenol (0,001%) wurden mit dem Transpirationsstrom geboten. Man erkennt die Verkleinerung der Amplituden und das Fortfallen der Nebenschwingungen. *O* = Mitternacht. (Nach BÜNNING 1956.)

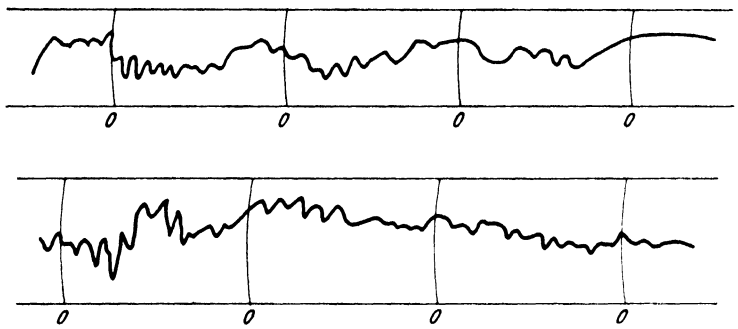


Abb. 32b. Wie Abb. 32a, jedoch unter dem Einfluß von extrem hoher (oben, p_H = 3,2) bzw. extrem niedriger (unten, p_H = 11,2) Wasserstoffionenkonzentration. (Nach BÜNNING 1956.)

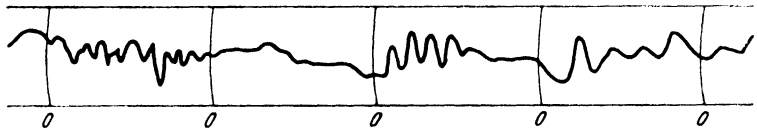


Abb. 32c. Wie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von Colchicin, 0,4%. (Nach BÜNNING 1956.)

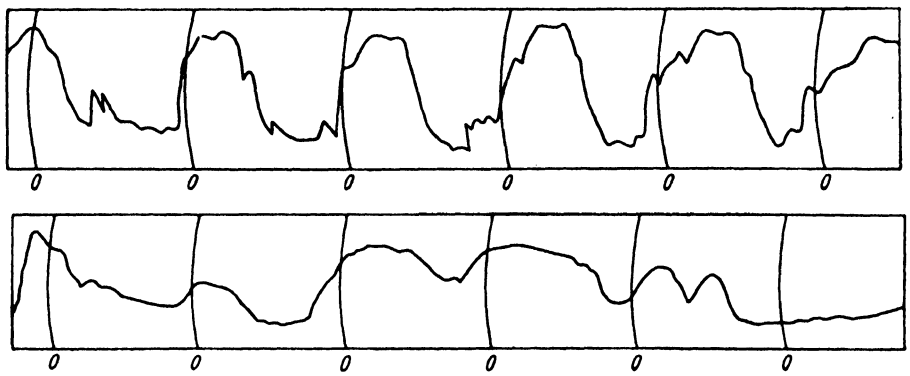


Abb. 32d. Wie Abb. 32a, jedoch unter dem Einfluß von Phenylurethan. a = Kontrolle, b = 0,01% Phenylurethan. (Nach BÜNNING und SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN 1956.)

(unter konstanten Bedingungen) aber nicht beeinflußt (BÜNNING 1956). Ähnlich wirken extreme Wasserstoffionenkonzentrationen (Abb. 32b). Durch Colchicin, Urethan und Chloralhydrat sowie Äther wird (wieder unter konstanten Bedin-

gungen) die Rhythmik selber beeinflußt. Es können starke Störungen der Regelmäßigkeit der Bewegungen und in den Periodenlängen auftreten (Abb. 32c—e).

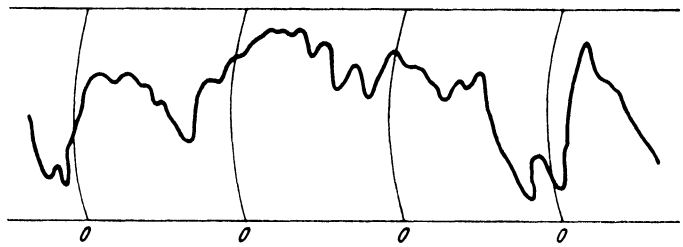


Abb. 32e. Wie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von Äther, 0,4%. (Nach BÜNNING 1956.)

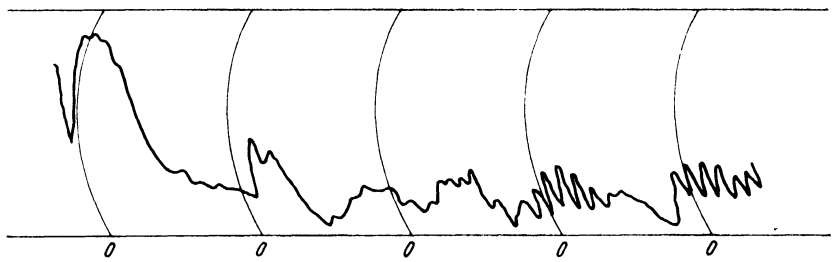


Abb. 32f. Wie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von Gibberellin (0,005%). Starke Blatthebung (Kurvensenkung), Unterdrückung und unregelmäßiger Verlauf der Bewegungen.

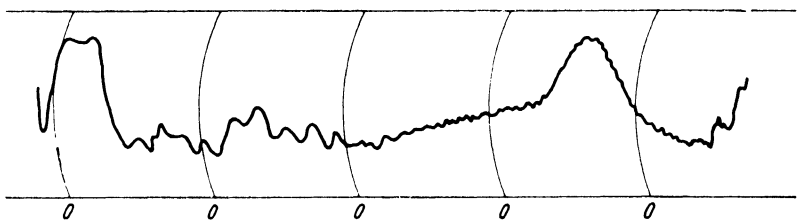


Abb. 32g. Wie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von 0,005% Kinetin.

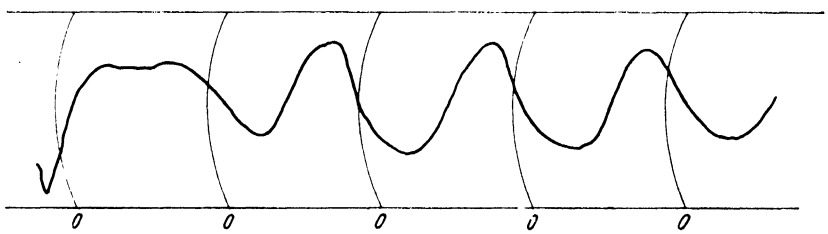


Abb. 32h. Sie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von 0,1 mol $CaCl_2$.

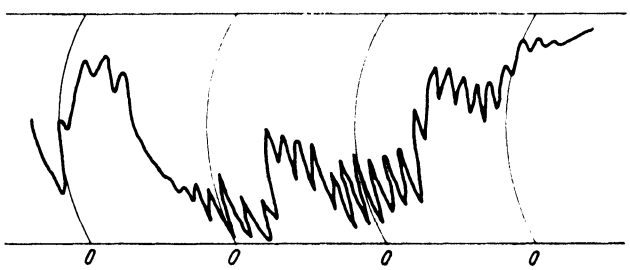


Abb. 32i. Wie Abb. 32a, jedoch unter der Einwirkung von 0,1 mol KNO_3. (Abb. 32f—i Originale.)

Besonders bemerkenswert ist die starke Störung der Bewegungen durch Gibberellin. Die Pflanzen gehen dabei in den Zustand extremer Tagstellung über. Die Bewegungen werden (untersucht an *Phaseolus multiflorus*) unregelmäßig, die

Periodenlängen können verkürzt sein und schließlich tritt vollkommene Starre ein (Abb. 32f). Bei Rücküberführung in Wasser wird diese Starre wieder aufgehoben und es treten dann wieder normale Periodenlängen in Erscheinung. Auch Kinetin übt bestimmte Wirkungen aus, die noch näherer Untersuchung bedürfen (Abb. 32g).

Durch K- und Ca-Ionen treten keine spezifischen Beeinflussungen auf. Bemerkenswert ist höchstens, daß Ca die auf den Bewegungskurven erkennbaren kurzperiodischen autonomen Schwankungen unterdrückt, K sie dagegen sogar begünstigt (Abb. 32h und i). Die knappen Angaben der vorstehenden Zeilen und der Abb. 32f—i beziehen sich auf unveröffentlichte Untersuchungen.

II. Mechanik tagesperiodischer Bewegungen.

1. Rolle von Turgor- und Wachstumsschwankungen.

Die tagesperiodischen Bewegungen von Blattorganen können entweder Turgor- oder Wachstumsbewegungen bzw. eine Kombination beider Bewegungsmöglichkeiten sein.

Um Turgorbewegungen handelt es sich vorzugsweise bei den mit Gelenken ausgestatteten Pflanzen. BATALIN hatte die Auffassung vertreten, daß in allen Fällen Wachstumsvorgänge beteiligt seien. Jedoch zeigte PFEFFER (1875), daß bei den mit Gelenken ausgestatteten Pflanzen Wachstumsvorgänge nur im jungen Blatt mitwirken. Der zunächst von DASSEN betonte Unterschied zwischen Bewegungen bei Blättern mit und ohne Gelenke ist also wirklich auch ein Unterschied im Reaktionsmechanismus.

Ebenso aber wie an Blättern mit Gelenken in jungen Entwicklungszuständen auch antagonistische Wachstumsschwankungen an den Bewegungen beteiligt sind, können an Blättern ohne Gelenke späterhin Turgorschwankungen die Bewegungen fortsetzen. So fand es SCHIRMACHER für *Nicotiana*-Arten. Nur sind die so bedingten Bewegungen relativ schwach, verglichen mit den Wachstumsbewegungen.

Insofern also besteht offenbar trotz des verschiedenen Bewegungsmechanismus eine tiefgreifende Übereinstimmung zwischen den einzelnen Fällen. Nur die Endglieder der Kette von Vorgängen scheinen bei Turgor- und Wachstumsbewegungen verschieden zu sein. Für unsere weitere Betrachtung ist das wichtig, weil wir auf Grund dieser Tatsachen vermuten müssen, daß gleichartige Zellvorgänge im einen Fall zu periodischen Turgorschwankungen, im anderen zu periodischen Wachstumsschwankungen führen.

Im Falle der Wachstumsbewegungen ist der Mechanismus nicht immer auf die stark wachsende Blattbasis beschränkt, sondern die ganze Spreite kann sich beteiligen. Dann ist die tagesperiodische Blattbewegung mit tagesperiodischen epinastischen Einkrümmungen verknüpft (REDEL, BÜNNING 1956).

2. Weiterlaufen der Bewegungsbestrebung bei Verhinderung der Bewegung.

Man hat gelegentlich an die Möglichkeit gedacht, daß eine der Bewegungsphasen gleichsam Ursache für die sich anschließende entgegengesetzte sei, also eine völlige Analogie zu einem Pendel vorläge. Das entspricht aber nicht den Tatsachen, wie sich übrigens auch schon aus den erwähnten Klinostatenversuchen ergibt: Das tagesperiodische Bewegungsbestreben läuft fort, wenn die tatsächliche Ausführung der Bewegungen durch Rotation der Pflanze auf der horizontal stehenden Klinostatenachse verhindert wird (KLEINHOONTE).

Ausführlich aber hat sich PFEFFER (1875, 1907, 1911) mit diesen Fragen beschäftigt. Er zeigte, daß das tagesperiodische Bewegungsbestreben fortdauert, wenn die Ausführung der Bewegungen durch ein Widerlager verhindert wird. Auch den genauen Verlauf dieser Bewegungsbestrebungen hat er über mehrere Tage hinweg registriert und darüber hinaus gezeigt, daß solche Gelenke auf Licht-Dunkel-Wechsel mit analogen Verschiebungen im Bewegungsbestreben reagieren wie die freien mit tatsächlichen Bewegungen.

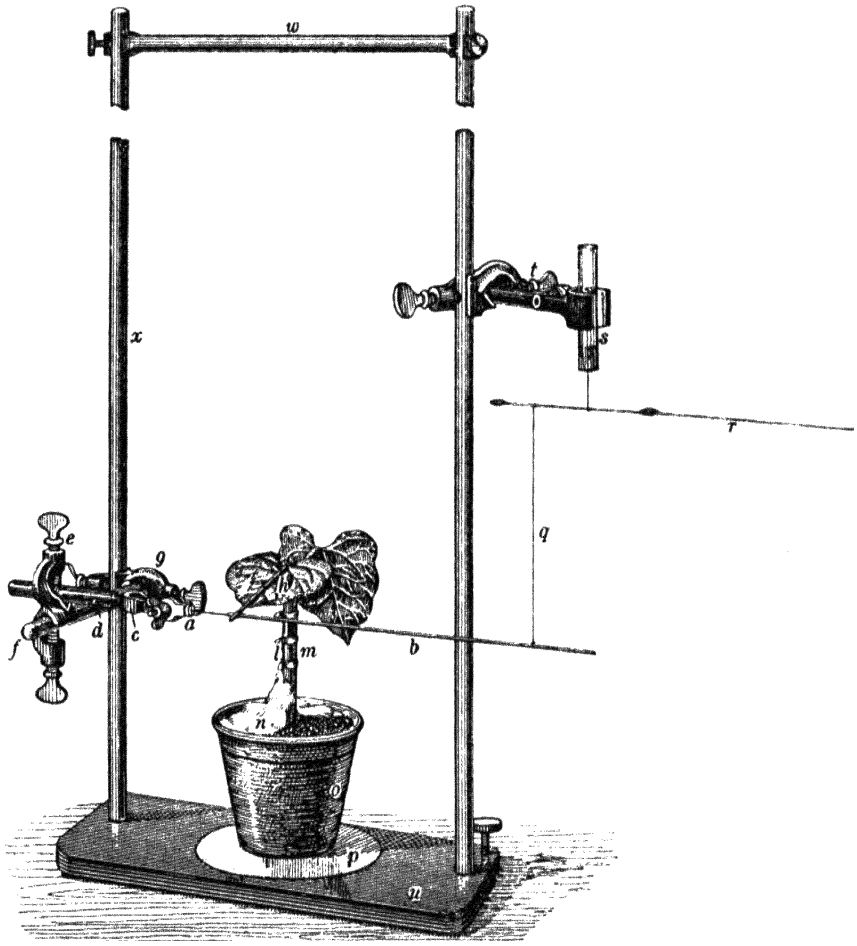


Abb. 33. PFEFFERS Methode zur Registrierung der Druckschwankungen von Blättern, bei denen die Bewegung durch mechanischen Widerstand verhindert ist. Nähere Erklärung im Text. (Nach PFEFFER 1911.)

Bei den älteren Untersuchungen verwendete PFEFFER hierzu ein Hebeldynamometer, späterhin die in Abb. 33 dargestellte Apparatur: Ein dünner elastischer Stahldraht (*a*) ist einerseits in einen Grashalm (*b*) eingekittet, andererseits bei *c* fixiert. Wird das zu untersuchende Blatt der Basis des Grashalms, d. h. in der Nähe des Stahldrahts aufgelegt, so wird dieser angebogen und die Bewegung vergrößert registriert, indem sie über den Faden *q* und den Schreibhebel *r* auf die Registriertrommel übertragen wird.

PFEFFER (1911) hat also aus solchen Versuchen gefolgert, daß sich (bei Turgor- und Wachstumsbewegungen) die zur Bewegung führenden Vorgänge ohne Mitwirkung einer erst durch die Einkrümmung ausgelösten Reaktion abwickeln. Er beobachtete weiterhin auch an den Blattgelenken von *Phaseolus* und *Flemingia*, daß durch eine gewaltsame Einkrümmung keine Gegenreaktion hervorgerufen wird.

3. Die Turgoränderungen.

a) Art der Turgoränderungen.

Auf die entscheidende Rolle der periodischen Turgoränderungen bei den tagesperiodischen Bewegungen der mit Gelenken ausgerüsteten Blätter hat SACHS (1857) hingewiesen. HOFMEISTER (1862) dagegen rechnete stark mit Schwankungen in der Imbibition der Zellwände; er suchte also eine mehr primitive Erklärung für den Bewegungsmechanismus. PFEFFER hat bei seinen Untersuchungen, auch über andere Turgorbewegungen, solche Möglichkeiten noch stark diskutiert, obwohl er sie ablehnte. LEPESCHKIN (1909) konnte zeigen, daß sich die mechanischen Eigenschaften der Zellwände während der Bewegung nicht

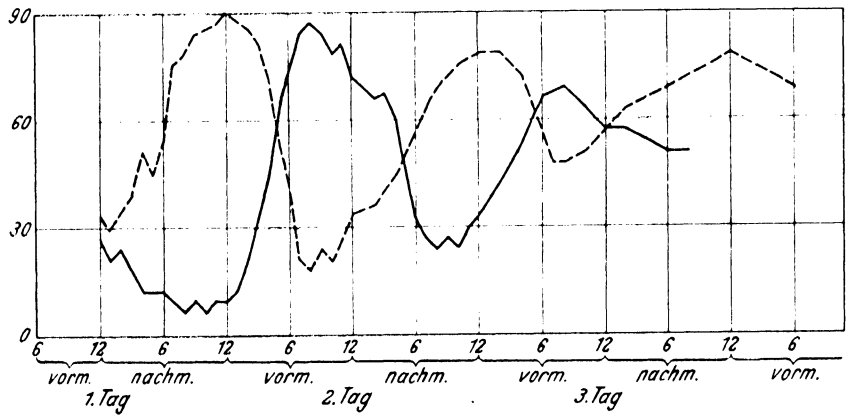


Abb. 34. *Phaseolus vulgaris.* An den zuvor unter normalen Verhältnissen gehaltenen Pflanzen wurde, nachdem sie seit Abend verdunkelt gehalten waren, am anderen Morgen um 6 Uhr eine Hälfte des Gelenks eines einfachen Blattes entfernt und die Pflanze weiterhin vollkommen dunkel gehalten. Bei Kurve 1 wurde die obere Gelenkhälfte entfernt und um 12 Uhr mittags die Beobachtung des Bewegungsverlaufs begonnen. Bei Kurve 2 wurde die untere Gelenkhälfte entfernt. (Nach PFEFFER 1875.)

ändern, die Hofmeistersche Vorstellung also abzulehnen ist. LEPESCHKIN kam zu diesem Ergebnis durch Messung der Dehnbarkeit der Gewebe nach Plasmolysierung.

Obwohl es somit lange gesichert ist, daß die tagesperiodischen Bewegungen bei Blattgelenken auf Turgoränderungen beruhen, ist doch die Art dieser Turgoränderungen umstritten. SACHS machte die nächstliegende Annahme, daß es sich um Turgoränderungen handelt, die in den beiden Gelenkhältften antagonistisch verlaufen. PFEFFER (1875) kam für die in konstanter Dunkelheit ausgeführten Bewegungen zu dem gleichen Ergebnis. Zur Begründung beschrieb er Versuche mit Pflanzen, bei denen entweder die obere oder die untere Gelenkhälfte entfernt worden war. Die verbliebenen Gelenkhälften ergaben tatsächlich die erwarteten antagonistischen Schwellungen (Abb. 34). PFEFFER machte dabei einen wesentlichen Unterschied zwischen den in konstanten Bedingungen ablaufenden tagesperiodischen Bewegungen und den durch Licht und Dunkelheit bedingten Reaktionen. Für diese letztgenannten „paratonischen" Reaktionen kam er im Gegenteil zu dem Ergebnis, daß die Reaktion beider Gelenkhälften gleichsinnig, aber ungleich schnell und ungleich stark seien. Wir würden jetzt sagen, daß PFEFFER wenigstens in seinen älteren Veröffentlichungen die tagesperiodischen Bewegungen noch zu stark als direkte Wirkungen von Licht und Dunkelheit betrachtet hat. Ohne diese Einstellung würde er den Bewegungstyp mit gleichsinnigen Veränderungen in beiden Gelenkhälften nicht zu den Phänomenen der tagesperiodischen Bewegungen, sondern zu denen der rein photonastischen Reaktionen gerechnet haben. So aber betrachtete er es als wesentlich für den Mechanismus der tagesperiodischen Bewegung, daß etwa *Phaseolus vulgaris,*

Desmodium gyrans, *Trifolium incarnatum* und *Oxalis acetosella* in jeder Gelenkhälfte auf Verdunkelung Zunahme, auf Erhellung Abnahme der Expansionskraft zeigen. Entsprechend hatte übrigens auch schon DASSEN bei *Robinia* nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte am Abend Hebung an Stelle der normalen Senkung der Blättchen festgestellt.

SCHWENDENER, SCHILLING sowie JOST (1898) berichteten über ähnliche Versuche. Auf die sich teilweise widersprechenden Resultate soll hier nicht näher eingegangen werden. Erwähnt sei nur, daß JOST bei *Desmodium* eine Fortsetzung der tagesperiodischen Bewegungen im normalen Sinne fand, einerlei, ob die obere oder die untere Gelenkhälfte entfernt worden war. „Die beiden antagonistischen Seiten reagieren also nicht, wie PFEFFER fand, gleichsinnig, sondern ungleichsinnig auf die Veränderungen im Außenmedium." JOST kommt somit ausdrücklich zu dem Ergebnis, daß die periodischen Bewegungen durch ungleichsinnige Reaktion der beiden Gelenkhälften entstehen. So würde also für die tagesperiodischen Bewegungen immer gelten, was PFEFFER zunächst nur für die unter konstanten Bedingungen ablaufenden „Nachwirkungsbewegungen" gelten lassen wollte.

Jetzt würden wir sagen, daß PFEFFER eben nur beim Studium der „Nachwirkungsbewegungen" das Problem der Mechanik der *tagesperiodischen* Bewegungen klar erfaßt hatte. In den anderen Fällen spielen immer *direkte photonastische* Reaktionen hinein. Diese letzteren hatte PFEFFER ursprünglich mit den tagesperiodischen Bewegungen identifiziert, während er in den „Nachwirkungsbewegungen" nur ein Sekundärphänomen sah. Auch beim tatsächlichen Einwirken eines tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsels kann natürlich die Mechanik der eigentlichen tagesperiodischen Bewegungen mehr, die der photonastischen Reaktionen weniger in den Vordergrund treten, so daß im einen Fall (wie bei den Versuchen PFEFFERs) der Reaktionstyp der Photonastie, im anderen (wie bei den Versuchen JOSTs) die der eigentlichen tagesperiodischen Bewegungen deutlich wird.

Eine erhebliche Rolle bei diesen Diskussionen spielte immer die Ermittlung von Änderungen in der Biegungsfestigkeit der Gelenke. Gefunden wurde eine abendliche Zunahme der Biegungsfestigkeit, also eine allgemeine Turgorsteigerung. PFEFFER hatte gefunden, daß die Biegungselastizität beim Übergang in die Nachtstellung zunimmt, bei der auch im Dunkeln erfolgenden Rückbewegung dann aber sinkt. Daraus wurde geschlossen (wie PFEFFER seine ältere Ansicht 1911 kennzeichnete), „daß beim Übergang in die Nachtstellung die Expansionsenergie zunächst allein oder doch vorwiegend in der konvex werdenden Hälfte ansteigt, dann weiterhin in dieser bis zu einem gewissen Grad zurückgeht, während sie zugleich in der anderen Hälfte zunimmt, um dann endlich im Tageslicht in beiden Hälften zu sinken." Eben das würde ja für eine gleichsinnige Reaktion in beiden Gelenkhälften sprechen. Und JOST mußte, um diesen Befund über die Biegungsfestigkeit mit der Tatsache antagonistischer Turgorschwankungen zu vereinbaren, schließen, „wenn die Turgorabnahme der Gelenkunterseite (z. B. bei der Bohne) relativ schwach, die gleichzeitige Turgorzunahme der Oberseite relativ stark ist, dann hat die Biegungsfestigkeit zugenommen, obwohl die beiden Gelenkhälften ungleichsinnig auf die Verdunklung reagierten". Die Annahme einer abendlichen Erhöhung der Biegungsfestigkeit, mit der PFEFFER zunächst allgemein rechnete, wurde aber späterhin aufgegeben. Zum Beispiel leugnete SCHWENDENER diese Allgemeinheit, und PFEFFER selber kam 1911 schon zu folgenden Formulierungen: „Beim Übergang in die Nachtstellung nimmt die Expansionsenergie zunächst in der konvex werdenden Gelenkhälfte, späterhin aber auch in der konkav gewordenen Hälfte zu. Hierdurch, in Verbindung mit einem Rückgang der Spannungsintensität in der antagonistischen Gelenkhälfte kommt der

auch im Dunkeln sich vollziehende Rückgang der Bewegungen zustande, bei dem sich die Biegungsfestigkeit nicht ändert, während sie beim Übergang in die Nachtstellung abnimmt (die Elastizität also zunimmt). Durch die Wirkung der Tagesbeleuchtung wird aber eine Zunahme der Biegungsfähigkeit erzielt. Mit diesen Schlußfolgerungen konnte das Verhalten, wenigstens der in einer bestimmten Weise einseitig operierten Gelenke, in Einklang gebracht werden .... Dagegen trat während der Ausführung der autonomen Bewegungen keine merkliche Veränderung der Biegungsfähigkeit ein und hieraus wurde geschlossen, daß diese Bewegungen durch eine entgegengesetzt gerichtete Veränderung der Expansionsenergie in den antagonistischen Gelenkhälften erzielt werden." Weiterhin schreibt PFEFFER dann: „Wohl aber ist ... die hauptsächliche Basis für meine früheren Schlußfolgerungen verschoben, wenn die Ausführung der Schlafbewegungen auch ohne die Variation der Biegungsfähigkeit möglich ist. Letzteres habe ich nun tatsächlich bei den Primärblättern von *Phaseolus vitellinus* in einer Anzahl neuerdings angestellter Versuche beobachtet." Es ist kennzeichnend, daß PFEFFER diese Beobachtung bei Pflanzen machte, die nur mäßig helles Licht (im Wechsel mit Dunkelheit) erhielten. „Unter diesen Umständen, und ebenso beim Verdunkeln während der Tageszeit, wurde gewöhnlich keine merkliche oder doch nur eine mäßige Veränderung der Biegungsfähigkeit beobachtet .... Wenn aber eine Ausführung der Schlafbewegungen ohne eine Veränderung der Biegungsfähigkeit möglich ist, so folgt, daß das Auftreten einer solchen Veränderung entweder durch spezifische oder individuelle Differenzierungen oder durch andere Verhältnisse ... herbeigeführt sein muß. Sollte das richtig sein, so würden also die Schlafbewegungen, analog wie die autonomen Bewegungen, durch entgegengesetzt gerichtete Veränderungen der Expansionsbestrebungen in den antagonistischen Gelenkhälften zustande kommen können." Aus diesen Feststellungen geht deutlich hervor, daß die älteren Angaben PFEFFERS über tagesperiodische Änderungen der Biegungsfestigkeit durch die Beteiligung direkter Licht- und Dunkelwirkungen bedingt sind. Je weniger diese Komponenten beteiligt sind, um so klarer ergibt sich eine Konstanz der Biegungsfähigkeit im Laufe des Tages, d. h. also um so klarer wird der vollständige Antagonismus im Verlauf des Expansionsbestrebens der beiden Gelenkhälften.

Auf die weiteren älteren Darstellungen zu diesen Fragen (etwa in den Arbeiten von PANTANELLI, SCHWENDENER, WIEDERSHEIM und LEPESCHKIN) brauchen wir hier nicht näher einzugehen. Die Widersprüche in diesen Arbeiten erklären sich zum großen Teil daraus, daß, ähnlich wie in den älteren Arbeiten PFEFFERS, die Mannigfaltigkeit der Phänomene noch nicht genügend berücksichtigt worden war.

Um zu der Frage zu kommen, ob die Turgoränderungen bei den tagesperiodischen Bewegungen antagonistisch oder unter Umständen auch gleichsinnig verlaufen, müssen wir ein Ergebnis der weiteren Analyse der tagesperiodischen Bewegungen vorwegnehmen: Die tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne sind durch den Licht-Dunkel-Wechsel regulierte autonome Bewegungen. *Diese* Bewegungen verlaufen mit antagonistischen Turgorschwankungen in den beiden Gelenkhälften. Soweit aber direkte Wirkungen des Übergangs von Licht zu Dunkelheit oder Dunkelheit zu Licht beteiligt sind, also photonastische Reaktionen mitwirken, können sehr wohl auch gleichsinnige Veränderungen des Turgors in den Gelenkhälften ablaufen. Diese direkten Wirkungen sind natürlich um so weniger beteiligt, je mehr entsprechend der Versuchsanordnung die autonomen Bewegungen im Vordergrund stehen können. Darum konnte PFEFFER den Antagonismus nur bei den „Nachschwingungen" oder bei den in schwachem Licht stehenden Pflanzen feststellen.

Das Problem ist in der neueren Literatur noch einmal in einem anderen Zusammenhang wieder aufgetaucht. In Verbindung mit der später zu besprechenden Frage einer wuchsstoffbedingten Regulierung der Turgorschwankungen unterwarfen v. GUTTENBERG und KRÖPELIN *Phaseolus*-Gelenke *(Phaseolus coccineus)* einer Heißwasserbehandlung und zwar entweder in der Tagstellung oder in der Nachtstellung. In beiden Fällen trat eine Krümmung nach oben ein. Das würde den oben entwickelten Anschauungen und auch früher von BÜNNING (1934) mitgeteilten Ergebnissen widersprechen. BRAUNER und ARSLAN haben die Frage an *Phaseolus multiflorus* sorgfältig geprüft. In Abb. 35 ist gezeigt, wie die durch den Spannungsausgleich bedingten Krümmungen während des Absterbens zu verschiedenen Tageszeiten verlaufen. Man sieht, daß während der Tagesstellung eine Aufhebung der Turgeszenz zur Senkung, während der Nacht aber zur Hebung führt. Die Entspannungskrümmungen verlaufen also spiegelbildlich zu den tagesperiodischen Bewegungen. In den Übergangszeiten (5 Uhr und 16,30 Uhr) sind die Spannungen in beiden Gelenkhälften gleich. Daraus folgern BRAUNER und ARSLAN mit Recht, daß beide Flanken im Bewegungsmechanismus aktiv sind und sie abwechselnd an- und abschwellen müssen.

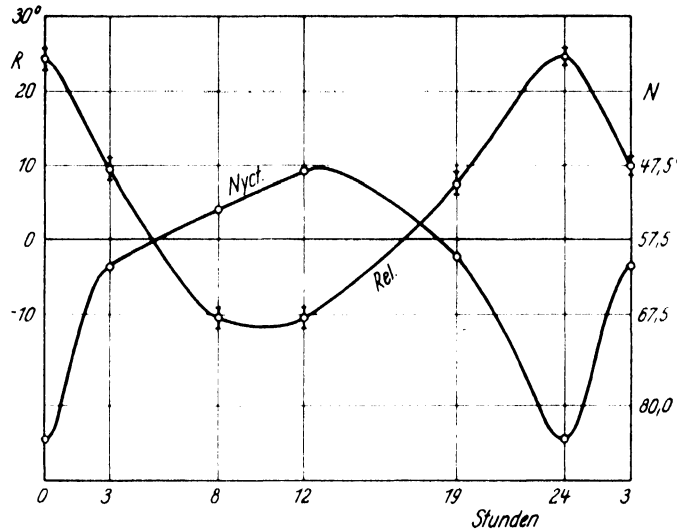


Abb. 35. Nyktinastische (*Nyct.*) Bewegung und Ausgleichsbewegung (*Rel.*) bei Beseitigung der Turgescenz von *Phaseolus multiflorus*. Zu den Werten sind bei der zweitgenannten Kurve die Standardabweichungen angegeben. Ordinate: *N* Winkel der Blattlage. *R* Winkeländerung bei der Turgoraufhebung. Abszisse: Tageszeit. (Nach BRAUNER und ARSLAN.)

Auch eine kurze Mitteilung von ASPREY und PALMER demonstriert die Notwendigkeit antagonistischer Turgorschwankungen bei den Bewegungen. In der ausführlichen Veröffentlichung (die mir während der Korrektur dieser Zusammenfassung im Manuskript zur Verfügung stand) wird an *Samanea saman* gezeigt: Die zur Bewegung notwendigen Turgorschwankungen können auch von den isolierten Gelenkhälften durchgeführt werden. Die Hälften reagieren auch auf Lichtreize antagonistisch. Trotzdem ist möglicherweise für die Entstehung der normalen Bewegungen ein Zusammenwirken beider Hälften insofern gegeben, als die sich jeweils kontrahierende Gelenkhälfte (unter dem Zwang der sich ausdehnenden anderen) als Reservoir für Wasser oder anderes Material dient und dadurch das Ausmaß der Bewegungen gesteigert wird.

b) Stärke der Volumenschwankungen.

DE GROOT sowie DE GROOT und THOMAS haben Berechnungen über die Stärke der Volumenschwankungen an *Phaseolus*-Gelenken mitgeteilt. Ihnen dienten dazu Schattenbilder der extremen Blattstellungen (Abb. 36), aus denen folgt, daß die Oberseite während der Blattsenkung um etwa 50% an Volumen zunimmt, die Unterseite um den gleichen Betrag an Volumen verliert. Vorausgesetzt ist bei diesen Berechnungen, daß die Dimensionsänderungen in den anderen Richtungen nicht stark sind.

Mosebach wies aber darauf hin, daß wegen der „Ziehharmonika-Struktur" des Bewegungsgewebes schon bei einer mäßigen Volumenänderung eine starke Gestaltänderung und damit eine große axiale Längenzu oder -abnahme erfolgen



Abb. 36a u. b. *Phaseolus multiflorus.* Schattenrisse von den Gelenken, a in der Phase der Blatthebung, b in der Phase der Blattsenkung. (Nach de Groot.)

kann. Die Längenänderungen ergeben sich aus Abb. 37. Immerhin dürfte auch nach Mosebach und nach Bünning (1934) die Volumenschwankung etwa die von De Groot angenommene Größe erreichen. Hier seien abschließend die von

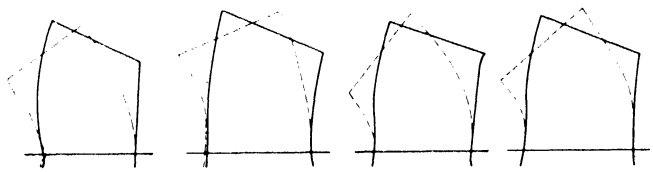


Abb. 37. 4 Laminargelenke von *Phaseolus*-Primärblättern in Seitenansicht. Die vertikale Bezugsgrade entspricht der Grenze zwischen Gelenk und Blattstiel. Ausgezogene Linien: 12 Uhr. Punktierte Linien: 24 Uhr. (Nach Mosebach.)

De Groot angenommenen Werte für das Verhältnis der Volumina im „Normalzustand" (V_n) und bei Grenzplasmolyse (V_g) für *Phaseolus vulgaris* genannt:

Tabelle 1. *Relative Volumina der Ober- und Unterseite des Gelenks von Phaseolus vulgaris im Tagesgang.* (Nach De Groot. Die Zahlen bedeuten das Verhältnis $V_n : V_g$.)

Oberseite		Unterseite	
12 Uhr	24 Uhr	12 Uhr	24 Uhr
1,1	1,8	1,5	1,0

c) Mögliche Ursachen der Volumenschwankungen.

Zur Erklärung der Volumenschwankungen könnte man mit folgenden Faktoren rechnen, die tatsächlich auch alle diskutiert worden sind: Änderung in der osmotischen Konzentration des Zellsaftes, Änderung der Quellbarkeit von Zellinhaltsbestandteilen, Änderung des Semipermeabilitätsgrades, Änderung der Wasserpermeabilität.

Eine Änderung der Wandbeschaffenheit wurde in neuerer Zeit nicht mehr diskutiert. Wir können sie auch schon darum ausschließen, weil ja tatsächlich Änderungen des *Spannungszustandes* vorliegen.

Für die abnehmende Turgescenz könnte verantwortlich sein:

a) Partieller Verlust der Semipermeabilität (in Analogie zum Mechanismus seismonastischer Bewegungen).

b) Abnahme der Inhaltssaugkraft (Änderung des osmotischen Wertes oder der Quellbarkeit).

c) Erschwerte Wassereinströmung durch Erniedrigung der Wasserpermeabilität bei unveränderter Transpiration.

Für die zunehmende Turgescenz könnten entgegengesetzte Veränderungen verantwortlich sein.

Die über diese möglichen Komponenten bekannten Tatsachen sollen hier zunächst zusammengestellt werden.

d) Änderung der osmotischen Werte.

Hilburg (1881) fand keine merklichen Differenzen in den osmotischen Werten bei Grenzplasmolyse zwischen Tag- und Nachtstellung. Kerstan (1909), Zimmermann (1929) und Weidlich (1930) jedoch fanden ansehnliche Schwankungen dieser Werte. Dem Übergang in die Nachtstellung (Blattsenkung) entspricht bei *Phaseolus* nach jenen Autoren eine Zunahme der O_g-Werte (osmotische Werte bei Grenzplasmolyse) auf der Gelenk-Oberseite und eine Abnahme dieser Werte auf der Unterseite. Beim Übergang in die Tagstellung zeigten sich die entgegengesetzten Änderungen der O_g-Werte. Daher kommt Zimmermann ebenso wie Weidlich zur Auffassung, daß wechselnde Schwellen und Abschwellen der Zelle beruhe auf der Zunahme bzw. Abnahme der O_g-Werte.

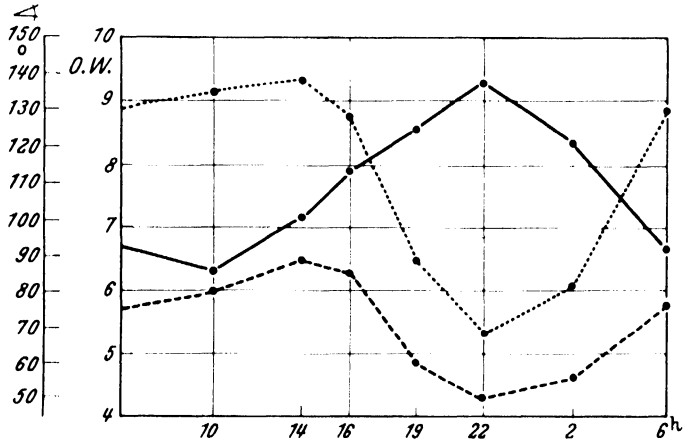


Abb. 38. *Phaseolus multiflorus.* Blattbewegungen und osmotische Werte im Verlauf eines Tages. Punktierte Kurve: Winkelgröße Blattstiel/Blattfläche (hierzu Ordinatenskala links). Ausgezogene Kurve: Osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse der Oberseite. Gestrichelte Kurve: Osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse der Unterseite. Jeder Wert entspricht dem Durchschnitt von Messungen an 10 Gelenken. (Nach Zimmermann 1929.)

Das Ausmaß der gefundenen Schwankungen ergibt sich aus Abb. 38.

Nach diesen Ergebnissen kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß die Absolutmenge der osmotisch wirksamen Substanz tagesperiodisch schwankt. Eine weitere Frage ist es nun, ob auch die osmotische Konzentration sich ändert. Es muß ja berücksichtigt werden, daß sich die größere Menge osmotisch wirksamen Materials jeweils in der angeschwollenen Gelenkhälfte befindet, die geringere in der kontrahierten. Mit dieser Frage hat sich Mosebach befaßt. Er bestimmte in Preßsäften kryoskopisch die osmotischen Werte. Dabei erhielt er folgende Werte (Tabelle 2).

Tabelle 2. *Kryoskopisch bestimmte osmotische Werte in den Gelenken von Phaseolus vulgaris.*

Gelenkteil	12 Uhr	24 Uhr
Oberseite . .	7,94	7,86
Mittelstück .	8,78	8,73
Unterseite . .	9,37	9,40

Tabelle 3. *O_n- und O_g-Werte in den Primärblattgelenken von Phaseolus vulgaris.*

(O_n = osmotischer Wert im Normalzustand, O_g = osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse, V_n = Volumen im Normalzustand, V_g = Volumen bei Grenzplasmolyse.)

	Oberseite		Unterseite	
	12 Uhr	24 Uhr	12 Uhr	24 Uhr
O_n . . .	7,9 Atm.	7,9 Atm.	9,4 Atm.	9,4 Atm.
$V_n : V_g$ . .	1,1	1,8	1,5	1,0
O_g . . .	8,7 Atm.	12,2 Atm.	14,1 Atm.	9,4 Atm.

Die mit den weniger exakten plasmolytischen Methoden gefundenen Differenzen der O_g-Werte sind hiermit durchaus vereinbar. Mosebach selber kommt zu dem in Tabelle 3 wiedergegebenen Ergebnis.

Während also die Absolutmenge osmotisch wirksamen Materials starken Schwankungen unterworfen ist, bleibt die Konzentration unverändert. Die Schwankungen des osmotisch wirksamen Materials sind somit anscheinend nur Ausdruck osmoregulatorischer Vorgänge (ohne die freilich das *Ausmaß* der Bewegungen geringer bleiben würde).

Bei den Änderungen der Absolutmengen osmotisch wirksamer Substanz wird man in erster Linie an Stärke- und Zuckerumwandlungen denken. Zuletzt hat DE GROOT Untersuchungen im Sinne einer solchen Hypothese an *Phaseolus multiflorus* durchgeführt. Er rechnete mit einem verschiebbaren Gleichgewicht aus Zuckerverbrauch durch Atmung und Neulieferung von Zucker durch die Amylaseaktivität. Diese Neubildung sei durch periodische Schwankungen der Amylaseaktivität, diese Aktivität wiederum durch Schwankungen der Acidität inkonstant. DE GROOTS Versuche gaben tatsächlich Anhaltspunkte für solche Schwankungen. Jedoch brauchen wir diesen Weg nicht weiter zu verfolgen, da die Versuche MOSEBACHS eindeutig in eine andere Richtung verweisen. Reduzierender Zucker hat nach ihm nur einen sehr geringen Anteil am osmotischen Grenzwert, gelöste Disaccharide sind in noch geringerer Menge vorhanden. An den osmotischen Werten von etwa 8—9 Atm. sind die Zucker (bei *Phaseolus multiflorus*) wie folgt beteiligt (vgl. Tabelle 4).

Tabelle 4. *Anteile von Zuckern am osmotischen Wert in den Gelenken von Phaseolus multiflorus.*

	Reduzierende Zucker Atm.	Disaccharide Atm.	Gesamtzucker Atm.
	a) *12 Uhr*		
Bewegungsgewebe der Oberseite	0,14	0,07	0,21
Mittelstück	0,29	0,08	0,37
Bewegungsgewebe der Unterseite	0,22	0,08	0,30
	b) *24 Uhr*		
Bewegungsgewebe der Oberseite	0,18	0,07	0,25
Mittelstück	0,26	0,11	0,37
Bewegungsgewebe der Unterseite	0,22	0,07	0,29

Hiernach sind die Zucker also nur mit etwa 2% am osmotischen Wert beteiligt. Sie sind aber trotzdem interessanterweise an den Schwankungen der osmotischen Werte mitbeteiligt.

MOSEBACH vermutet, daß der Hauptanteil der osmotischen Werte auf organische Säuren oder Salze zurückzuführen ist. Elektrolyte bestreiten 5,5—6 Atm. der genannten Gesamtwerte, also weit mehr als die Hälfte. Bei den periodisch schwankenden osmotisch wirksamen Stoffen handelt es sich also in erster Linie um Elektrolyte.

Es ist nach diesen Resultaten klar, daß Schwankungen in der Menge osmotisch wirksamen Materials nicht Ursache der periodischen Volumenschwankungen sein können. Es handelt sich um Osmoregulationen, die nur die bremsende Wirkung einer Saugkraftabsättigung bei der Wasseraufnahme etwas mildern können. Wie wenig die Änderung der osmotischen Werte zur Erklärung der Bewegungen leisten kann, wird besonders deutlich, wenn wir noch einmal Abb. 38 betrachten: Die Blatthebung beginnt gerade dann, wenn der osmotische Wert auf der Oberseite sein Maximum, auf der Unterseite sein Minimum erreicht hat.

c) Änderung der Saugkräfte.

Faktisch müssen wir die osmotische Theorie noch ungünstiger beurteilen, wenn wir berücksichtigen, daß ja für die Höhe der Saugkraft nicht nur der osmotische

Wert entscheidend ist, sondern die Wandspannung diesem entgegenwirkt. Die Zelle dehnt sich also mit zwar osmoregulatorisch gleichbleibender Zellsaftkonzentration, aber zwangsläufig immer mehr abnehmender Saugkraft aus. Daß sich die Saugkraftveränderungen tatsächlich so wie zu vermuten verhalten, ergibt sich aus Versuchen BÜNNINGS (1934). Werden Blätter von *Phaseolus* in Paraffinöl übertragen, so daß sich die Saugkraftdifferenzen von Ober- und Unterseite ausgleichen können, so treten Bewegungen der in Abb. 39a dargestellten Art ein. Das heißt nachts, wenn das Blatt gesenkt war, erfolgt Hebung, tagsüber, wenn das Blatt gehoben war, Senkung. Unter diesen Bedingungen also, die einen Ausgleich vorhandener Saugkraftdifferenzen ermöglichen, zeigt sich, daß offenbar nachts die Saugkraft der Unterseite, am Tage die der Oberseite höher ist.

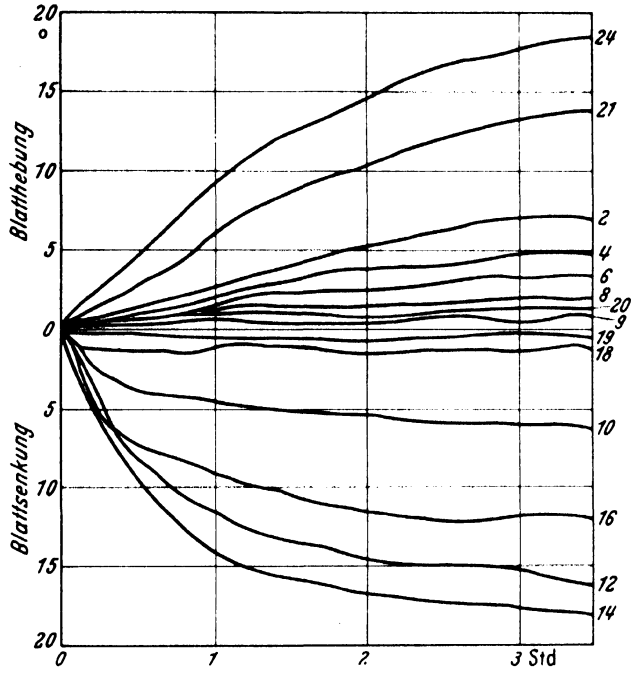


Abb. 39a. *Phaseolus multiflorus*. Blattbewegungen nach Übertragung in Paraffinöl. Abszisse: Zeit nach der Übertragung. Ordinate: Zurückgelegter Weg (Winkel). Jede Kurve stellt einen Mittelwert aus 10 Einzelkurven dar. Die Zahlen rechts von den Kurven sind die Tageszeiten, zu denen der Versuch angesetzt wurde. (Nach BÜNNING 1934.)

Auch wenn nicht ganze Blätter, sondern isolierte Gelenke übertragen werden, zeigt sich

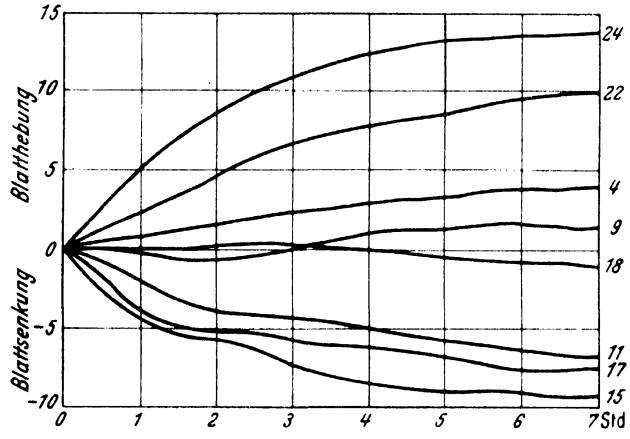


Abb. 39b.

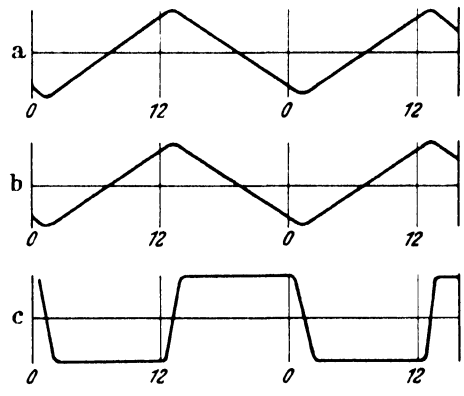


Abb. 40a—c.

Abb. 39b. *Phaseolus multiflorus*. Bewegungen isolierter Gelenke nach Übertragung in Paraffinöl. Sonst wie die vorhergehende Abbildung. (Nach BÜNNING 1934.)

Abb. 40a—c. Schema. a Verlauf der tagesperiodischen Bewegungen. Abszisse: Tageszeit. Positive Ordinate: Blatthebung. Negative Ordinate: Blattsenkung. b Experimentell ermittelte Saugkraftdifferenzen zwischen Ober- und Unterseite. Abszisse: Tageszeit. Positive Ordinate: Die Saugkraft der Oberseite ist größer als die Saugkraft der Unterseite. Negative Ordinate: Die Saugkraft der Unterseite ist größer als die Saugkraft der Oberseite. c Zeigt, wie sich die Saugkraftdifferenzen ändern müßten, wenn sie Ursache der Bewegungsperiodizität wären. (Nach BÜNNING 1934.)

dieses Verhalten (Abb. 39b). Es sind also nicht etwa Wasserverschiebungen im ganzen Blatt verantwortlich, sondern wirklich ein Ausgleich der Saugkraftdifferenz im Gelenk. Die Ergebnisse können etwa mit dem Schema Abb. 40 zusammengefaßt werden. MOSEBACH kam zu ähnlichen Ergebnissen.

Jedenfalls können wir also sagen, daß die Saugkraftperiodizität im Sinne des Saugkraftbegriffs, der solchen Methoden zugrunde liegt, die Turgorperiodizität nicht erklären kann. Es bleiben somit zur Erklärung wohl nur folgende Möglichkeiten: a) Nichtosmotische Komponenten sind an den „Saugkräften" stark beteiligt. b) Permeabilitätsänderungen, und zwar entweder Schwankungen im Semipermeabilitätsgrad oder Schwankungen in der Wasserpermeabilität, greifen ein.

f) Nichtosmotische Komponenten.

Der Anteil nichtosmotischer Kräfte an der Wasserbindung kann bekanntlich recht groß sein, so daß periodische Schwankungen solcher Falktoren sehr wohl an den tagesperiodischen Turgorbewegungen beteiligt sein könnten. Jedoch liegen nicht viele Beobachtungen vor, die hierüber Aufschluß geben.

Zu berücksichtigen waren einmal elektrische Faktoren, andererseits Quellungskräfte. Der elektrische Faktor der Wasseraufnahme und -bindung in

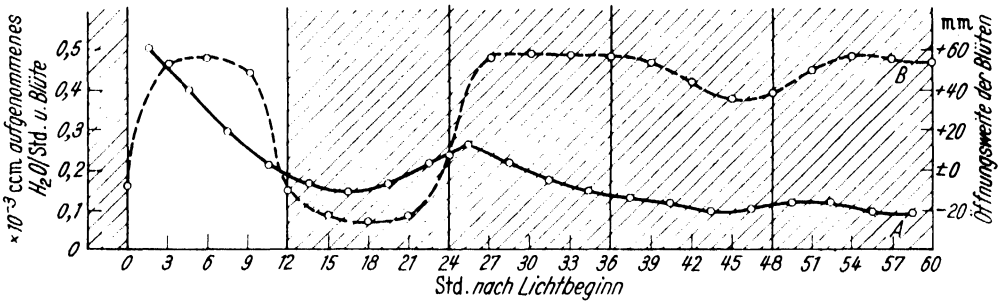


Abb. 41. Kurve *A*: Wasseraufnahme von *Kalanchoe*-Blütenständen in 12:12stündigem Licht-Dunkelwechsel und anschließender Dauerdunkelheit. Kurve *B*: An denselben Blütenständen gemessene Blütenbewegung. Mittelwertskurven aus 4 Versuchen. (Nach ZUR LIPPE.)

Pflanzenzellen ist zwar in der allgemeinen Zellphysiologie oft untersucht worden, über seine mögliche Rolle bei den Turgorbewegungen der Gelenke liegen aber keine Untersuchungen vor. So können wir hier nur noch die mögliche Rolle von Quellungskräften diskutieren.

Auf periodische Schwankungen der Wasserbindungskraft deuten manche Beobachtungen. Insbesondere kann darauf hingewiesen werden, daß ZUR LIPPE bei Blüten von *Kalanchoe blossfeldiana* einen Zusammenhang zwischen den periodischen Öffnungs- und Schließbewegungen sowie einer Periodizität der Wasseraufnahme fand. Das Maximum der Wasseraufnahme fällt mit dem Abschnitt größter Öffnungsgeschwindigkeit zusammen (Abb. 41).

Eine Beteiligung von Quellbarkeitsänderungen kann vermutet werden, weil solche Vorgänge auch bei anderen Turgorbewegungen, namentlich bei den Spaltöffnungsbewegungen, beteiligt sind. Dort sind im Zusammenhang mit den Bewegungen starke Schwankungen in der Quellbarkeit von Zellsaftkolloiden beobachtet worden. Auch darf auf die Ausführungen im Abschnitt über seismonastische Bewegungen hingewiesen werden.

Quellbarkeitsänderungen in Kolloiden, namentlich offenbar in Gerbstoffkolloiden, sind bei den Seismoreaktionen stark beteiligt. Das Vorkommen von Gerbstoffen in den Gelenken der Papilionaceen ist seit den Untersuchungen PFEFFERS (1877) bekannt. Es sei auf die Literaturangaben im Abschnitt über die Seismoreaktionen hingewiesen. In neuerer Zeit hat TORIYAMA die mögliche Rolle von Änderungen in Gerbstoffvacuolen bei tagesperiodischen Bewegungen betont. Im Bewegungsgewebe von *Mimosa pudica* sind die Gerbstoffvacuolen nachts kleiner als tagsüber. Analog fanden TARAO und TORIYAMA in

Gelenken von *Robinia pseudacacia* nachts verringerte Tanninmengen. Wenn man den großen Anteil solcher Gerbstoffvacuolen am Zellvolumen berücksichtigt (Abb. 42), erscheint ihre Bedeutung für Turgorschwankungen durchaus nicht unwahrscheinlich.

Da sich die Quellbarkeit solcher oder anderer Zellsaftkolloide mit den verschiedensten Faktoren leicht beeinflussen läßt, ist ihre Mitwirkung bei den Bewegungen verständlich. Und es ist ebenfalls verständlich, daß eine solche Ursache

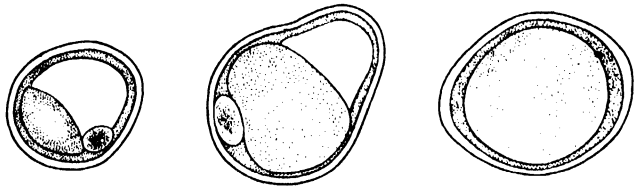


Abb. 42. Entwicklung der Gerbstoffvacuole im Bewegungsgewebe von *Robinia pseudacacia*. (Nach TORIYAMA.)

mit den vorhergenannten Methoden zur Messung von Saugkräften usw. nicht erfaßt werden konnte. Wir wissen, daß derartige Kolloide ihre Quellbarkeit schon im Plasmolyseversuch sehr schnell modifizieren können.

g) Beteiligung von Permeabilitätsänderungen.

Mit einer periodischen Änderung des Semipermeabilitätsgrades als Ursache der Turgorperiodizität rechnete LEPESCHKIN (1908, 1909). Bei erhöhter Permeabilität für gelöste Stoffe soll eine geförderte Abscheidung von Stoffen aus der Zelle stattfinden und dadurch eine Turgorabnahme bedingt werden. Jedoch kann zwar durch eine Verringerung des Semipermeabilitätsgrades, also durch Erhöhung der Permeabilität für gelöste Stoffe, eine geförderte Exosmose eintreten, unverständlich bleibt dabei aber, wie durch Wiederherstellung voller Semipermeabilität die osmotische Konzentration des Zellsaftes wieder ansteigen kann. Allerdings könnte man an osmoregulatorische Vorgängen denken.

Auch MOSEBACH rechnete wenigstens für die abendliche Blattsenkung mit einer Beteiligung gesteigerter Exosmose. Die dadurch bedingte Turgorabnahme der Unterseite bedeutet natürlich, durch Fortfall der Spannung, eine Saugkrafterhöhung der Oberseite, so daß deren gesteigerte Wasseraufnahme erklärt werden könnte. Das müßte dann zunächst zu einer Verdünnung des Zellsaftes in der Oberseite führen, bis die erwähnte Osmoregulation tätig wird. Bei Wiederherstellung der Semipermeabilität der Unterseite könnte diese der Oberseite Wasser entziehen, weil sie einen höheren osmotischen Druck entfalten kann als die Oberseite (vgl. die Zahlen S. 607).

Nun liegen zwar experimentelle Hinweise für das Vorkommen des Semipermeabilitätsverlustes vor, jedoch beziehen sich diese Angaben vor allem auf die lichtinduzierten Bewegungen. Für photonastische Bewegungen ist tatsächlich die Mitwirkung von Permeabilitätsänderungen und von Änderungen im Grad der Semipermeabilität erwiesen. Für die tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne müssen wir solche Vorstellungen aber als wenigstens noch jetzt kaum experimentell begründet ansehen.

Weiterhin ist mit einer Beteiligung von Änderungen der Wasserpermeabilität (BÜNNING 1934) gerechnet worden. Eine Zelle, die sich mit ihrer Umgebung im statischen Gleichgewicht befindet, kann natürlich durch Änderung ihrer Wasserpermeabilität keine Turgoränderung erfahren. Anders ist es aber bei der Berücksichtigung des normalerweise gegebenen dynamischen Gleichgewichts. Die Wasserpermeabilität hat einen verschieden großen Anteil am Gesamtwiderstand für die Aufnahme und Abgabe von Wasser. Normalerweise ist ja im

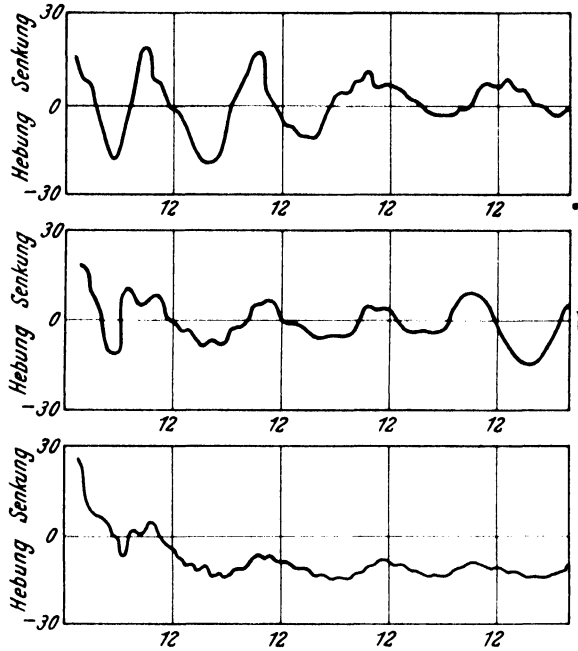


Abb. 43a—c. *Phaseolus multiflorus*. Tagesperiodische Bewegungen etiolierter Pflanzen. a Das Blatt befindet sich an der Pflanze. b Das Blatt wurde von der Pflanze abgetrennt und sein Stiel in ein Gefäß mit Wasser getaucht. c Wie b, aber völlig unter Wasser getaucht. Zahlen unten: Uhrzeit. (Nach BÜNNING 1934).

Bewegungsgewebe der Saugkraftsprung gegen die Gefäßbündel viel kleiner als gegen die Umgebung. Trotzdem erhält sich ein Gleichgewicht, weil auch die Transportwiderstände zwischen Gefäßbündel und Parenchym kleiner sind als zwischen Parenchym und Umgebung. Der erstgenannte Widerstand ist hauptsächlich durch das Plasma bedingt und daher vor allem von der Wasserpermeabilität abhängig. Für den Transportwiderstand zwischen Parenchym und Umgebung kommt aber noch die Cuticula hinzu. Wenn jetzt die Wasserpermeabilität einer Zelle des Bewegungsgewebes geändert wird, so ist damit zwangsläufig der Gesamtwiderstand gegen die Wasseraufnahme aus dem Gefäßbündel sehr erheblich, der Gesamtwiderstand gegen die Abgabe an die umgebende Luft aber nur wenig geändert worden.

Zur Messung der Wasserpermeabilität wurden (BÜNNING 1934) Gelenke von *Phaseolus multiflorus* in Wasser bzw. hypertonische Rohrzuckerlösung übertragen,

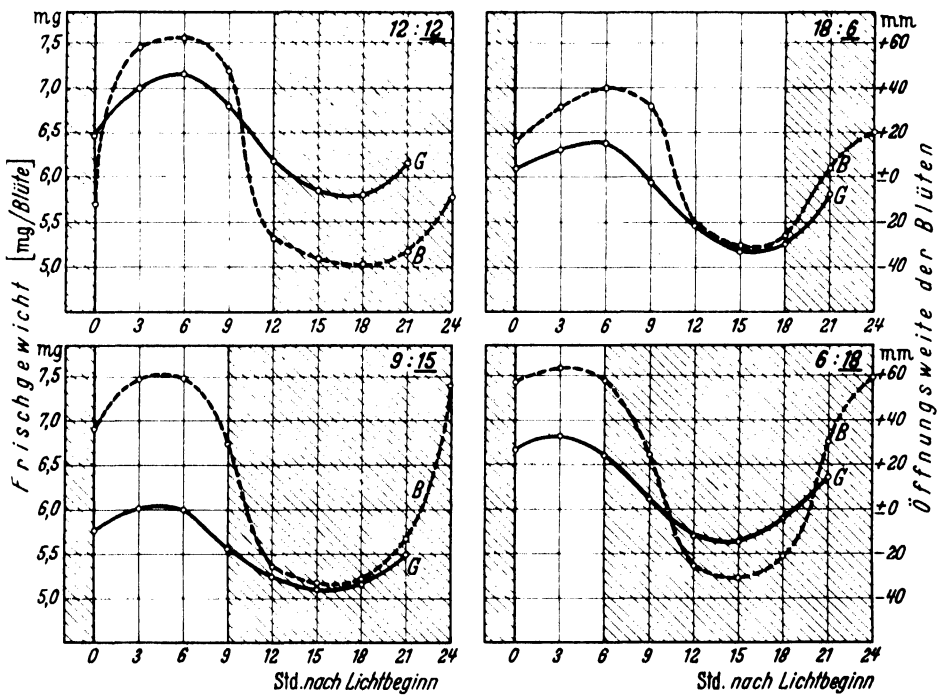


Abb. 44. Frischgewichtsschwankung (*G*) und Bewegung (*B*) von *Kalanchoe*-Blütenblättern. Frischgewicht in Milligramm je Blüte, Öffnungsweiten der Blüten in Millimeter. (Nach BECKER.)

um so die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme bzw. -abgabe zu messen. Es zeigte sich, daß morgens die Permeabilität der Unterseite größer ist als die der

Oberseite, während nachmittags die Verhältnisse umgekehrt liegen. So ließen sich die unterschiedlichen Wasserbewegungen vom Gefäßbündel in die antagonistischen Gelenkhälften verständlich machen. Gegen diese Methode können natürlich auch manche Einwendungen erhoben werden, so daß wir die Frage nicht als endgültig geklärt betrachten können.

Zu beachten ist bei der Beurteilung dieser Versuche weiterhin, daß die Bewegungen auch noch an Blättern fortgesetzt werden, die sich unter Wasser befinden (BÜNNING 1934, Abb. 43). Auch bei den *Kalanchoe*-Blüten fand BECKER diese Fortsetzung unter Wasser (Abb. 44). Von BECKER wurden die unter Wasser fortgesetzten Bewegungen auf deren Wachstumskomponente zurückgeführt, während im übrigen die Bewegungen zur Hauptsache auf Turgorschwankungen beruhen. Die Annahme, daß die im Wasser fortgesetzten Bewegungen auf einer Wachstumskomponente beruhen, ist aber nicht einmal unbedingt nötig, da ja jedenfalls bei *Phaseolus* auch eine Turgorbewegung unter Wasser weiterlaufen kann.

Aus solchen Beobachtungen dürfen wir schließen, daß die Transpiration bzw. deren Regulierung durch periodische Permeabilitätsschwankungen auch bei Turgorbewegungen keine entscheidende Rolle spielt. Eher würden solche Erfahrungen auf eine entscheidende Beteiligung periodischer Schwankungen in der Wasserbindungskraft hinweisen.

h) Hinweis auf die Beziehung zu Wachstumsschwankungen.

Wir erwähnten, daß tagesperiodische Turgor- und Wachstumsmechanismen ineinander übergehen können. Daher würde eine solche Theorie der Mechanik von tagesperiodischen Turgorbewegungen am meisten befriedigen, die zugleich auch Wege zur Erklärung der Wachstumsbewegungen zeigt. Wir wissen jetzt, daß Schwankungen der osmotischen Werte normalerweise nicht Ursache von Wachstumsschwankungen sind. Wir wissen sogar, daß eine Phase starken Wachstums bei Pflanzen nicht mit einer Periode hoher Saugkraft zusammenzufallen pflegt. In Wachstumszonen besteht oft sogar ein Saugkraftminimum. Hingegen ist gefunden worden, daß in solchen Zonen ein Permeabilitätsmaximum gegeben sein kann. Mindestens bestehen in solchen Zonen aber Faktoren, die die Wasseraufnahme begünstigen. Hierin also dürfte wohl das Gemeinsame von Turgor- und Wachstumsbewegungen zu suchen sein. Solange wir nicht genauer wissen, worauf eigentlich die Förderung der Wasseraufnahme bei Steigerung von Wachstumsintensitäten beruht, werden wir auch die Förderung der Wasseraufnahme bei einer Turgorsteigerung nicht ganz verstehen.

4. Wachstumsänderungen.

a) Art der Wachstumsänderungen.

Der Mechanismus der tagesperiodischen Wachstumsbewegungen von Blättern ist dem der tagesperiodischen Turgorbewegungen weitgehend analog. Das heißt, so wie bei den Turgorbewegungen die Turgescenz von Ober- und Unterseite antagonistisch schwankt, schwankt bei den Wachstumsbewegungen die Wachstumsintensität antagonistisch.

Die entscheidende Wachstumsdifferenz kann ihren Sitz bei jungen Blättern in der ganzen Blattspreite haben. Bei älteren Blättern, die nur noch an der Basis wachsen, ist der Wachstumsmechanismus ganz auf die Basis beschränkt.

In manchen Fällen lösen sich tagesperiodisch Phasen starken und völlig fehlenden Wachstums ab. Eben dabei verhalten sich die beiden Seiten dann

antagonistisch; während die eine stark wächst, verlängert sich die andere überhaupt nicht. Zu diesem Typ gehört z. B. *Carica papaya* (YIN, Abb. 45).

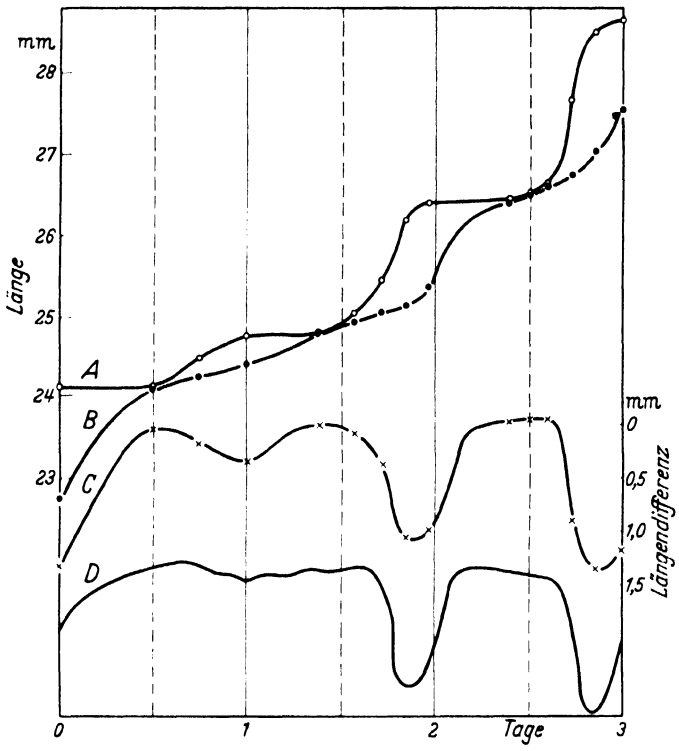


Abb. 45.

Es kommt auch vor, daß sich eine Seite verkürzt, während sich die andere streckt. Das ist dann (wenn nicht schon Turgorschwankungen beteiligt sind) Folge einer komprimierenden Wirkung der sich ausdehnenden Seite; d. h. die Verkürzung ist passiv. So verhält sich nach PFEFFER (1875) z. B. *Impatiens nolitangere*.

Schließlich gibt es aber auch Objekte, bei denen die Wachs-

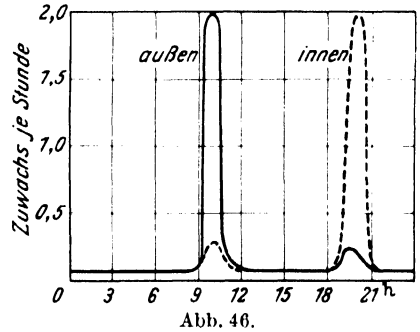


Abb. 46.

Abb. 45. Unterschiedliches Wachstum der beiden Seiten des Blattstiels und tagesperiodische Bewegung des Blattes von *Carica papaya*. Kurve *A*: Aufeinanderfolgende Messungen der Länge der Oberseite des Blattstiels. Kurve *B*: Entsprechend von der Unterseite. Kurve *C*: Längendifferenz der beiden Seiten (*A* und *B*). Kurve *D*: Verlauf der Blattbewegung. Punktierte Ordinaten: Mittag. Ausgezogene Ordinaten: Mitternacht. (Nach YIN.)

Abb. 46. *Nymphaea lotus*. Zuwachs der Kronenblätter in den Basalzonen von Außen- und Innenseite. (Nach BÜNNING 1942.)

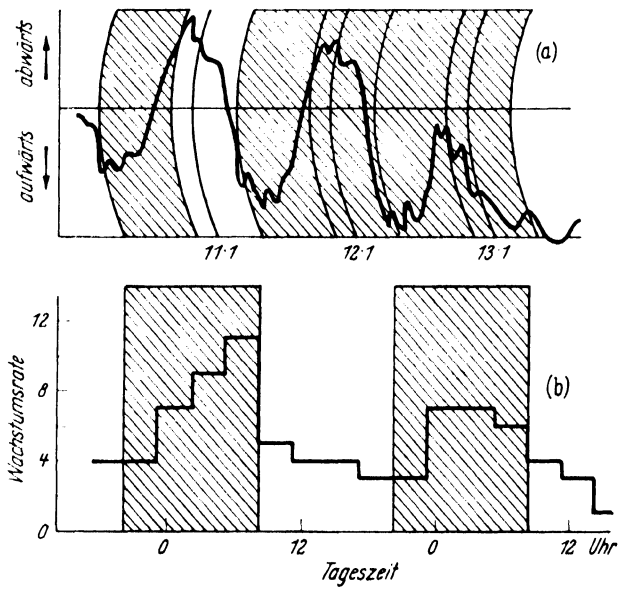
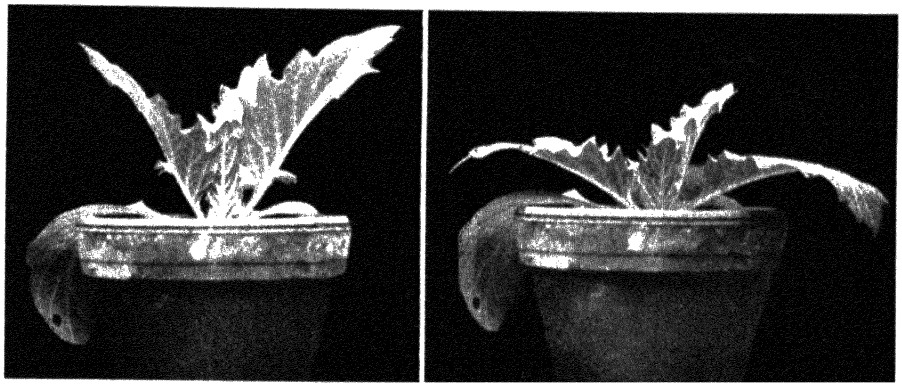


Abb. 47a u. b. a Tagesperiodische Bewegung eines Blattes von *Hyoscyamus niger* in Licht-Dunkelcyclen und andauernder Dunkelheit. b Wachstumsgeschwindigkeit des Blattes in Licht-Dunkelcyclen. (Aus BÜNNING 1956.)

tumsschwankungen in Ober- und Unterseite synchron verlaufen, aber die Wachstumsbeschleunigung bzw. -hemmung in einer der beiden Seiten schwächer ist. Hierher gehören z. B. die Blütenblätter von *Nymphaea lotus* (BÜNNING 1942, Abb. 46). In solchen Fällen erfolgt also das Wachstum des Blattes im ganzen tagesperiodisch. Ein derartiges Verhalten beim Blattwachstum ist recht weitverbreitet (REDEL, BÜNNING 1956). Bei *Hyoscyamus niger* z. B. zeigt sich im normalen Licht-Dunkel-Rhythmus eine Zunahme der Wachstumsintensität während der Dunkelphase, ein Abfall während der Lichtphase (und solche Änderungen setzen sich unter konstanten Bedingungen fort). Die Zunahme des Flächenwachstums ist verknüpft mit einer Abwärts-

bewegung der Blätter, die Abnahme des Flächenwachstums mit einer Aufwärtsbewegung (Abb. 47). Die Zunahme der Intensität des Blattwachstums ist also offensichtlich auf der Oberseite stärker. Daraus erklärt sich, daß die ganze Blattspreite während der Blattsenkung starke Epinastie zeigt (Abb. 48).



a b

Abb. 48a u. b. *Hyoscyamus niger* im normalen Licht-Dunkelwechsel. Um 23 Uhr (a) und 11 Uhr (b). Man sieht die Lageänderung der Blätter sowie gleichzeitig die starke Epinastie am Vormittag. (Aus BÜNNING 1956.)

b) Mögliche Mechanismen für die Änderung der Wachstumsintensität.

Die Frage nach den unmittelbaren Ursachen für die Wachstumssteigerung oder Wachstumsverzögerung ist ebenso schwierig zu beantworten wie die Frage nach den analogen Turgoränderungen. Die Schwierigkeit beruht natürlich darauf, daß wir überhaupt noch kein abgerundetes Bild von der Wachstumsmechanik bei Pflanzen haben. Zwar kennen wir einiges über die das Streckungswachstum steuernden Faktoren, also die Auxine; aber welches eigentlich der Wachstumsmechanismus ist, in den diese Faktoren eingreifen, konnte noch nicht aufgeklärt werden. Ebensowenig ist geklärt, ob es nicht Komponenten dieses Mechanismus gibt, die mit der Auxinwirkung nichts zu tun haben.

Man wird wohl bei den tagesperiodischen Wachstumsbewegungen entweder mit Änderungen in der Zellwandbeschaffenheit (Dehnbarkeit) oder mit Permeabilitätsänderungen rechnen müssen. Denken wir an die Erfahrungen mit Turgorschwankungen und an unsere Überlegung, daß der Mechanismus beider verwandt sein muß (weil Wachstums- und Turgorbewegungen ineinander übergehen können), so dürfte man der Annahme von Permeabilitätsänderungen den Vorzug geben. Vielleicht muß aber auch mit Änderungen der Wasserbindungskraft gerechnet werden.

5. Die für Turgor- und Wachstumsschwankungen verantwortlichen physiologischen Veränderungen.

a) Allgemeines.

Die mehrfach betonte Ähnlichkeit von Turgor- und Wachstumsbewegungen macht es wahrscheinlich, daß die fernere Ursache für beide identisch ist. Selbst wenn also der eigentliche Mechanismus der Turgoränderungen nicht dem der Wachstumsänderungen entsprechen sollte, sondern etwa im einen Fall Änderungen der Permeabilität oder der Wasserbindungskraft von Kolloiden, im anderen Änderungen der Wanddehnbarkeit entscheidend sein sollten, wird doch für beide Mechanismen eine gleichartige Ursache zu suchen sein. Als solche möglichen Ursachen sind genannt worden: Tagesperiodische Schwankungen der Acidität einerseits, tagesperiodische Schwankungen der Auxinzufuhr andererseits.

b) Tagesperiodische Schwankungen der Acidität.

Tagesperiodische Aciditätsschwankungen sind in Pflanzen oft, unabhängig vom Studium der tagesperiodischen Bewegungen, festgestellt worden. Ihr Zusammenhang mit tagesperiodischen Bewegungen wurde mehrfach erörtert.

Bei *Phaseolus multiflorus* wurden von Bünning (1935) tagesperiodische Aciditätsschwankungen gefunden. Nach colorimetrischen Messungen an den Preßsäften der Gelenke steigt der p_H-Wert am Tage bis etwa 6,8, in der Nacht fällt er auf 6—6,5. Diese Änderungen verlaufen in beiden Gelenkhälften synchron. Die antagonistischen Turgorschwankungen der beiden Gelenkhälften können also nicht etwa auf antagonistische Schwankungen der p_H-Werte zurückgeführt werden, sondern der Turgor-Antagonismus kann mit den p_H-Schwankungen nur in Zusammenhang gebracht werden, wenn man annimmt, daß die beiden Gelenkhälften infolge ihrer physiologischen Dorsiventralität auf gleichsinnige Aciditätsschwankungen entgegengesetzt reagieren. De Groot suchte ebenfalls nach tagesperiodischen Schwankungen der p_H-Werte in den *Phaseolus*-Gelenken. Wir erwähnten schon, daß er dabei an einen Zusammenhang mit Schwankungen der Amylaseaktivität dachte. De Groot konnte die vermuteten p_H-Schwankungen mit colorimetrischen Methoden nicht auffinden, sondern sie nur aus Änderungen der elektrischen Potentialdifferenzen indirekt ermitteln.

Tabelle 5. *p_H-Werte in den Gelenken von Phaseolus vulgaris.* (Nach Mosebach.)

Oberseite		Unterseite	
12 Uhr	24 Uhr	12 Uhr	24 Uhr
6,48	6,29	6,58	6,42

Tabelle 6. *p_H-Werte in den Gelenken von Phaseolus multiflorus bei normalem Licht-Dunkel-Wechsel.*

Oberseite		Unterseite	
10—12 Uhr	22—24 Uhr	10—12 Uhr	22—24 Uhr
6,7	6,4	6,8	6,5

Tabelle 7. *Wie Tabelle 6, jedoch bei konstanter Dunkelheit. Die Pflanzen sind im Licht-Dunkel-Wechsel gekeimt, wurden dann aber in die Dunkelkammer übertragen. Durchführung der Messungen 5 Tage nach der Übertragung.*

Oberseite			Unterseite	
10—12 Uhr	22—24 Uhr		10—12 Uhr	22—24 Uhr
6,6	6,4	6,5	6,7	6,5

Die Frage wurde von Mosebach wieder aufgegriffen. Mosebach bestimmte bei *Phaseolus vulgaris* potentiometrisch die p_H-Werte in den Preßsäften und fand ähnlich wie Bünning (1935) nachts niedrigere p_H-Werte als am Tage (Tabelle 5).

Nach Bünning (1942) bestehen die Aciditätsschwankungen im *Phaseolus*-Gelenk sowohl dann, wenn die Pflanzen dem normalen Licht-Dunkel-Wechsel ausgesetzt waren, als auch dann, wenn sie sich im Dunkeln befanden und dort die rein endogenen Bewegungen ausführten. Allerdings sind die Schwankungen unter dem Einfluß des tagesperiodischen Licht-Dunkel-Wechsels stärker als im Dauerdunkel. Folgende Werte wurden erzielt (Tabelle 6 und 7).

Nun fragt es sich natürlich, warum die beiden Gelenkhälften auf gleichsinnige Aciditätsschwankungen entgegengesetzt reagieren. Mosebach rechnete nicht mit einem solchen entgegengesetzten Reagieren, sondern meinte, daß nur die p_H-Änderungen in der Gelenkunterseite wichtig sind und die Oberseite bei der ganzen Bewegung eine mehr passive Rolle spielt. Diese Erklärung kann aber nicht befriedigen, weil auch Blätter mit fortgenommener Gelenkunterhälfte noch zu tagesperiodischen Bewegungen fähig sind; d. h. die Gelenkoberseite für sich kann sehr wohl noch sowohl tagesperiodische Aciditätsschwankungen als auch tagesperiodische Turgorschwankungen aufweisen. Bünning (1942) vermutete, daß in der Ober- und Unterseite der Gelenke auf gleichsinnige Aciditätsschwan-

kungen entgegengesetzte Permeabilitätsänderungen eintreten. Geprüft wurde das durch Versuche, bei denen die abgetrennten Gelenke in Lösungen abgestufter p_H-Werte übertragen wurden. In solchen Lösungen erreichten die Gelenke nach 6 Std unabhängig von der Acidität alle ungefähr die gleiche Länge. In der Geschwindigkeit aber, mit der diese Endlänge angenommen wurde, d. h. in der Geschwindigkeit der Wasseraufnahme, bestanden starke Unterschiede. Diese können als Folge unterschiedlicher Wasserpermeabilität bei unterschiedlicher Acidität aufgefaßt werden. Die Ergebnisse sind in Abb. 49 zusammengefaßt. Man sieht, daß die p_H-Abhängigkeit in der Geschwindigkeit der Wasseraufnahme bei Ober- und Unterseite ähnlich ist, jedoch Maximum und Minimum für die Unterseite im Bereich niedriger p_H-Werte liegen. In der Abbildung ist schraffiert der Bereich eingetragen, um den die p_H-Werte innerhalb der Gelenke normalphysiologisch schwanken. Die Ergebnisse zeigen, daß die Wasseraufnahme in die Gelenkoberseite durch ein saures Medium gefördert wird, ein mehr alkalisches Medium aber die Wasseraufnahme in die Unterseite begünstigt. Die physiologische Dorsiventralität, die in der kleinen Verschiedenheit der Abhängigkeit der Wasserpermeabilität von der Acidität zum Ausdruck kommt, ist also sehr wohl geeignet, den Antagonismus der Turgoränderung bei gleichsinniger Änderung der Acidität beider Gelenkhälften zu erklären.

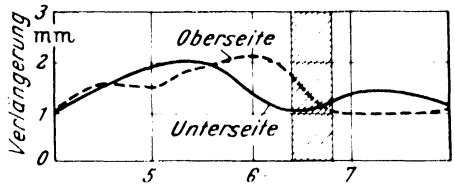


Abb. 49. *Phaseolus multiflorus*. Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Wasseraufnahme in den Gelenken vom p_H-Wert (Abszisse). Ordinate: Längenzunahme der betreffenden Gelenkhälfte innerhalb von 3 Std. Schraffierter Bereich: Schwankungsbreite der p_H-Werte der Zellsäfte. (Nach BÜNNING 1942.)

Die entscheidende physiologische Dorsiventralität könnte einfach darin gegeben sein, daß normalerweise eine p_H-Differenz zwischen Ober- und Unterseite besteht. Der Zellsaft der Oberseite ist ja (vgl. die Messungen MOSEBACHS) um mindestens 0,1 p_H-Einheiten saurer als der der Unterseite. Daher muß eine gleichsinnige Zunahme der Acidität beider Hälften in der Oberseite schneller als in der Unterseite den p_H-Wert entstehen lassen, bei dem die Permeabilität einen Höchstwert erreicht, während bei einer Verminderung der Acidität in der Unterseite schneller als in der Oberseite ein p_H-Wert erreicht wird, der einen Permeabilitätsanstieg im mehr alkalischen Gebiet bedingt.

Solche tagesperiodischen Aciditätsschwankungen können nach BÜNNING (1942) auch für die tagesperiodischen Wachstumsbewegungen verantwortlich gemacht werden. Geprüft wurde das vor allem an den Kronblättern von *Nymphaea lotus*. Dieses Objekt war für solche Studien besonders geeignet, weil die Kronblätter die vom Licht-Dunkel-Wechsel gesteuerten und die endogenen Bewegungen auch dann noch ausführen, wenn sie von den Blüten abgetrennt sind und sich in feuchter Luft befinden. Sogar Streifen aus der Kronblattbasis von 2 mm Breite und 20—30 mm Länge führen solche Bewegungen noch aus (Abb. 50, 51).

Mit colorimetrischen Methoden zeigte sich, daß morgens, d. h. während des Schließens der Blüten, der p_H-Wert ungekochter Preßsäfte aus der Kronblattbasis etwa 4,5, abends, während des Öffnens der Blüten, 4,3 betrug. Auch bei diesem Objekt war ein Antagonismus im zeitlichen Verlauf der p_H-Änderungen von Außen- und Innenseite des Blattes nicht auffindbar. Trotzdem kann die p_H-Schwankung wieder mit dem antagonistischen Verhalten in Zusammenhang gebracht werden. Ebenso nämlich, wie der Turgor von Ober- und Unterseite eines Gelenks, wird hier das Wachstum von Blattober- und -unterseite durch gleichsinnige Aciditätsänderungen entgegengesetzt beeinflußt. Besonders deutlich zeigte sich das bei Versuchen mit voneinander getrennten Außen- und Innenseiten schmaler Streifen der Kronblattbasis. Die Streifen wurden in Lösungen

unterschiedlicher Acidität übertragen und ihre Länge nach einigen Stunden erneut gemessen. Die Ergebnisse (Abb. 52) ließen erkennen, daß bei einem p_H-Wert der Außenlösungen von etwa 4,4 das Wachstum beider Seiten gleich stark, und zwar ziemlich gering ist. Eine Erniedrigung des p_H-Wertes unter diesen Betrag bedingt sofort einen starken Wachstumsanstieg der Innenseite, aber nur einen relativ geringen Wachstumsanstieg der Außenseite. Bei dieser Aciditätsabnahme ist also das Wachstum der Innenseite begünstigt. Abnehmende Acidität dagegen begünstigt mehr das Wachstum der Außenseite.

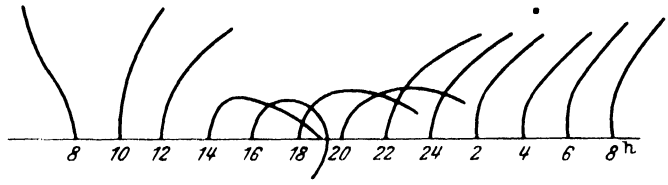


Abb. 50. Krümmung von 2 mm breiten und etwa 20 mm langen, in feuchter Luft liegenden Streifen aus der Kronenblattbasis von *Nymphaea lotus*. Links Innenseite, rechts Außenseite. Normaler Licht-Dunkelwechsel. (Nach BÜNNING 1942.)

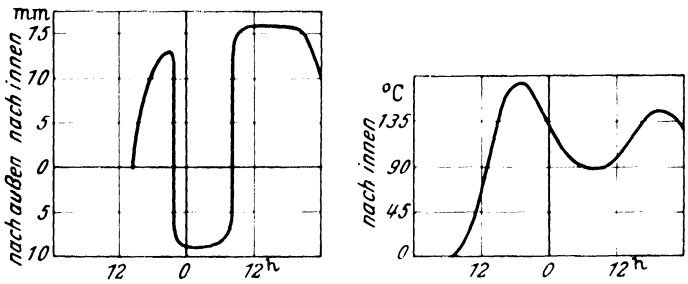


Abb. 51 a u. b. Wie die vorige Abbildung; jedoch die Streifen in Wasser liegend. Krümmungsstärke in Winkelgraden angegeben, a im Licht-Dunkelwechsel, b in der Dunkelkammer. (Nach BÜNNING 1942.)

Bei *Nicotiana tabacum* lagen die Verhältnisse etwas anders als bei *Nymphaea* (vgl. Abb. 53). Angaben über die Art der Aciditätsschwankungen bei diesem Objekt fehlen, so daß nicht gesagt werden kann, ob die unterschiedliche p_H-Abhängigkeit des Wachstums von Ober- und Unterseite die Bewegungen erklären kann.

Jedenfalls spricht also manches dafür, daß tagesperiodische Aciditätsschwankungen ein entscheidender Faktor für das antagonistische Schwanken von Turgor und Wachstum auf den beiden Blattseiten sind. In beiden Fällen ändert

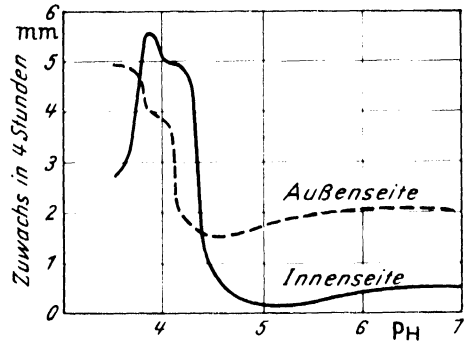


Abb. 52. Zuwachs isolierter Streifen aus der Innen- bzw. Außenseite der Kronenblattbasis von *Nymphaea* in Lösungen verschiedener Acidität (benutzte Lösungen: p_H 3,5; 3,7; 3,9; 4,0; 4,2; 4,5; 5,0; 5,5; 6,0; 7,0). (Nach BÜNNING 1942.)

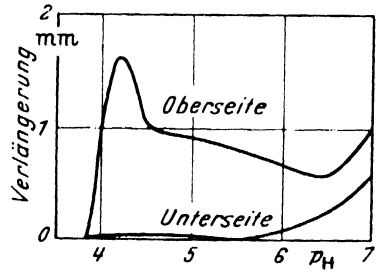


Abb. 53. Verhalten von isolierten Streifen aus der Ober- und Unterseite der Blattbasen von *Nicotiana tabacum* in Lösungen verschiedener Acidität. Angegeben ist die in 5 Std erfolgte Verlängerung 30 mm langer Streifen. (Nach BÜNNING 1942.)

sich die physiologische Leistung bei gleichsinniger Aciditätsänderung infolge der physiologischen Dorsiventralität antagonistisch. Ob sich dieser Erklärungsversuch bewährt, bleibt abzuwarten.

In den Blütenblättern von *Kalanchoe blossfeldiana*, die sich durch starke endogen-tagesperiodische Bewegungen auszeichnen, fand BECKER tagesperiodische Schwankungen des Gesamtsäuregehaltes. Im Dauerdunkel waren die Schwankungen allerdings nur noch gering (Abb. 54).

Die Frage nach den Ursachen der tagesperiodischen Aciditätsschwankungen soll hier nicht diskutiert werden. Es mag nur erwähnt sein, daß solche Schwankungen im Zusammenhang mit den bekannten tagesperiodischen Änderungen der Stoffwechselintensität und -qualität verständlich sein können. Es sei dazu auf das Wechseln von assimilatorischer und dissimilatorischer Leistungsfähigkeit hingewiesen (vgl. dieses Handbuch Band II, S. 878ff.).

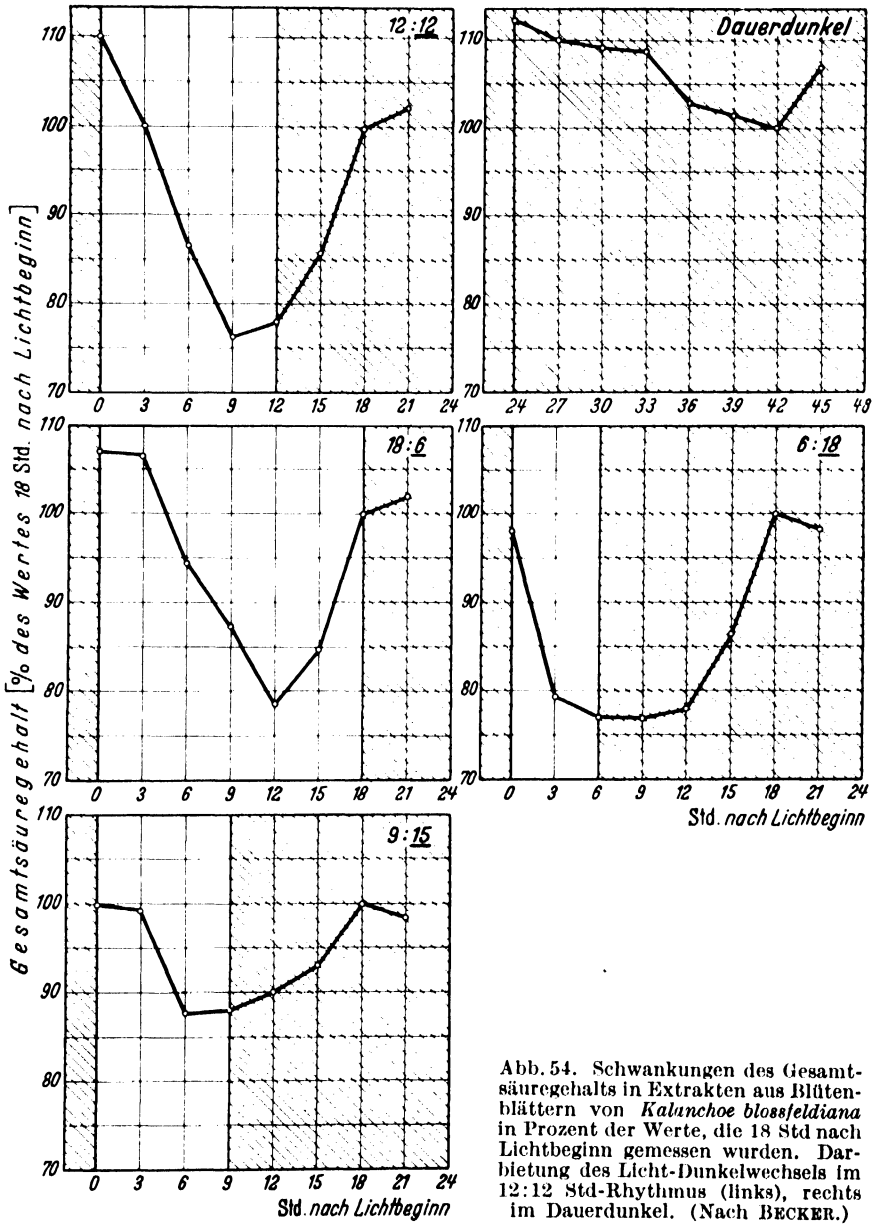


Abb. 54. Schwankungen des Gesamtsäuregehalts in Extrakten aus Blütenblättern von *Kalanchoe blossfeldiana* in Prozent der Werte, die 18 Std nach Lichtbeginn gemessen wurden. Darbietung des Licht-Dunkelwechsels im 12:12 Std-Rhythmus (links), rechts im Dauerdunkel. (Nach BECKER.)

Mit dieser Auffassung über die Ursachen der Aciditätsschwankungen stimmt auch die Beobachtung MOSEBACHs überein, daß die Differenzen nur an Frischsäften, nicht mehr an Kochsäften zu finden sind. Der nächtliche Anstieg der Wasserstoffionenkonzentration ist also offenbar durch eine Erhöhung des CO_2-Gehalts der Gewebe bedingt.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß durch CO_2-Zufuhr tatsächlich eine Blattsenkung erreicht wird (SUESSENGUTH 1932, für *Albizzia*; BÜNNING 1935, für *Phaseolus multiflorus*).

c) Tagesperiodische Schwankungen der Wuchsstoffzufuhr.

Ein anderer Versuch, die unmittelbare Ursache für die Wachstums- und Turgorschwankungen zu finden, besteht in der Annahme, tagesperiodische Schwankungen der Auxinzufuhr seien entscheidend.

Eine gründliche Studie zu dieser Frage verdanken wir YIN. Er zeigte bei *Carica papaya* zunächst, daß die Bewegungen nach Entfernung der Spreite aufhören (Abb. 55). Solche Blätter wachsen auch nicht mehr. Wurden die entspreiteten Blätter mit Indolylessigsäure versorgt, so wuchsen sie wieder, bewegten sich aber nicht (Abb. 56). YIN rechnete zur Erklärung der Bewegungsperiodizität mit diurnalen Schwankungen des Auxingehalts der Blätter. Während des Tages produziert die Spreite Auxin. YIN meinte nun weiterhin, dieses Auxin würde sich allmählich in der Oberseite der Blattstiele anreichern. Er bringt das mit dem anatomischen Aufbau des Blattes in Zusammenhang. Zur Unterstützung seiner Auffassung bestimmte er auch den Auxingehalt in den einzelnen Teilen des Blattes gesondert und prüfte die anatomische Beziehung

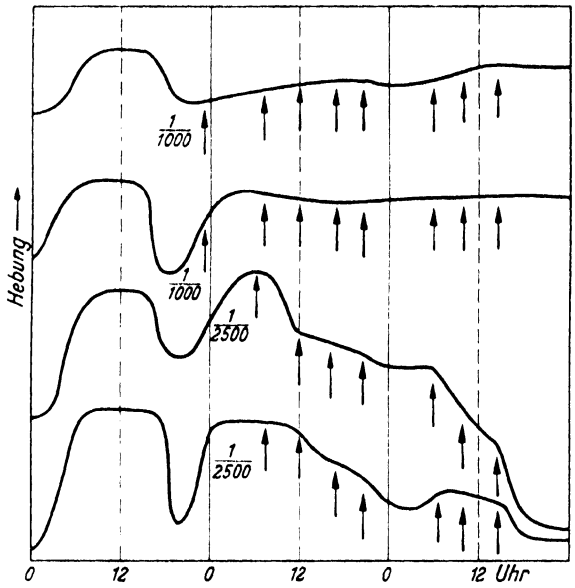


Abb. 55. Verlauf der Bewegung entspreiteter Blätter von *Carica papaya*. Die Pfeile geben den Zeitpunkt der Entblätterung an. (Nach YIN.)

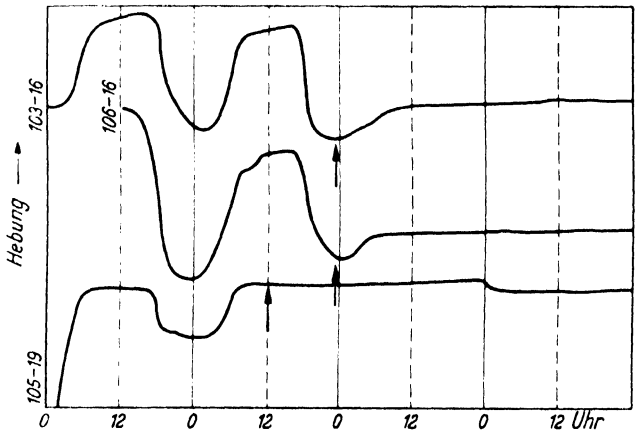


Abb. 56. Verlauf der Blattbewegung entspreiteter Blätter von *Carica*, die mit Auxin versorgt worden sind. Die Pfeile geben den Zeitpunkt der Entblätterung und der Anbringung von Indolylessigsäure der angegebenen Konzentration an. (Nach YIN.)

Tabelle 8. *Auxinkonzentration zu verschiedenen Tageszeiten in der Ober- und Unterseite des Blattstiels von Carica papaya. Als Maß der Konzentration dienen durchschnittliche Krümmungswerte beim Avenatest.* (Nach YIN.)

Tageszeit	Auxinkonzentration	
	Oberseite	Unterseite
0	27,8	14,0
3	31,9	31,0
8	25,8	11,5
12	17,4	9,4
15	11,2	13,7
18	26,3	7,2
21	29,7	19,1

dieser einzelnen Blatteile zur Ober- und Unterseite des Blattstieles. Jedenfalls meinte er also, daß durch diese Auxinzufuhr die Blattsenkung entstehen könne. Etwa mit dem Verbrauch von Auxin höre dieses bevorzugte Oberseitenwachstum allmählich auf, während die Unterseite noch weiterwachse. So könne sich das Blatt allmählich wieder heben. Die von YIN gefundenen Schwankungen der Auxinkonzentration können durch Tabelle 8 veranschaulicht werden.

v. GUTTENBERG und KRÖPELIN, die die Arbeit YINs nicht kannten, kamen zu einer teilweise ähnlichen Ansicht. Sie kamen durch Messung der Krüm-

mungswinkel im *Avena*test zur Feststellung folgender tagesperiodischer Schwankungen der Wuchsstoffabgabe aus den Spreiten von *Phaseolus coccineus* (Tabelle 9).

v. GUTTENBERG und KRÖPELIN rechnen dabei mit der Möglichkeit, daß auf die erhöhte Zufuhr des Wuchsstoffes vor allem die Unterseite reagiert, „sei es, daß sie gegenüber Auxin empfindlicher ist, sei es, weil die Schwerkraft den Auxinstrom nach unten lenkt".

Tabelle 9. *Wuchsstoffabgabe der Lamina von Phaseolus coccineus zu verschiedenen Tageszeiten. Die Werte sind durchschnittliche Krümmungswinkel beim Avenatest und zwar bei verschiedenen Versuchen.*

5—7 Uhr	10—12 Uhr	16—17 Uhr	18—20 Uhr	23—24 Uhr
0	0	0	0	0
14	7,5	9	5	0
11	12	8	10	6
21	7	13	18	
27	17		17	
26	12			
23,5	15			
15,5				

Tagesperiodische Schwankungen der Wuchsstoffabgabe aus Blattspreiten sind auch weiterhin mehrfach beobachtet worden. Vor allem kann auf die Untersuchungen von LAIBACH und KRIBBEN (1949) verwiesen werden. Bei *Cucumis sativus* treten periodische Hypokotylkrümmungen auf, wenn ein Kotyledo verdunkelt wird, der andere unverdunkelt bleibt oder abgeschnitten wird (Abb. 57). Aus den Kotyledonen und der Plumula fließt offenbar Wuchsstoff ins Hypokotyl. Bei schwachem Licht oder in der Dunkelheit scheint diese Wuchsstoffabgabe geringer zu sein. Es treten also tagesperiodische Schwankungen in der Wuchsstoffabgabe in Erscheinung. Dabei ist das Heben der Kotyledonen mit verstärktem Wuchsstoffabfluß und stärkerem Hypokotylwachstum verbunden, das Senken mit geringerem Wuchsstoffabfluß und schwächerem Hypokotylwachstum. Aus den verdunkelten Kotyledonen aber fließt ein mehr konstanter Wuchstoffstrom.

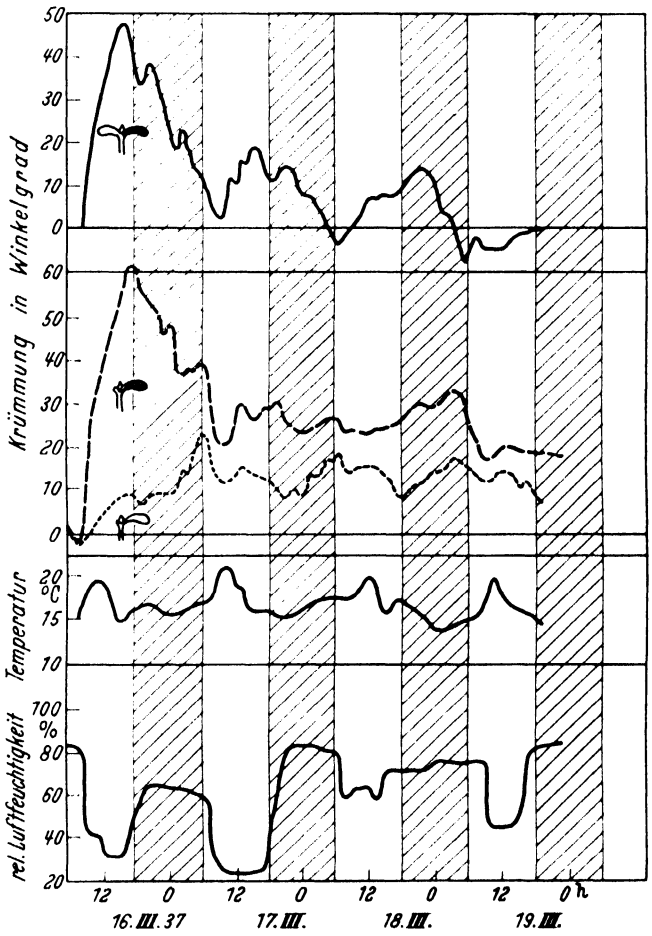


Abb. 57. Periodische Hypokotylkrümmungen von *Cucumis sativus*. Oben ein Kotyledo verdunkelt. Darunter ein Kotyledo verdunkelt, der andere abgeschnitten. 3. Kurve von oben: Ein Kotyledo abgeschnitten, der andere nicht verdunkelt. Unten Temperatur und Luftfeuchtigkeit. (Nach LAIBACH und KRIBBEN.)

Tagesperiodische Schwankungen der Wuchsstoffabgabe wurden weiterhin von BEZLER und BÜNNING (1950) beschrieben. Dabei zeigte sich, daß auch aus verdunkelten Blättern noch eine periodische Wuchsstoffabgabe möglich ist. Von Keimpflanzen wurde ein Blatt, z. B. eines der beiden einander gegenüberstehenden Primärblätter entfernt. Die so

bedingte einseitige Wuchsstoffabgabe zum Epikotyl veranlaßt dessen Krümmung. Aus dem Verlauf der Krümmung kann auf den Verlauf der Wuchsstoffabgabe geschlossen werden. Es ergaben sich dabei Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen (Abb. 58 und 59). Jedoch ist es bemerkenswert, daß sich die aus dem Krümmungsverlauf erschlossene Periodizität der Wuchsstoffabgabe über mehrere Tage hinweg auch im Dauerdunkel beobachten läßt. Die Periodizität dieser Wuchsstoffproduktion könnte also eine Ursache für tagesperiodische Bewegungen im engeren Sinne sein, für die ja die Beteiligung der endogenen Tagesrhythmik charakteristisch ist.

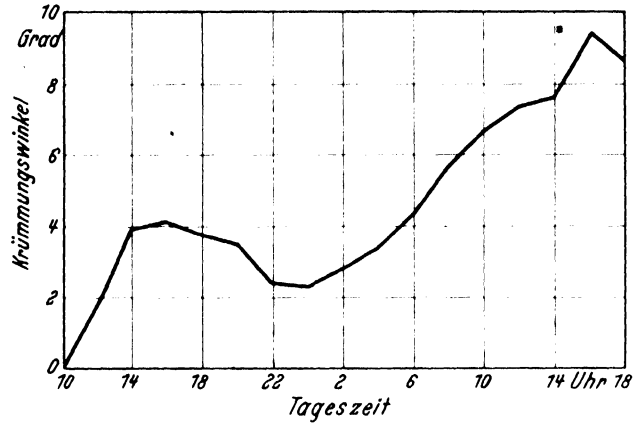


Abb. 58. Sojabohne, Sorte Peking. Von der Keimpflanze wurde ein Primärblatt entfernt. Die Kurve zeigt den dann beobachteten Verlauf der Epikotylkrümmung. Mittelwerte aus 50 Einzelversuchen. (Nach BEZLER und BÜNNING.)

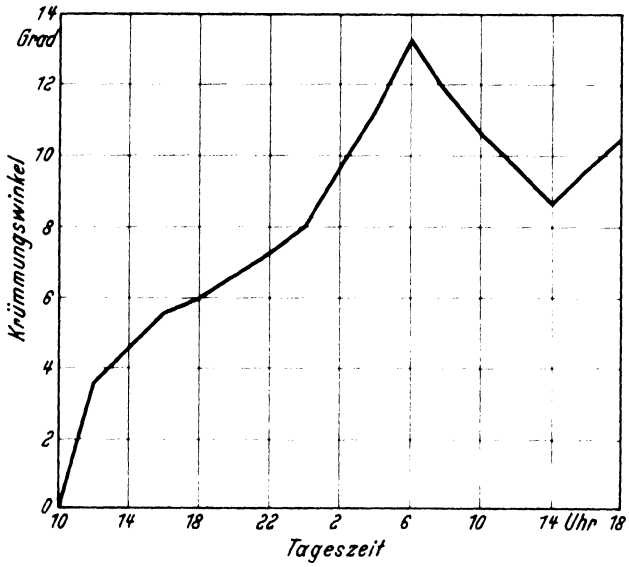


Abb. 59. Ähnlich wie die vorhergehende Abbildung, jedoch für *Hyoscyamus niger* und zwar das zweite nach den Keimblättern erscheinende Blattpaar. (Nach BEZLER und BÜNNING.)

Bei *Kalanchoe blossfeldiana* fand BECKER in Laub- und Blütenblättern ein Wuchsstoffmaximum 3—6 Std nach Lichtbeginn. Im Dauerdunkel setzten sich die Wuchsstoffschwankungen fort, so daß dann 24 + 6 Std nach Beginn des Dauerdunkels wieder ein Maximum erreicht war. Die quantitativen Verhältnisse können hier unberücksichtigt bleiben.

Für das Vorhandensein von Beziehungen zwischen Auxinzufuhr und tagesperiodischen Blattbewegungen ist eine ausführliche Untersuchung von BRAUNER und ARSLAN über die Reaktionsweise der Gelenke von *Phaseolus multiflorus* bei unterschiedlicher Art der Auxinzufuhr wichtig. Die Einzelheiten können hier nicht diskutiert werden.

VARDAR kommt in einer Untersuchung über die tagesperiodischen Bewegungen der *Tropaeolum*-Blätter auch zu dem Ergebnis, daß die tagesperiodische Auxinproduktion für das alternierend bevorzugte Wachstum von dorsaler und ventraler Seite entscheidend sei.

Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse würden wir die Auxintheorie der tagesperiodischen Bewegungen etwas anders formulieren müssen als es YIN zunächst getan hat. Entscheidend wichtig ist, daß Ober- und Unterseite unterschiedlich stark auf gleiche Auxinkonzentration reagieren (VARDAR 1953), bzw. sogar anatomische Verhältnisse bestehen, die eine ungleiche Wuchsstoffzufuhr zu Ober- und Unterseite bedingen (BRAUNER und ARSLAN).

Nach den genannten und mehreren anderen Arbeiten (z. B. LAIBACH und KRIBBEN 1950, WENT 1944, LEOPOLD 1949) kann am tagesperiodischen Auxinabfluß aus den Blättern nicht gezweifelt werden. Trotzdem dürfen wir wohl nicht

sagen, hier sei das allgemein gültige Prinzip zur Erklärung der tagesperiodischen Bewegungen gefunden. Gemeinsam hat die Erklärung auf dieser Basis mit der Erklärung durch tagesperiodische Aciditätsschwankungen, daß ein unterschiedliches Reaktionsvermögen der Flanken angenommen und auch erwiesen ist. Vielleicht sollten wir dieses durch die Dorsiventralität bedingte unterschiedliche Reaktionsvermögen auf Einflüsse der einen oder anderen Art als das Entscheidende ansehen und die Möglichkeit offenlassen, daß im einen Falle der eine Faktor (Periodizität der Acidität) im anderen Falle ein anderer (z. B. Periodizität der Auxinzufuhr) entscheidend ist. Neben den genannten beiden Faktoren könnten sehr wohl auch noch andere mitwirken. Gegen die ausschließliche Betonung der Auxinzufuhr spricht, daß auch noch kleine Abschnitte aus den Blättern die periodischen Bewegungen zeigen können. Wenigstens dann könnte man eher der Aciditätsperiodizität eine entscheidende Bedeutung zuerkennen. Schließlich spricht gegen die Annahme einer entscheidenden Rolle des Auxins auch, daß bei einer Überschwemmung der Pflanze mit Auxin die Bewegungen noch deutlich weiterlaufen können, obwohl sich die Auxinwirkung dann schon stark in einer Lageänderung der Blätter äußert. (Zu diesen Lageänderungen vgl. auch LAIBACH und FISCHNICH.)

d) Die mögliche Rolle von Erregungsvorgängen.

UMRATH (1931) hat darauf hingewiesen, daß der Übergang der Blätter in die Schlafstellung bei *Mimosa* von Erregungsvorgängen begleitet ist. Er meint, diese Erregungsvorgänge, welche sich in elektrischen Potentialänderungen äußern, könnten Ursache jenes Übergangs sein. Jedoch weist er selber daraufhin, daß die Beibehaltung der Schlafstellung durch längere Zeit auf anderen Ursachen beruhen muß.

Auch die Mitteilung YAMAGUTIS (1932, 1937) über das Auftreten von elektrischen Potentialänderungen im Zusammenhang mit den periodischen Blattbewegungen (Abb. 60) von *Canavalia* kann hier erwähnt werden.

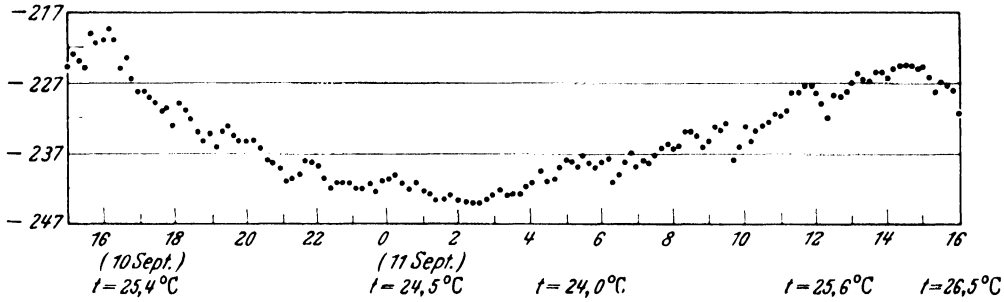


Abb. 60. *Canavalia ensiformis*. Kurve der elektrischen Potentialänderungen des Blattstiels, gemessen gegen den Sproß. (Nach YAMAGUTI.)

Es ist durchaus möglich, daß der unterschiedliche physiologische Zustand zu den verschiedenen Tageszeiten auch in elektrischen Potentialänderungen zum Ausdruck kommt, oder etwa darin, daß spontane Erregungsvorgänge (die bei *Mimosa* grundsätzlich jederzeit auftreten können) zu bestimmten Zeiten leichter sind. Mehr kann zu dem genannten Phänomen im Augenblick wohl nicht gesagt werden. Hingewiesen sei aber auf das tagesperiodische Schwanken der seismonastischen Erregbarkeit (vgl. S. 231 dieses Bandes). Seismonastische Bewegungen aber sind ja mit dem Auftreten solcher Erregungsvorgänge eng verknüpft. Und schließlich kann auch noch hingewiesen werden auf das Vorkommen tagesperiodischer Schwankungen des elektrischen Widerstandes (SIBAOKA, Abb. 61). Auch das kann natürlich Ausdruck von Erregungsvorgängen sein, die ja oft mit Schwankungen des elektrischen Widerstandes verknüpft sind. Andere Deutungen sind

aber ebenfalls möglich, und hier, ebenso wie beim Auftreten von elektrischen Potentialschwankungen, ist noch viel zu wenig geprüft, ob die Veränderungen bei konstanten Bedingungen weiterlaufen.

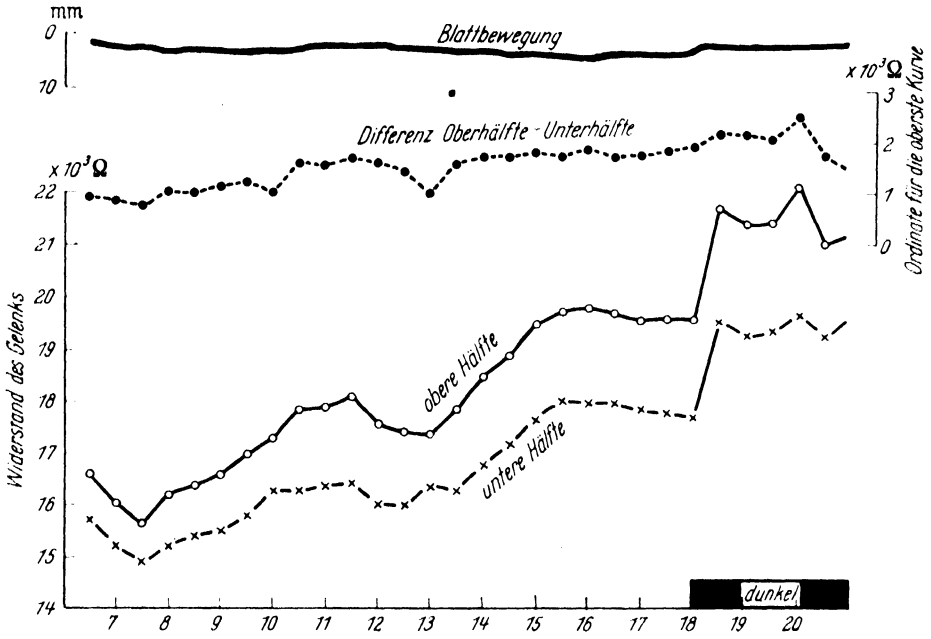


Abb. 61. *Canavalia ensiformis.* Verlauf der Änderungen des elektrischen Widerstandes im Blattgelenk der Oberseite und Unterseite. Außerdem die Differenz beider Werte und die Bewegungskurve. (Nach SIBAOKA.)

C. Regulierende Faktoren der Bewegungen.

1. Nachweis der endogenen Komponente.

a) Einleitung.

Wir haben mehrfach betont, daß wir von tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne nur sprechen, wenn das betreffende Objekt bei seiner Bewegungstätigkeit eine entschiedene Bevorzugung zur Bewegung im Tagesrhythmus zeigt, wenn also offenbar eine endogen tagesperiodische Komponente beteiligt ist. Diese Erkenntnis der Beteiligung einer endogenen Tagesrhythmik wurde allerdings erst nach und nach gewonnen. Daher ist es verständlich, daß die tagesperiodischen Bewegungen ursprünglich oft Hand in Hand mit den normalerweise auch im Tagesrhythmus ablaufenden einfachen photo- und thermonastischen Bewegungen besprochen worden sind.

Freilich ist zu berücksichtigen, daß wohl alle Objekte mit tagesperiodischen Bewegungen auch einfache photo- und thermonastische Reaktionen zeigen; beide Reaktionstypen überlagern sich also immer mehr oder weniger. Zu berücksichtigen ist auch, daß die endogene Komponente in verschieden starkem Ausmaß deutlich sein kann. Das ist von Objekt zu Objekt, aber auch je nach den Bedingungen, unterschiedlich.

Es ist nicht uninteressant, zu sehen, wie sehr sich PFEFFER zunächst gesträubt hat, die Beteiligung einer endogenen Tagesrhythmik anzuerkennen. Er ging ja vom Studium photonastischer Bewegungen aus und betrachtete die tagesperiodischen Bewegungen auch als rein paratonische Reaktionen. Als er beobachtete, daß bei manchen Pflanzen die Reaktionen erst spät nach dem Lichtreiz auftreten, schrieb er, die abendliche Bewegung (Nachtstellung) sei durch die Erhellung am Morgen bedingt. Die Reaktion trete „demgemäß auch dann ein, wenn die Pflanze

fernerhin in kontinuierlicher Beleuchtung bleibt." Er fand, daß (bei *Phaseolus*) durch die Verdunkelung höchstens eine geringe Reaktion ausgelöst wird, „während dann 8—12 Std nach dem Erhellen die nun schnell verlaufende Senkungsbewegung beginnt. Diese kann aber nicht etwa eine durch Verdunkelung ausgelöste Reaktion sein, die erst nach langer Latenzzeit beginnt, da die Blattstellung auch dann in der üblichen Zeit nach dem Erhellen eintritt, wenn die Dauer der Verdunklung verlängert wird." So verhält sich *Phaseolus*, bei anderen Arten kann der Übergang von Licht zu Dunkelheit wichtiger sein.

Wichtig ist der Übergang zur Dunkelheit außer bei den Laubblättern einiger Arten vor allem bei vielen Blüten. Der Zeitpunkt der morgendlichen Öffnung wird, wie mehrere Autoren festgestellt haben, durch den Dunkelbeginn am Vortag determiniert. Das heißt, man kann das Öffnen durch frühere Verdunklung vorverlegen, durch verspätete Verdunklung entsprechend verzögern. Das Öffnen kann (von Art zu Art verschieden) z. B. 12 oder 13 Std nach Dunkelheitsbeginn eintreten.

So ist die Beteiligung eines Zeitmeßvorganges an den tagesperiodischen Bewegungen von Laub- und Blütenblättern schon recht lange bekannt. Erst später aber hat sich gezeigt, daß diese Zeitmeßvorgänge mit etwa $^1/_2$ Tag Dauer Phasen der endogenen Tagesrhythmik sind (die sogar gerade durch diese Studien aufgefunden wurde). PFEFFER hat das „Vorhandensein einer tagesautonomischen Bewegung" deutlich nachgewiesen. Er hat dann die tagesperiodischen Bewegungen mancher Arten als Resultante aus den photonastischen Reaktionen und dem tagesperiodischen Reaktionsbestreben bzw. den Nachschwingungen (vgl. unten) herausgestellt.

Ich habe das so ausführlich dargestellt, weil bei dem Studium eines ganz anderen Phänomens ähnliche Diskussionen aufgetreten sind, nämlich beim Photoperiodismus. Auch dabei sprach man zunächst nur von den durch Licht bzw. durch Dunkelheit hervorgerufenen Reaktionen, die mehrere Stunden dauern. Dann erkannte man, daß etwa auf einen lichtinduzierten Vorgang nach z. B. 12 Std automatisch, auch beim Fortdauern des Lichtes, eine andere Reaktion eintreten kann. Erst allmählich wurde immer deutlicher, daß diese durch Licht bzw. Dunkelheit ausgelösten Reaktionen Phasen der endogenen Tagesrhythmik sind.

Die Beteiligung einer endogenen Komponente ergibt sich aus den im folgenden dargestellten Tatsachen.

b) Begrenzte Regulierbarkeit.

Schon aus den Veröffentlichungen PFEFFERS (1907, 1911, 1915) ergibt sich deutlich, daß die tagesperiodischen Bewegungen nur in wenigen Fällen jedem beliebigen, stark von der 24 Std-Periodik abweichenden Licht-Dunkel-Rhythmus folgen können. Es gibt Arten, bei denen die Bewegung einem vom 24 Std-Licht-Dunkelwechsel stark abweichenden Beleuchtungsrhythmus relativ gut folgen kann. Hierher gehört z. B. *Albizzia lophanta* (PFEFFER 1907, 1915). Außer einem 12:12stündigen kann hier auch ein 6:6, 3:3 und sogar 2:2 oder 24:24 Std-Licht-Dunkelrhythmus synchrone Bewegungen verursachen (Abb. 62—64). Daraus darf aber nicht etwa gefolgert werden, daß hier ein tagesautonomes Bewegungsbestreben ganz fehle. Vielmehr ist gerade für *Albizzia* von SEMON (1905, 1908) unter etwas anderen Versuchsbedingungen die Beteiligung einer Tagesautonomie zuerst deutlich gefunden worden; und es waren SEMONS Arbeiten, die PFEFFER veranlaßten, das Problem wieder aufzugreifen, nachdem er ursprünglich nur mit aitiogenen (ektogenen) Bewegungen gerechnet hatte. (Es ist schwer verständlich, daß PFEFFER sich zunächst so sehr gegen die Anerkennung einer endogen-tages-

periodischen Komponente sträubte. Er hat selber schon 1875 an *Albizzia lophanta* das Auftreten tagesperiodischer Bewegungen beim Übergang von Dauerlicht zu Dauerdunkelheit beschrieben und abgebildet.) So sehen wir bei *Albizzia*, daß es

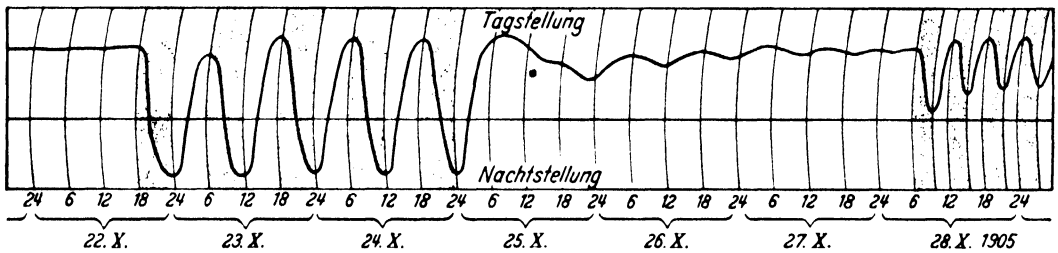


Abb. 62. Die bei kontinuierlicher Beleuchtung aperiodisch gewordene *Albizzia lophanta* wurde von 6 Uhr abends am 22. 10. ab in einem 6:6stündigen Rhythmus verdunkelt und beleuchtet und vom 24. 10. 12 Uhr nachts ab, unter Benutzung von je einer Tantallampe, dauernd beleuchtet. Nachher wurde dann ein 3:3stündiger Beleuchtungswechsel geboten. Kurvenhebung = Blattsenkung und umgekehrt (auch bei den folgenden Abbildungen). (Nach PFEFFER 1907.)

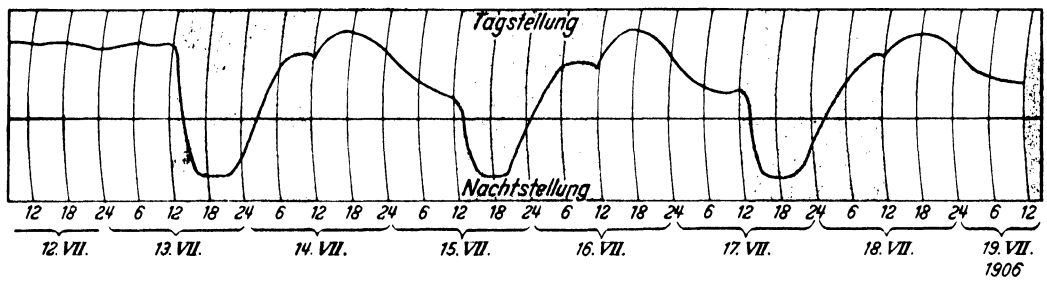


Abb. 63. 24:24stündiger Beleuchtungswechsel, junges Blatt von *Albizzia lophanta*. (Nach PFEFFER 1907.)

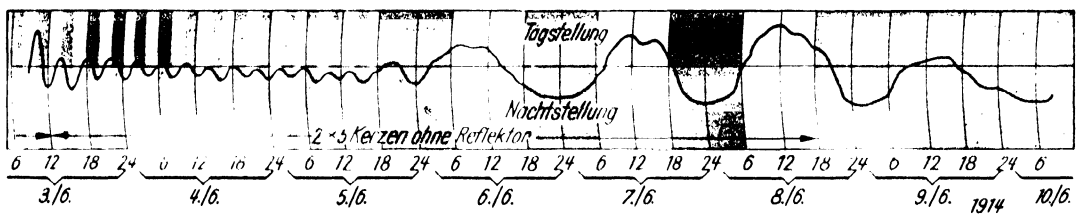


Abb. 64. *Albizzia nana compacta* im kurzperiodischen und normalen Licht-Dunkelwechsel. (Nach PFEFFER 1915.)

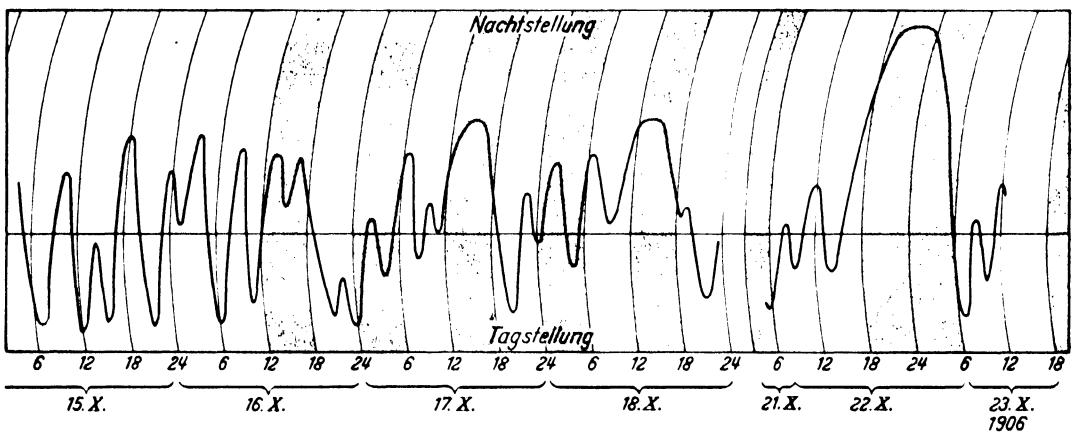


Abb. 65. *Phaseolus vitellinus*. Nachdem in kontinuierlicher Beleuchtung die Nachschwingungen der Tagesperiode verschwunden waren, wurde vom 16. 10. 12 Uhr mittags ab abwechselnd 6 Std verdunkelt und beleuchtet. Später wurde ein 12:12stündiger Beleuchtungswechsel geboten. (Nach PFEFFER 1907.)

viele Übergänge zwischen beliebig oft reproduzierbaren photonastischen Bewegungen und typischen tagesperiodischen Bewegungen (mit eindeutiger Bevorzugung der 24 Std-Periode) geben kann und sich sogar ein und dasselbe Objekt je nach den Bedingungen wechselnd verhalten kann.

Auch *Mimosa pudica* folgt nach PFEFFER einem 6:6stündigen Licht-Dunkelwechsel, *Phaseolus vitellinus* kann, wie PFEFFER 1915 fand, auch einem 18:18stündigen Licht-Dunkelwechsel folgen, jedoch zeigt sich die mangelnde Anpassung

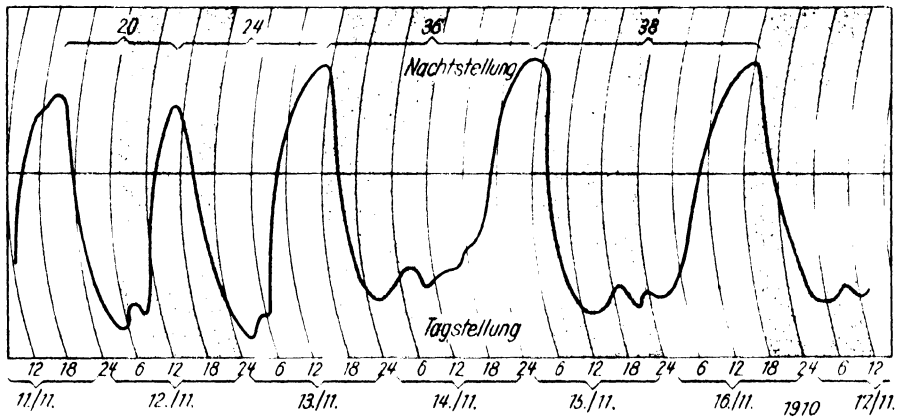


Abb. 66. *Phaseolus vitellinus.* Primärblätter mit Watte umhüllt. Zuletzt 18:18stündiger Licht-Dunkelwechsel. Zahlen oben: Periodenlängen in Std. (Nach PFEFFER 1915.)

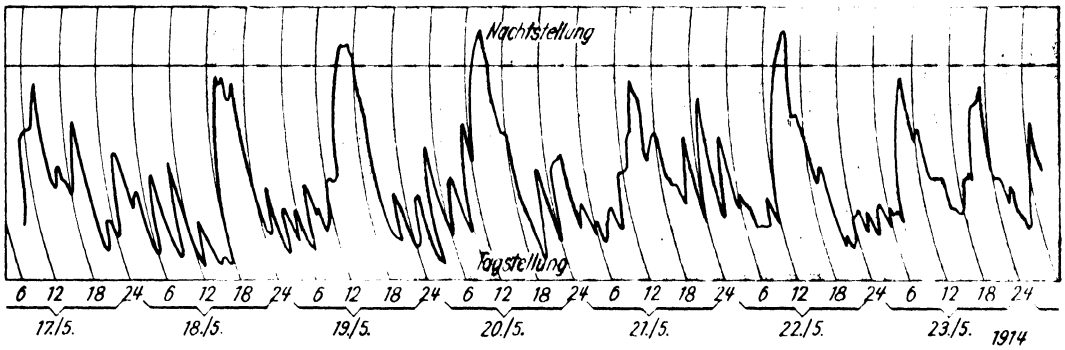


Abb. 67. *Phaseolus vitellinus.* Gelenke und Lamina nicht umhüllt. Zunächst Dauerbeleuchtung, dann 2:2stündiger Licht Dunkelwechsel. (Nach PFEFFER 1915.)

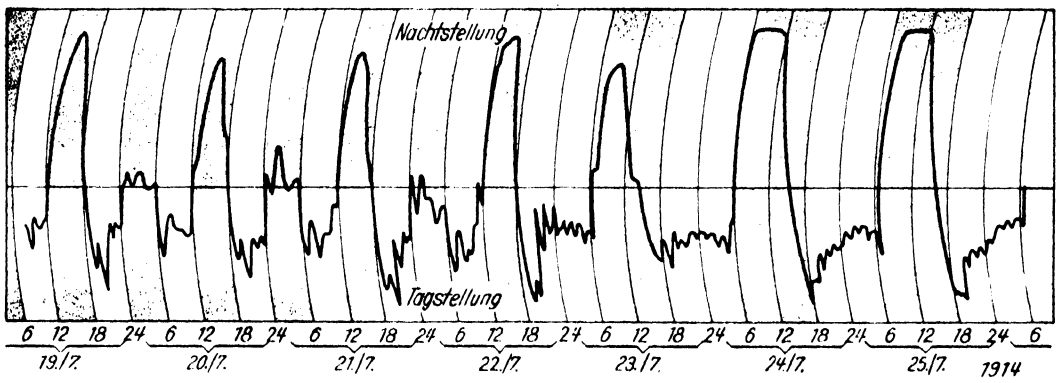


Abb. 68. *Flemingia congesta.* Gelenk frei. 6:6, anschließend 12:12stündiger Licht-Dunkelwechsel. (Nach PFEFFER 1915.)

der Pflanze an einen solchen Rhythmus darin, daß die Periodenlängen nicht einheitlich bleiben, sondern etwa einzelne der Extremstellungen zu früh eintreten können, d. h. eine Tagesperiode angestrebt wird (Abb. 65 und 66). Noch deutlicher fand PFEFFER dieses Bestreben zu einer Tagesautonomie bei Licht-Dunkelcyclen von 2:2 Std (Abb. 67). *Flemingia congesta* zeigte dieses Bestreben zu 24 Std-Perioden schon im 6:6 Std Licht-Dunkelwechsel (Abb. 68). Die Blatt-

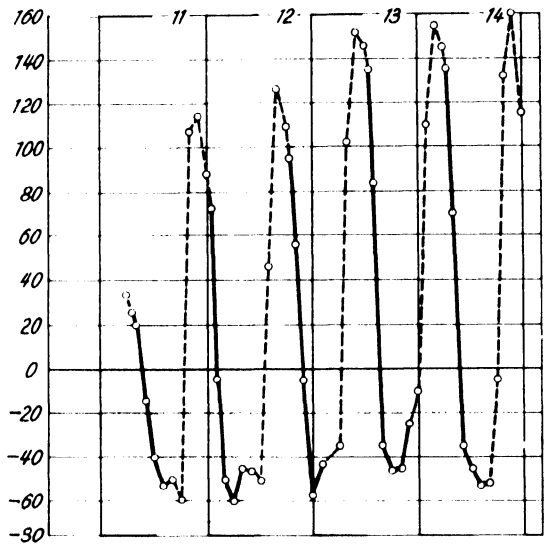


Abb. 69. *Calendula arvensis.* Seit dem 10. Juni morgens 9 Uhr in 9:9stündigem Licht-Dunkelwechsel. Dunkelzeiten: ausgezogene Kurve, Lichtzeiten: punktierte Kurve. Zahlen oben: Monatstage, links: relative Werte der Öffnungs- und Schließungsbewegungen. (Nach STOPPEL 1910.)

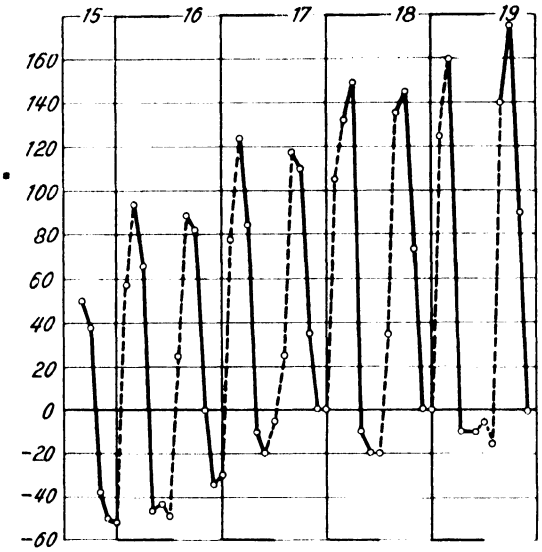


Abb. 70. *Calendula arvensis.* Anfang Januar ausgesät. Bis zum 12. April 1909 6 Uhr abends im Gewächshaus. Von da ab 6:6stündiger Beleuchtungswechsel (Bogenlampe). Beim ersten Öffnen Beginn der Messungen. Zur Erläuterung vgl. Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

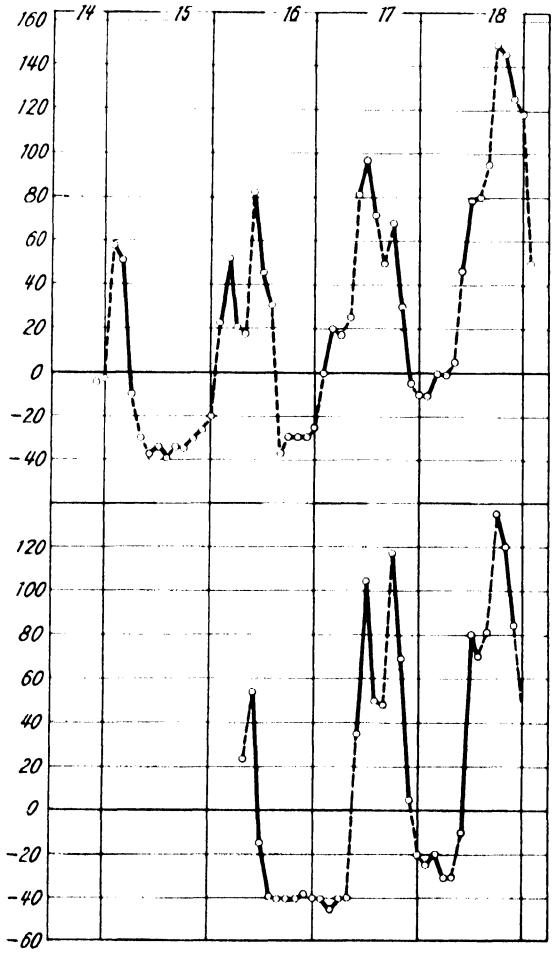


Abb. 71. *Calendula arvensis.* Anfang Januar ausgesät. Bis 12. April 6 Uhr abends im Gewächshaus. Dann 4:4stündiger Beleuchtungswechsel. Zur Erläuterung vgl. Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

bewegungen von *Samanea saman* können ebenfalls sehr gut Licht-Dunkel-Cyclen folgen, die stark von der Tageslänge abweichen, obwohl die endogenen Komponente im Dauerdunkel deutlich auftritt (PALMER und ASPREY).

Ganz ähnlich verhalten sich Blütenblätter. Zwar gibt es Pflanzen, bei denen man in fast beliebig kurzen Zeitabständen photo- oder thermonastische Öffnungs- und Schließungsbewegungen induzieren kann. Bei anderen gelingt das aber nur mit Licht-Dunkelcyclen, die von der normalen Tageslänge nicht zu sehr verschieden sind. Vor allem können hier die schon auf das Jahr 1910 zurückgehenden Untersuchungen STOPPELs genannt werden. STOPPEL (1910) arbeitete mit *Calendula arvensis* (Abb. 69) und *Bellis perennis.* Einem 9:9stündigen Licht-Dunkelwechsel können die Blütenbewegungen von *Calendula* einigermaßen folgen; annähernd geht das auch noch im 6:6stündigen Licht-Dunkelwechsel (Abb. 70). Im 4:4- und 2:2stündigen Licht-Dunkelwechsel aber tritt deutlich die Tagesautonomie hervor (Abb. 71 und 72). Auch eine Verlängerung, etwa auf 18:18 Std, kann von der Pflanze mit entsprechenden Reaktionen beantwortet werden (Abb. 73).

Bei *Bellis perennis* liegen die Verhältnisse ähnlich. Bemerkenswert ist dabei vielleicht noch, daß im extrem kurzen Beleuchtungsrhythmus einerseits die tagesautonomen Bewegungen deutlich werden, andererseits aber auch bei jedem Lichtreiz photonastische Reaktionen auftreten (Abb. 74).

Am gründlichsten ist das Problem von KLEINHOONTE (1929) an den Primärblättern von *Canavalia ensiformis* bearbeitet worden. Diese Pflanze kann dem Licht-Dunkelwechsel nur folgen, wenn der Wechsel alle 6 Std oder langsamer eintritt, also die Länge eines Cyclus mindestens 12 Std beträgt. Schon bei einer Cyclenlänge von 14 Std (7stündige Lichtperioden) tritt aber deutlich eine gewisse Tendenz zur Tagesautonomie in Erscheinung. Bei Periodenlängen unter 12 Std zeigt sich, ähnlich wie bei *Calendula* und *Bellis*, die Tagesautonomie (vgl. weiterhin Abb. 75 bis 77). Sehr klar zeigen auch Versuchsreihen von BÜNSOW an *Kalanchoe*-Blüten, wie bei zu starker Verkürzung der Periodenlänge schließlich die reine Tagesautonomie hervortritt (Abb. 78—80).

Auch bei Licht-Dunkelcyclen, in denen eine Periode länger ist als 24 Std, zeigt sich das Bestreben zu tagesperiodischen Bewegungen, also die Tagesautonomie. Es äußert sich etwa darin, daß die Senkungsmaxima verfrüht auftreten. Im 16stündigen Wechsel (also 32 Std lange Perioden) treten die Senkungsmaxima (Hebungsmaxima der Kurven), die normalerweise im Dunkeln erreicht werden, schon gegen Ende der Lichtperiode ein (Abb. 81—82), bei 18stündigem Licht-Dunkelwechsel (36 Std lange Perioden) werden diese Maxima sogar schon in der Mitte der Lichtperiode erreicht (Abb. 83). Die Abb. 82 und 83 zeigen deutlich die allmähliche Verschiebung der Senkungsmaxima, wenn vom normalen

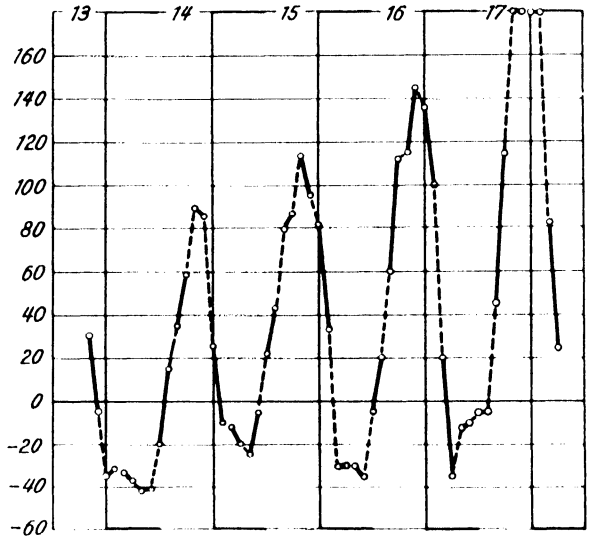


Abb. 72. *Calendula arvensis*. Anfang Januar ausgesät. Im Gewächshaus bis zum 12. April 4 Uhr nachmittags. Dann 2:2stündiger Beleuchtungswechsel (Tantallampe). Zur Erläuterung vgl. Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

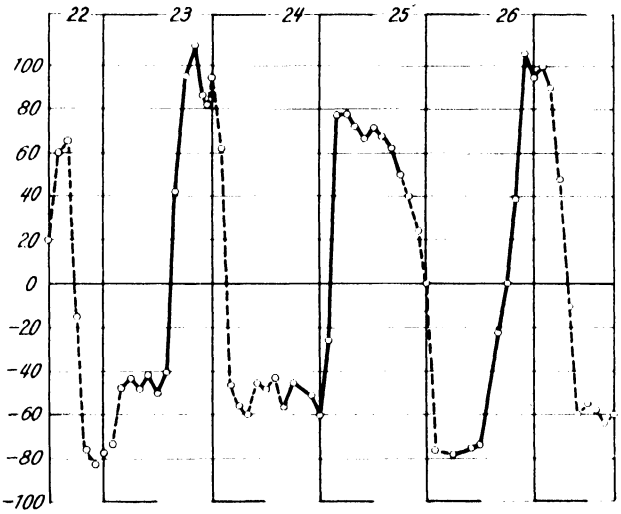


Abb. 73. *Calendula arvensis*. Im Freien bis zum 17. Oktober. Dann 18:18stündiger Beleuchtungswechsel. Zur Erläuterung vgl. Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

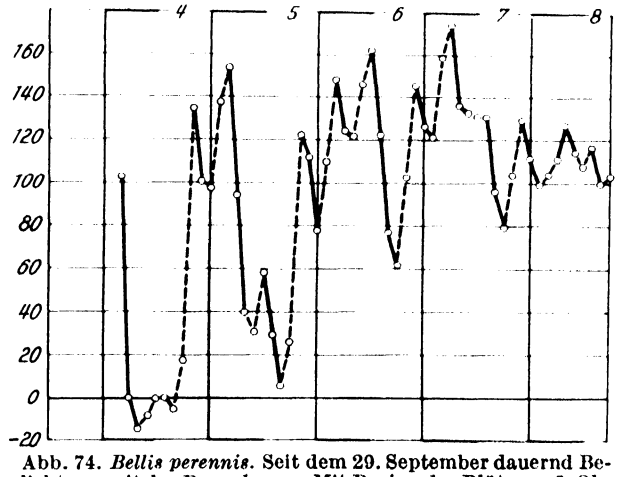


Abb. 74. *Bellis perennis*. Seit dem 29. September dauernd Belichtung mit der Bogenlampe. Mit Beginn der Blüte am 3. Oktober 4:4stündiger Beleuchtungswechsel. Nur am 6. September von 8 Uhr morgens bis 2 Uhr mittags, also 6 Std, dunkel. Zur Erläuterung vgl. Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

Licht-Dunkelwechsel zu einem langsameren Wechsel übergegangen wird. Es tritt also genau das Gegenteil von dem ein, was bei einer Verkürzung der Licht-

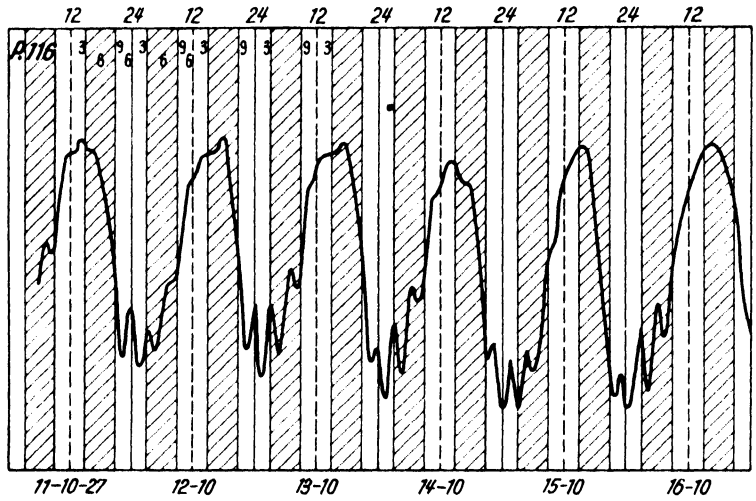


Abb. 75. *Canavalia ensiformis.* Kurve einer Pflanze, welche infolge vorhergehender Beleuchtung eine umgedrehte Periode angenommen hatte und vom 1.—16. Oktober einem 6stündigen Licht-Dunkelwechsel ausgesetzt wurde. Fortsetzung des Tagesrhythmus. Oben Tageszeit, unten Monatstage. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

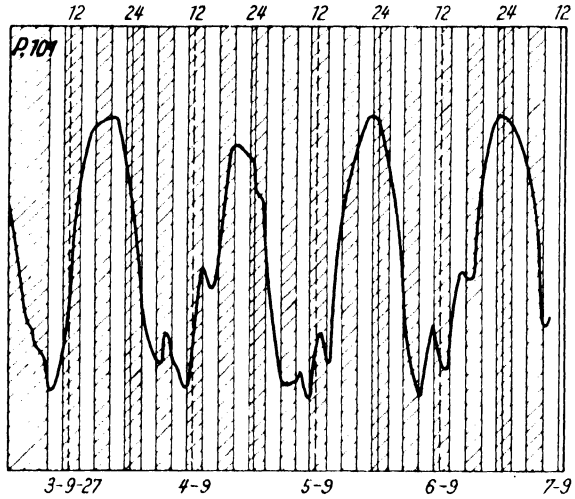


Abb. 76. *Canavalia ensiformis.* Kurve einer Pflanze, welche vom 3.—7. September einem 3stündigen Licht-Dunkelwechsel ausgesetzt war. Fortsetzung der Tagesperiode. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

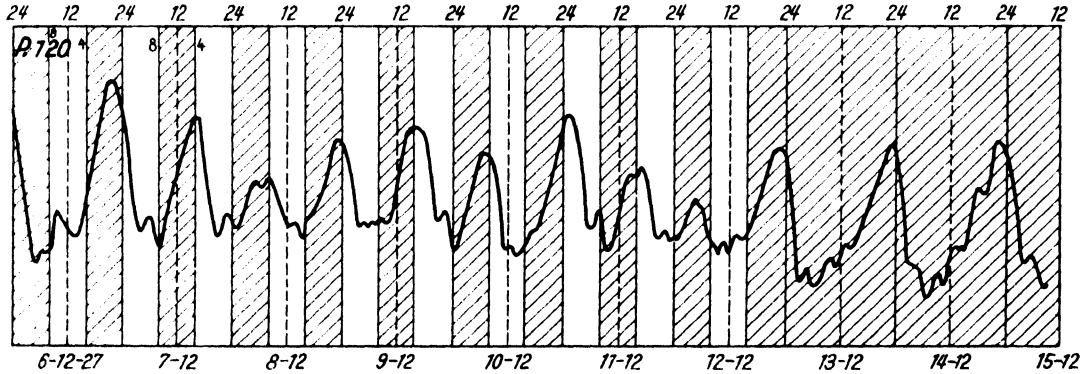


Abb. 77. *Canavalia ensiformis*, vom 6.—12. Dezember 8:8stündiger Licht Dunkelwechsel. Die Kurve verläuft damit synchron. Senkungsmaxima immer zu Anfang der Lichtperiode. Am 13., 14. und 15. Dezember konstantes Dunkel. Darin tritt sofort die Tagesperiode mit den Senkungsmaxima (also den Kurvenhochpunkten) um Mitternacht ein. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

Dunkelperiode gegenüber der normalen 24 Std-Rhythmik zu beachten ist. Abb. 84 zeigt, daß dann die Senkungsmaxima gegen Ende der Dunkelperiode verschoben werden. Immer also strebt die Pflanze einen 24 Std-Gang an. Weicht die Licht-Dunkelrhythmik zu weit nach oben von der 24 Std-Periode ab, werden z. B. Perioden von 24 Std Licht und 24 Std Dunkelheit geboten, so zeigt sich, daß die Pflanze diesen nicht zu folgen vermag. Es treten unregelmäßige Bewegungen, oft mit deutlich angestrebter 24 Std-Periode ein (Abb. 85).

Auch FLÜGEL fand bei *Phaseolus multiflorus*, daß Licht-Dunkelcyclen, deren Gesamtlänge unter 18 Std lag, nicht mitgeschwungen werden. Bei langsameren Perioden des Licht-Dunkelwechsels (30—33 Std) traten Erscheinungen auf, die den von KLEINHOONTE an *Canavalia* beobachteten ähnlich sind.

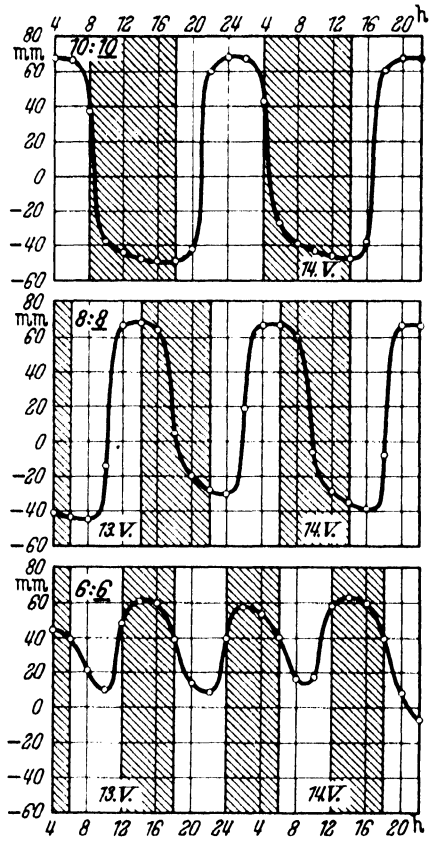


Abb. 79. *Kalanchoe blossfeldiana*. Bewegungskurven einzelner Blüten in Licht-Dunkelcyclen von 10:10, 8:8 und 6:6 Std. (Nach BÜNSOW.)

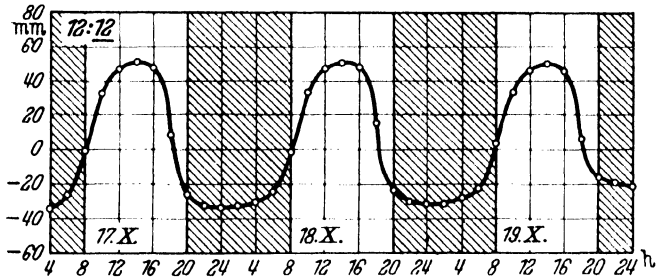


Abb. 78. *Kalanchoe blossfeldiana*. Verlauf der Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Blüten im 12:12 Std Licht-Dunkelwechsel (Mittelwerte aus 5 Blütenbewegungen). Ordinate: Öffnungsweite. Dunkelzeiten schraffiert. (Nach BÜNSOW.)

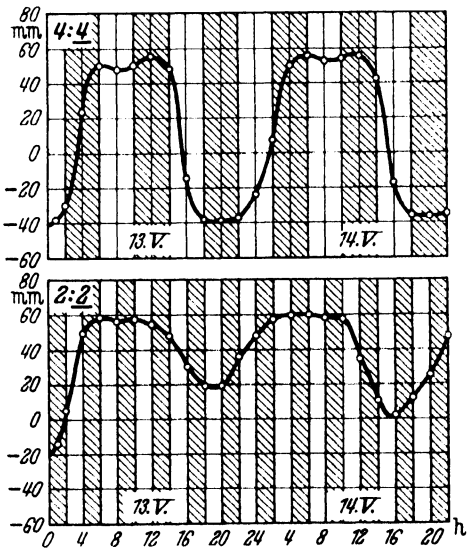


Abb. 80. Wie Abb. 79, jedoch Cyclen von 4:4 und 2:2 Std. (Nach BÜNSOW.)

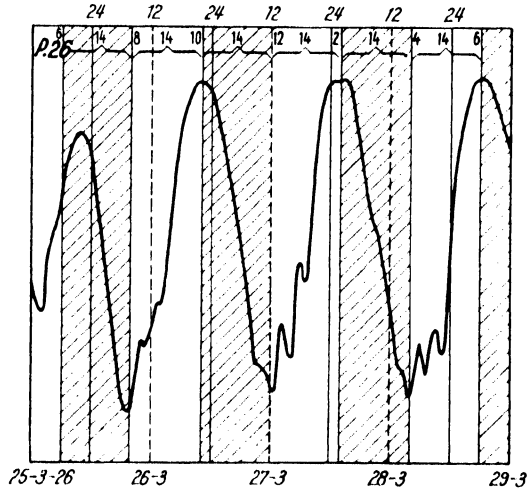


Abb. 81. *Canavalia ensiformis*. 14:14stündiger Licht-Dunkelwechsel. Die Senkungsmaxima (also die Kurvenhochpunkte) treten jeweils beim Eintritt der Dunkelperiode auf. Zahlen oben und unten wie in Abb. 75. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

Wir können also zusammenfassend feststellen: In einigen Fällen folgen die Pflanzen auch einem Licht-Dunkelrhythmus, der stark von der Tagesperiode

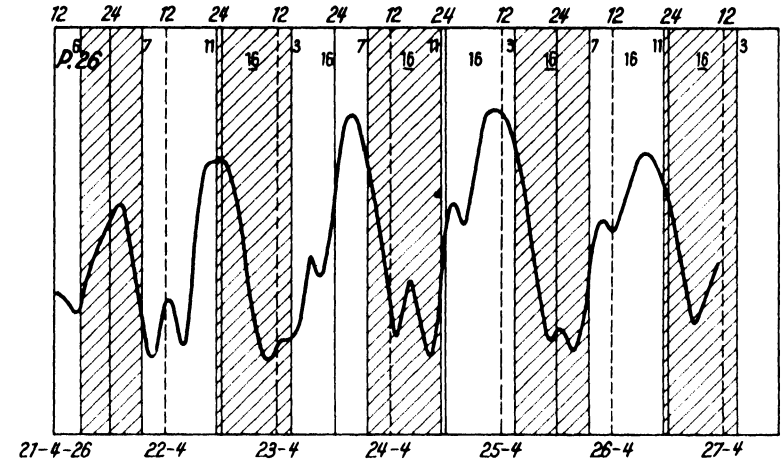


Abb. 82. *Canavalia ensiformis.* 16:16stündiger Licht-Dunkelwechsel. Die Senkungsmaxima (Kurvenhochpunkte) treten jeweils einige Stunden vor Beginn der Dunkelperiode ein. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

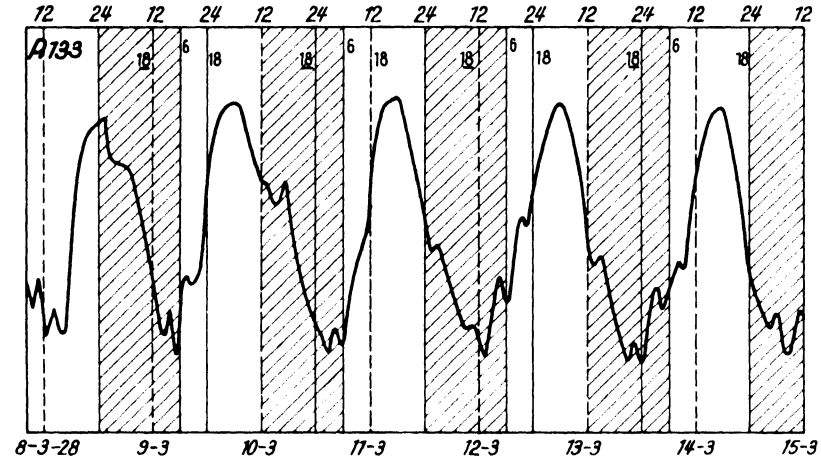


Abb. 83. *Canavalia ensiformis.* 18:18stündiger Licht-Dunkelwechsel. Die Nachtstellung wird größtenteils im Licht, die Tagstellung im Dunkeln verbracht. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

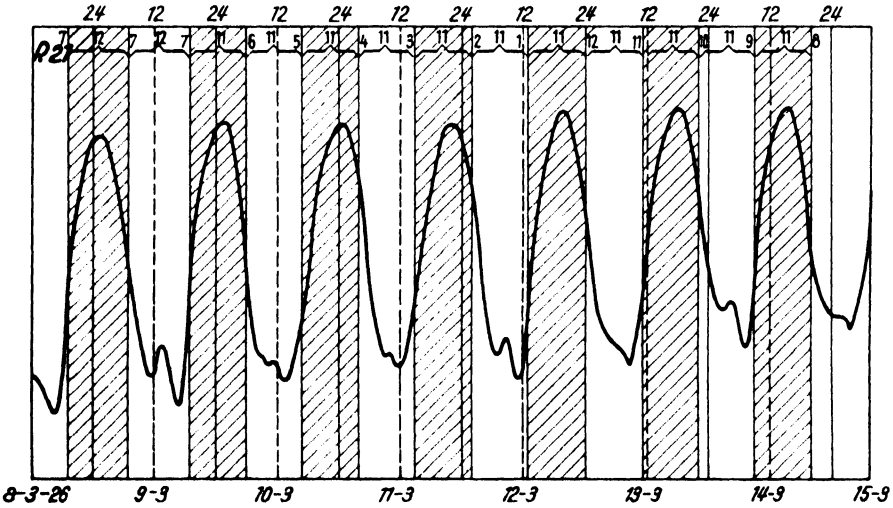


Abb. 84. *Canavalia ensiformis.* 11:11stündiger Licht-Dunkelwechsel, der die Periode innerhalb von 6 Tagen völlig umdreht. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

abweicht. In vielen Fällen aber, sowohl bei Laub- als auch bei Blütenblättern, zeigt sich eine deutliche Tendenz zur Einhaltung von 24 Std-Perioden, wenn die

Periodenlänge des Licht-Dunkelwechsels stark von der 24stündigen abweicht. Aber auch schon dann, wenn die Periodenlänge der Licht-Dunkelcyclen nur wenig von der 24 Std-Dauer abweicht, äußert sich die Tagesautonomie deutlich darin, daß die Bewegungsmaxima nicht zu ihren „normalen" Zeiten auftreten, die Senkungsmaxima z. B. nicht in der Mitte der Nachtperiode, sondern bei kurzen Cyclenlängen verspätet, bei großen Cyclenlängen verfrüht.

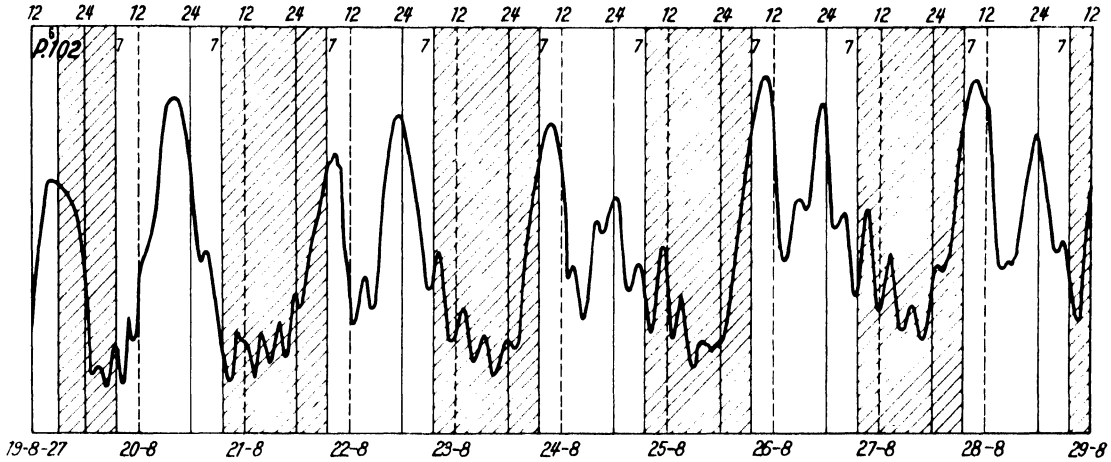


Abb. 85. *Canavalia ensiformis*. 24:24stündiger Licht-Dunkelwechsel. Am 20. August tritt eine verzögerte Nachtstellung im Licht ein. Die nächste Tagstellung wird im Dunkeln ziemlich lange beibehalten, die Senkung ist jedoch schon beim Beginn der neuen Lichtperiode vollzogen. In dieser Lichtperiode tritt eine schnelle Hebung ein, die dann fast unmittelbar von einer zweiten Senkung abgelöst wird. In den anschließenden Lichtperioden zeigen sich ebenfalls zwei Senkungsmaxima. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

c) Die sog. Nachschwingungen.

Ein weiterer Beweis für die Beteiligung der Tagesautonomie an den tagesperiodischen Bewegungen besteht in dem Auftreten von „Nachschwingungen" bei Beendigung des Licht-Dunkelwechsels (oder anderer regulierender Faktoren).

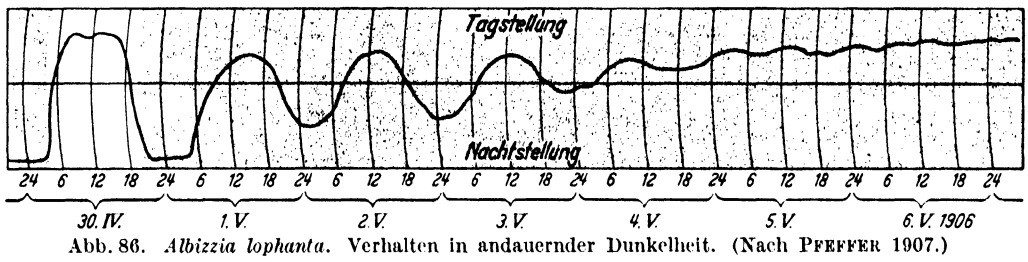


Abb. 86. *Albizzia lophanta*. Verhalten in andauernder Dunkelheit. (Nach PFEFFER 1907.)

Diese Nachschwingungen sind bei den verschiedensten Objekten beobachtet worden. Als willkürlich herausgegriffene Beispiele seien genannt: Die Laubblätter von *Albizzia lophanta* (Abb. 86), *Phaseolus vitellinus* (Abb. 87), *Canavalia ensiformis* (Abb. 88), die Blüten von *Calendula arvensis* (Abb. 89) und die Blüten von *Kalanchoe blossfeldiana* (Abb. 90). Diese Beispiele könnten beliebig vermehrt werden.

Das Auftreten von Nachschwingungen ist so leicht zu beobachten, daß es das beliebteste Mittel zum Studium endogen-tagesperiodischer Bewegungen und sogar das beliebteste Mittel zum Studium der endogenen Tagesrhythmik selber darstellt. An etiolierten Pflanzen sind die Nachschwingungen meistens leichter und über längere Zeit zu beobachten als an den im Gewächshaus aufgezogenen. Auch ist Dauerdunkel meistens geeigneter als Dauerlicht.

PFEFFER hatte ursprünglich der Auffassung zugeneigt, daß es sich bei den Nachschwingungen um die Fortsetzung des vorher den Pflanzen durch den Licht-

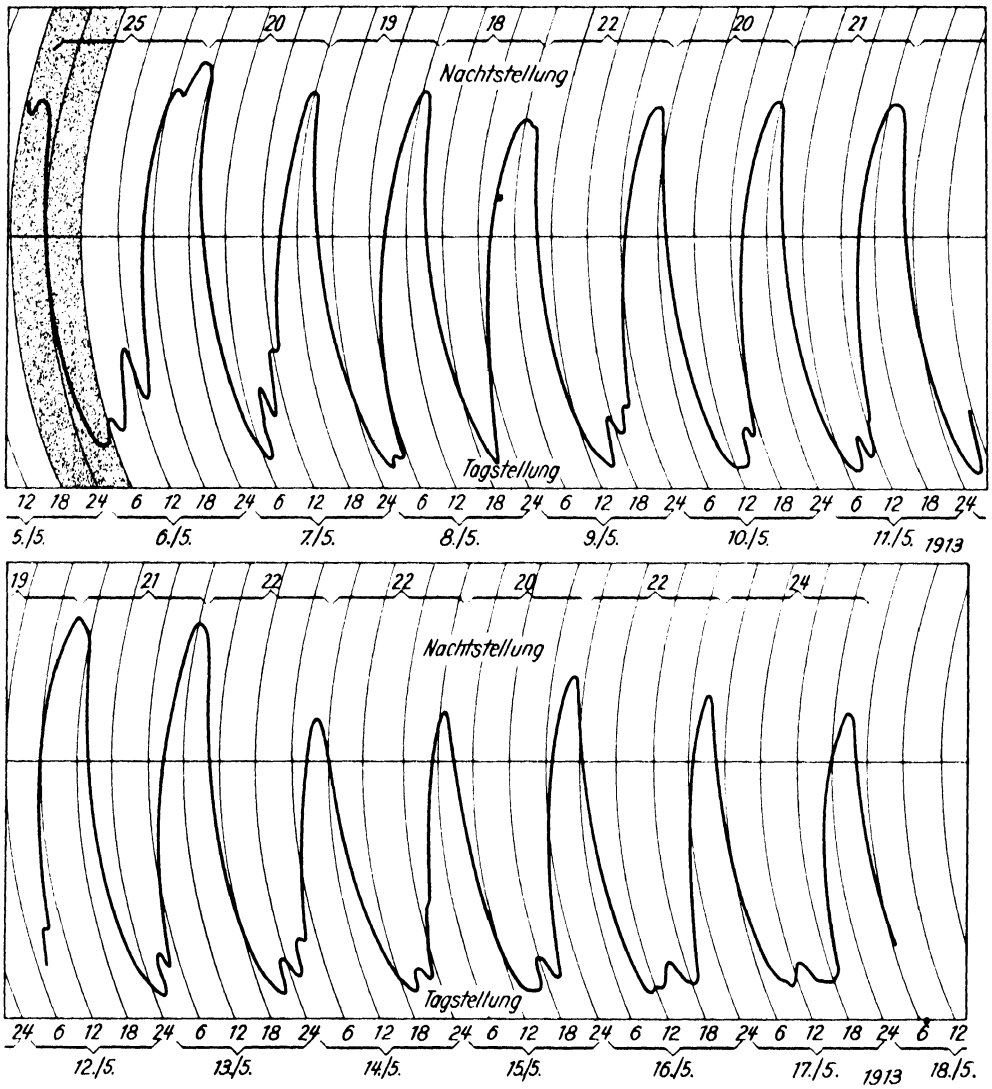


Abb. 87. *Phaseolus vitellinus.* Am 27. 4. wurden beide Primärblätter mit schwarzer Watte umhüllt, die Pflanze verblieb dann bis zum 5. 5. im Gewächshaus. Anschließend bekamen sie im Versuchszimmer Dauerlicht von 4 zehnkerzigen Kohlenfadenlampen. Zahlen oben: Periodenlängen in Std. (Nach PFEFFER 1915.)

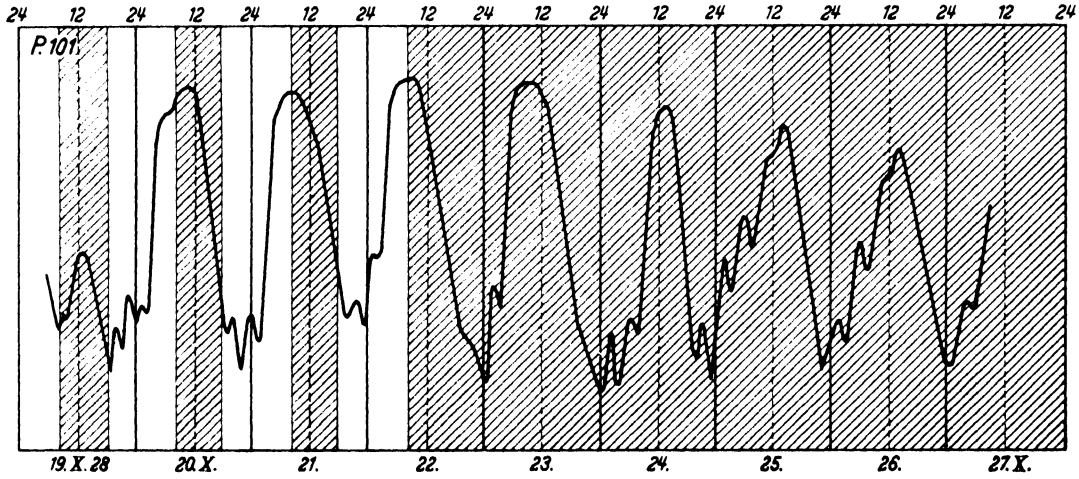


Abb. 88. *Canavalia ensiformis.* Im Gewächshaus aufgezogene Pflanze. Am 18. Oktober wurde die Bewegung durch eine 24stündige Lichtperiode verschoben; an den darauffolgenden Tagen wurde ein umgekehrter Beleuchtungswechsel geboten. Am 22. Oktober folgte konstante Dunkelheit, in der die Pflanze die um 12Std verschobene Bewegung fortsetzte. Zahlen oben und unten wie in Abb. 75. (Nach KLEINHOONTE 1932.)

Dunkelwechsel aufgezwungenen Rhythmus handele. Er vertrat, wie schon mehrfach betont worden ist, zunächst die Ansicht, die tagesperiodischen Bewegungen seien im wesentlichen unmittelbare Reaktionen auf Licht und Dunkelheit. Erst später hat er die Rolle der Tagesautonomie immer klarer erkannt. PFEFFER hat, als Folge seiner älteren Ansicht, immer wieder nach Fällen gesucht, in denen die Periodenlänge der Nachschwingungen eine Beziehung zur Cyclenlänge des vorher gebotenen Licht-Dunkelwechsels hat. Seine Veröffentlichungen enthalten aber kaum eine Angabe, die eine solche Deutung stützt. Eine schwache Andeutung für das Nachschwingen mit einer Periodenlänge im Sinne der vorher induzierten Rhythmik findet sich in einer seiner Kurven für *Albizzia lophanta* (Abb. 62). Jedoch weist PFEFFER selber daraufhin, daß aus dieser Kurve keine Schlüsse gezogen werden dürfen, weil ähnliche Bewegungskurven auch ohne solche Beleuchtung auftreten können. Sodann ist vielleicht noch ein Versuch mit *Mimosa spegazzinii* bezeichnend (Abb. 91), wo nach 6:6stündigem Licht-Dunkelwechsel Perioden mit einer Länge von etwa

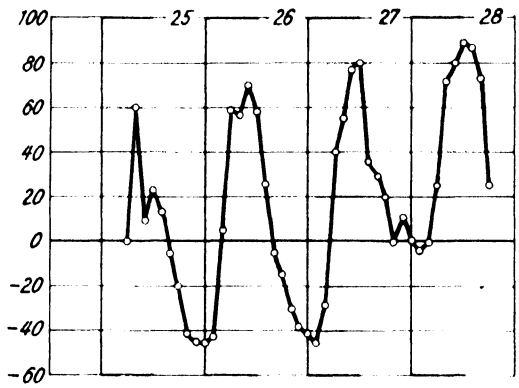


Abb. 89. Blüten von *Calendula arvensis*. Seit dem 22. Oktober dauernd verdunkelt. Bedeutung der Zahlen wie in Abb. 69. (Nach STOPPEL 1910.)

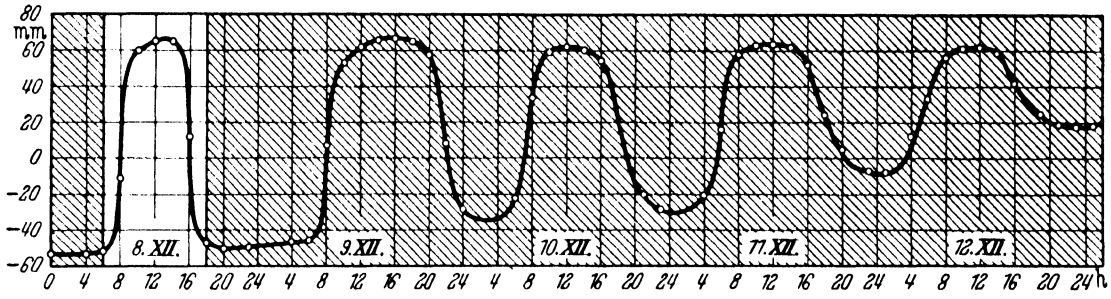


Abb. 90. *Kalanchoe blossfeldiana*. Fortsetzung der Blütenbewegungen mit geringer Dämpfung im Dauerdunkel (Nach BÜNSOW 1953.)

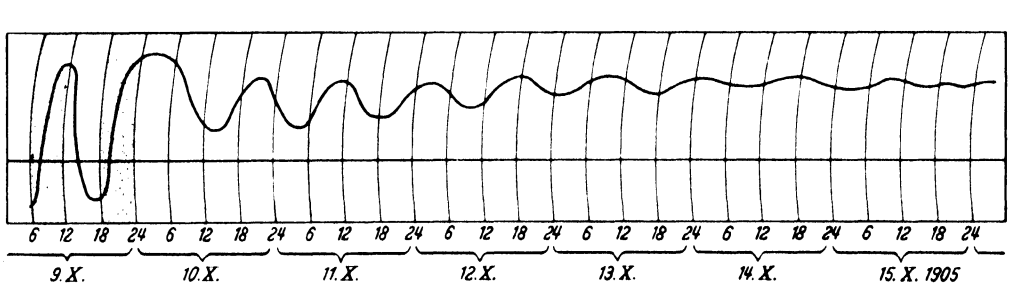


Abb. 91. *Mimosa speggazzinii*. Verhalten der Blattbewegungen nach Einwirkung eines 6:6stündigen Licht-Dunkelrhythmus. (Nach PFEFFER 1907.)

15 Std auftreten, sofern die Nachschwingungen im Dauerlicht untersucht wurden. Aus diesen wenigen Hinweisen dürfen aber keine weitgehenden Folgerungen abgeleitet werden.

Es wäre durchaus nicht ausgeschlossen, daß sich Objekte finden, die unter bestimmten Bedingungen eine Fortsetzung vorher induzierter Bewegungsrhythmen zeigen. Zu dieser Vermutung rechtfertigen uns Beobachtungen von PIRSON und Mitarbeitern über induzierte Stoffwechselrhythmen (vgl. dieses Handbuch, Band II).

STOPPEL (1910) beschreibt einen Versuch mit den Blüten von *Bellis perennis*, nach dem man den Eindruck von Nachschwingungen mit induzierten Periodenlängen gewinnen könnte. Standen die Pflanzen etwa 1 Woche im 18:18stündigen Licht-Dunkelwechsel und erhielten dann Dauerlicht, so traten Nachschwingungen mit Periodenlängen von etwa 36 Std auf. Jedoch hatten die Nachschwingungen auch dann ähnlich große Periodenlängen, wenn der vorhergehende Licht-Dunkelwechsel anders war. STOPPEL selber schreibt, daß das „Tempo ... nur wenig zurückbleibt gegenüber den Schwingungen derjenigen Blumen, die im 6stündigen Rhythmus vorbehandelt waren und dann im Dauerlicht blieben. Weitere Versuche müssen erst ergeben, ob die Vorbehandlung überhaupt einen bestimmten, ohnehin nur geringen Einfluß auf die folgenden Schwingungen hat."

Im allgemeinen jedenfalls zeigen die Nachschwingungen unter konstanten Bedingungen, einerlei welchem Licht-Dunkelwechsel die Pflanzen vorher ausgesetzt waren, eine Periodenlänge von ungefähr 24 Std. Das haben sowohl PFEFFER als auch viele spätere Autoren gefunden.

So hat es sich also bestätigt, daß die sog. Nachschwingungen nichts anderes sind als Bewegungen auf Grund der endogenen Tagesrhythmik. Die Phasenlage bei diesen Nachschwingungen hängt natürlich von der Tageszeit der vorher regulierend gewesenen Licht-Dunkelreize ab.

d) Auftreten tagesperiodischer Bewegungen ohne vorhergehenden tagesperiodischen Licht-Dunkelwechsel.

Noch deutlicher werden die auf den vorhergehenden Seiten genannten Schlußfolgerungen durch Versuche bestätigt, nach denen auch ohne vorhergehenden tagesperiodischen Licht-Dunkelwechsel tagesperiodische Bewegungen auftreten können.

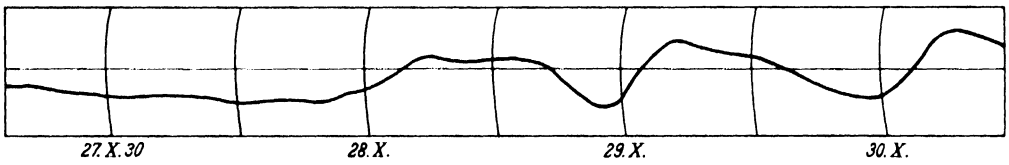


Abb. 92. *Phaseolus multiflorus*. Etiolierte Pflanzen. Die Bandagierung wurde schon eine Woche vorher vorgenommen, um eine Beleuchtung bei Beginn der Registrierung zu vermeiden. Tagesperiodische Bewegungen treten erst ein, nachdem am 28. 10. vormittags 1 Std rotes Licht einwirkte (die Daten sind jeweils 12 Uhr mittags eingetragen). (Nach BÜNNING 1931.)

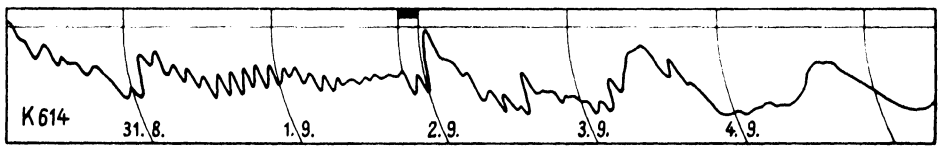


Abb. 93. *Phaseolus multiflorus*. Registrierung der Bewegungskurve in schwachem konstantem Dauerlicht. Durch die schwarze Marke ist ein Zeitraum von 200 min angegeben, währenddessen mit hoher Beleuchtungsstärke die Tagesrhythmik ausgelöst wurde. (Nach LEINWEBER.)

Leicht zu erreichen sind solche Bewegungen, wenn Pflanzen im Dauerdunkel oder Dauerlicht aufgezogen wurden und dann ein *einmaliger* Übergang zu entgegengesetzten Bedingungen (also von Dauerdunkel zu Dauerlicht oder umgekehrt) vollzogen worden ist. Auch ein vorübergehender kurzer Lichtreiz im Dauerdunkel oder eine vorübergehende kurze Dunkelperiode im Dauerlicht kann die Auslösung bedingen.

Bei Primärblättern von *Phaseolus multiflorus* treten nach BÜNNING (1931) und nach LEINWEBER keine tagesperiodischen Bewegungen auf, wenn die Pflanze keinen Lichtreiz bekommen hat. Ein einzelner Lichtreiz löst dann die Bewegungen aus (Abb. 92 und 93).

Etwa vergleichbar hiermit ist die Auslösung der Bewegungen von *Kalanchoe*-Blüten durch einen kurzen Dunkelreiz, der in die Dauerlichtbedingungen eingeschoben worden ist (BÜNSOW, Abb. 94). Freilich handelt es sich dabei nicht um Pflanzen, die von der Keimung an in konstanten Bedingungen standen. Vergleichbar hiermit sind wiederum Versuche von STOPPEL und KNIEP an den Blüten von *Calendula*, nach denen einmaliges Dunkelsetzen die Bewegungsperiodizität auslöst. Auch bei *Canavalia* genügt der Übergang von Dauerlicht zu Dauerdunkelheit zur Bewegungsauslösung (Abb. 95).

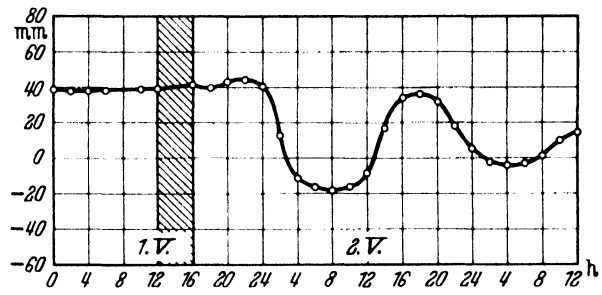


Abb. 94. *Kalanchoe blossfeldiana*. Bewegungen der Blütenblätter. Aufhebung der Lichthemmung durch eine relativ kurze Dunkelzeit. (Nach BÜNSOW 1953.)

Schließlich gibt es aber auch Pflanzen, bei denen die Bewegungsperiodizität schon ohne diese Einzelreize auftritt, nämlich ganz spontan an Pflanzen, die von der Keimung an in konstanten Bedingungen standen. Das hat KLEINHOONTE für die Primärblätter von *Canavalia ensiformis* angegeben. Die spontanen Bewegungen zeigen dann auch, solange kein synchronisierender Lichtreiz eingewirkt hat, keine Beziehung der Lage ihrer Wendepunkte zur Tageszeit, d. h. die Maxima und Minima sind willkürlich über den ganzen Tag verstreut (Abb. 96). Ebenso interessant sind in dieser Hinsicht weitere Versuchsreihen KLEINHOONTES an *Canavalia*, bei denen die Pflanzen im 8:8 Std-Licht-Dunkelrhythmus aufgezogen wurden. Die Pflanzen zeigen nachher bei konstanter

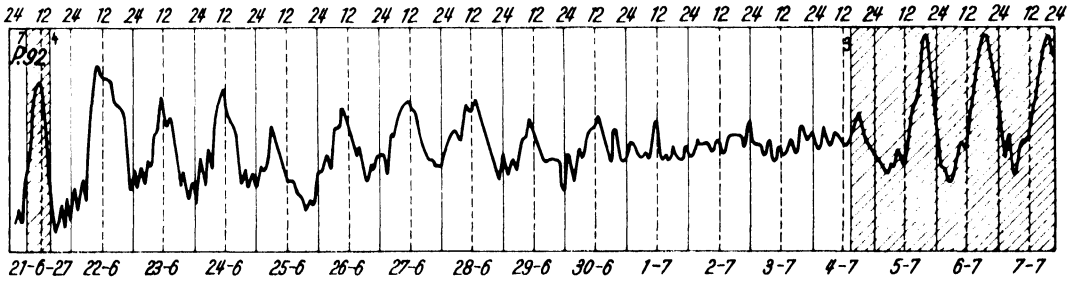


Abb. 95. *Canavalia ensiformis*. Beendigung der tagesperiodischen Bewegungen im Dauerlicht und Wiederauslösung durch Dauerdunkelheit. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

Dunkelheit oder im Dauerlicht ebenfalls nicht etwa Bewegungen in 16 Std langen Perioden, sondern wieder solche mit Perioden von 24 Std Länge (Abb. 97).

Weiterhin ist geprüft worden, ob eventuell eine Nachwirkung des schon während der Samenreifung einwirkenden Licht-Dunkelwechsels vorliegt. Es zeigte sich aber, daß die Art der auf die Mutterpflanzen während der Samenreifung einwirkenden Licht-Dunkelbedingungen keinen Einfluß auf den Charakter der später von den Keimpflanzen registrierten tagesperiodischen Bewegungen hat (BÜNNING 1932).

Alle diese Versuche beweisen also zunächst einmal die starke Beteiligung der endogenen Tagesrhythmik an den tagesperiodischen Bewegungen. Sie werfen aber zugleich noch ein weiteres Problem auf: Wie ist die Auslösung von tagesperiodischen Bewegungen durch einen Einzelreiz zu verstehen, wenn die Pflanze vorher keine Bewegungsperiodizität gezeigt hat? Die nächstliegende Annahme ist wohl die, daß ohne einen regulierenden Lichtreiz schon endogen-tagesperiodische physiologische Vorgänge in den Gelenken ablaufen, diese Vorgänge aber nicht in den verschiedenen Zellen synchronisiert sind. Die Aufgabe des Einzelreizes, der

die Bewegungen auslöst, würde also darin bestehen, die rhythmischen Vorgänge in allen Zellen zu synchronisieren. Für diese Deutung sprechen bestimmte

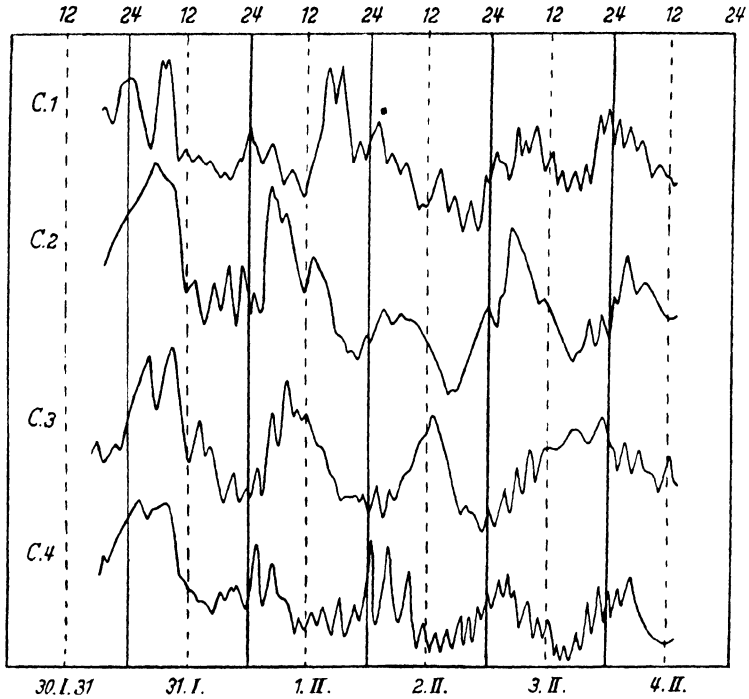


Abb. 96. *Canavalia ensiformis*. Vier Kurven von im Versuchszimmer bei konstantem Licht aufgezogenen Pflanzen. Registrierung der Bewegungen 10 Tage nach Keimungsbeginn anfangend. Man sieht, daß sich die Blättchen oftmals in entgegengesetztem Sinne bewegen, dabei aber etwa den Tagesgang einhalten. Zahlen oben: Uhrzeit. (Nach KLEINHOONTE 1932.)

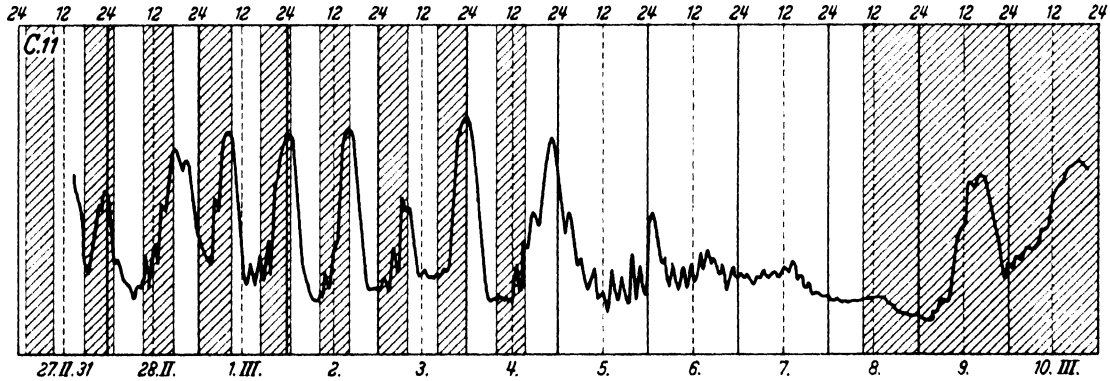


Abb. 97. *Canavalia ensiformis*. Im 8:8stündigen Licht-Dunkelwechsel aufgezogen. Die Blätter bewegen sich mit diesem Lichtwechsel synchron, teilweise jedoch mit einer deutlichen Tendenz der Abweichung zur 24 Std-Periode. (Namentlich am letzten Tag des 8:8stündigen Licht-Dunkelwechsels.) Im anschließenden Dauerlicht zunächst Tagesperioden, nachher ein Ausklingen der Bewegungen. Wiederauslösung im Dauerdunkel. (Nach KLEINHOONTE 1932.)

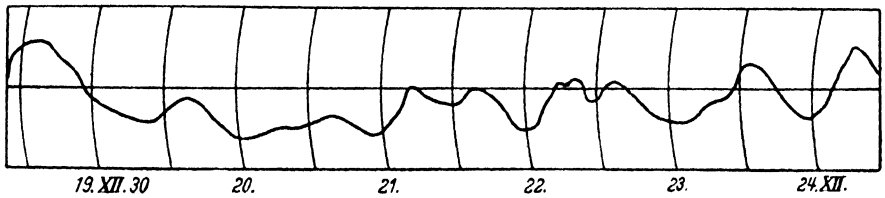


Abb. 98. *Phaseolus multiflorus*. Bewegung anfangs mit einfacher Tagesperiodizität. Am 21. und 22. 12. zeigt sich eine Nebenschwingung. Die Bewegung wird wieder einfach tagesperiodisch, nachdem am 23. 12. von 18—19 Uhr mit rotem Licht beleuchtet wurde. (Nach BÜNNING 1931.)

Beobachtungen, vor allem kann hier die faktische Auflösbarkeit in Teilschwingungen und die Möglichkeit, diese durch Einzelreize wieder zu synchronisieren,

genannt werden (Abb. 99a). Auch spontan kann eine solche Auslösung (beim Fehlen regulierender Außenreize) auftreten (Abb. 98, 99b).

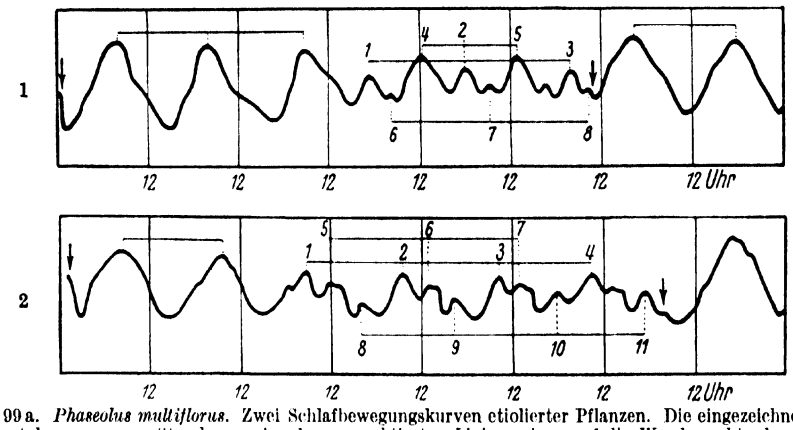
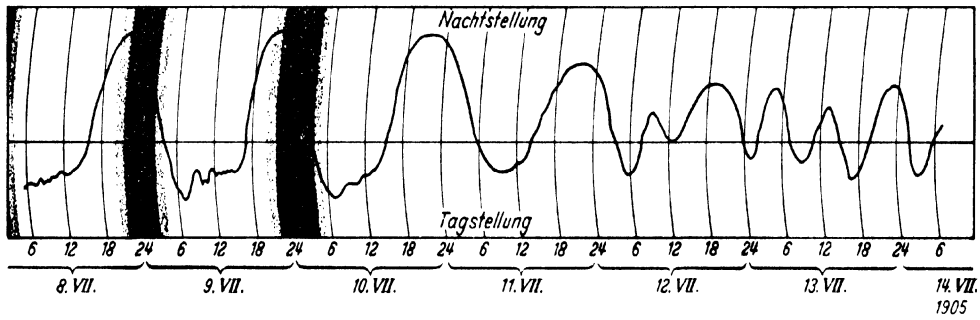


Abb. 99a. *Phaseolus multiflorus*. Zwei Schlafbewegungskurven etiolierter Pflanzen. Die eingezeichneten, durch horizontal ausgezogene Strecken verbundenen punktierten Linien zeigen auf die Wendepunkte der Blattbewegungen (und zwar auf den Übergang von der Senkung in die Hebung). In 1 läßt die Form der Teilschwingungen deutlich erkennen, daß die Wendepunkte 1—3 bzw. 4 und 5 bzw. 6—8 zu je einer Teilschwingung von annähernd 24stündigem Rhythmus gehören. In 2 gehören entsprechende Wendepunkte 1—4 bzw. 5—7 bzw. 8—11 zu je einer Teilschwingung; auch hier sind die betreffenden Abstände wieder annähernd 24stündig. (Nach BÜNNING 1935.)



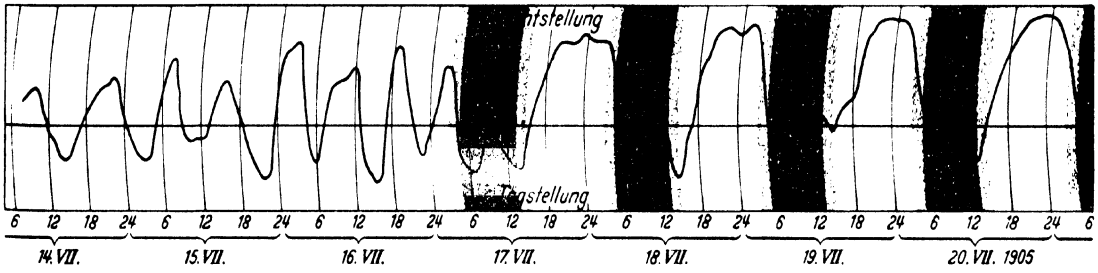


Abb. 99b. *Mimosa speggazzinii*. Spontane Auflösung der tagesperiodischen Blattbewegungen in Teilschwingungen. In einigen Teilen der Kurve ist deutlich zu erkennen, wie die Gipfel zu etwa tagesperiodischen Bewegungen zusammengehören. Beim Wiedereinsetzen des Licht-Dunkelwechsels ist innerhalb von etwa 3 Tagen die Synchronisierung wieder ganz vollzogen. (Nach PFEFFER 1907.)

e) Die Länge der Perioden.

Wir haben gesehen, daß sich die Periodenlänge, unterschiedlich weit durch entsprechende Licht-Dunkel-Cyclen modifizieren läßt. Bei starker Ausprägung der Tagesautonomie besteht diese Regulierbarkeit etwa zwischen 16 und 36 Std langen Perioden; in noch kürzeren oder noch längeren Perioden schlägt die Tagesautonomie durch.

Fehlen äußere regulierende Faktoren ganz, so beträgt die Periodenlänge aber durchaus nicht genau 24 Std. Für *Canavalia ensiformis* fand KLEINHOONTE (1932) 24.45 Std. Bei *Phaseolus vitellinus* hat PFEFFER im Dauerlicht oft Periodenlängen gefunden, die weit unter 24 Std lagen (Abb. 87, 101). Bei *Phaseolus*

multiflorus wurden in dem von LEINWEBER benutzten Material durchschnittlich fast 28 Std gemessen.

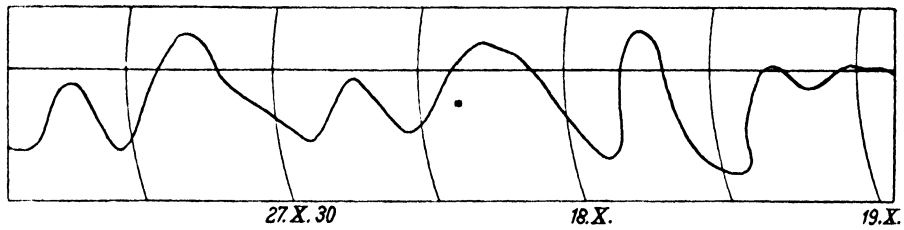


Abb. 100. *Phaseolus multiflorus.* Schlafbewegungskurve mit einer ziemlich starken Nebenschwingung, die an jedem Tag ungefähr zur gleichen Zeit wiederkehrt. (Nach BÜNNING 1931.)

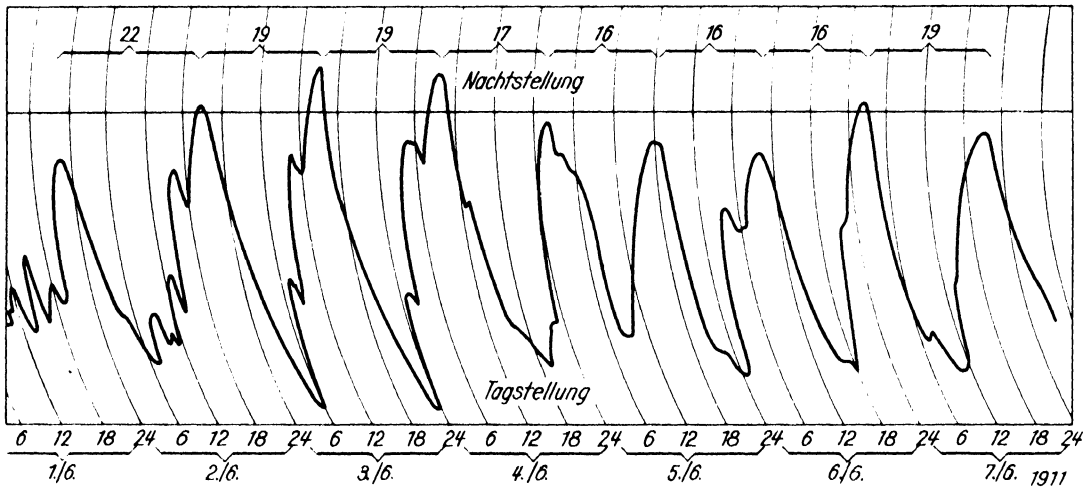


Abb. 101. *Phaseolus vitellinus.* Dauerlicht mit verhältnismäßig geringer Intensität. Länge der Perioden (Zahlen oben) durchweg kürzer als 24 Std. (Nach PFEFFER 1915.)

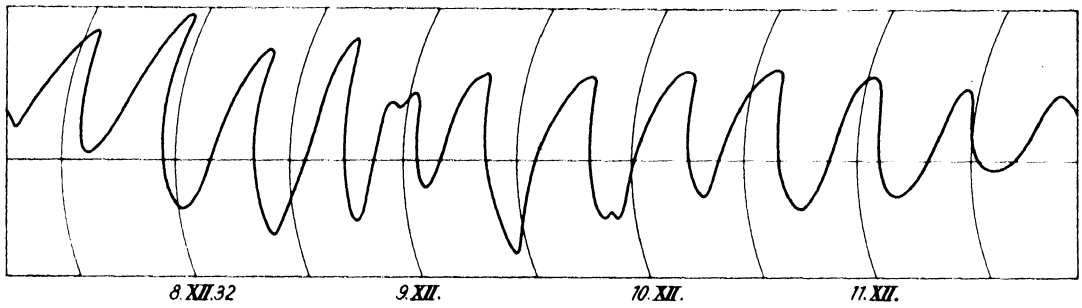


Abb. 102. *Phaseolus multiflorus.* Bewegungen mit besonders kleiner Schwingungsdauer. (Nach BÜNNING 1932.)

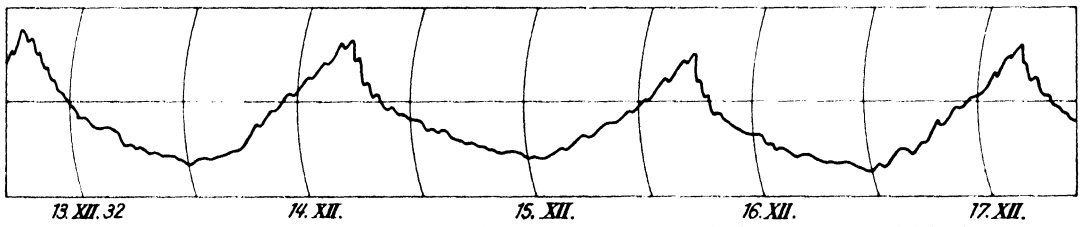


Abb. 103. *Phaseolus multiflorus.* Bewegungen mit besonders großer Schwingungsdauer (gleiche Bedingungen wie bei dem Versuch, der der Abb. 102 zugrunde lag). (Nach BÜNNING 1932.)

Aus Kurven in einer Arbeit von STOPPEL (1910) ergibt sich, daß bei den Blüten von *Bellis perennis* im Dauerlicht Perioden von durchschnittlich etwa 25 Std auftreten können.

Während sich der Durchschnittswert für die Periodenlänge bei sorgfältiger Kontrolle der Bedingungen leicht reproduzieren läßt, bestehen doch starke individuelle Verschiedenheiten. Extremwerte sind für *Phaseolus multiflorus* in Abb. 102 und 103 dargestellt. Ein Bild von der großen Streuung kann Abb. 104 vermitteln. Solche Verschiedenheiten sind teilweise phänotypisch, teilweise genotypisch (vgl. hierzu die von BÜNNING 1935 mitgeteilten Kreuzungsversuche). Jedoch soll diese Frage hier nicht weiter erörtert werden; es handelt sich mehr um ein zellphysiologisches Problem der endogenen Tagesrhythmik, als um eines der tagesperiodischen Bewegungen.

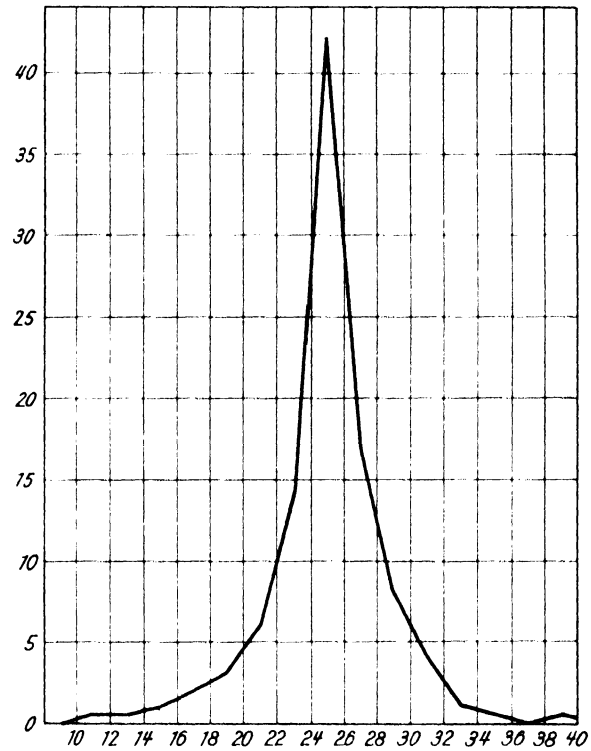


Abb. 104. *Phaseolus multiflorus*. Häufigkeit der Einzelwerte für die Schwingungsdauer im Dauerdunkel und bei 22°. Abszisse: Größenklasse der Schwingungsdauer (8—10, 10—12 Std usw.). Ordinate: Prozentuale Häufigkeit dieser Schwingungsdauer. Zusammengestellt nach 250 einzelnen Schwingungen. (Nach BÜNNING 1932.)

2. Die Regulierung durch den Licht-Dunkelwechsel.

a) Grenzen der Regulierbarkeit.

Wir haben wiederholt betont, daß der Licht-Dunkelwechsel der wichtigste Regulator der tagesperiodischen Bewegungen ist. Dabei haben wir auch gesehen, daß die typischen tagesperiodischen Bewegungen nur begrenzt vom Licht-Dunkelwechsel regulierbar sind: Bei zu starker Abweichung der Periodenlängen der Licht-Dunkelcyclen folgen die Bewegungen diesen nicht mehr, sondern nur dem von der endogenen Tagesrhythmik angestrebten Gang.

Sehr gut ist die Regulierbarkeit natürlich immer dann, wenn die tagesautonome Komponente wenig ausgeprägt ist und die Bewegungen dann immer mehr zu rein photonastischen Reaktionen werden. Dabei kann man aber nicht notwendig von einem gleitenden Übergang zwischen tagesperiodischen Bewegungen und photonastischen Reaktionen sprechen, vielmehr können sich beide Reaktionstypen sehr wohl überlagern. Das kommt bei den Primärblättern von *Phaseolus* (und mehreren anderen Leguminosen) etwa darin zum Ausdruck, daß beim Übergang von Dunkelheit zu Licht in wenigen Minuten eine Blattsenkung eintreten kann, also eine Blattstellung, erreicht wird wie bei der normalen Nachtstellung.

Diese photonastische Blattsenkung geht nach kurzer Zeit zurück und das Blatt verharrt dann in der Tagstellung (also im Zustand der Hebung), bis erst etwa 12 Std nach Lichtbeginn die Blattsenkung einsetzt, welche der tagesperiodischen Bewegung eigentümlich ist. (Jene photonastische Blattsenkung kann übrigens, wenn das Licht nicht allseitig einwirkt, tagesperiodisch verlaufen.)

b) Gesetze der Regulierung durch den Licht-Dunkelwechsel.

Bei den meisten tagesperiodischen Bewegungen wird im normalen, also etwa 12:12stündigen Licht-Dunkelwechsel das Maximum der Nachtstellung ungefähr

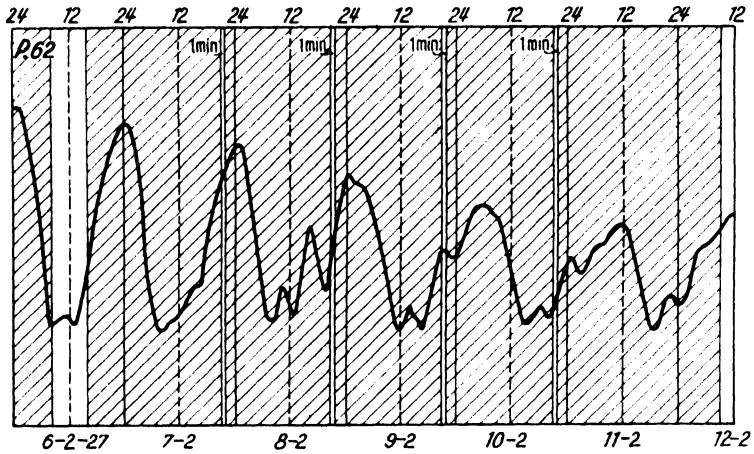


Abb. 105. *Canavalia ensiformis.* Die Pflanzen wurden abends um 10 Uhr während einer einzigen Minute beleuchtet. Die Wendepunkte werden dadurch allmählich völlig verschoben. (Nach KLEINHOONTE 1929.)

in der Mitte der Dunkelperiode, das Maximum der Tagstellung ungefähr in der Mitte der Lichtperiode erreicht. Daß sich dabei die einzelnen Arten verschieden verhalten, also in einigen Fällen die Nachtstellung eine Senkung, in anderen die

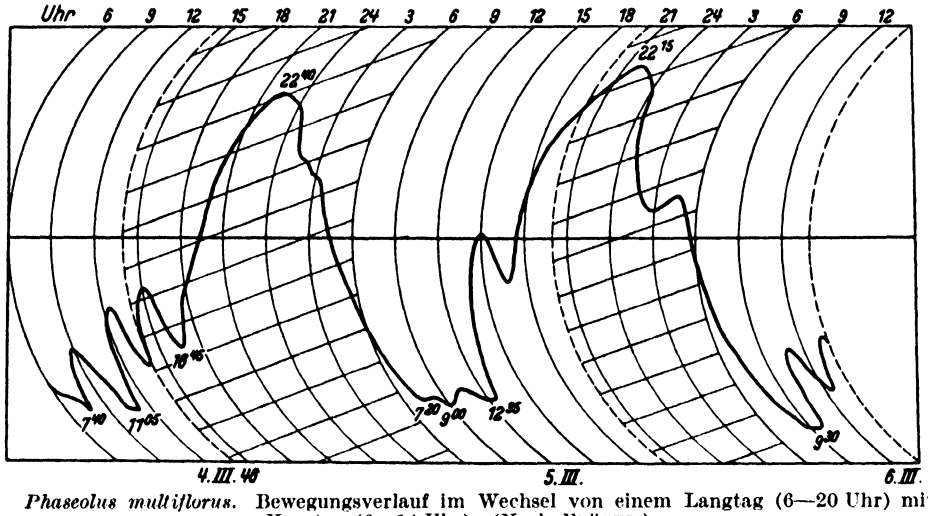


Abb. 106. *Phaseolus multiflorus.* Bewegungsverlauf im Wechsel von einem Langtag (6—20 Uhr) mit einem Kurztag (6—14 Uhr). (Nach FLÜGEL.)

Tagstellung eine Senkung ist, wurde früher erwähnt. Maximum und Minimum liegen immer ungefähr 12 Std auseinander, d. h. Hebung und Senkung der Blätter erfordern etwa die gleiche Zeit (wenn auch die Bewegungskurven eine deutliche Asymmetrie zeigen können).

Als auslösender Reiz hat vor allem entweder der Übergang von Licht zu Dunkelheit oder von Dunkelheit zu Licht zu gelten. Die *Dauer* der Beleuchtung

spielt bei den in Frage kommenden Intensitäten keine große Rolle. Oftmals wird durch eine Beleuchtungsdauer von einigen Minuten, mindestens aber durch eine solche von wenigen Stunden schon ein ähnlich großer Effekt erreicht wie durch

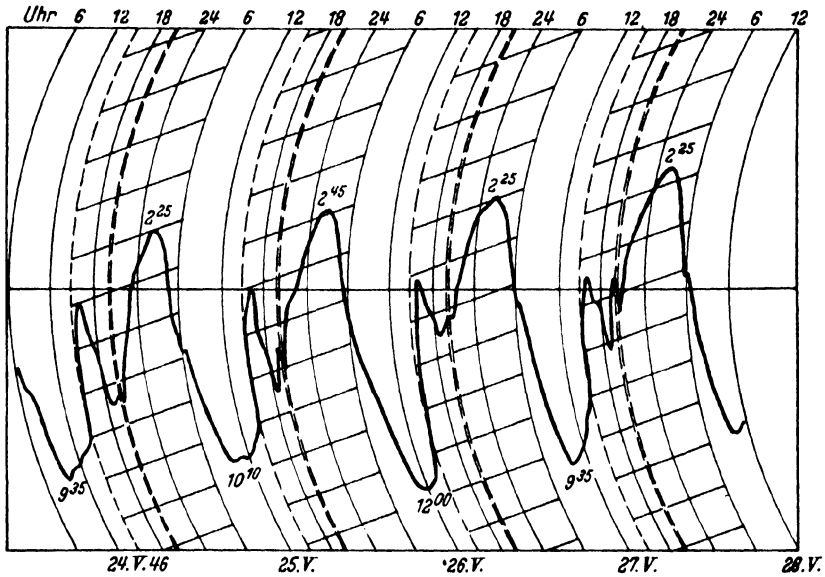


Abb. 107. *Phaseolus multiflorus.* Bewegungsverlauf im Wechsel von 9 Std Licht und 15 Std Dunkelheit mit $^1/_2$stündigem Zwischenlicht nach der 5. Dunkelstunde. (Nach FLÜGEL.)

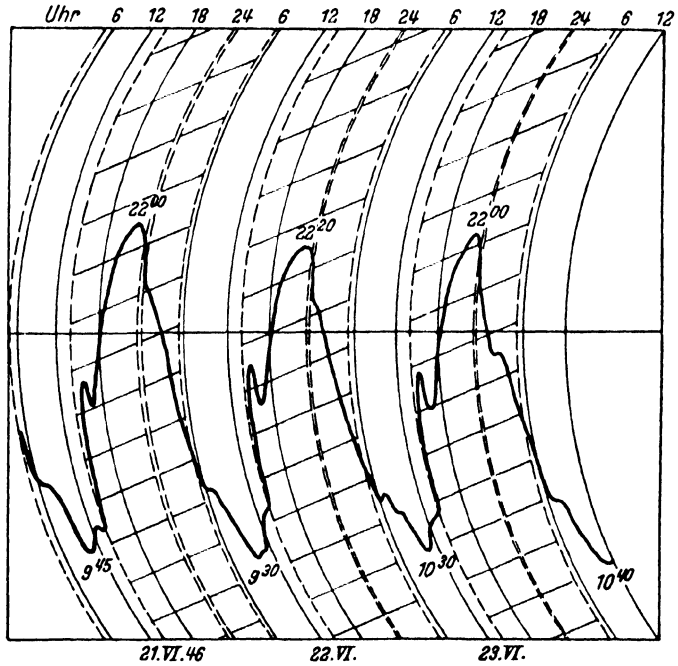


Abb. 108. *Phaseolus multiflorus.* Bewegungsverlauf im Wechsel von 9 Std Licht und 15 Std Dunkelheit mit $^1/_2$stündigem Zwischenlicht nach der 9. Dunkelstunde. (Nach FLÜGEL.)

die 12 Std lange Lichtperiode. Das äußert sich darin, daß die Lage der Wendepunkte in erster Linie vom Zeitpunkt des Übergangs von Licht zu Dunkelheit oder umgekehrt determiniert wird. Es kann z. B. bei extrem kurzen Lichtperioden das Hebungsmaximum, welches bei der betreffenden Pflanze etwa normalerweise im Licht erreicht wird, erst in der Dunkelheit eintreten. Im einzelnen sind die Gesetze für den Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei verschiedenen Licht-

Dunkelrhythmen namentlich für *Canavalia ensiformis* (KLEINHOONTE) und für *Phaseolus multiflorus* (nach PFEFFER vor allem von FLÜGEL) ermittelt worden.

Von den Beobachtungen KLEINHOONTEs seien folgende hervorgehoben: Wenn der Pflanze, die erst im Dunkeln steht, während der Blattsenkung eine kurze Lichtperiode geboten wird, so bedingt diese ein Hinausschieben des Senkungsmaximums. Das heißt Licht wirkt verzögernd auf den Eintritt der Nachtstellung, sofern es in diesem Zeitabschnitt einwirkt. Es genügen dazu bei ausreichend hoher Lichtintensität kurze Perioden, die KLEINHOONTE bis auf etwa 1 min herunter reduzieren konnte (Abb. 105).

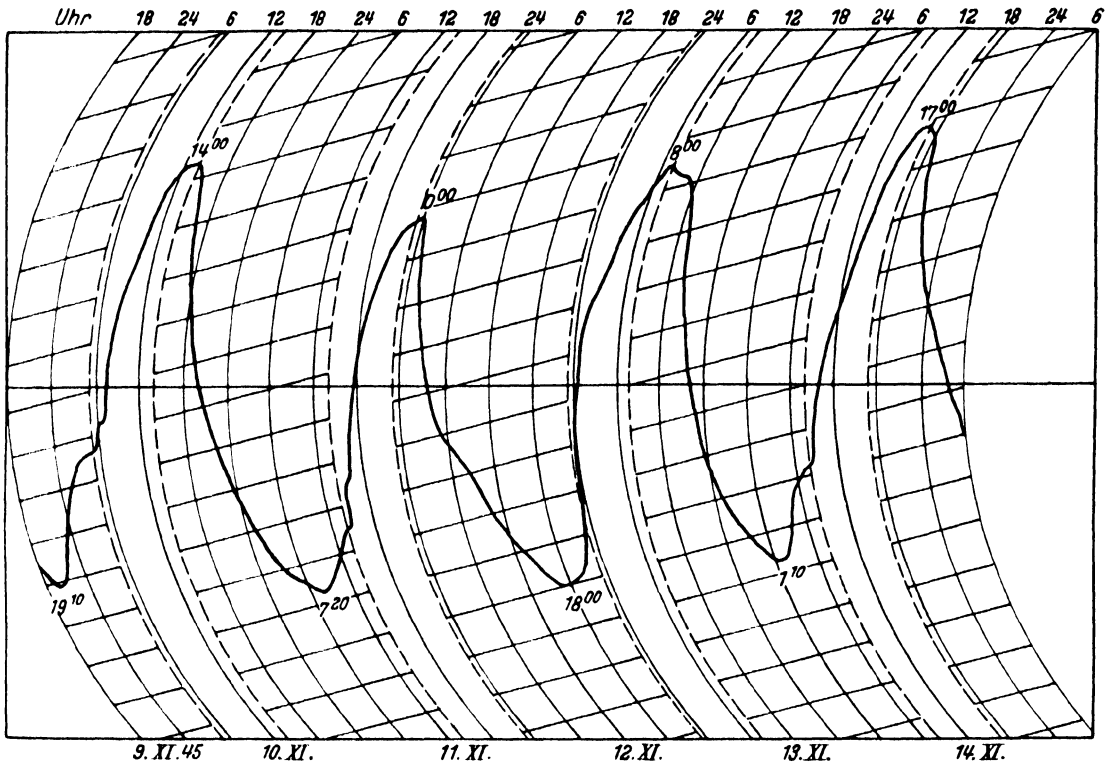


Abb. 109. *Phaseolus multiflorus*. Bewegungsverlauf im Wechsel von 9 Std Licht und 24 Std Dunkelheit. (Nach FLÜGEL.)

FLÜGEL hat den Verlauf der Bewegungen bei unterschiedlichen Licht-Dunkelrhythmen besonders im Hinblick auf den Zusammenhang zwischen endogener Rhythmik und Photoperiodismus untersucht, um zu sehen, wie die Rhythmik während der bei photoperiodischen Versuchen gebotenen Beleuchtungsweise reguliert wird. Erwähnt seien von seinen Ergebnissen die aus den Abb. 106 bis 109 ersichtlichen Regeln. FLÜGEL faßt diese Ergebnisse folgendermaßen zusammen: Beginnen im Wechsel von Lang- und Kurztagen die Kurztage bis zu 5 Std später als die Langtage, so wird die Blattbewegung jeden Tag durch den jeweiligen Lichtbeginn neu einreguliert. Beginnt der Tag aber erst, wenn die Blattbewegung bereits die maximale Tagesstellung erreicht hat, so ist die nächste extreme Nachtstellung eine Resultante der von beiden Lichtbeginnen, also durch den Beginn des Langtages und durch den Beginn des Kurztages erstrebten Stellungen. Die vom Langtag induzierte extreme Nachtstellung wird 17—18 Std nach Beginn der Lichtperiode erreicht. — Wird innerhalb der Nacht eine Störlichtperiode geboten, so bedingt diese ein Hinausschieben des Nachtmaximums um 2—3 Std, sofern das Störlicht in der 3.—7. Std der nächtlichen Dunkelperiode geboten wird. Wird das Störlicht jedoch in der zweiten Hälfte der Dunkelperiode

geboten, so beeinflußt es die Nachtstellung nicht (*Phaseolus* verhält sich also ähnlich, aber anscheinend nicht ganz genau so wie *Canavalia*).

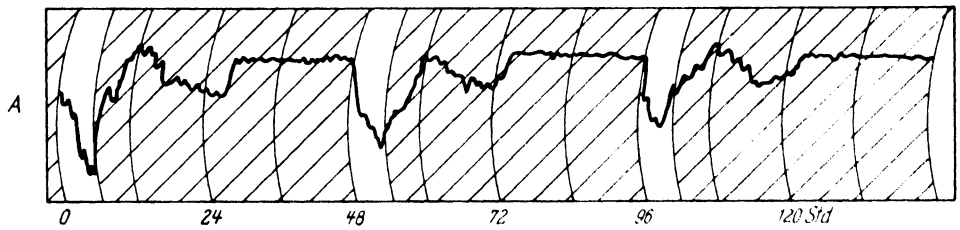


Abb. 110. *Glycine soja*. Verlauf der tagesperiodischen Blattbewegungen während der Anwendung von 48 Std-Cyclen, 6 Std Licht, 42 Std Dunkelheit. (Nach BÜNNING 1954.)

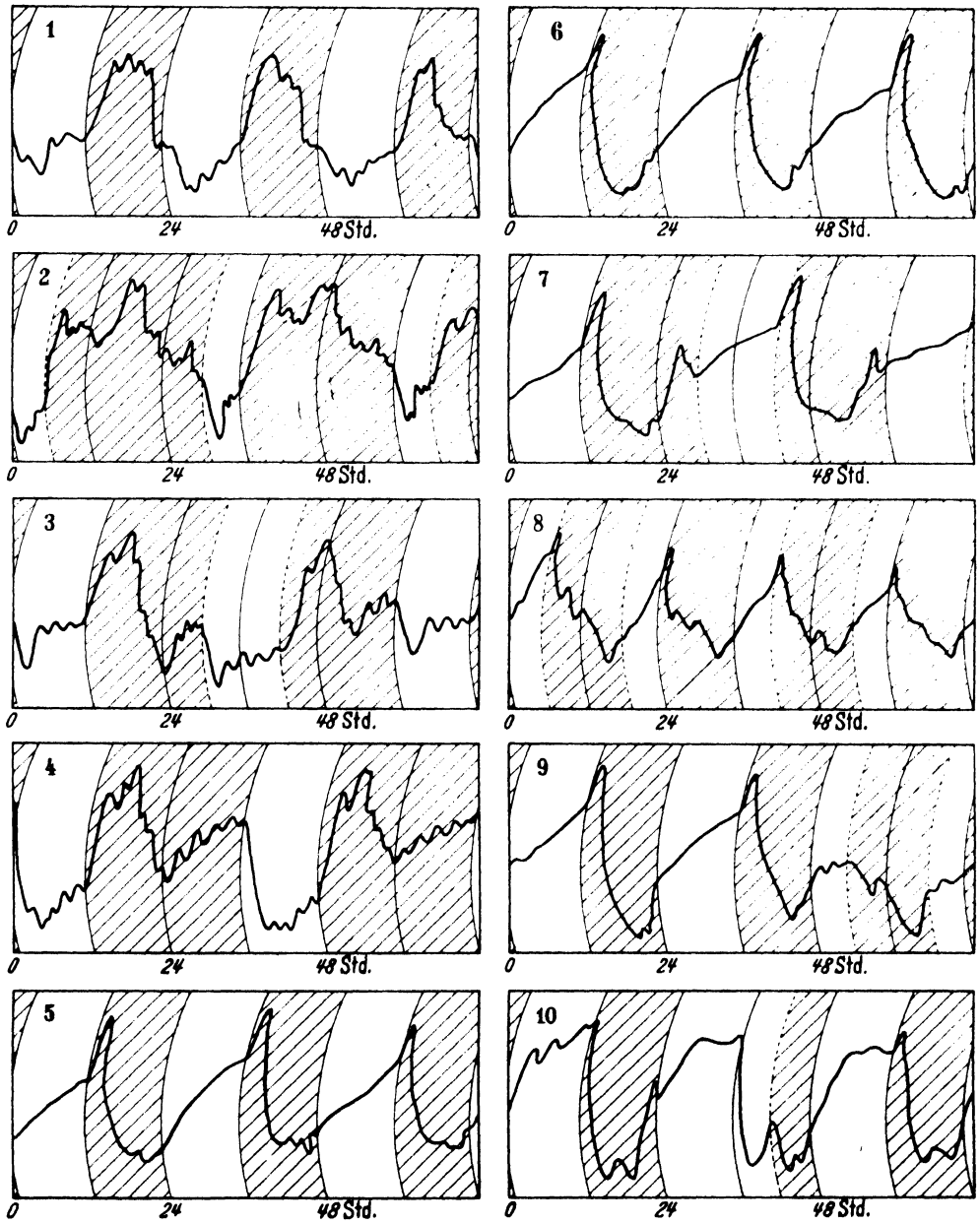


Abb. 111. Tagesperiodische Bewegungen von *Soja* (Teilfigur 1—4) bzw. *Xanthium saccharatum* (Teilfigur 5—10) unter verschiedenen Licht-Dunkelbedingungen. 1. 12:12stündiger Licht-Dunkelwechsel; 2. 6:24stündig; 3. 12:18stündig; 4. 12:24stündig; 5. und 6. 12:12stündig; 7. 12:18stündig; 8. 6:12stündig; 9. erst 12:12stündig, dann 1 Tag 6:12stündig; 10. zunächst 12:12, dann 1 Tag 18:6, dann wieder 12:12stündiger Licht-Dunkelwechsel. Dunkelzeiten jeweils schraffiert. Kurvenhebung bedeutet Blattsenkung und umgekehrt. (Nach BÜNNING 1955.)

Der Vollständigkeit halber sei hier auch noch auf das Verhalten bei komplizierteren Licht-Dunkelrhythmen hingewiesen. Die Bewegungen der Primärblätter von *Soja* bei Anwendung von 48 Std-Cyclen (6 Std Licht, 42 Std Dunkelheit) sind in Abb. 110 wiedergegeben. In Abb. 111 ist der Verlauf der Blattbewegungen von *Soja* und *Xanthium saccharatum* bei unterschiedlichen Licht-Dunkelrhythmen dargestellt.

Die Regulierbarkeit durch Licht und Dunkelheit hängt mit der Natur des endodiurnalen Systems zusammen. In den Kippschwingungen (vgl. S. 593) fördert Licht die Spannungsvorgänge, Dunkelheit unterbricht die Spannungen. Im einzelnen sind uns diese Vorgänge noch nicht verständlich, weil wir über das endodiurnale System selber zu wenig wissen.

c) Regulierung durch einfachen Übergang von Licht zu Dunkelheit oder umgekehrt.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß durch eine einfache, unperiodische Änderung der Lichtbedingungen eine Auslösung der Bewegungsperiodizität möglich ist (vgl. S. 636ff.).

In einigen Fällen ist mehr der Übergang von Dauerdunkel zu Dauerlicht, in anderen der von Dauerlicht zu Dauerdunkel wirksam.

d) Die wirksamen Spektralbereiche.

Schon durch die Untersuchungen von PFEFFER wissen wir, daß die Aufnahme der die Bewegungen regulierenden Lichtreize in der Blattspreite erfolgen kann.

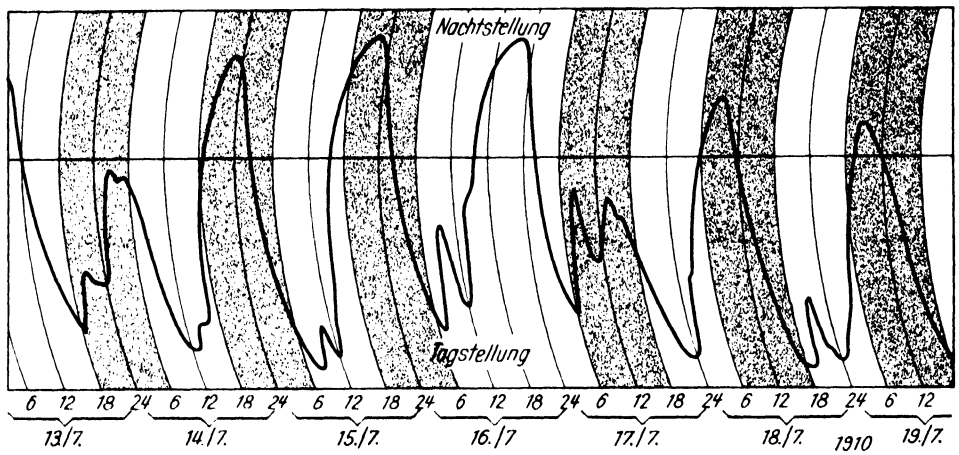


Abb. 112. *Phaseolus vitellinus.* Tagesperiodische Bewegungen der Primärblätter mit verdunkeltem Gelenk. Beleuchtet in der aus der Schraffierung ersichtlichen Weise. Man sieht, daß trotz der Umhüllung des Gelenks noch eine Regulierung durch den Licht-Dunkelwechsel möglich ist; denn die Verschiebung der Licht-Dunkelcyclen bedingt eine entsprechende Verschiebung der Bewegungsphasen. (Nach PFEFFER 1915.)

PFEFFER hat nämlich gefunden, daß eine solche Regulierung sehr wohl auch dann noch möglich ist, wenn die Gelenke ganz verdunkelt werden (Abb. 112). Man kann also etwa einen 18:18stündigen Rhythmus induzieren, auch wenn nur die Spreite Licht erhält. Hieraus folgt aber nun nicht, daß die Aufnahme der Lichtreize nur in der Spreite erfolgen könne. PFEFFER hat nämlich ebenfalls schon gefunden, daß die Regulierung auch dann möglich ist, wenn umgekehrt nur das Gelenk dem Licht zugänglich ist.

Es fragt sich nun, welche Pigmente des Blattes die entscheidende Strahlungsabsorption vollziehen. Man könnte vermuten, daß hierfür Chlorophyll entscheidend ist. Auch eine Arbeit STOPPELs kann diese Vermutung bekräftigen. Sie fand nämlich, daß die Bewegungen von *Phaseolus multiflorus* leicht durch Licht reguliert werden können, wenn die Primärblätter ergrünt sind (bei völlig etiolierten Pflanzen sollen die Bewegungen nach STOPPEL überhaupt nicht durch das

Licht, sondern durch einen Faktor X reguliert werden). Für die Vermutung, daß Chlorophyll die entscheidende Strahlungsabsorption vollzieht, könnte auch sprechen, daß die Regulierung der Bewegungen sehr wohl mit langwelliger Strahlung möglich ist (BÜNNING 1931). Aber erst durch Versuche mit genau definierten Spektralbereichen läßt sich die Frage natürlich besser beantworten.

Aus einer vor kurzem abgeschlossenen Untersuchung von LÖRCHER zu diesen Fragen seien einige Ergebnisse hier mitgeteilt (vgl. BÜNNING und LÖRCHER, LÖRCHER).

Bemerkenswert ist zunächst (wie schon S. 596 erwähnt wurde), daß die Lichtqualität bei Darbietung von Dauerlicht einen deutlichen Einfluß auf die Periodenlänge hat. Während das Versuchsmaterial (Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*) unter den gewählten Bedingungen im Dauerdunkel Periodenlängen von

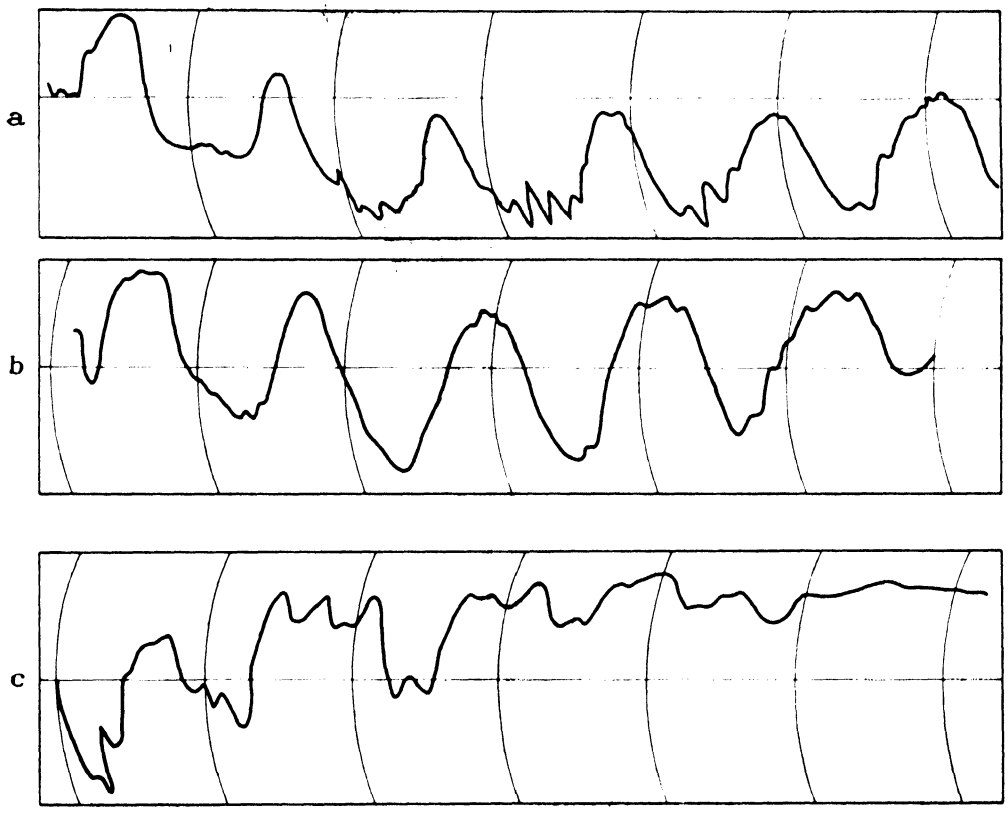


Abb. 113 a—c. Tagesperiodische Bewegungen bei Primärblättern von *Phaseolus multiflorus*. a Typischer Bewegungsverlauf im Dauerdunkel, b im Dauerorange (610—690 mμ, zu beachten die deutliche Verlängerung der Perioden), c im äußersten Rot und nahen Infrarot (700—850 mμ, zu beachten die schnelle Unterdrückung der regelmäßigen Bewegungen). Die Kreisbögen sind in Abständen von 24 Std eingetragen. (Nach LÖRCHER.)

25,8—26,9 Std zeigte, waren die Periodenlängen im äußersten Rot bzw. nahen Infrarot (690—850 mμ) auf 24,1—25,5 Std abgekürzt. Bei Wellenlängen zwischen 610—690 mμ (also im Orange) dagegen waren die Periodenlängen auf 27,4—28,7 Std verlängert. Andere Spektralbereiche hatten keinen merkbaren Einfluß auf die Periodenlänge. Im nahen Infrarot zeigte sich außerdem ein rasches Ausklingen der Bewegungen, während das Orange die Bewegungstätigkeit sehr begünstigt. Je ein charakteristisches Beispiel für das Verhalten im Dauerdunkel, im Orange und im äußersten Rot bzw. nahen Infrarot sind in Abb. 113 a—c wiedergegeben.

Bei weiteren Versuchen LÖRCHERS wurden bestimmte Spektralbereiche abwechselnd mit einer Dunkelperiode geboten und zwar so, daß die Pflanze jeweils 10 Std Licht und anschließend 12 Std Dunkelheit bekam usw., also versucht wurde, dem Objekt eine 22stündige Bewegungsrhythmik aufzuzwingen, wie es ja mit

Weißlicht ohne weiteres gelingt. Dabei erwiesen sich sowohl Orange (610 bis 690 mμ) als auch äußerstes Rot und nahes Infrarot (700—850 mμ) als wirksam. Die anderen geprüften Spektralbereiche konnten diese Regulierung nicht bedingen.

Schließlich wurde noch die Auslösung von Bewegungen bei Pflanzen untersucht, die im Dauerdunkel oder Dauerlicht gestanden hatten und darin zunächst keine Bewegungen gezeigt hatten. Diese Auslösung ist möglich, wenn das Dauerdunkel durch Weiß- oder durch Orange-Dauerlicht ersetzt wird (Abb. 114). Ein Übergang zur Dauerbestrahlung mit äußerstem Rot + Infrarot wirkt nicht auslösend. Ebenso löst nicht der Übergang von andauerndem äußersten Rot zur Dunkelheit aus, obwohl, wie gesagt, dieser Spektralbereich im rhythmischen Wechsel mit Dunkelperioden die Bewegungen reguliert.

Im ganzen also sehen wir ein ziemlich kompliziertes Verhalten. Es muß als noch ungeklärt betrachtet werden, ob nicht bei den Teilphänomenen sehr unterschiedliche lichtphysiologische Reaktionen beteiligt sind. Solche Teilprozesse

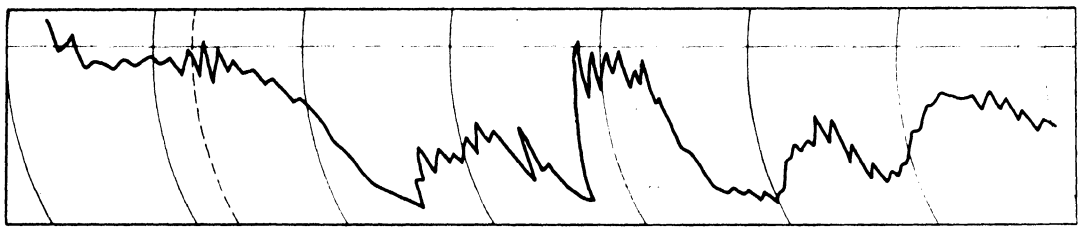


Abb. 114. Wie Abb. 113, jedoch die Bewegungsauslösung durch den Übergang vom Dauerdunkel zum Dauerorange zeigend. Der gestrichelte Kreisbogen gibt den Übergang von Dauerdunkel zu Dauerorange an. (Nach LÖRCHER.)

des Lichteinflusses auf die tagesperiodischen Bewegungen sind: 1. die Beeinflussung der Periodenlänge durch die Lichtqualität, 2. die Regulierung im Wechsel von Dunkelphasen mit Lichtphasen bestimmter Qualität, 3. die Auslösung der Bewegungen bewegungsloser Blätter durch bestimmte Lichtqualitäten.

Für tagesperiodische Öffnungs- und Schließungsbewegungen liegen keine ausführlichen Untersuchungen vor. Jedoch sollte eine ältere Arbeit von BALL wenigstens erwähnt werden: Nächtliche Beleuchtung der Blüten von *Turnara ulmifolia* am Tage vor dem zu erwartenden Blühen verhindert dieses. Dabei ist Orange anscheinend am wirksamsten.

Jedenfalls können wir also nicht sagen, daß für die Regulierung der tagesperiodischen Bewegungen durch das Licht eine Strahlungsabsorption im Chlorophyll entscheidend sei. Die mitgeteilten Tatsachen sprechen vielmehr dafür, daß dem noch nicht näher bekannten Pigmentsystem eine entscheidende Rolle zufällt, welches auch bei bestimmten anderen lichtphysiologischen Vorgängen (Photoperiodismus, Etiolementsverhinderung, Beeinflussung der Samenkeimung) als so entscheidend wichtig befunden worden ist. Hervorgehoben werden muß auch noch, daß sich die Regulierung der tagesperiodischen Bewegungen hinsichtlich der wirksamen Spektralbereiche deutlich von den bei den gleichen Objekten vorkommenden einfachen phototropischen Krümmungen unterscheidet. Bei diesen phototropischen Krümmungen ist vor allem Blaulicht wirksam.

3. Regulierung durch den Wechsel hoher und niedriger Temperatur.

Zahlreiche Angaben über die Regulierung tagesperiodischer Bewegungen durch die Temperatur finden sich schon in den Arbeiten PFEFFERS. Dabei ist aber wiederum zu beachten, daß der Stand der Kenntnisse jener Zeit noch nicht die Trennung von tagesperiodischen Bewegungen im engeren Sinne und photo- bzw. thermonastischen Bewegungen ermöglichte.

Bei dem meist untersuchten Objekt, den Primärblättern von *Phaseolus*, hat PFEFFER geprüft, wieweit Temperaturschwankungen etwa störend die durch den Licht-Dunkelwechsel regulierte Rhythmik beeinflussen können, also als mögliche Fehlerquelle in Betracht kommen. Wurde ein Wechsel von Licht und Dunkelheit mit einem Wechsel von hoher und niedriger Temperatur so verknüpft, daß bei Lichtbeginn eine Abnahme der Temperatur erfolgte, bei Dunkelheitsbeginn deren

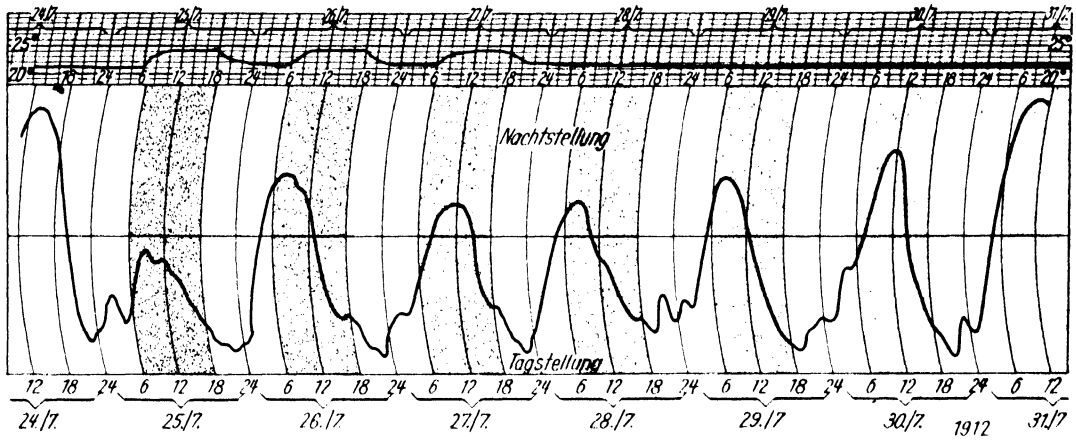


Abb. 115. *Phaseolus vitellinus*. Bewegung der Primärblätter. An den ersten Tagen war die Temperatur nachts um etwa 3° höher als am Tage (vgl. die Temperaturkurve oben). Trotz dieses abnormen Temperaturwechsels verlaufen die Bewegungen so, wie sie der Licht-Dunkelwechsel reguliert. (Nach PFEFFER 1915.)

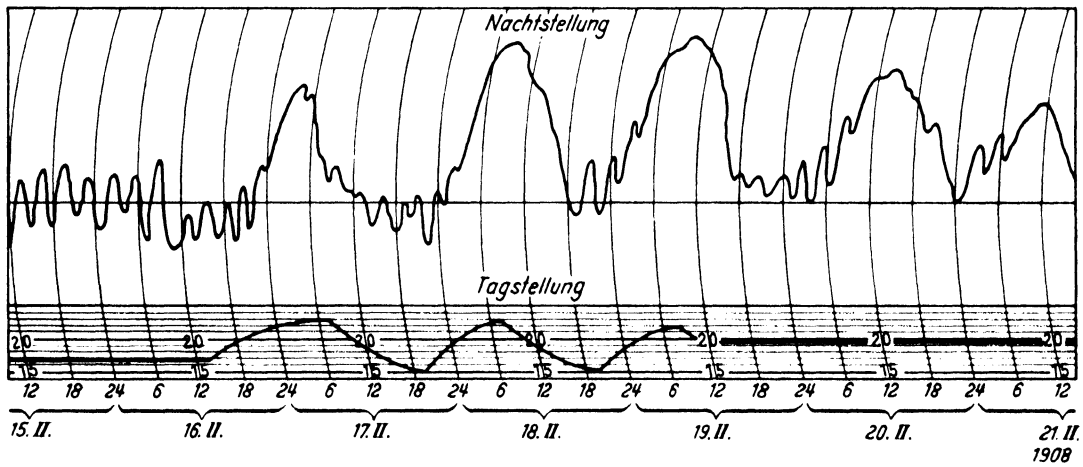


Abb. 116. *Phaseolus multiflorus*. Die im normalen Licht-Dunkelwechsel aufgezogene Pflanze wurde vom 10. 2. ab in Dauerbeleuchtung und bei konstanter Temperatur gehalten. Nachdem die Nachschwingungen der Tagesperiode verschwunden waren, wurde die Pflanze einem Wechsel hoher und niedriger Temperatur (vgl. die Temperaturkurve unten, C°) ausgesetzt. Dieser vermag die Bewegungen zu regulieren. (Nach PFEFFER 1907.)

Zunahme, so machte sich die antagonistische Wirkung der Temperatur nur in einem Rückgang der Bewegungsamplituden bemerkbar. PFEFFER schloß, daß selbst bei geringeren Lichtintensitäten der Einfluß des Licht-Dunkelwechsels durch erhebliche Temperaturschwankungen nicht wesentlich gestört werden kann (Abb. 115). Andererseits hat PFEFFER aber doch auch die Regulierbarkeit durch noch stärkere Temperaturschwankungen gefunden. Als Beispiel sei ein Versuch mit *Phaseolus multiflorus* wiedergegeben (Abb. 116). Nach PFEFFER wirkt eine Temperatursteigerung im gleichen Sinne wie eine Erhellung. JOST (1898) hatte das Gegenteil gefunden, jedoch muß die direkte thermonastische Reaktion, die bei JOSTs Experimenten dominierte, eben von der Regulierung der tagesperiodischen Bewegungen durch die Temperatur unterschieden werden

(analog steht es ja auch hinsichtlich des Licht-Dunkelwechsels). Bei *Phaseolus multiflorus* bedingt der Lichtbeginn, daß einige Stunden später die Tagesstellung, also die maximale Hebung erreicht wird. Außerdem aber bedingt ein plötzlicher Übergang von Dunkelheit zu Licht die gerade entgegengesetzt verlaufende photonastische Blattsenkung.

STERN und BÜNNING konnten die deutliche Regulierbarkeit durch den Wechsel hoher und niedriger Temperatur (etwa 24:17°) beobachten. War die Temperatur nachts hoch, so wurden bei den etiolierten Pflanzen *(Phaseolus multiflorus)* die Tagstellungen in der Nacht, die Nachtstellungen am Tage erreicht. Auch durch

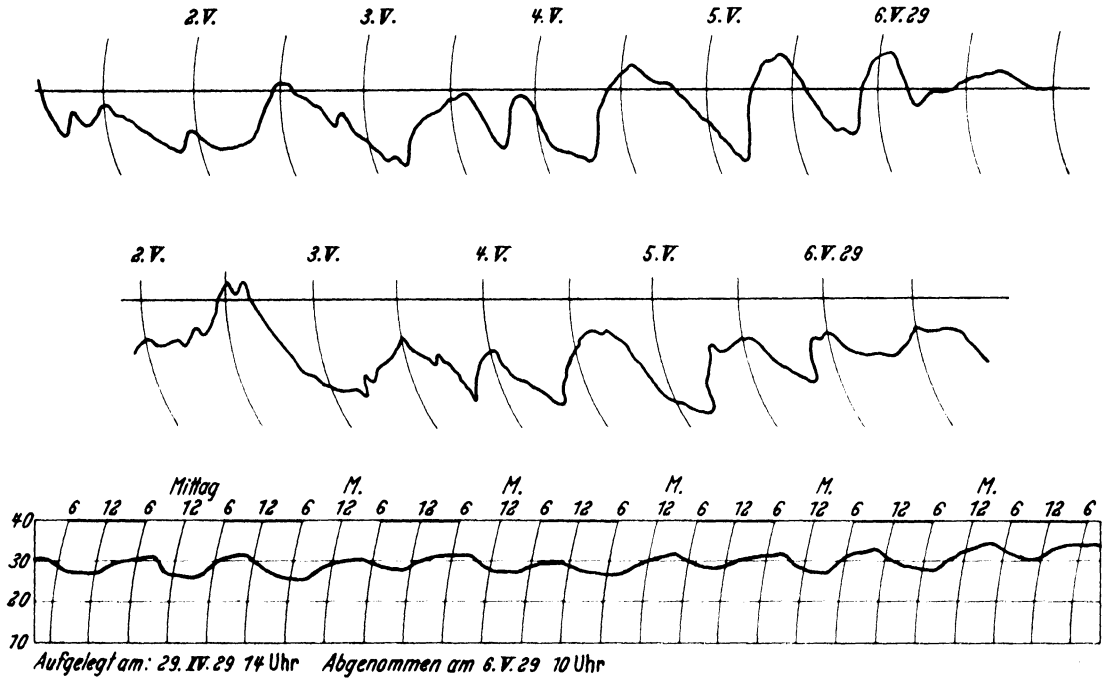


Abb. 117. *Phaseolus multiflorus*. Tagesperiodische Bewegungen der Primärblätter im 8:8stündigen Wechsel hoher und niedriger Temperaturen. Die Art des Temperaturwechsels ergibt sich aus der Thermographenkurve. (Nach STERN und BÜNNING 1929.)

einen Wechsel hoher und niedriger Temperatur, dessen Periodenlänge von der 24 Std-Dauer abweicht, ist eine Regulierung möglich. Das wurde z. B. im 8:8 Std-Wechsel festgestellt (Abb. 117). Dabei zeigte sich, analog dem Verhalten in abnormen Licht-Dunkelcyclen, daß nur eine begrenzte Regulierbarkeit besteht. Wenn die Cyclen hoher und niedriger Temperatur zu stark von den 24 Std-Cyclen abweichen, dringt die Tagesautonomie mehr oder weniger durch.

Ähnlich wie die Regulierbarkeit durch Licht hängt auch die Temperaturwirkung mit dem endodiurnalen Wechseln von Spannungs- und Entspannungsvorgängen zusammen. Hohe Temperatur läßt die Spannung weiter laufen als niedrige. — Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang noch, daß sehr niedrige Temperatur (z. B. um 5° C) die Spannung (bei *Phaseolus* Blattsenkung) ganz verhindert, den Entspannungsvorgang aber weiter laufen läßt (vgl. auch S. 592, sowie BÜNNING und TAZAWA).

Zweifellos ist bei manchen Arten der Wechsel hoher und niedriger Temperatur als Regulator der endogenen Rhythmik wichtiger als der Wechsel von Licht und Dunkelheit. Besonders für manche Blüten dürfte diese Möglichkeit zutreffen. Jedoch ist bei derartigen Blütenbewegungen bisher nur in wenigen Fällen untersucht worden, ob es sich um tagesperiodische Bewegungen im engeren Sinne handelt oder um einfache thermonastische Öffnungs- und Schließungsbewegungen.

Für Laubblätter aber gewinnt man im ganzen nach den bisher vorliegenden Angaben den Eindruck, daß die Regulierbarkeit durch die Temperatur viel weniger wichtig ist als die Regulierung durch das Licht. Von *Coleus*-Laubblättern gibt SCHMITZ an, daß eine Regulierbarkeit durch den Temperaturwechsel überhaupt nicht besteht.

4. Sonstige regulierende Faktoren.

a) Wechselnde Luftfeuchtigkeit.

Nach den Versuchen LEINWEBERS mit *Phaseolus multiflorus* ist ein tagesperiodischer Wechsel der Luftfeuchtigkeit, mit Schwankungen um etwa 15%, ohne Einfluß auf die tagesperiodischen Bewegungen. Die Luftfeuchtigkeit kommt also als Regulator dieser Bewegungen kaum in Betracht. Natürlich muß die Möglichkeit offenbleiben, daß sich die einzelnen Objekte unterschiedlich verhalten.

Auch die Bewegungen der Laubblätter von *Coleus* sind (nach SCHMITZ) nicht durch den Wechsel hoher und niedriger Luftfeuchtigkeit regulierbar.

b) Unbekannte Faktoren.

Als die weite Verbreitung der endogenen Tagesrhythmik im Organismenreich noch nicht bekannt war, tauchten immer wieder Zweifel darüber auf, ob die unter konstanten Bedingungen beobachteten tagesperiodischen Bewegungen wirklich

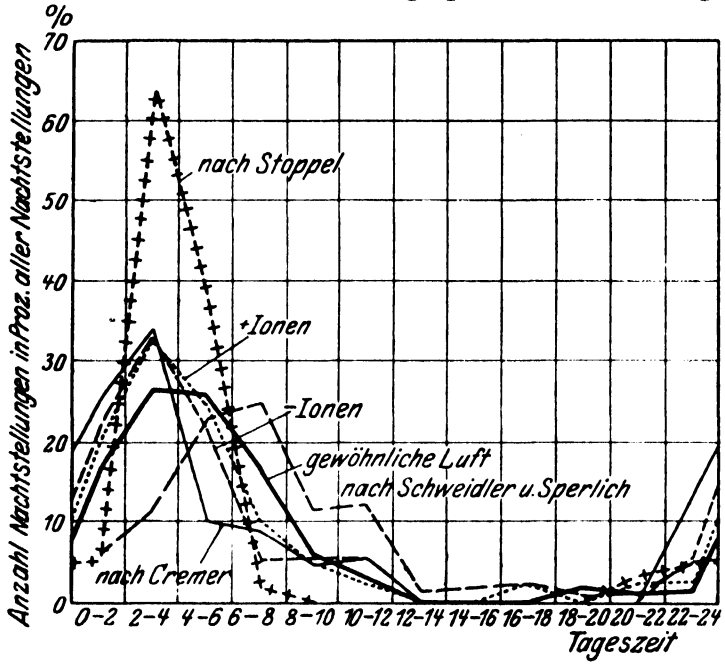


Abb. 118. *Phaseolus multiflorus*. Häufigkeitsverteilung für das Eintreten der Nachtstellungen zu den verschiedenen Tageszeiten, wie sie bei früheren Versuchen von verschiedenen Autoren gefunden worden ist. Man sieht deutlich die Häufung in den frühen Morgenstunden. Zugleich ist erkennbar, daß der Ionisationsgrad der Luft keinen Einfluß hat. (Nach BÜNNING, STERN und STOPPEL 1930.)

autonom seien oder nicht ein unbekannter Faktor für sie verantwortlich gemacht werden müsse.

STOPPEL hat vor allem die Tatsache der Gleichzeitigkeit in der Erreichung der tiefsten Blattsenkung (bei *Phaseolus multiflorus*) als Argument für das Wirken eines unbekannten Faktors („Faktor X") betrachtet (vgl. hierzu Abb. 118). Bei etiolierten Pflanzen zeigten sich in ihren Versuchen die Senkungsmaxima nachts zwischen 2 und 4 Uhr. STOPPEL dachte an elektrische Faktoren und hat Versuche veröffentlicht, die diese Auffassung stützen sollen. Zunächst einmal wurden (1916) Versuche beschrieben, nach denen die Isolation der Töpfe, in denen sich die Pflanzen befinden, einen Einfluß auf die Bewegungen haben soll. Ebenso soll

das Aufladen der Töpfe wirksam sein. Innerhalb eines negativ geladenen Gitters treten nach jenen Untersuchungen Unregelmäßigkeiten der Bewegungen ein.

Auch CREMER (1923) veröffentlichte Beobachtungen, die für das Wirken eines unbekannten Faktors sprechen. Er fand, daß die Bewegungen von *Phaseolus* im tiefen Schacht einer Salzgrube aufhörten. CREMER meint die von STOPPEL diskutierte Möglichkeit, Schwankungen in der elektrischen Leitfähigkeit der Atmosphäre seien entscheidend, müsse ausscheiden. Elektrische Ladungen beeinflußten die Bewegungen nicht. Dieser Autor wies auch darauf hin, daß eine Erhöhung der Leitfähigkeit durch radioaktive Substanzen die Bewegung nicht beeinflußt. Mit dem „Faktor X" rechnete aber auch CREMER auf Grund jener tageszeitlichen Häufung der Senkungsmaxima. Nur meinte er eben, es müsse sich um einen anderen Faktor handeln als die von STOPPEL diskutierten.

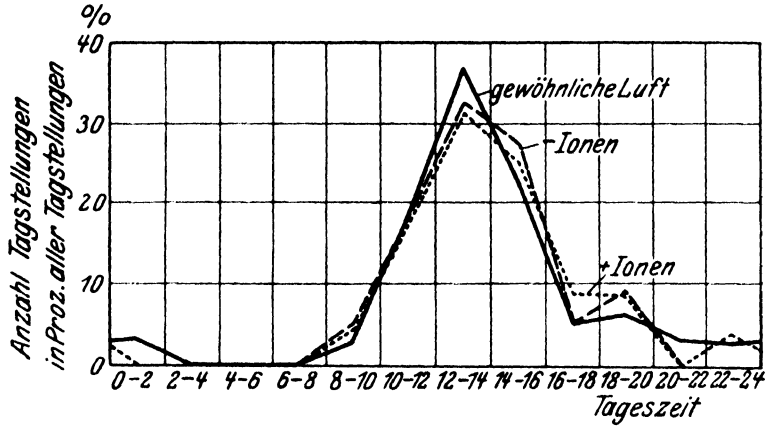


Abb. 119. *Phaseolus multiflorus*. Häufigkeit der Tagstellungen zu den verschiedenen Tageszeiten unter dem Einfluß gewöhnlicher Luft bzw. einer mit — bzw. + -Ionen angereicherter Luft. (Nach BÜNNING, STERN und STOPPEL 1930.)

Ein weiterer Verfechter der Annahme eines unbekannten Faktors war BROUWER (1926). Er arbeitete mit *Canavalia ensiformis* und betrachtete namentlich den Rückgang zur ursprünglichen Periode nach Beendigung einer vom Licht-Dunkelwechsel induzierten umgekehrten als entscheidendes Argument.

In den darauf folgenden Jahren hat STOPPEL noch weitere Argumente zu Gunsten einer solchen Hypothese angeführt. Unter anderem prüfte sie das Verhalten der Pflanzen in der Mitternachtssonne (1926). Auch FEHSE hat Versuche veröffentlicht, die die Wirksamkeit eines unbekannten Faktors stützen sollen. Er rechnete mit dem elektrischen Feld der Erde.

Bei genauer Prüfung der Versuchsbedingungen muß man feststellen, daß in den früheren Jahren eine exakte Einhaltung der für solche Fragen notwendigen Konstanz nicht möglich war. Auch schon bei den älteren Autoren finden sich gegenüber den zitierten Arbeiten viele experimentell begründete kritische Bemerkungen (vgl. etwa SCHWEIDLER und SPERLICH, WALDE). Aber erst durch die Untersuchungen KLEINHOONTEs (1929) ist endgültig gezeigt worden, daß nicht nur alle Zweifel an der Beteiligung einer Tagesautonomie unberechtigt sind, sondern auch kein entscheidendes Argument für die Wirkung eines unbekannten Faktors besteht. In die gleiche Richtung weisen Untersuchungen, die zu der Zeit von STERN und BÜNNING (1929) sowie BÜNNING und STERN (1930), BÜNNING (1931), KLEINHOONTE (1932) und weiterhin von mehreren anderen Autoren veröffentlicht worden sind. Erwähnt sei in dem Zusammenhang auch, daß BÜNNING, STERN und STOPPEL Untersuchungen zur Prüfung des möglichen Einflusses von Luftionen durchführten, indem entweder die Ionisation stark erhöht oder verringert wurde. Diese Versuche verliefen ganz ergebnislos (Abb. 118 und 119).

Die Frage, wie die Häufung der Maxima zu bestimmten Tageszeiten zu verstehen ist, dürfte jetzt nicht mehr allzu schwierig zu beantworten sein. Wir wissen sehr wohl, daß der Zeitpunkt des Ansetzens der Pflanzen zum Versuch einen regulierenden Einfluß hat (vgl. BÜNNING und STERN, BÜNNING 1931, STOPPEL und TRUMPF). Wichtig ist bei dieser Regulierung vor allem das für das Ansetzen der Pflanzen in der Dunkelkammer unvermeidliche Licht. Diese Arbeiten hat man zu jener Zeit durchweg mit rotem Dunkelkammerlicht durchgeführt. Man ging dabei von der seinerzeit herrschenden Auffassung aus, solches Licht übe auf die Pflanzen keine Reizwirkung aus. Jetzt aber wissen wir, daß je nach den Versuchsbedingungen und je nach der benutzten Pflanzenart etwa 12—18 Std nach der Wirkung solchen Lichtes eine maximale Nachtstellung eintritt. Wir wissen sogar, daß gerade dieses Licht den stärksten regulierenden Effekt hat. Diese Fehlerquelle hat sich also leider bei den früheren Untersuchungen notwendigerweise stark störend bemerkbar machen müssen.

So kommen wir also zu der Schlußfolgerung, daß es im Augenblick keine Versuche gibt, die das Wirken eines noch unbekannten äußeren Faktors wahrscheinlich machen. Unmöglich ist es natürlich nicht, daß es solche Faktoren auch gibt.

Literatur.

A. Allgemeiner Überblick.

BOSE, J. CH.: Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta **1** (1918). — BRUCE, V. G., and C. S. PITTENDRIGH: Temperature independence in a unicellular „clock". Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **42**, 676—682 (1956). — BRÜCKE: Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Arch. f. Anat. **1848**.

CANDOLLE, A. P. DE: Pflanzenphysiologie. Übers. v. RÖPER, Bd. II, zit. nach PFEFFER 1875.

DARWIN, CH. and F.: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von J. V. CARUS Stuttgart 1881. — DASSEN: Onderzoek angaande de bladbewegingen. Tijdskr. Natuur. Geschieden. en Physiol. **1837**, 127. — DUTROCHET, M.: Du reveil et du sommeil des plantes. Ann. des Sci. natur., Sér. II **6**, 177—189 (1836).

GARCIAS DE HORTO: Zit. nach PFEFFER 1875. — GOEBEL, K. v.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 2. Aufl. Jena 1924. — GREGORY, F. G., and H. L. PEARSE: The effect on the behaviour of stomata to alternating periods of light and darkness of short duration. Ann. of Bot., N.S. **1**, 3—10 (1937).

HILL, H. D.: Der Schlaf der Pflanzen. Deutsche Übersetzung 1776 (Original 1757). — HOFFMANN, H.: Recherches sur le sommeil des plantes. Ann. des Sci. natur., Sér. III **14**, 310—330 (1850). Zit. nach PFEFFER 1875.

KAUPP, V.: Analyse positiv geotropischer Bewegungen oberirdischer Pflanzenorgane. Jb. wiss. Bot. **85**, 107—150 (1937). — KLEINHOONTE, A.: Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis*. DC. Jb. wiss. Bot. **75**, 679—725 (1932).

LINNÉ, C.: Philosophia botanica. 1751. — Somnus plantarum. Amoenitat. acad. **4**, 333 (1755).

MEYEN, F. J. F.: Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III. Berlin 1839. — MORREN: Recherches sur les mouvements du *Sparmannia*. Mém. Acad. Bruxelles **1841**.

PFEFFER, W.: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. — Pflanzenphysiologie Bd. 2. Leipzig 1904. — Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Kgl. sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **30**, 259—472 (1907). — PLINIUS: Hist. Natural. Lib. **18**, Cap. 35. Zit. nach PFEFFER 1875. — POHL, R.: Tagesrhythmus im phototaktischen Verhalten der *Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. **3b**, 367—374 (1948). — PORTSMOUTH, G. B.: The effect of alternate periods of light and darkness of short duration on the growth of *Cucumber*. Ann. of Bot., N.S. **1**, 175—189 (1937).

SACHS, J.: Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Flora (Jena) **1863**, 449—459, 465—472, 481—489, 497—506. — SCHMUCKER, TH.: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Blüten tropischer *Nymphaea*-Arten. Planta (Berl.) **16**, 376—412 (1932).

TAGAWA, T.: The influence of light on the stomatal opening. Jap. J. Bot. **8**, 97—122 (1936). — TREVIRANUS, L. CH.: Physiologie, Bd. II. 1828.

VALERIUS CORDUS: Zit. nach PFEFFER 1875.

Zimmermann, W.: Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen IV. Blütenbewegungen und andere Umstimmungsbewegungen. Jb. wiss. Bot. **77**, 393—506 (1932). — Zinn, G.: Von dem Schlafe der Pflanzen. Hamburgisches Magazin, Bd. 22, Stück 1, S. 40—50, 1759.

B. Allgemeine Bedingungen der Bewegungen und Bewegungsmechanik.

Asprey, G. F., and J. H. Palmer: A new interpretation of the mechanics of pulvinar movement. Nature (Lond.) **175**, 1122 (1955).

Batalin, A.: Über die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen- und Laubblätter. Flora (Jena) **56**, 449—455 (1873). — Becker, T.: Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei *Kalanchoe blossfeldiana* in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. Planta (Berl.) **43**, 1—24 (1953). — Bezler, H., u. E. Bünning: Tagesschwankungen der Wuchsstoffabgabe aus Blättern von Kurz- und Landtagpflanzen. Naturwiss. **37**, 92 (1950). — Brauner, L., u. N. Arslan: Experiments on the auxin reactions of the pulvinus of *Phaseolus multiflorus*. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **16**, 257—300 (1951). — Brouwer, G.: De periodieke bewegingen van de primaire bladeren bij *Canavalia ensiformis*. Amsterdam 1926. — Bünning, E.: Mechanik der tagesperiodischen Variationsbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Jb. wiss. Bot. **79**, 191—230 (1934). — Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und bei Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 594—623 (1935). — Leaf growth under constant conditions and as influenced by light-dark cycles. In: Milthorpe, F. L., The Growth of Leaves. London 1957. — Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. Z. Bot. **44**, 515—529 (1956). — Über die Urethan-Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **48**, 453—458 (1957). — Bünning, E., u. G. Schöne-Schneiderhöhn: Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **48**, 459—467 (1957). — Bünning, E., u. M. Tazawa: Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. Planta (Berl.) **50**, 107—121 (1957).

Correns, C.: Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora (Jena) **75**, 87—151 (1892).

Dassen: Tijdschr. Natuurl. Geschied. en Physiol. **1837—1838**, 130. — Dutrochet, M. H.: Mém. anat. et physiol. des végétaux I. Paris 1837.

Fischer, A.: Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Ztg **48**, 673—683, 689—701, 705—718 (1890).

Groot, G. J. de: On the mechanism of periodic movements of variation. Rec. Trav. bot. néerl. **35**, 758—833 (1938). — Groot, G. J. de, and J. B. Thomas: On bioelectric potentials and the movements of the motile leaf pulvini in *Phaseolus multiflorus* L. Proc. Kon. Ned. Acad. v. Wetensch. **41**, 403 (1938). — Guttenberg, H. v., u. L. Kröpelin: Über den Einfluß des Heteroauxins auf das Laminargelenk von *Phaseolus multiflorus*. Planta (Berl.) **35**, 257—280 (1947).

Hilburg, C.: Über Turgeszenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 23—52 (1881). — Hofmeister, W.: Über die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzenteilen. Flora (Jena) **45**, 497—503, 513—517 (1862).

Jost, L.: Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. Jb. wiss. Bot. **31**, 345—390 (1898).

Kabsch, W.: Über die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg **20**, 341—348, 353—361 (1862). — Kleinhoonte, A.: Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis* DC. Jb. wiss. Bot. **75**, 679—725 (1932). — Košanin, N.: Über den Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss. Leipzig 1905.

Laibach, F., u. O. Fischnich: Über Blattbewegungen unter dem Einfluß von künstlich zugeführtem Wuchsstoff. Biol. Zbl. **56**, 62—68 (1936). — Laibach, F., u. F. J. Kribben: Photoperiodische Krümmungsbewegungen an Gurkenhypokotylen. Z. Naturforsch. **4b**, 298—306 (1949). — Die Blütenbildung als photoperiodische Reaktion. Z. Naturforsch. **5b**, 160—166 (1950). — Leopold, A. C.: The control of tillering in grasses by auxin. Amer. J. Bot. **36**, 437—440 (1949). — Lepeschkin, W. W.: Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **26a**, 724—735 (1908). — Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen. Beih. bot. Zbl., Abt. 1, **24**, 308—356 (1909). — Lippe, T. zur: Wasseraufnahme und Blütenbewegung an *Kalanchoe*infloreszenzen in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. Z. Bot. **45**, 43—55 (1957).

Mosebach, G.: Untersuchungen über die tagesperiodische Bewegung der Blattgelenke von *Phaseolus*. Jb. wiss. Bot. **89**, 20—88 (1944).

Palmer, J. H.: and G. F. Asprey: Studies in the nyctinastic movement of the leaf pinnae of *Samanea Saman* Merrill. I. A general description of the effect of light on the nyctinastic rhythm. Planta (Berl.) **1958** (im Druck). — II. The behaviour of upper and lower half-pulvini. Planta (Berl.) **1958** (im Druck). — Pantanelli, E.: Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di *Robinia Pseudacacia* e *Porliera hygrometrica*. Modena 1901. —

PFEFFER, W.: Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. — Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **30**, 257—572 (1907). — Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **32**, 161—295 (1911). — Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. Kgl. sächs. Akad. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **34**, 3—154 (1915).

REDEL, H.: Der tagesperiodische Verlauf des Blattwachstums bei Kurz- und Langtagpflanzen. Diss. Tübingen 1957.

SACHS, J.: Über das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* und *Oxalis*. Bot. Ztg **15**, 793—802, 809—815 (1857). — SCHIRMACHER, H.: Untersuchungen über die tagesperiodischen Bewegungen gelenkloser Pflanzen. Bot. Arch. **35**, 408—436 (1933). — SCHMITZ, H.: Die periodischen Bewegungen der Blätter von *Coleus Penzigii*. Z. Bot. **27**, 353—411 (1934). — SCHWENDENER, S.: Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin **1897**, 228—257. — Die Gelenkpolster von *Phaseolus* und *Oxalis*. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin **12**, 176 (1887). — SIBAOKA, T.: Changes in the electric resistance of the pulvinus of primary leaf of *Canavalia* with the nyctinastic movement. Seiri-Seitai (Physiology and Ecology) **2**, 12—22 (1948) [Japanisch mit engl. Zus.fass.]. — STOPPEL, R.: Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. Z. Bot. 8, 609—684 (1916). — SUESSENGUTH, K.: Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena 1922.

TARAO, S. and H. TORIYAMA: On the tannin cells in pulvinus of some leguminous plants (japanisch). Kagaku (Science) **21**, 416 (1951). — TORIYAMA, H.: Observational and experimental studies of sensitive plants. II. On the changes in motor cells of diurnal and nocturnal condition. Cytologia **19**, 29—40 (1954). — Observational and experimental studies of sensitive plants. V. The development of the tannin vacuole in the motor cell of the pulvinus. Bot. Mag. (Tokyo) **68**, 203—208 (1955).

UMRATH, K.: Der Übergang der Blätter in Schlafstellung. Planta (Berl.) **13**, 169—192 (1931).

VARDAR, Y.: Sleeping movements of *Tropaeolum* leaves. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. **21**, 177—181 (1956). — A study of the auxin factor in epenastic and hyponastic movements. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, Sér. B **18**, 317—352 (1953).

WALDE, I.: Über die Bewegungen der Primärbätter etiolierter *Phaseolus*-Keimpflanzen und Versuche, sie zu beeinflussen. Jb. wiss. Bot. **66**, 696—722 (1927). — WEIDLICH, H.: Die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Bot. Archiv. **28**, 219—254 (1930). — WENT, F. W.: Plant growth under controlled conditions. III. Correlations between various physiological processes and growth in tomato. Amer. J. Bot. **31**, 597—618 (1944). — WIEDERSHEIM, W.: Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. Jb. wiss. Bot. **40**, 230—278 (1904).

YAMAGUTI, Y.: Über elektrische Potentialänderungen an periodisch sich bewegenden Primärblättern von *Canavalia ensiformis* DC. Bot. Mag. (Tokyo) **46**, 216—223 (1932). — Pulvinus als Hauptsitz der in den Primärblättern entstehenden Potentialänderungen bei *Canavalia ensiformis* DC. Bot. Mag. (Tokyo) **51**, 430—436 (1937). — YIN, H. C.: Studies on the nyctinastic movements of the leaves of *Carica papaja*. Amer. J. Bot. **28**, 250—261 (1941).

ZIMMERMANN, W.: Die Georeaktionen der Pflanze. Erg. Biol. **2**, 113—256 (1927). — Die Schlafbewegungen der Laubblätter. Tübinger naturwiss. Abh. **1929**, H. 12, 16—36.

C. Regulierende Faktoren der Bewegungen.

BALL, N. G.: The effect of nocturnal illumination by different regions of the spectrum on the subsequent opening of flower-buds. New Phytologist **35**, 101—116 (1936). — BROUWER, G.: De periodieke bewegingen van de primaire bladeren bij *Canavalia ensiformis*. Amsterdam 1926. — BÜNNING, E.: Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. Jb. wiss. Bot. **75**, 439—480 (1931). — Über die Erblichkeit der Tagesperiodizität bei den *Phaseolus*-Blättern. Jb. wiss. Bot. **77**, 283—320 (1932). — Zur Kenntnis der erblichen Tagesperiodizität bei den Primärblättern von *Phaseolus multiflorus*. Jb. wiss. Bot. **81**, 411—418 (1935). — Die Beziehung einiger photoperiodischer Phänomene bei *Soja* und *Xanthium* zur endogenen Tagesrhythmik. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 420—430 (1954). — Der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei photoperiodischen Störlicht-Versuchen mit *Soja*. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 538—547 (1954). — Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. Z. Bot. **44**, 515—529 (1956). — BÜNNING, E., u. L. LÖRCHER: Regulierung und Auslösung endogen-tagesperiodischer Blattbewegungen durch verschiedene Lichtqualitäten. Naturwiss. **1957**, 472. — BÜNNING, E., u. K. STERN: Über die tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. II. Die Bewegungen bei Thermokonstanz. Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 227—252 (1930). — BÜNNING, E., K. STERN u. R. STOPPEL:

Versuche über den Einfluß von Luftionen auf die Schlafbewegungen von *Phaseolus*. Planta (Berl.) **11**, 67—74 (1930). — BÜNNING, E., u. M. TAZAWA: Über den Temperatureinfluß auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. Planta (Berl.) **50**, 107—121 (1957). — BÜNSOW, R.: Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana*. Planta (Berl.) **42**, 220—252 (1953).

CREMER, H.: Untersuchungen über die periodischen Bewegungen der Laubblätter. Z. Bot. **15**, 593—656 (1923).

FEHSE, F.: Einige Beiträge zur Kenntnis der Nyktinastie und Elektronastie der Pflanzen. Planta (Berl.) **3**, 292—324 (1927). — FLÜGEL, A.: Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **37**, 337—375 (1949).

JOST, L.: Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. Jb. wiss. Bot. **31**, 345—390 (1898).

KLEINHOONTE, A.: Über die durch das Licht regulierten autonomen Bewegungen der *Canavalia*-Blätter. Arch. néerl. Sci. exact. et nat., Sér. III B **5**, 1—110 (1929). — Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von *Canavalia ensiformis* DC. Jb. wiss. Bot. **75**, 679—725 (1932).

LEINWEBER, F.-J.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von *Phaseolus*. Z. Bot. **44**, 337—364 (1956). — LIPPE, T. ZUR: Wasseraufnahme und Blütenbewegung an *Kalanchoe*infloreszenzen in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. Z. Bot. **45**, 43—55 (1957). — LÖRCHER, L.: Die Wirkung verschiedener Lichtqualitäten auf die endogene Tagesrhythmik von *Phaseolus*. Z. Bot. **46**, 209—241 (1958).

PALMER, J. H., and G. F. ASPREY: Studies in the nyctinastic movement of the leaf pinnae of *Samanea Saman* Merrill. I. A general description of the effect of light on the nyctinastic rhythm. Planta (Berl.) **1958** (im Druck). — II. The behaviour of upper and lower half-pulvini. Planta (Berl.) **1958** (im Druck). — PFEFFER, W.: Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. — Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss., Math.-physik. Kl. **30**, 257—472 (1907). — Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss., Math.-physik. Kl. **32**, 161—295 (1911). — Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. Kgl. sächs. Ges. Wiss., Math.-physik. Kl. **34**, 1—154 (1915).

SCHMITZ, H.: Die periodischen Bewegungen der Blätter von *Coleus Penzigii*. Z. Bot. **27**, 353—411 (1934). — SCHWEIDLER, E., u. A. SPERLICH: Die Bewegungen der Primärblätter bei etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*. Z. Bot. **14**, 577—597 (1922). — SEMON, R.: Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Zbl. **25**, 241—252 (1905). — Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zbl. **28**, 225—243 (1908). — STERN, K., u. E. BÜNNING: Über die tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. I. Der Einfluß der Temperatur auf die Bewegungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 565—584 (1929). — STOPPEL, R.: Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Z. Bot. **2**, 369—453 (1910). — Über die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **30**, (29)—(35) (1912). — Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Außenfaktoren. Z. Bot. **8**, 609—684 (1916). — Die Schlafbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* in Island zur Zeit der Mitternachtssonne. Planta (Berl.) **2**, 342—355 (1926). — Die Schlafbewegungen etiolierter Blätter von *Phaseolus multiflorus* sind tageszeitlich von der Wirkung eines unbekannten Faktors abhängig. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 177—190 (1938). — Einfluß des Chlorophylls auf die Schlafbewegungen der Bohnenblätter und eine Analyse der Bewegungen. Planta (Berl.) **30**, 695—715 (1940). — STOPPEL, R., u. H. KNIEP: Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Z. Bot. **3**, 369—399 (1911). — STOPPEL, R., u. C. TRUMPF: Beitrag zum Problem der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg **5**, 1—16 (1922).

WALDE, I.: Über die Bewegungen der Primärblätter etiolierter *Phaseolus*-Keimpflanzen und Versuche, sie zu beeinflussen. Jb. wiss. Bot. **66**, 696—722 (1927).

*

Namenverzeichnis. — Author Index.

Die *kursiv* gesetzten Seitenzahlen beziehen sich auf die Literatur.

Page numbers in *italics* refer to the bibliography.

Abbott, J. F., u. A. C. Life 165, *167*
Abranowicz, E. s. Linsbauer, K. 280, 281, 282, 288, 289, 291, 292, 295, *316*
Adams, G. A. s. Martin, S. M. 573, *577*
Aderhold, R. 320, 363, 364, 365, *367*
Adler, E. s. Euler, H. v. 505, *526*
Ahrends, J. 123, *132*
Aimi, R. 181, *182*, 207, *234*
Airth, R. L. 373, 375
Åkermann, Å. 20, *22*
Albaum, H. G. 535, *574*
Albertus Magnus 1, 580
Alexander der Große 580
Allen 562
— M. B. s. Arnon, D. I. 424, *461*
Allsop, A. 535, *574*
Alvim, P. de T. 423, 424, 425, 426, 432, 434, 447, 458, 459, *461*
Ambronn, H. 477, *490*
Amlong, H. U. 154, 162, *162*, 513, *524*
— u. E. Bünning 31, *107*, 129, *133*
Andel van 539
Andersson, N. E., u. C. H. Hertz 453, *461*
— C. H. Hertz u. H. Rufelt 453, *461*
Appleman, D., u. H. Z. Pyfrom 517, *524*
Ardumo-Jolande, R. s. Rina, G. 522, *528*
Arends, J. 424, 426, 459, *461*
Arisz, W. H. 494, 501, 511, 520, *524*
Arnold, W., u. J. R. Oppenheimer 512, *524*
Arnon, D. I., M. B. Allen, F. R. Whatley, J. B. Capindale u. L. L. Rosenberg 424, *461*
Arslan, N. 477, *490*
— s. Brauner, L. 484, *490*, 605, 622, *654*
Asana, R. D. 500, *524*
Ashida, J. 104, 105, *107*, 118, *118*, 175, 176, 178, *182*, 190, 198, 200, 209, 210, 211, 213, 215, 216, 217, 220, 223, *234*
Asida, J. (identisch mit J. Ashida) 190, *234*
Asprey, G. F., u. J. H. Palmer 605, *654*
— s. Palmer, J. H. 628, *654*, *656*
Astbury, W. T., E. Beighton u. C. Weibull 382, *386*
Atkins, G. A. 498, *524*
Audus 131
— L. J., u. M. E. Brownbridge 522, *524*
Auger, D. 92, *107*
Avery jr., G. S. 493, 517, *524*

Baba, S. 132, *133*
Babuškin, L. N. 281, 284, 287, 288, 290, 295, 297, 298, 307, 311, *315*
Bachmann, F., u. F. Bergann 498, *524*
Backus, M. P. 543, *574*
— G. E., u. A. R. Schrank 513, *524*
— s. Schrank, A. R. 151, 156, *163*, *528*
Bailey, K., u. S. V. Perry 382, *386*
Baillaud, L. 243
Baillon, H. 261, *276*
Baker, R. S. s. Galston, A. W. 495, 497, 503, 504, 506, 510, 511, 517, *526*
Ball, N. G. 51, 72, 83, 84, 85, *107*, 117, *118*, 239, *242*, 474, 475, *490*, 648, *655*
— s. Bennet-Clark, T. A. 117, *118*
Banbury, H. G. 530, 548, 551, 552, 556, 558, 571, 573, *574*
Bancroft, F. W. 165, 166, *167*, 320, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 347, 350, 366, *367*
Bandurski, R. S. 509
— u. A. W. Galston 493, 507, *524*
Bandurski s. Ching, T. M. T. 522, *525*
Banerjee, B. s. Hesse, G. 52, 53, *108*, 221, 224, *236*
Banerji, G., G. Bhattacharga u. D. M. Bose 221, *234*
Baranetzki, J. 365, *367*
Barker, S. A., E. J. Bourne u. S. Peat 424, *461*
Barrett, F. A. s. Williams, W. T. 425, 429, 430, 431, 434, 459, *464*, 469, *471*
Bartsch, A. F. s. Brannon, M. A. 533, *575*
Batalin, A. 190, *234*, 600, *654*
Bayliss, Jessie S. 161, *162*
— s. Ewart, Alfred J. 161, *162*
Becker, T. 612, 613, 618, 619, 622, *654*
Beighton, E. s. Astbury, W. T. 382, *386*
Beikirch, H. 388, 389, 390, *397*
Bell, G. R. 505, *524*
Benecke, W. 210, *234*, 363, *367*
Bennet-Clark, T. A. 573, *575*
— u. N. G. Ball 117, *118*
Benson-Evans, K. 534, 539, *575*
Bergann, F. 499, *524*
— s. Bachmann, F. 498, *524*
Berger, E. s. Pisek, A. 467, *471*
Bernhard, O. *575*
Bernstein, J. 95, 98, *107*, 200, *234*
Berry u. Lund 155
— L. J., u. R. C. Hoyt *162*
Bert, P. 225, 230, *234*
Berthold, G. 532, *575*
Berton, A. 251
Beth, K. 532, *575*
Bezler, H., u. E. Bünning 621, 622, *654*
Beyer, A. 121, *132*, 499, *524*
Bhattacharga, G. s. Banerji, G. 221, *234*
Biebl, R. 280, 281, 284, 286, 307, 308, *315*
Bischoff, H. 535, *575*
Blaauw, A. H. 18, 19, *22*, 480, *490*, 494, 499, 521, *524*, 531, 541, 548, 549, 550, 552, 553, 556, 566, 568, *575*

Blaauw, A. H. u. W. van Heyningen 559, *575*
— s. Tollenaar, D. 549, 552, 553, *578*
Blauuw-Jansen, G. 483, *490*
Blackman, V. H., u. S. G. Paine 33, *107*, 149, *162*, 199, *234*
Blinks, L. R. 372, 373, *386*, 530, *575*
— E. S. Harris u. W. J. V. Osterhout 29, *107*
Blum, H. F. 501, *524*
— u. D. L. Fox 321, 334, 343, *367*, 374, *386*
— u. K. G. Scott 521, *524*
Boas, F. 521, *524*
— u. F. Merkenschläger 521, *524*
Boehm 131
Böhm, J. A. 278, 307, *315*
Bolte, E. 319, 345, 350, *367*
Bonner, J. 157, *162*
— u. J. English 126, *133*
— s. English, J. *133*
— s. Galston, A. W. 517, *526*
— s. Liverman, J. L. 483, *491*
— s. Ordin, L. 573, *577*
— s. Wildman, S. G. 512, *529*
— J. T., W. W. Clarke, Ch. L. Neely u. M. K. Slifkin 365, *367*
— K. K. Kane u. R. H. Levey 544, *575*
Bopp, M. 534, *575*
Borelli 1
Boresch, K. 118, *118*
Borodin, J. 286, 287, 290, 303, 304, 307, *315*
Borris, H. 59, *107*
Borthwick, H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole u. V. K. Toole 483, *490*
Borzi, A. 66, *107*
— u. G. Catalano 71, 72, *107*
— A. I. 243, 249, *253*
Bose, D. M. 513, *524*
— s. Banerji, G. 221, *234*
— J. Ch. 83, 93, *107*, 121, 129, *132*, *134*, 137, *147*, 187, 188, 189, 201, 203, 204, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 226, 227, 228, 229, 231, 232, 233, *234*, 480, *490*, 512, *525*, 585, *653*
— u. N. N. Sen Gupta 264, *276*
Bottelier, H. P. 388, 389, 391, 392, 393, 394, 395, 396, *397*, 519, *525*
— s. Eymers, J. G. 389, 396, *397*
Bouman, M. A. s. Wassink, E. C. 556, *578*
Bourne, E. J. s. Barker, S. A. 424, *461*
Boysen-Jensen, P. 492, 494, 496, 499, 500, 520, *525*
— u. N. Nielsen 500, *525*
Brannon, M. A., u. A. F. Bartsch 533, *575*
Braun, A. 364, *367*
Brauner 396
— L. 112, 114, 117, *118*, 472, 479, 482, 483, *490*, 492, 495, 500, 503, 505, 506, 523, *525*, 543, 552, 568, 569, 574, *575*
— u. N. Arslan 484, *490*, 605, 622, *654*
— u. M. Brauner 49, 50, *107*, 114, *118*, 479, 481, *490*
— u. E. Bünning 154, *162*, 513, *525*
— u. Y. Vardar 475, 476, 477, *490*
— M. 478, 479, 480, *490*
— s. Brauner, L. 49, 50, *107*, 114, *118*, 479, 481, *490*
Bremekamp, C. 192, 198, *234*
— C. E. B. 274, *276*
Brian, P. W. 571, 572, *575*
Brieger, F. 132, *134*
Briggs, W. R., T. A. Steeves, I. M. Sussex u. R. H. Wetmore 534, 535, *575*
— R. D. Tocher u. J. F. Wilson 500, 501, 514, 516, 517, *525*
Brockmann, C. 211, *234*
Brouwer, G. 591, 652, *654*, *655*
Brown, D. H. s. Glaser, L. 573, *576*
— W. H. 190, 192, *234*
— u. L. M. Sharp 190, 213, *234*
Brownbridge, M. E. s. Audus, L. J. 522, *524*
Bruce, V. G., u. C. S. Pittendrigh 342, 343, *367*, 587, *653*
Bruck, E. 166, *167*
Brucker, W. 321, 342, 343, 344, 345, *367*
Brücke 581, *653*
— E. v. 114, *118*, 184, 188, 193, 196, 197, *234*
Brumfield, R. T. 557, *575*
Brunn, I. 192, 196, 197, *234*
Buch, H. *575*
Buchholtz, K. P. s. Hansen, J. R. 505, *526*
Buder, J. 300, *315*, 319, 320, 321, 322, 326, 329, 330, 332, 334, 339, 340, *367*, 371, 372, 375, 376, 377, 378, *386*, 521, *525*, 540, 541, 547, 551, 552, 556, 558, 562, 563, 564, 567, 656, *575*
Bünning, E. 1, 8, 24, 39, 40, 44, 47, 48, 49, 50, 58, 59, 61, 98, 101, 103, *107*, 112, 114, 115, 116, *118*, 119, 121, 128, *132*, *134*, 171, 172, 173, *182*, 184, 187, 191, 194, 195, 200, 201, 202, 203, 204, 209, 210, 211, 215, 217. 222, 223, 224, 225, 226, 232, 234, *234*, 241, 242, *242*, 254, 396, *397*, 492, 497, 498, 502, 506, 522, *525*, 543, 548, 561, 565, 566, 567, 568, *575*, 579, 593, 594, 596, 597, 598, 599, 600, 605, 609, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 645, 647, 652, 653, *653*, *654*, *655*
— I. Dorn, G. Schneiderhöhn u. I. Thorning 506, 523, *525*, 544, 570, *575*
— u. D. Glatzle 16, *22*, 50, 61, *107*
— u. I. Gössel 333, *367*
— M. Gröner u. S. Stiefel 50, 59, 61, *107*
— L. Haag u. G. Timmermann *22*, 50, 59, 61, *107*, 117, *118*, 193, 212, *235*
— u. Ch. Lemppenau 58, 60, 99, *107*, 239, 242, *276*
— u. L. Lörcher 596, 647, *655*
— H.-J. Reisener, F. Weygand, H. Simon u. J. F. Klebe 514, *525*
— u. G. Schneiderhöhn 319, 322, 326, 332, 333, 334, 335, 339, *367*, 374, *386*
— u. G. Schöne-Schneiderhöhn 597, 598, *654*
— u. K. Stern 652, 653, *655*
— K. Stern u. R. Stoppel 651, 652, *656*
— u. M. Tazawa 328, 333, 334, *367*, *368*, 593, 650, *654*, *656*
— s. Amlong, H. U. 31, *107*, 129, *133*
— s. Bezler, H. 621, 622, *654*
— s. Brauner, L. 154, *162*, 513, *525*
— s. Stern, K. 650, 652, *656*
Bünsow, R. 629, 631, 635, 637, *656*
Buller, A. H. R. 530, 543, 544, 562, 563, 565, *575*
Bunsen-Roscoe 561
Burdon-Sanderson, J. 43, 89, 104, *107*, 190, 218, *235*
— u. F. J. M. Page 89, 104, *108*
Burgenstein, A. 119, *132*
Burkholder 493
— P. R., u. E. S. Johnston 501, 512, *525*
— u. R. Pratt 484, *490*
Burnett, G., u. H. Mayo 184, *235*
Burrows, E. M. 532, *575*
Buscalioni, L., u. G. Muscatello 71, *108*
Busch, G. 302, *315*

Caesalpin 1
Camargo de, L. V. s. Ferri, M. G. 484, *491*
Candolle, A. P. de 3, 184, 190, *235*, 581, *653*
Cantino, E. C., J. Lovett u. E. A. Horenstein 573, *575*
Capindale, J. B. s. Arnon, D. I. 424, *461*
Carlgren, O. 165, *167*
Carlile, M. J. 557, 569, 570, *575*
Caspary, R. 190, *235*
Castle, E. S. 521, *525*, 541, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 556, 558, 559, 561, 566, 567, 568, *575*
— u. A. J. M. Honeyman 19, *22*, 554, *576*
Catalano, G. s. Borzi, A. 71, 72, *107*
Chadefaud, M., u. L. Provasoli 325, *368*
Chakrabarty, M. 544, *576*
Chalazonitis, N. 94, *108*
Chambers, B., u. K. Höfler 211, *235*
Chauveaud, G. 191, *235*
Cherewick, W. J. 546, *576*
Child 538
Ching, T. M. T., R. H. Hamilton u. R. S. Bandurski 522, *525*
Chmielevsky, V. 329, 361, *368*
Cholodny, N. 498, 499, 522, *525*
— N. G., u. E. Ch. Sankewitsch 149, *162*, 492, 513, *525*
Christalle, W. 192, 195, 200, *235*
Clark, J. 389, *397*
— O. L. 513, *525*
— W. G. 150, 154, *162*, 494, *525*
Clarke, B. s. Manton, I. 321, 322, 326, *369*
— M. I. s. Small, J. 423, 424, 425, 459, *463*
— W. W. s. Bonner, J. T. 365, *367*
Claus, G. 192, 198, *235*
Clayton, R. 319, 320, 327, 366, *368*
— R. K. 17, *22*, 371, 373, 374, 376, 378, 379, 380, 381, 382, 384, 385, *386*
— F. H. Dettmer u. A. E. Robertson jr. 377, *386*
— E. O. Ellingson u. H. E. Shaw 377, *386*
Cleland, R. s. Ordin, L. 573, *577*
Clendenning, K. A. s. Haxo, F. T. 321, 342, 349, 367, *368*, 374, 377, *386*
Cochran, V. W. 546, *576*
Cohen-Bazire, G. s. Stanier, R. Y. 372, *387*
Cohn, F. 9, 190, 192, 193, *235*, 320, 321, 341, 361, *368*
Colla, S. 115, 116, *118*, 170, 171, 172, 180, *182*, 190, 191, 194, 200, 205, 206, 207, 217, 220, 223, 225, *235*, 507, *525*
Cole, K. S., u. H. J. Curtis 32, *108*
Collander, R. 520, *525*
Comparetti 8
Conillot, R. s. Nétien, G. 522, *527*
Copeland, I. B. 406, 409, *414*
Correns, C. 13, *22*, 232, *235*, 260, 261, *276*, 597, *654*
Cremer, H. 652, *656*
Crosbie-Baird, J. s. Small, J. 423, 424, 425, 459, *463*
Curry, G. M. 508, 510
— u. H. E. Gruen 507, *526*, 538, 546, 547, 548, 557, 559, 569, 570, *576*
— K. V. Thimann u. P. M. Ray 496, 497, 506, 507, 508, *526*
Curtis, H. J. s. Cole, K. 32, *108*
Czaja, A. Th. 190, *235*
Czurda, V. s. Pringsheim, E. G. 562, *577*

Dangeard, P. A. 353, 354, 359, *368*, 375, *386*
Darden, E. B. s. Stuhlman, O. 89, *109*
Darsie, M. L. 532, *576*
Darwin, Ch. 105, *108*, 119, *132*, 190, *235*, 251, 252, *253*, 254, 255, 258, 261, 270, 271, 273, 274, *276*, 473, 474, 476, *490*
— u. Fr. Darwin 100, 101, *108*, 492, *526*, 582, 583, 584, 587, 588, *653*
— F. 418, 419, 428, 433, 435, 439, 440, 441, 451, 455, 458, 459, *461*
— u. D. F. M. Pertz 436, *461*
— s. Darwin, Ch. 100, 101, *108*, 492, *526*, 582, 583, 584, 587, 588, *653*
Das, S. C., u. B. K. Palit 193, 229, 230, *235*
Dassek, M. 521, *526*, 540, 541, 547, *576*
Dassen 581, 600, 603, *653*, *654*
— M. 193, *235*
Dastur, R. H. s. Kanga, P. M. 249, 250, *253*
— u. G. A. Kapadia *253*
Datta, M. 207, *235*
Davidson, F. F. 532, 533, *576*
Delbrück, M., u. W. Reichardt 501, *526*, 548, 549, 551, 553, 555, 556, 559, 561, *576*
Demoor, J. 293, *315*
Denecke, W. *490*
Desfontaines 8
Detlefsen, E. 119, *132*
Dettmer, F. H. s. Clayton, R.K. 377, *386*
Dewèvre, A. s. Meyer, A. 252, *253*
De Zœuw, D., u. A. C. Leopold 507, *529*, 557, *576*
Diannelidis, Th. 98, *108*
— u. K. Umrath 30, 36, 39, *108*, 137, *147*, 166, *167*
Dijkman, M. J. 191, 202, 204, 212, *235*
Dillewijn, C. van 394, *397*, 499, *526*
Dodart 1, 10
Dolk, E. H. 488, 489, *491*
— H. E. 495, 498, *526*
Dop, P. 191, *235*
Dorn, I. s. Bünning, E. 506, 523, *525*, 544, 570, *575*
Dorrestein, R. s. Wassink, C. E. 380, *387*
Douin, R. 541, *576*
Draper s. Grotthus 501
Drawert, H. 37, 40, *108*, 122, 128, 129, 131, *134*, 433, *461*
Drews, G. 319, 350, 351, 352, 353, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, *368*, 370, 385, *386*
Dring, V. J. s. Ingold, C. T. 570, *577*
Du Buy, H. G. 499, 511, 522, 523, *526*
— u. E. Nuernbergh 393, 394, *397*, 487, *491*, 494, 511, *526*, 530, 533, 534, 535, 541, 543, 544, *576*
— u. R. A. Olson 148, 150, 153, 154, 159, *162*, 532, *576*
— s. Olson, R. A. 537, *577*
— s. Wald, G. 502, *528*
Duhamel 1, 3, 9
— du Monceau 184, *235*
Dutrochet, H. 11, *22*
— M. 254, *276*
— M. H. 184, *235*, 581, 597, *653*, *654*
Dutt, A. K. 207, 208, *235*
Dutton, H. J., u. W. M. Manning 503, *526*
Duysens, L. N. M. 354, *368*, 371, 372, 374, 375, 385, *386*

Ebbecke, U., u. G. Hecht 31, *108*, 129, *134*, 199, *235*
Eckmann, G. 207, *235*
Egle, K., u. W. Schenk 443, *461*
Eib, M. s. Gordon, S. A. 514, *526*
Elfving, F. 160, *162*
Ellingson, E. O. s. Clayton, R. K. 377, *386*

Emerson, R., u. C. M. Lewis 455, 457, *461*, 503, *526*
Engelmann, Th. W. 320, 321, 322, 332, 363, *368*, 371, 372, 373, 374, 376, 377, 378, 379, 385, *386*, 395, *397*
English, J., J. Bonner u. A. J. Haagen-Smit *133*
— u. A. J. Haagen-Smit *133*
— s. Bonner, J. 126, *133*
Erman, C. 490, *491*
Errera, L. 254, 271, *276*, 559, *576*
Ertl, H. s. Kisser, J. 132, *134*
Euler, H. v., u. E. Adler 505, *526*
Ewart, A. 391, *397*
— A. E. 274, *276*
— A. J., u. Jessie S. Bayliss 161, *162*
Eucken, A. 141, *147*
Eymers, J. G., u. H. P. Bottelier 389, 396, *397*

Famintzin, A. 321, 344, 358, *368*
Farmer, J. B. 532, *576*
— u. J. L. Williams 532, *576*
Fauré-Fremiet, E. s. Rouiller, Ch. 322, *370*
Fechner, R. 357, *368*
— Th. 9, 20, *22*
Fehse, F. 652, *656*
Feldmann, J. 532, *576*
Fenner, C. A. 252, *253*
Ferrera, R. R. s. Goodman, J. J. 569, *576*
Ferri, M. G. 504, *526*
— u. L. V. de Camargo 484, *491*
Figdor, W. 271, *276*
Filzer, P. 501, *526*
Fischer, A. 321, *368*, 589, 592, *654*
Fischnich, O. s. Laibach, F. 623, *654*
Fisher, R. A. 430, 441, 444, *461*
— u. F. Yates 436, *461*
Fitting, H. 20, *22*, 53, 57, 66, *108*, 122, 123, 126, 127, 128, *132*, *133*, 188, 221, 228, *235*, 240, *242*, 247, *253*, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 265, 266, 267, *276*, 293, 304, *315*, 388, 391, 395, *397*, 492, *526*
Flint 561, 562
— u. McAlister 520
Flügel, A. 631, 642, 643, 644, *656*
Folger, H. T. 395, *397*
Follmann, G. 210, 211, *235*, 397, *397*
Forbes, I. L. 547. *576*
Forssberg, A. G. 559, *576*
Fox, D. L. s. Blum, H. F. 321, 334, 343, *367*, 374, *386*
França, C. 252, *253*
Franck, F. 501, *526*
Frank, A. B. 485, 486, *491*
— B. 126, *133*, 279, 280, 285, 290, 291, 293, 295, 297, 302, *315*
Fresnell 558
Freudenberger, H. 436, 459, *461*, 469, *470*
Frey, v. 116
Friedrich, R. 131, *134*
Fröschel, P. 494, *526*
Fromme, F. D. 546, *576*
Fuller, H. J., u. A. W. Thuente 501, *526*
Funk, G. 358, 363, *368*
Funke, G. L. s. Hubert, B. 493, *527*

Gabrielsen, E. K. 443, *461*
Galston, A. W. 492, 504, 505, *526*, 543, 566, 568, 569, *576*
— u. R. S. Baker 495, 497, 503, 504, 506, 510, 511, *526*
— J. Bonner u. R. S. Baker 517, *526*
— u. M. E. Hand 499, *526*
— s. Bandurski, R. S. 493, 507, *524*
— s. Labouriau, L. G. 507, 509, *527*
— s. Todd, G. W. 483, *491*
Garcias del Huerto (= Garcias de Horto) 1, 580, *653*
Gardiner, W. 184, 193, *236*, 252, *253*
Gardner, E. B. 536, 545, 546, *576*
Garjeanne, A. J. M. 530, *576*
Gassner 160
Gebauer, H. 165, *167*
Gentile, A. C., u. R. M. Klein 572, *576*
Gerisch, G. 331, 370
Gertz, O. 270, *276*
Gessner, F. 312, *315*, 520, *526*
Gest, H. 371, *386*
Gettkandt, G. 538, 539, 547, 551, 568, *576*
Giri, K. V., P. R. Krishnaswamy u. N. A. Rao *526*
Glaser, L., u. D. H. Brown 573, *576*
Glasziou, K. T. 573, *576*
Glatzle, D. s. Bünning, E. 16, *22*, 50, 61, *107*
Glubrecht, H. 395, *397*
Goedheer, J. C. s. Thomas, J. B. 371, 375, 384, 385, *387*
Goebel, K. v. 173, *182*, 184, 192, *236*, 252, *253*, 534, *576*, 580, 585, *653*
Gössel, I. 324, 325, 329, 332, 333, 334, 339, *368*
Gössel, I. s. Bünning, E. 333, *367*
Goldacre, P. L. 504, *526*
Goodman, J. J., u. R. R. Ferrera 569, *576*
Goodspeed, T. H. s. Moore, A. R. 165, *167*
Goodwin, T. W. 568, *576*, *578*
— s. van Niel, C. B. 375, *387*
Gordon, S. A. 515, 516, *526*
— u. M. Eib 514, *526*
— u. R. P. Weber 515, *526*
Gortner, W. A., u. M. Kent 505, *526*
Gover, M. s. Mast, S. O. 349, *369*
Gregory, F. G., u. H. L. Pearse 428, 429, 433, 434, 438, 451, 452, 454, *461*, 587, *653*
Greulach, V. A. s. Jeffreys, D. B. 545, 572, *577*
Griffiths, M. s. Sistrom, W. R. 380, *387*
Gröner, M. s. Bünning, E. 50, 59, 61, *107*
Groot, G. J. de 605, 606, 608, 616, *654*
— u. J. B. Thomas 605, *654*
Grotthus u. Draper 501
Gruen 574
— H. E. s. Curry, G. M. 507, *526*, 538, 548, 557, 559, 569, 570, *576*
Grundfest, H. s. Kao, C. Y. 39, *108*
Günther, O. 119, *132*
Günther-Massias, M. 16, *22*
Guillermond, A. 207, *236*
Guthrie, E. S. s. Hand, D. P. 505, *526*
Guttenberg, H. v. 116, *118*, 168, 171, 174, 175, 177, 180, *182*, 190, 193, 197, 198, *236*, 399, 401, 402, 403, 405, 406, 407, *414*, 465
— u. L. Kröpelin 112, *118*, 484, *491*, 605, 620, 621, *654*
— u. B. Reiff 220, 224, *236*

Haag, L. s. Bünning, E. *22*, 50, 59, 61, *107*, 117, *118*, 193, *235*
— u. G. Timmermann *276*
Haagen-Smit, A. J. s. English, J. *133*
Haberlandt, G. 14, *22*, 66, 87, *108*, 126, 132, *133*, *134*, 168, 169, 170, 171, 172, 174, 175, 176, 177, 179, 180, 181, *182*, 189, 210, 228, *236*, 243, 246, 247, 248, 250, 251, 252, *253*, 308, *316*, 399, 403, 404, 411, *414*, 473, 474, *491*, 540, 541, *576*

Hämmerling, J. 321, 342, *368*
Hagen, F. 420, 421, 432, 433, 458, *461*
Haig, C. 497, *526*
Halbsguth, W. 534, *576*
— u. H. Kohlenbach 534, *576*
Halldal, P. 319, 321, 324, 326, 332, 333, 334, 335, 336, 341, 342, 344, 361, *368*
Hamburger, C. 325, *368*
Hamilton, R. H. s. Ching, T. M. T. 522, *525*
Hand, D. B., E. S. Guthrie u. P. F Sharp 505, *526*
— M E s Galston, A W 499, *526*
Hanes, C S 423, 459, *461*
— u E. J. Maskell 423, *461*
Hansen, J. R., u. K. P. Buchholtz 505, *526*
Hansgirg, A. 193, *236*, 358, *368*
Hanstein, J. 126, *133*
Harder, R. 328, 346, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 360, 361, *368*
Harmorak, N. 207, *236*
Harms, H. 454, 455, 456, *461*
Harrington, N. R., u. E. Leaming 395, *397*
Harris, E. S. s. Blinks, L. R. 29, *107*
Hartmann, H. *162*
— M. 318, *368*
Hartshorne, J. N. 322, 324, 325, 326, *368*
Haupt, W. 278, 289, *316*, 317, 318, 320, 388
Hauptfleisch, P. 126, 127, *133*
Haut, J. A. s. Overley, F. L. 469, *471*
Hausmann, W., u. F. M. Kuen 505, *526*
Hawker, L. E. 543, 545, 548, *576*
Haxo, F. T., u. K. A. Clendenning 321, 342, 349, 367, *368*, 374, 377, *386*
Haye, A. 324, 325, 326, *368*
Heath, O. V. S. 123, *132*, 413, *414*, 415, 416, 417, 418, 419, 421, 425, 427, 428, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 441, 442, 443, 451, 453, 458, 459, *461*, 465, 469, *470*
— u. H. Meidner 437, 439, *462*
— u. F. L. Milthorpe 442, 443, 444, 445, 448, 458, 459, *462*
— u. B. Orchard 424, 435, 438, 439, 440, 443, 451, 459, *462*
— u. J. Russell 434, 435, 441, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 452, 458, 459, *462*, 469, *470*
Heath, O. V. S. u. W. T. Williams 436, *462*
— s. Spanner, D. C. 433, 434, *463*
Hecht, G. s. Ebbecke, U. 31, *108*, 129, *134*, 199, *235*
Heckel, M. E. 191, 192, *236*
Heidingsfeld, J. 362, *368*
Heilbronn, A. 475, 477, *491*
Heiman, M. 505, *526*
Heitz, E. 539, *576*
Hendricks, S. B. s. Borthwick, H. A. 483, *490*
Henry, N. P. s. Lemberg, R. 515, *527*
Herbert 83
Hertz, C. H. s. Andersson, N. E. 453, *461*
Hesse, G. 53, 55, *108*
— B. Banerjee u. H. Schildknecht 52, 53, *108*, 221, 224, *236*
Heuckel, A. 551, *576*
Heyn 571
Heyningen, W. van s. Blaauw, A. H. 559, *575*
Hilburg, C. 607, *654*
Hill 376
— A. V. 139, 140, 141, 144, 145, *147*
— H. D. 580, *653*
— S. E. u. W. J. V. Osterhout 29, *108*
Hisada, M. 25, 96, *108*
Höber, R. 200, *236*
Höfler, K. s. Chambers, B. 211, *235*
— s. Molisch, H. 249, *253*
Hoffmann, H. 581, *653*
Hoffmann-Berling, H. 383, *386*
Hofmeister, W. 11, *22*, 114, 193, *236*, 365, *368*, 602, *654*
Holmes, S. J. 319, 329, 334, 338, 347, 349, *368*
Homès, M. 252, *253*
Honeyman, A. J. M. s. Castle, E. S. 19, *22*, 554, *576*
Hooke, R. 1, 184, *236*
Hooker, H. D. s. Laurens, H. 326, 339, *368*
Hopkins, E. F. 131, *134*
Horenstein, E. A. s. Cantino, E. C. 573, *575*
Hosseus, C. 229, *236*
Houwink, A. L. 62, 63, 64, 65, 72, 78, 81, 82, 83, 92, 93, 96, 97, *108*, *236*
Hovelacque, M. 250, *253*
Hoyt, R. C. s. Berry, L. J. *162*
Hryniewiecki, B. 402, 403, *414*
Hsueh, Y. L., u. C. H. Lou 231, *236*
Huber, B. 490, *491*
Huber, B., E. Kinder, E. Obermüller u. H. Ziegenspeck 413, *414*, 421, *462*
Hubert, B., u. G. L. Funke 493, *527*
Huie, L. 252, *253*
Humboldt, A. v. 8, 9, 17
Hurd, A. M. 532, 536, 538, *577*
Hurley-Py, G. *577*

Idle, D. B. 275, *276*
Iljin, W. S. 415, 416, 419, 420, 421, 434, 458, *462*, 469, *471*
Imamura, S. 207, *236*
Ingold, C. T. 543, *577*
Ingold, C. T., u. V. J. Dring 570, *577*
Isaka, S. 505, *527*
— u. J. Kato 505, *527*

Jacobsen, H. C. 321, 329, 343, 344, *368*
Järvenkylä, Y. T. 520, *527*
Jaffe, L. 335, *368*, 532, 538, 558, *577*
Jarosch, R. 38, *108*, 315, *316*
Jeffreys, D. B., u. V. A. Greulach 545, 572, *577*
Jennings, H. S. 319, 321, 327, 330, 331, 366, *368*
Johnson, P. L. s. Mast, S. O. 323, 340, *369*
Johnston, E. S. 496, 497, 502, *527*, 543, 548, 568, *577*
— s. Burkholder, P. R. 501, 512, *525*
Johnstone, G. R. 131, *134*
Jolivette, H. D. M. 562, *577*
Jones, W. N. 477, *491*
Josing, E. 389, *398*
Jost, L. 7, 12, *22*, 278, *316*, 530, *577*, 584, 603, 649, *654*, *656*
Juel, H. O. 192, *236*
Jungius 1

Kabsch, W. 232, *236*, 597, *654*
Kaestner, W. Fr. v. 207, *236*
Kahl, H. 131, *134*, 193, 211, *236*
Kamiya, N., u. K. Kuroda 94, *108*
— s. Tasaki, J. 32, *109*
Kane, K. K. s. Bonner, J. T. 544, *575*
Kanga, P. M., u. R. H. Dastur 249, 250, *253*
Kao, C. Y., u. H. Grundfest 39, *108*
Kapadia, G. A. s. Dastur, R. H. *253*
Karrer, P. 505, *527*
Kato, J. s. Isaka, S. 505, *527*

Katz, E. s. Wassink, E. C. 380, *387*
Kaupp, V. 586, *653*
Keeble, F., M. G. Nelson u. R. Snow 122, 130, *132*, *134*
Keller, J. 126, *133*
— M. 126, *133*
Kenda, G., u. F. Weber 115, *118*
Kent, M. s. Gortner, W. A. 505, *526*
Kerner v. Marilaun 489
Kerstan 607
Kinder, E. s. Huber, B. 413, *414*, 421, *462*
Kinosta, S. s. Watanabe, A. 164, *167*
Kishinani, Y. 192, *236*
Kisser, J., u. H. Ertl 132, *134*
Kissilew, N. 420, 423, 458, *462*
Klebe, J. F. s. Bünning, E. 514, *525*
Klebs 534, 539, 540
— G. 313, *316*, 321, 344, 363, 364, 365, *368*
Klein, R. M. s. Gentile, A. C. 572, *576*
— W. H. 510
Kleinhoonte, A. 587, 588, 591, 592, 600, *653*, *654*, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 637, 638, 639, 642, 644, 652, *656*
Klimowicz, T. 20, *22*
Knapp, E. *577*
Kniep, H. 10, 14, 18, 20, 21, *22*, 371, 376, 380, 384, *386*, 474, *491*, 532, *577*
— s. Stoppel, R. 637, *656*
Knight 11
— T. A. 493, *527*
— R. C. s. Laidlaw, C. G. P. 418, 458, *462*
Knoll, Fr. 173, *183*, 191, *236*
Koch, K. 150, 154, *162*, 495, 513, *527*
Kodati, M. s. Watanabe, A. 164, *167*
Kögle, F. 513, *527*
— u. G. J. Schuringa 502, *527*
— u. B. Verkaaik 571, *577*
Koelreuter, J. G. 184, 191, *236*
Kohl 418, 419, 433, 455, 458
Kohlenbach, H. s. Halbsguth, W. 534, *576*
Kôketsu, R. 137, *147*, 166, *167*, 219, 226, *236*
Kondo, H. 505, *527*
Koningsberger, V. J., u. B. Verkaaik 502, *527*, 571
Košanin, N. 597, *654*
Krabbe, G. 473, *491*
Kraus, F. 407, 408, 409, *414*
— G. 193, *236*, 306, *316*
Kretschmar, P. 36, *108*, 126, *133*
Kribben, F. J. s. Laibach, F. 621, 622, *654*
Krishnaswamy, P. R. s. Giri, K. V. *526*
Kröpelin, L. s. Guttenberg, H. v. 112, *118*, 484, *491*, 605, 620, 621, *654*
Kuen, F. M. s. Hausmann, W. 505, *526*
Küster, E. 126, 130, *133*, *134*, 210, *236*, 278, 291, 304, 306, *316*
Kuhlbrodt, H. 411, *414*
Kuhn 115
Kunitz, M. 505, *527*
Kunkel, A. 218, *236*
Kunze 548
Kuroda, K. s. Kamiya, N. 94, *108*

Labouriau, L. G. 509
— u. A. W. Galston 507/509, *527*
Laibach, F. 500, *527*
— u. O. Fischnich 623, *654*
— u. F. J. Kribben 621, 622, *654*
Laidlaw, C. G. P., u. R. C. Knight 418, 458, *462*
Lamarck 11
Lambertz, P. 421, *462*
Lange, S. 495, *527*
Langeron, M., u. R. Vanbreuseghem 543, *577*
Larsen 7
— H. 373, 375, *386*
Larue, C. D., u. S. Narayanaswami 534, *577*
Laurens, H., u. H. D. Hooker 326, 339, *368*
Lauterbach, L. 33, *108*
Leaming, E. s. Harrington, N. R. 395, *397*
Leclerc 9
— du Sablon 271, *276*
Legler, F., u. H. Schindler 363, *368*
Leinweber, F.-J. 592, 593, 636, 640, 651, *656*
Lemberg, R., R. A. Wyndham u. N. P. Henry 515, *527*
Lemée, G. 467, *471*
Lemppenau, Ch. s. Bünning, E. 58, 60, 99, *107*, 239, *242*, *276*
Leonian u. Lilly 572
Leopold, A. C. 622, *654*
— s. Zeeuw, D. de 507, *529*, 557, *576*
Lepeschkin, W. W. 475, 482, *491*, 520, *527*, 602, 604, 611, *654*
Levey, R. H. s. Bonner, J. T. 544, *575*
Lewis, C. M. s. Emerson, R. 455, 457, *461*
— s. Emerson, R. 503, *526*
— I. J. 293, 301, *316*
Libbert, E. 117, *118*
Liebig, M. 449, 450, 455, 456, 458, 459, *462*
Liese, J. 486, 487, *491*
Life, A. C. s. Abbott, J. F. 165, *167*
Lilly s. Leonian 572
Lindemann, E. 323, *368*
Link 8
Links, J. 372, 380, 381, 382, 383, 384, *386*
Linné, C. 580, 584, 585, *653*
Linsbauer, K. 72, 80, 83, *108*, 123, 126, *132*, *133*, 169, *183*, 188, 192, 209, 210, 225, 226, 230, *236*, 409, *414*, 420, 421, 433, 436, 458, 459, *462*, 469, *471*
— u. E. Abranowicz 280, 281, 282, 288, 289, 291, 292, 295, *316*
Lippe, T. zur 596, 610, *654*, *656*
Lisk, H. *253*
Li,Tsi-Tung 499, *527*
Liverman, J. L., u. J. Bonner 483, *491*
Lloyd, F. E. 190, *237*, 252, *253*, 418, 419, 420, 422, 427, 428, 432, 433, 434, 435, 452, 455, 458, 459, *462*
Loeb, J. 343, 344, *368*
Lörcher, L. 596, 647, 648, *656*
Lörscher, L. s. Bünning, E. 596, 647, *655*
Loftfield, J. V. 420, 421, 433, 438, 439, 458, *462*
Loos, W. 124, 125, *133*
Lou, C. H. s. Hsueh, Y. L. 231, *236*
Lovett, J. s. Cantino, E. C. 573, *575*
Lowrance, E. W. s. Whitaker, D. M. 536, *578*
Lund, s. Berry 155
— E. J. s. Wilks, S. S. 149, *163*, 523, *529*
Lundegårdh, H. 494, 499, *527*
Luntz, A. 319, 320, 321, 322, 324, 326, 329, 336, 337, 339, 342, 344, 347, 348, 349, 350, *368*
Lutman, B. F. 131, *134*
Lutz, C. 173, *183*, 192, 194, 226, *237*

Maass *578*
MacDougal, D. T. 51, *108*, 262, *276*
Machlis, L., u. E. Ossia 572, *577*
Maclachlan, G. A. s. Shaw, M. 447, 448, 457, 458, *463*

Maclachlan, G. A. s. Waygood, E. R. 569, *578*
Magnus, R. 43, *108*
Mahlert, H. 406, *414*
Mainx, F. 290, *316*, 319, 321, 326, 332, 341, 342, 343, 344, 346, 347, 348, 350, *369*, 377, *386*
— u. H. Wolf 319, 334, 340, 341, 343, 344, 346, 350, *369*, 377, 384, *386*
— s. Pringsheim, E. G. 322, *370*
Malpighi 8
Mangenot, G. 205, 206, *237*
Manning, W. M. s. Dutton, H. J. 503, *526*
Manten, A. 358, 359, 367, *369*, 371, 372, 374, 375, 377, 379, 380, 381, 385, *386*, 498, 504, *527*, 533, *577*
— s. Milatz, J. M. W. *386*
Manton, I. 321, 322, 326, *369*
— u. B. Clarke 321, 322, 326, *369*
Marsh, G. 129, *134*
Martelli, K. 127, *133*
Martin, S. M., u. G. A. Adams 573, *577*
Maskell, E. J. 428, 433, 451, *462*
— s. Hanes, C. S. 423, *461*
Massart, J. 20, *22*, 318, *369*
Mast, S. O. 165, 166, *167*, 320, 321, 323, 324, 326, 330, 332, 334, 336, 337, 338, 339, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 349, 366, *369*, 372, 374, 377, *386*
— u. M. Gover 349, *369*
— u. P. L. Johnson 323, 340, *369*
Maxwell, K. M. s. Small, J. 423, 424, *463*
Mayo, H. s. Burnett, G. 184, *235*
McAlister s. Flint 520
McIlvaine, H. R. C., u. H. W. Popp 517, *527*
Medicus, C. F. 184, *237*
Meidner, H. 435, 439, 443, *462*
— s. Heath, O. V. S. 437, 439, *462*
Meinhold, Th. 362, *369*
Meixner 53
Menz, I. 405, *414*
Mer, C. L. 510, *527*
Merkel, J. R., u. W. J. Nickerson 504, *527*
— s. Nickerson, W. J. 504, *527*
Merkenschläger, F. s. Boas, F. 521
Metzner, P. 319, 320, 321, 328, 330, 331, 336, 363, 366, *369*, 371, 372, 378, 380, 383, 384, *387*, 517, *527*
Meyen, F. J. F. 9, *22*, 193, *237*, 580, 581, *653*
Meyer, A., u. A. Dewèvre 252, *253*
— S. L. 534, *577*
Meylan, S. 479, *491*
Micheli, M. 278, *316*
Miehe, H. 123, 126, *133*
Milatz, J. M. W. ,u. A. Manten *386*
Mills, K. S., u. A. R. Schrank 496, 507, 513, 520, *527*
Milthorpe, F. L., u. E. J. Spencer 418, 458, *462*
— s. Heath, O. V. S. 442, 443, 444, 445, 448, 458, 459, *462*
Minden, M. v. 193, *237*
Miquel, P. 361, *369*
Miyoshi, M. 192, *237*
Mohl, H. 11, *22*, 254, 258, 261, 269, *276*
— H. v. 415, 418, 447, 458, *462*
Mohr, H. 312, *316*, 494, 498, *527*, 540, *577*
Molisch, H. 207, *237*, 371, 372, 374, 378, 379, 380, *387*, 436, *462*
— u. K. Höfler 249, *253*
Montemartini, L. 92, *108*
Moore (Spencer le Marchant) 298, 301, 312, *316*, 389, *398*
— A. R., u. T. H. Goodspeed 165, *167*
Morren 585, *653*
— C. 184, 192, *237*
Mosebach, G. 281, 284, 292, 298, 299, 300, 302, 308, *316*, 321, 345, *369*, 606, 607, 608, 609, 611, 616, 617, 619, *654*
Mouravieff, I. 424, 425, 426, 427, 431, 432, 434, 449, 458, 459, *463*, 470, *471*
Müller 261
— D. 192, *237*
— F. 321, 347, *369*
— Fr. 20, *22*
— H. 169, *183*
— J. 13, 14
Munk, H. 89, *109*, 190, *237*
Murdia 572
Muscatello, G. s. Buscalioni, L. 71, *108*
Mussack, A. 535, *577*

Nadel, M. 416, 458, *463*
Nagel, W. A. 318, *369*
Narayanaswami, S. s. Larue, C. D. 534, *577*
Nasr, A. H. 532, *577*
Naundorf, G. 517, *527*
Navez, A. E. 161, 162, *162*, 517, *527*
Neely, Ch. L. s. Bonner, J. T. 365, *367*
Nelson, M. G. s. Keeble, F. 122, 130, *132*, *134*
Němec, B. 16, 17, *22*, 123, *133*, 535, *577*
Nernst, W. 138, 139, 144, 145, *147*
Nestler, A. 123, *133*
Nétien, G., u. R. Conillot 522, *527*
Nickerson, W. J., u. J. R. Merkel 504, *527*
— s. Merkel, J. R. 504, *527*
Nicolai, M. F. E. 129, *134*
Nicolič, M. 469, *471*
Nielsen, N. s. Boysen-Jensen, P. 500, *525*
Nielson 571,
Nienburg, W. 302, *316*, 350, 351, 353, 355, 356, 357, 358, *369*, 373, 379, *387*, 537, *577*
Nijenhuis, L. E. s. Thomas, J. B. 371, 376, 380, 385, *387*
Noethling, W., u. E. Rochlin 395, *398*
Noll, E. 9, *22*
Nordhausen, M. 120, *132*, 306, *316*, 474, *491*
Nothmann-Zuckerkandl, H. 390, 397, *398*
Nuernbergk, E. 329, *369*, 499, 500, 511, *527*
— s. Du Buy, H. G. 393, 394, *397*, 487, *491*, 494, 511, *526*, 530, 533, 534, 535, 541, 543, 544, *576*
Nultsch, W. 319, 320, 359, 362, *369*
Nutman, F. J. 421, 438, *463*

Oaks, A. s. Waygood, E. R. *578*
Obermüller, E. s. Huber, B. 413, *414*, 421, *462*
O'Connor, M. W. 496, *527*
Oda, K. 28, 29, *109*
— s. Sibaoka, T. 33, 34, *109*
Oehlkers, F. 550, *577*
Olive, E. W. 365, *369*
Oliver, J. W. 192, 193, *237*
Olson, R. A., u. H. G. Du Buy 537, *577*
— s. Du Buy, H. G. 148, 150, 153, 154, 159, *162*, 532, *576*
Oltmanns, F. 300, *316*, 319, 320, 321, 328, 332, 336, 342, 344, 346, 348, 349, 365, *369*, 374, 377, *387*
Oort, A. J. P. 552, 553, 554, 555, 559, *577*
Oppenheimer, J. R. s. Arnold, W. 512, *524*

Oppenoorth, jr. W. F. F. 500, 501, 512, *527*
Orchard, B. s. Heath, O. V. S. 424, 435, 438, 439, 440, 443, 451, 459, *462*
Ordin, L., R. Cleland u. J. Bonner 573, *577*
Orth, R. 539, 540, *577*
Ossia, E. s. Machlis, L. 572, *577*
Osterhout, W. J. V. 29, *109*, 211, *237*
— s. Blinks, L. R. 29, *107*
— s. Hill, S. E. 29, *108*
Overbeek, J. van 492, 495, 499, 500, 517, 519, *527*, 532, *577*
Overholser, E. L. s. Overley, F. L. 469, *471*
Overley, F. L., E. L. Overholser u. J. A. Haut 469, *471*

Paál, A. 121, 122, *132*, 492, *527*
Paetz, K. W 431, 436, 455, 456, 458, 549, *463*
Page, F. J. M. s. Burdon-Sanderson 89, 104, *108*
— R. M. 570, *577*
Paine, S. G. s. Blackman, V. H. 33, *107*, 149, *162*, 199, *234*
Palit, B. K. s. Das, S. C. 193, 229, 230, *235*
Palm, L. 254, *276*
Palmer, J. H., u. G. F. Asprey 628, *654*, *656*
— s. Asprey, G. F. 605, *654*
Pantanelli, E. 604, *654*
Parent 11
Parker, M. W. s. Borthwick, H. A. 483, *490*
Parkin, J. 433, *463*
Parr, R. 561, 562, 568, *577*
Paul, H. L. 547, 559, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, *577*
Pearl, R. 164, 166, *167*
Pearse, H. L. s. Gregory, F. G. 428, 429, 433, 434, 438, 451, 452, 454, *461*, 587, *653*
Peat, S. s. Barker, S. A. 424, *461*
Peirce, C. J. 269, *276*
— G. J. *577*
— u. F. A. Randolph 532, *577*
Pekarek, J. 397, *398*, 422, 423, 424, 426, 430, 458, 459, *463*
Pelczar, M. J. s. Tonhazy, N. 572, *578*
Peluffo, C. A. s. Robertis, R. de 373, 382, *387*
Penkallow, D. P. 261, *276*
Perrin 38
Perry, S. V. s. Bailey, K. 382, *386*
Pertz, D. F. M. s. Darwin, F. 436, *461*
Peteler, K. 312, 313, *316*
Petuelly 53
Pfeffer, W. 3, 4, 7, *7*, 8, 11, 12, 14, 17, 20, *22*, 114, 115, 116, *118*, 119, *132*, 166, *167*, 169, *183*, 184, 186, 188, 192, 193, 194, 196, 197, 199, 206, 207, 229, *237*, 243, 247, 250, *253*, 254, 255, 256, 261, 264, 270, 274, *276*, 318, *369*, 376, 465, *471*, 530, *577*, 579, 580, 581, 582, 587, 588, 589, 590, 594, 595, 596, 600, 601, 602, 603, 604, 610, 614, 624, 625, 626, 627, 633, 634, 635, 636, 639, 640, 644, 646, 648, 649, *653*, *655*, *656*
Pieper, A. 358, 359, 360, 361, *369*, 375, *387*
Pilet, P.-E. 493, *527*
Pirson 635
Pisek, A. 499, *528*
— u. E. Berger 467, *471*
— u. E. Winkler 467, *471*
Pittendrigh, C. S. s. Bruce, V. G 342, 343, *367*, 587, *653*
Plinius 1, 184, 580, *653*
Pohl, R. 342, *369*, 587, *653*
Popp, H. W. s. McIlvaine, H. R. C. 517, *527*
Porsch, O. 405, 406, 407, 408, *414*
Portsmouth, G. B. 587, *653*
Prankerd, T. L. 535, *577*
Prát, S. 210, *237*
Pratt, R. s. Burkholder, P. R. 484, *490*
Prillieux, E. 193, *237*
Pringsheim 416
— E. G. 20, *22*, 320, 321, 322, 325, 326, 327, 342, 346, 358, 361, 364, *369*, 475, *491*, 492, 494, 501, *528*
— u. V. Czurda 562, *577*
— u. F. Mainx 322, *370*
— N. 391, *398*
Provasoli, L. s. Chadefaud, M. 325, *368*
Purdy, H. A. 496, *528*
Pyfrom, H. Z. s. Appleman, D. 517, *524*
Pyrkosch, G. 455, 456, *463*

Ramshorn, K. 513, *528*
Randolph, F. A. s. Peirce, G. J. 532, *577*
Rao, N. A. s. Giri, K. V. *526*
Rashevsky 376
Rawitscher, F. 477, *491*
Ray 1
— P. M. s. Curry, G. M. 496, 497, 506, 507, 508, *526*
Raydt, G. 475, 485, 486, *491*
Redel, H. 600, 614, *655*
Reichardt, W. s. Delbrück, M. 501, *526*, 548, 549, 551, 553, 555, 556, 559, 561, *576*
— u. D. Varjú *578*
Reiff, B. s. Guttenberg, H. v. 220, 224, *236*
Reinders, D. E. 495, *528*
Reinert, J. 503, 505, 506, 509, 512, *528*, 568, *577*
Reisener, H. J. s. Bünning, E. 514, *525*
Reuter, L. 297, *316*
Ricca, U. 50, 51, 83, *109*, 188, 220, 221, *237*, 239, 240, *242*
Richards, H. M. 131, *134*
— R. R. 571, 572, *577*
Richter, O. 361, *370*
Riebner, F. 409, 410, *414*
Rina, G., u. R. Ardumo-Jolande 522, *528*
Ritter, G. 123, 124, *133*, 389, *398*
Robertis, R. de, u. C. A. Peluffo 373, 382, *387*
Robertson, A. E. jr. s. Clayton, R. K. 377, *386*
Robinson 546
Rochlin, E. s. Noethling, W. 395, *398*
Roelofsen, P. A. 373, *387*
Ronsdorf 571
Rosenberg, L. L. s. Arnon, D. I. 424, *461*
Rosenvinge, M. L. K. 532, *577*
Rosing, M. S. 419, 434, 458, *463*
Rothert, W. 318, 321, 332, 342, 343, 344, *370*, 473, 474, 476, 491, 492, *528*
Rouiller, Ch., u. E. Fauré-Fremiet 322, *370*
Rousseau, J. 534, *577*
Rufelt, H. s. Andersson, N. E. 453, *461*
Ruge, U. 396, *398*
Rummeni, Gerda 512, 514, 517, *528*
Russell, J. s. Heath, O. V. S. 434, 435, 441, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 452, 458, 459, *462*, 469, *470*
Rutten-Pekelharing, G. J. 13, 18, 19, *23*

Saad Shorky, I. s. Tadros, T. M. 468, *471*
Sachs, J. 1, 7, *7*, 10, 11, 12, 13, *23*, 193, 230, *237*, 262, 274, *276*, 307, *316*, 329, *370*, 486, *491*, 492, *528*, 530, *578*, 581, 602, *653*, *655*
Said, H., u. M. K. Tolba 470, *471*
Sankewitsch, E. Ch. s. Cholodny, N. G. 149, *162*, 492, 513, *525*

Sarasin, A. 569, *578*
Sauvageau, C. 301, *316*
Sayre, J. D. 415, 421, 422, 423, 424, 425, 427, 429, 431, 433, 434, 437, 458, 459, *463*
Scarth, G. W. 422, 423, 424, 425, 437, 440, 459, 460, *463*
— u. M. Shaw 437, 440, 447, 457, 459, *463*
Schellenberg, H. C. 435, *463*
Schenk, W. s. Egle, K. 443, *461*
Schenkemeyer, G. 192, *237*
Schildknecht, H. s. Hesse, G. 52, 53, *108*, 221, 224, *236*
Schilling 603
Schimper, A. F. W. 314, *316*
Schindler, H. s. Legler, F. 363, *368*
Schirmacher, H. 596, 600, *655*
Schlegel, H. G. 335, 346, 367, *370*, 371, 374, 376, *387*
Schmid, G. 350, 351, 355, 356, 357, 358, 360, *370*, 379, *387*
Schmitz, H. 117, 118, *118*, 592, 651, *655*, *656*
Schmucker, Th. 586, *653*
Schneider, R. 547, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, *578*
Schneiderhöhn, G. 544, 570, *578*
— s. Bünning, E. 319, 322, 326, 332, 333, 334, 335, 339, *367*, 374, *386*, 506, 523, *525*, 544, 570, *575*
Schöne-Schneiderhöhn, G. s. Bünning, E. 597, 598, *654*
Schrammeck, J. 371, 376, *387*
Schrank, A. R. 117, 148, 150, 151, 154, 155, 156, 157, *162*, 492, 513, 520, 523, *528*, *578*
— u. G. E. Backus 151, 156, *163*, *528*
— s. Backus, G. E. 513, *524*
— s. Mills, K. S. 496, 507, 513, 520, *527*
— s. Webster jr., W. W. 158, *163*, 513, *529*
— s. Wiegand, Oscar F. 148, 152, *163*, 513, *529*
Schröter, A. 389, *398*
Schürhoff, P. N. 126, *133*, 278, *316*
Schütze, R. 120, *132*
Schulz, G. 356, *370*
Schulze, B. 321, 343, 347, *370*
Schuringa, G. J. s. Kögl, F. 502, *527*
Schwabe, W. W. 452, *463*
Schwarting, A. E. s. Wallace, R. H. 507, *528*
Schweickerdt, H. 287, *316*, 388, 390, 391, 392, 393, 395, 396, *398*
Schweidler, E., u. A. Sperlich 652, *656*
Schwendener, S. 180, 181, *183*, 399, 400, 401, 402, 404, *414*, 415, 458, *463*, 477, *491*, 603, 604, *655*
Scott, B. I. H. 17, *23*
— K. G. s. Blum, H. F. 521, *524*
— R. 191, *237*
Seaman, G. 379
Seeger, R. 192, *237*
Seemann, J. C. *578*
Seidel, K. 51, *109*, 239, *242*
Seifriz, W. 39, *109*
Semon, R. 625, *656*
Sen, B. 32, *109*, 199, *237*
Sen Gupta, N. N. s. Bose, J. Ch. 264, *276*
Senn, G. 126, *133*, 278, 280, 281, 282, 284, 285, 286, 287, 289, 290, 291, 292, 293, 295, 297, 298, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 312, 313, 314, 315, *316*
Sequeira, L., u. T. A. Steeves 572, *578*
Seybold, A. 288, 307, 308, *316*, 490, *491*
— s. Sierp, H. 495, *528*
Sharp, L. M. s. Brown, W. H. 190, 213, *234*
— P. F. s. Hand, D. B. 505, *526*
Shaw, H. E. s. Clayton, R. K. 377, *386*
— M. 433, *463*
— u. G. A. Maclachlan 447, 448, 457, 458, *463*
— s. Scarth, G. W. 437, 440, 447, 457, *463*
Sheffield, F. M. L. 421, *463*
Shibata, K. 14, 20, *23*
Shin, E. s. Wolken, J. J. 322, 333, 335, 349, *370*
Shipton, M. E. s. Williams, W. T. 424, 426, *464*
Shropshire, W. 508, 510
Shugar, D. 505, *528*
Siboako, T. 41, 42, 43, 45, 46, 47, 62, 63, 64, 65, 72, 73, 74, 75, 76, 78, 81, 83, 98, 103, 104, *109*, *237*, 240, 241, *242*, 623, 624, *655*
— u. K. Oda 33, 34, *109*
Sieburg, F. W. 207, *237*
Sierp, H. 455, 456, *463*, 485, *491*
— u. A. Seybold 495, *528*
Simon, H. s. Bünning, E. 514, *525*
Simonis 396
— W. 501, *528*
Sissins, M. E. s. van Niel, C. B. 375, *387*
Sistrom, W. R., M. Griffiths u. R. Y. Stanier 380, *387*
Skoog, F. 515, 517, *528*
Skoog, F. s. Thimann, K. V. 517, *528*
Slifkin, M. K. s. Bonner, J. T. 365, *367*
Small, J., M. I. Clarke u. J. Crosbie-Baird 423, 424, 425, 459, *463*
— u. K. M. Maxwell 423, 424, 425, *463*
Smirnoff, M. S. 131, *134*
Snell, W. H. 546, *578*
Snow, R. 51, 68, 71, 72, 83, 84, *109*, 188, *237*, 239, *242*, 477, 485, 487, *491*
— s. Keeble, F. 122, 130, *132*, *134*
Söding, H. 492, *528*
Soltys, A., u. K. Umrath 53, *109*
— K. Umrath u. Ch. Umrath 53, 54, 55, 56, 57, 58, *109*
— s. Umrath, K. 53, 54, 60, *110*, 221, *238*
Spalding, V. 119, *132*
Spanner 439
— D. C., u. O. V. S. Heath 433, 434, *463*
Spencer, E. J. s. Milthorpe, F. L. 418, 458, *462*
— G. S. s. Williams, W. T. 428, 429, *464*
Sperlich, A. 207, *237*
— s. Schweidler, E. 652, *656*
Stadelmann 397
Stahl, E. 279, 280, 283, 300, 307, 308, 312, 314, *316*, 320, 321, 331, 361, 362, 364, 365, *370*, 421, 437, 459, *463*, 488, *491*, *578*
Stålfelt, M. G. 413, *414*, 415, 417, 452, 454, *463*, 465, 466, 467, *471*, 518, 519, *528*
Stange, L. 297, *316*
Stanier, R. Y., u. G. Cohen-Bazire 372, *387*
— s. Sistrom, W. R. 380, *387*
Stark, P. 20, *23*, 120, 121, 122, *132*, 271, 272, 273, 274, 275, *276*
Steeves, T. A. s. Briggs, W. R. 534, 535, *575*
— s. Sequeira, L. 572, *578*
Steinberger, A. L. 415, 433, *463*
Stephan, J. 539, *578*
Stern, K. 137, *147*, 148, 149, 160, 161, *163*, 191, *237*
— u. E. Bünning 650, 652, *656*
— s. Bünning, E. 651, 652, 653, *655*, *656*
Steward, F. C. 424
Stewart, W. S., u. F. W. Went 512, *528*
Steyer, K. 271, *276*
Stich, C. 131, *134*

Stiefel, S. 50, 61, *109*, 193, *237*, *276*
— s. Bünning, E. 50, 59, 61, *107*
Stiles, W. 530, 548, *578*
Stock, F. 546, *578*
Stocker, O. 489, *491*
Stoppel, R. 589, 590, 591, 628, 629, 635, 636, 640, 646, 651, 652, *655*, *656*
— u. H. Kniep 637, *656*
— u. C. Trumpf 653, *656*
— s. Bünning, E. 651, 652, *656*
Strasburger, E. 320, 321, 322, 342, 343, 344, 365, *370*
Strugger, S. 315, *316*
Studener, O. 98, *109*
Stuhlman, O., u. E. B. Darden 89, *109*
Suessenguth, K. 207, *237*, 302, 316, 597, 619, *655*
Sussex, I. M. s. Briggs, W. R. 534, 535, *575*
Sweeney, B. M. s. Thimann, K. V. 519, *528*
Szent-Györgyi, A. G. 382, *387*

Taber u. Vining 546
Tadros, T. M., u. I. Saad Shorky 468, *471*
Tagawa, T. 587, *653*
Tamiya, H. 20, *23*, 376, *387*
Tangl, E. 123, *133*
Tarao, S., u. H. Toriyama 610, *655*
Tasaki, J., u. N. Kamiya 32, *109*
Tauc, L. 135, 136, *147*
Tazawa, M. s. Bünning, E. 328, 333, 334, *367*, *368*, 593, 650, *654*, *656*
Tchakhotine, S. 322, *370*
Tendeloo, N. 121, *132*
Ternetz, C. 342, *370*
Terpstra, W. 512, *528*
Terry, O. P. 165, *167*, 345, 347, *370*
Theophrast 184, *237*
Theorell, H. 505, *528*
Thimann, K. V. 156, *163*, 571, *578*
— u. F. Skoog 517, *528*
— u. B. M. Sweeney 519, *528*
— s. Curry, G. M. 496, 497, 506, 507, 508, *526*
— s. Went, F. W. 492, 500, 512, *529*
Thomas, J. B. 374, 385, *387*, 466, *471*
— u. J. C. Goedheer 371, 375, 384, 385, *387*
— u. L. E. Nijenhuis 371, 376, 380, 385, *387*
— s. Groot, G. J. de 605, *654*
Thorning, I. 393, *398*, 499, *528*
— s. Bünning, E. 506, 523, *525*, 544, 570, *575*
Thuente, A. W. s. Fuller, H. J. 501, *526*
Tibbs, J. 382, *387*
Tillman 53
Timmermann, G. s. Bünning, E. *22*, 50, 59, 61, *107*, 117, *118*, 193, *235*
— s. Haag, L. *276*
Tischler 245
Tocher, R. D. s. Briggs, W. R. 500, 501, 514, 516, 517, *525*
Todd, G. W., u. A. W. Galston 483, *491*
Tolba, M. K. s. Said, H. 470, *471*
Tollenaar, D. *578*
— u. A. H. Blaauw 549, 552, 553, *578*
Tonhazy, N., u. M. J. Pelczar 572, *578*
Toole, E. H. s. Borthwick, H. A 483, *490*
— V. K. s. Borthwick, H. A. 483, *490*
Toriyama, H. 33, *109*, 181, *183*, 195, 196, 205, 206, 207, 208, *237*, 610, 611, *655*
— s. Tarao, S. 610, *655*
Treviranus, L. C. 8, 11, *23*, 321, *370*, 585, *653*
Trezzi, F. 130, *134*
Tronchet, A. 243, 244, 245, 246, 247, 248, 250, *253*
Trumpf, C. s. Stoppel, R. 653, *656*
Tung, Y. T. s. Yin, H. C. 424, 459, *464*

Umrath, Ch. s. Soltys, A. 53, 54, 55, 58, *109*
— s. Umrath, K. 78, *110*, 240, *242*
— K. 18, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 46, 47, 48, 51, 52, 55, 57, 58, 60, 62, 65, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 105, 106, *109*, 130, *134*, 136, 137, 139, 141, 142, 143, 144, 145, 146, *147*, 164, 166, *167*, 188, 191, 200, 212, 218, 220, 221, 222, 223, *237*, 239, *242*, 265, 271, *276*, 623, *655*
— u. A. Soltys 53, 54, 60, *110*, 221, *238*
— u. Ch. Umrath 78, *110*, 240, *242*
Umrath, K. s. Diannelidis, Th. 30, 36, 39, *108*, 137, *147*, 166, *167*
— s. Soltys, A. 53, *109*
Unger, F. 8, 192, 193, *238*

Vaihinger, K. 414, *414*
Vaillant, S. 184, *238*
Valerius Cordus 1, 580, *653*
Vanbreuseghem, R. s. Langeron, M. 543, *577*
van Niel, C. B. 371, 373, 375, 379, *387*
— T. W. Goodwin u. M. E. Sissins 375, *387*
Vardar, Y. 622, *655*
— s. Brauner, L. 475, 476, 477, *490*
Varjú, D. s. Reichardt, W. *578*
Varro 1
Vávra, J. 325, *370*
Verkaaik, B. s. Kögl, F. 571, *577*
— s. Koningsberger, V. J. 502, *527*, 571
Verworn, M. 164, 165, 166, *167* 320, 359, 361, 362, *370*
Vines, S. H. 530, *578*
Vining s. Taber 546
Vöchting, H. 479, 483, *491*
Virgin, H. I. 396, *398*, 432, 440, 441, 453, 454, *463*, 467, *471*, 518, *528*
Voerkel, S. H. 281, 282, 284, 286, 287, 288, 293, 294, 298, *316*
Vries, H. de 254, 262, 264, *277*

Wager, H. 246, *253*, 473, *491*
Wald, G. 502, 504, *528*, 567, 568, *578*
— u. H. G. Du Buy 502, *528*
Walde, I. 597, 652, *655*, *656*
Wallace, R. H. 209, 230, 231, 232, 233, *238*
— u. A. E. Schwarting 507, *528*
Waller, J. C. 513, *528*
Walter, H. 20, *23*
Warburg, O. 507
Ward 546
Wassink, E. C. 511, 512, *529*
— u. M. A. Bouman 556, *578*
— E. Katz u. R. Dorrestein 380, *387*
Watanabe, A., M. Kodati u. S. Kinosita 164, *167*
Watermann, T. H. 374, *387*
Waygood, E. R., u. G. A. Maclachlan 569, *578*
— A. Oaks u. G. A. Maclachlan *578*
Weber 20

Weber, F. 192, 198, 200, *238*, 305, *317*, 414, *414*
— s. Kenda, G. 115, *118*
— H. H. 382, *387*
— R. P. s. Gordon, S. A. 515, *526*
Webster jr., W. W., u. A. R. Schrank 158, *163*, 513, *529*
Weevers, Th. 530, 548, *578*
Wehnelt, B. 132, *134*
Weibull, C. 382, *387*
— s. Astbury, W. T. 382, *386*
Weidlich, H. 180, *183*, 197, 199, *238*, 607, *655*
Weimann, R. 120, 121, 122, *132*
Weintraub, M. 206, 221, *238*
Weiss, G. 138, *147*
Went, F. A. F. C. 274, *277*, 473
— F. W. 127, 128, *133*, 152, 156, *163*, 492, 495, 497, 498, 499, 500, 507, 512, 513, 522, *529*, 622, *655*
— u. K. V. Thimann 492, 500, 512, *529*
— s. Stewart, W. S. 512, *528*
Weston, W. A. R. D. *578*
Wetmore, R. H. s. Briggs, W. R. 534, 535, *575*
Wey, H. G. van der 562, *578*
Weygand, F. s. Bünning E. 514, *525*
Whatley, F. R. s. Arnon, D. I. 424, *461*
Whitaker, D. M. 536, 537, *578*
— u. E. W. Lowrance 536, *578*
White 55
Whitman 573
Wiechulla, O. 548, 552, 553, 568, *578*
Wiedersheim, W. 604, *655*
Wiegand, Oscar F., u. A. R. Schrank 148, 152, *163*, 513, *529*
Wiesner 274
— J. 295, *317*
— J. v. 472, 488, *491*, 493, *529*
Wiggans, R. G. 415, *464*
Wightman, F. *578*
Wilden, M. 500, 513, *529*
Wildman, S. G., u. J. Bonner 512, *529*
Wilks, S. S., u. E. J. Lund 149, *163*, 523, *529*
Williams, L. G. 533, *578*
— J. L. s. Farmer, J. B. 532, *576*
— W. T. 428, 430, 431, 432, 434, 436, 439, 440, 452, 459, *464*, 466, 470, *471*
— u. F. A. Barrett 425, 429, 430, 431, 434, 459, *464*, 469, *471*
— u. M. E. Shipton 424, 426, 459, *464*
— u. G. S. Spencer 428, 429, *464*
— s. Heath, O. V. S. 436, *462*
Willis, A. J. s. Yemm, E. W. 447. *464*, 466, *471*
Wilschke, A. 271, *277*
Wilson, C. C. 433, 439, 448, 458, *464*, 468, 469, *471*
— J. F. s. Briggs, W. R. 500, 501, 514, 516, 517, *525*
Winkler, E. 320, 365, *370*
— s. Pisek, A. 467, *471*
— H. 532, *578*
Winogradsky, S. 358, *370*
Wolf, F. A., u. F. T. Wolf 543, *578*
— F. T. s. Wolf, F. A. 543, *578*
— H. s. Mainx, F. 319, 334, 340, 341, 343, 344, 346, *369*, 377, 384, *386*
Wolk, P. C. van der 271, *277*
Wolken, J. J. 322, *370*
— u. E. Shin 322, 333, 335, 349, *370*
Wortmann, J. 271, *277*, *578*
Wyndham, R. A. s. Lemberg, R. 515, *527*

Yamaguti, Y. 103, 104, *110*, 623, *655*
Yamamoto, S. 207, *238*
Yates, F. s. Fisher, R. A. 436, *461*
Yemm, E. W., u. A. J. Willis 447, *464*, 466, *471*
Yin, H. C. 475, 479, 485, *491*, 614, 620, 622, *655*
— u. Y. T. Tung 424, 459, *464*

Zeeuw, D. de, u. A. C. Leopold 507, *529*, 557, *576*
Zeltner, H. 122, *132*, 256, 257, 259, 260, 261, 262, 263, 265, 266, *277*
Zeybek, N. 477, *491*
Ziegenspeck, H. 169, 170, 173, 180, *183*, 191, *238*, 400, 411, 412, *414*
— s. Huber, B. 413, *414*, 421, *462*
Ziegler 470
— H. 521, *529*, 542, 552, *578*
— M. 124, 125, *133*
Zietz 270
Zimmermann, A. 245, *253*
— W. 323, *370*, 478, *491*, 585, 586, 590, 607, *654*, *655*
Zinn, G. 580, *654*
Zollikofer, C. 498, *529*
Zurzycka, A. 280, 287, 288, 297, 310, *317*, 519, *529*
— u. J. Zurzycki 281, 282, 283, 284, 285, 286, 288, 289, 290, 291, 293, 294, 297, 298, 299, 315, *317*
— s. Zurzycki, J. 281, 282, 284, 286, 288, 293, 295, 296, 299, *317*
Zurzycki, J. 279, 280, 284, 286 288, 297, 299, 308, 309, 310, 311, *317*, 388, 389, *398*
— u. A. Zurzycka 281, 282, 284, 286, 288, 293, 295, 296, 299, *317*
— s. Zurzycka, A. 281, 282, 283, 284, 285, 286, 288, 289, 290, 291, 293, 294, 297, 298, 299, 315, *317*

Sachverzeichnis.

(Deutsch-Englisch.)

Bei gleicher Schreibweise in beiden Sprachen sind die Stichworte jeweils einfach aufgeführt. Ä, Ö. Ü, sind wie Ae, Oe, Ue eingeordnet.

Absorptionsspektren, Phototropismus, *absorption spectra, phototropism* 566
Abstumpfungserscheinung, Webersches Gesetz, *saturation, Weber's law* 20, 341
Achselknospen, Austreiben der, und mechanische Reizung, *axillary buds, opening of, and mechanical stimulation* 58
Adaptation bei der Phototaxis, *in phototaxis* 345f., 350
—, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung, *influence on the distribution of chloroplasts* 297
— -vorgänge und Aufnahme thermischer Reize, *processes and perception of thermal stimuli* 216
Adenosintriphosphat, Bewegungssystem, *locomotory system* 382, 383
Aerotaxis 363, 373, 379ff.
Akkommodation, Phototaxis, *accommodation* 377
Aktionspotential, *action potential* 25ff., 30
—, Drosera 105
—, elektrische Reizung, *electric stimulation* 135
— und Erregungsleitung, *and conduction of stimulus* 62, 65
—, Mimosa 113
— in Ranken, *in tendrils* 92
—, rhythmisches, *rhythmic* 65
— beim spontanen Übergang in Schlafstellung, *during the spontaneous transition to sleep position* 76
—, Staubfäden von Berberis, *filaments of Berberis* 47
— und Strömungsstillstand, *and stoppage of protoplasmic streaming* 34, 35
—, Wesen des, *nature of* 95
—, zweigipfliges, Characeen, *double peaked, Characeae* 29
— beim Erregungsvorgang (s. auch Aktionsstrom), *action voltage during the excitation process (see also action current)* 24
Aktionsspektrum der Chloroplastenbewegung *action spectrum of the movements of chloroplasts* 287, 288, 300, 315
— der Photodinese, *of photodinesis* 389f., 391
— der Photokinese, *of photokinesis* 349
—, Phototaxis 325ff., 332ff., 339, 358, 362f., 374ff.
—, Phototropismus, *phototropism* 497, 508, 510, 566
Aktionsspektrum der Sporenkeimung, *action spectrum for spore germination* 540
Aktionsstrom, *action current* 2, 17, 185, 212, 218, 222, 275
— und Permeabilitätserhöhung, *and increase of permeability* 200
— bei Ranken, *in tendrils* 265
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 218ff., 222
— und Widerstandsherabsetzung, *and decrease of resistance* 200
Albinokeimlinge, Phototropismus, *albino seedlings, phototropism* 507
Aldrovanda, Alles-oder-Nichts-Gesetz, *all or none law* 190
—, Fangbewegung, *capturing movement* 105
—, Klappenfalle, *leaf* 175
—, Reizschwelle, *threshold of stimulus* 209
—, Turgorzunahme bei seismonastischen Reaktionen, *turgor increase in seismonastic reactions* 198
Alles-oder-Nichts-Gesetz, *all or none law* 20, 24, 36, 43, 49, 113, 185, 190, 275, 377
—, Nitella 28
—, Seismoreaktion, *seismonic reaction* 185, 186, 188
— bei Thigmoreaktionen, *in thigmo reactions* 185, 275
Alles-oder-Nichts-Reaktion, *all or none reaction* 6, 7, 17, 19
Alterseinrollung bei Ranken, *old-age coiling of tendrils* 257
Alterung, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung, *aging, influence on the distribution of chloroplasts* 297
Amaryllistypus, Spaltöffnungen, *amaryllis, type of, stomata* 400ff.
Antistrophe 279
Apostrophe 280
Arginin als Antagonist zu Canavanin, *arginine, antagonist to canavanine* 157
Ascomyceten, Phototropismus, *phototropism* 543
Äther, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *ether, influence on diurnal movements* 598
Äthionin, Hemmung des Längenwachstums, *ethionine, suppression of elongation* 157
Atmungssteigerung, Verwundung, *increase of respiration rate, effect of wounding* 125, 131

Atmungsvorgänge, Notwendigkeit für Restitutionsprozeß, *respiration processes, necessity for restitution process* 224, 225
Augenfleck, *eyespot* 322, 332
autonome kurzperiodische Bewegungen, *autonomic movements with short periods* 589
autonyktitropische Pflanzen, *autonyctitropic plants* 589
Auxin 152, 154, 156, 492, 495, 504, 514, 532, 533, 534, 535, 571, 573, 574
Auxin, s. auch Wuchsstoffe, *see also growth substances*
—, Bedeutung als Wachstumsregulator bei Cryptogamen, *role in regulating growth of cryptogams* 532—536
—, elektrophoretische Wanderung, *electrophoretic migration* 513ff.
— und isolierte Koleoptile, *and isolated coleoptiles* 152
—, Längenwachstum in Avenakoleoptilen, *elongation in Avena coleoptiles* 152
— in Moosen, *in Bryophytes* 534
— und Plasmaströmung, *and protoplasmic streaming* 154
Auxinabbau und phototropische Reaktionen, *auxin destruction and phototropic reactions* 512
— -gehalt, Röntgenbestrahlung, *content, x-irradiation* 515
— -inaktivierende Fermente, *inactivating enzymes* 535
— -inaktivierung, *inactivation* 475
— -produktion 495
— -synthese, lichtbedingte Änderung, *synthesis, alterations due to light* 514ff.
— —, Lichteinfluß, *influence of light* 517
— -transport, Wirkung von Natriumglykocholat, *translocation, effect of sodium glycocholate* 154
Avenakoleoptile, *Avena coleoptiles* 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 158, 159, 160, 496, 497, 500, 504, 507, 510
—, Längenwachstum und Auxin, *elongation and auxin* 152
Avenatest 159, 160
Averrhoa, Elektronastie, *electronasty* 148
Azetat und Propionat, Lichtsättigungsintensität bei Phototaxis, *acetate and propionate, saturating light intensity in phototaxis* 377
Azidität, tagesperiodische Schwankungen bei tagesperiodischen Bewegungen, *acidity, diurnal fluctuations during diurnal movements* 616, 617, 618, 619

Bakterien, Galvanotaxis, *bacteriae* 165
Bakterienchemotaxis, *chemotaxis of bacteriae* 14
Bakteriochlorophyll 372, 374, 380
Basidiomyceten, Phototropismus, *phototropism* 544
Belichtung, Nachwirkung der, auf die Chloroplastenverteilung, *illumination, after effect of, upon the distribution of chloroplasts* 282, 300, 314
Belichtungszeit, Lichtwachstumsreaktion, *exposure time, light-growth response* 553
Beersches Gesetz, BEER'S *law* 502
Berberis, relatives Refraktärstadium und Reizschwelle, *relative refractory period and threshold* 222
—, Sauerstoffmangel und Verlängerung des Refraktärstadiums, *oxygen deficiency and prolongation of the refractory period* 224
—, seismische Reaktionen an mikroskopischen Schnitten, *seismonic reactions in microscopical slices* 205
Berberisfilamente, *filaments of* 170, 190, 247
Berührungsempfindlichkeit, *sensitivity to contact stimulus* 254
Berührungsreize und Gewebedifferenzierung, *contact stimuli and differentiation of tissues* 254
Berührungsreize und Wachstumsgeschwindigkeit, *contact stimuli and speed of growth* 175
Berührungsreizbarkeit, Charakterisierung, *contact irritability, characterization* 256
—, Drosera 251, 270
Beschattung, periodische, *shading, periodic* 324ff., 330, 333f., 338
Beschattungspräsentationszeit, *presentation time to shade* 352f.
Beweglichkeit, Lichtsättigungsintensitäten, *motility, saturating light intensities* 377
Bewegung, s. auch autonome, tapesperiodische, *movements, see also atonomic, diurnal*
—, autogene, Definition, *autogenic, definition* 4
—, autonome, Definition, *autonomic, definition* 4, 5
—, endogene, Definition, *endogenous, definition* 4, 5
—, induzierte, Definition, *induced, definition* 4
—, paratonische, Definition, *paratonic, definition* 4
—, phototropische, Historisches, *phototropic, historical* 1
—, provozierte, Definition, *provoked, definition* 4
—, seismonastische, Historisches, *seismonastic, historical* 1
—, spontane, Definition, *spontaneous, definition* 4
— der Staubfäden, *of filaments* 116
—, tagesperiodische, *diurnal* 579ff.
Bewegungsamplitude und Blattalter, *movement, amplitude of the, and age of leaf* 230
— -apparat, Phototaxis, *locomotor apparatus, Phototaxis* 372
— -arten, Terminologie und Einteilung, *movement, kinds of, terminology and classification* 3ff.
—, Übersicht, *survey* 3ff.
Bewegungsauslösung durch einzelnen Lichtreiz, *movement, inducing of, by a single light stimulus* 636
Bewegungsgewebe, *motile tissue* 169, 171, 180, 611

Bewegungsgewebe, Ziehharmonikastruktur, *motile tissue, accordion structure* 478, 609
Bewegungsmechanik, *movement, mechanism* 589ff., 600ff.
— thigmotropischer Krümmungen, *thigmotropic curvatures* 261ff.
Bewegungsmittel, Übersicht, *organs with the power for movement, survey* 2
Bewegungsrichtung, Umkehr der, Mimosengelenk, *movement, direction of, reversal of the, pulvinus of Mimosa* 204
—, Umkehr der, seismonastische Reaktionen, *reversal of the, seismonastic reactions* 202, 204
Bewegungstätigkeit, allgemeine Bedingungen, *movements, general conditions* 589ff.
Bewegungsphysiologie, pflanzliche, allgemeine Gesetze und Phänomene, *movements, physiology of plant, general laws and phenomena* 8
—, tierische, allgemeine Phänomene, *locomotion of animals, physiology of, general phenomena* 8
Bicarbonat, Aerotaxis 380
Biegungsfestigkeit, *bending strength* 114
— von Gelenken bei seismonastischer Reaktion, *of pulvini in seismonastic reactions* 196
bioelektrisches Feld und elektrische Reizung, *bioelectrical field and electrical stimulation* 155
bioelektrisches Potential, Auxinwanderung, *bioelectric potential, migration of auxin* 513ff.
Biophytum, Aktionsstrom, *action current* 218
—, Elektronastie, *electronasty* 148
—, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 87
—, Seismoreaktionen, *seismonic reactions* 189
Blattbewegung, tagesperiodische, *leaf movement, diurnal* 582, 593, 596, 597, 598, 599, 602—606, 608, 612, 616, 617, 620, 622, 623, 624—641, 643—653
—, —, Historisches, *historical* 1, 580
Blattbewegungsfähigkeit, Bedeutung für Sensitive, *leaf movment, capability of, importance for sensitive plants* 105
Blättchenbewegung bei Desmodium, endonome, *leaflets, movement of Desmodium,* — *endonomic* 17
ätter, aphotometrische, *leaves, aphoto-*
Bl *metric* 472
, euphotometrische, *euphotometric* 472
—, panphotometrische, *panphotometric* 472, 488ff.
Blattgelenk, *pulvinus* 114, 477, 478
—, Auxinbelieferung, *auxin supply* 484
—, Lichtpermeabilitätsreaktion, *light permeability reaction* 481
—, negativer Phototropismus, *negative phototropism* 481, 482
—, positiver Phototropismus, *positive phototropism* 481
—, Sensibilisatoren des Phototropismus, *sensitizers of phototropism* 483
Blattmosaik, *leaf mosaic* 475
Blattspreite, Aufnahme der Lichtreize, *lamina, perception of stimuli* 646
—, phototropische Formänderung, *phototropic change of shape* 485ff.
—, phototropisches Perzeptionsorgan, *phototropic perception organ* 483
—, Snows Phototropismus-Versuch, *Snow's experiment on phototropism* 487f.
Blattstiel als Bewegungsorgan, *petiole as motor organ* 472ff.
Blattstielkletterer, Kontaktreizbarkeit, *petiole-climber, contact irritability* 274
Blaualgen, Phototaxis, *blue-green algae, phototaxis* 372, 375, 385
Blaulicht, Katalaseaktivität, *blue light, catalase activity* 517
—, phototropische Wirkung, *phototropic effect* 483
Blumenkrone, Traumatochorismus, *corolla, traumatochorism* 127
Blumenuhr, *flower clock* 584
Blüten, tagesperiodische Bewegungen, *flowers, diurnal movements* 584ff., 596, 610, 619, 635, 637
Blütenöffnen und Schließen, p_H, *flower opening and closing,* p_H, 617
Brassicawurzel, negative Krümmung, *Brassica root, negative curvature* 160
Brenztraubensäure, *pyruvic acid* 381
Brownsche Molekularbewegung, *Brownian movement* 38
Brutkörper, Phototropismus, *gemma, phototropismus* 533
Buders Halbseitenbeleuchtungsmethode, *halfside illumination technique* 547, 562
Bunsen-Roscoe Reziproken Gesetz, *reciprocity law* 494
Butyrat, Aerotaxis 380

Cactaceae, Filamente 171
Cambiumring, Ausbildung des geschlossenen, mechanische und Lichtreize, *cambium ring, formation of a closed, mechanical and light stimuli* 60
Calciumionen, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *calcium ions, influence on diurnal movements* 600
Calciumoxalatkristalle, Fühltüpfel, *calcium oxalate crystals, sensitive pit* 249
—, Rolle bei Berührungsreizbarkeit, *role in contact irritability* 250
Calyptra, Setawachstum, *growth of the seta* 534
Canavanin, Hemmung des Längenwachstums, *canavanine, inhibition of elongation* 157
Carotin, Rolle bei der Phototaxis, *carotene, role in phototaxis* 322, 325, 359, 374
—, Phototropismus, *phototropism* 533, 542, 545, 568f.
—, Schattenwirkung, *screening effect* 565
Carotinmangel, Phototropismus, *carotene deficiency, phototropism* 507, 509

Carotinmangel, Phycomycessporangienträger, *carotene deficiency, Phycomyces sporangiophores* 509
Carotinoid, Phototropismus, *phototropism* 497, 533
Carotinoide, Verhinderung der IES-Photooxydation, *carotinoides, protection of* IAA *from photo-oxidation* 506
carotinoidlose Albinocoleoptile, Photorezeptor, *carotinoidless albino coleotile, photoreceptor* 507
Centaurea Staubfäden, Reizleitung, *filaments of, conduction of stimulus* 241
chemische Agenzien, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *chemical agents, influence on diurnal movements* 597ff.
chemische Einflüsse auf die Chloroplastenverteilung, *chemical influences upon the distribution of chloroplasts* 292
chemische Reize und seismonastische Reaktionen, *chemical stimuli and seismonastic reactions* 214ff.
chemische Reizbarkeit von Ranken, *chemical irritability of tendrils* 261
Chemodinese, *chemodinesis* 6
— und l-Histidin, *and l-Histidine* 127
Chemonastie, *chemonasty* 6
—, Schließzellenbewegung, *movements of guard cells* 469
Chemotaxis, 5, 373, 380f.
— der Chloroplasten, *of chloroplasts* 303ff.
—, Spermatozoiden, *spermatozoids* 14
—, Gültigkeit des Weberschen Gesetzes, *Weber's law holds* 20
—, des Zellkerns, *of the nucleus* 124
chemotaktische Empfindlichkeit, *chemotactic sensitivity* 347
chemotaktische Kernbewegung, *chemotactic movement of the nucleus* 126
Chemotropismus, *chemotropism* 5
chemotropische Krümmungen, *chemotropic curvatures* 162
Chitinase 573
Chitinsynthese, *chitin synthesis* 573
Chloralhydrat, Einfluß auf die tagesperiodische Bewegung, *chloralhydrate, influence on diurnal movements* 598
Chloronema, Phototropismus, *phototropism* 534, 539, 540
Chloroplasten, Dunkelbewegung, *chloroplasts, dark induced movement* 302ff.
—, Dunkellage, *dark position* 278ff.
—, Ermüdung der Dunkelbewegung der, *fatigue of the dark induced movement of the* 299
—, etiolierte, Phototaxis, *etiolated, phototaxis* 295
—, Flächenstellung, *face position* 283, 300
—, Gestaltsänderung, *change of form* 311ff.
—, Kontraktion, *contraction* 312ff.
—, Profilstellung, *profile position* 283
—, Schwachlichtlage, *low light intensity position* 278ff.
—, Starklichtlage, *high light intensity position* 278ff.
Chloroplasten, Traumatotaxis, *chloroplasts,* 126
Chloroplastenbewegung, *movement of the chloroplast* 278ff.
—, Aktionsspektrum, *action spectrum* 287, 288, 300
—, Beziehung zur Plasmaströmung, *relation to protoplasmic streaming* 288, 293, 315
—, — zur Photosynthese, *to photosynthesis* 294ff., 309ff., 314
—, Einfluß der Narkose auf, *influence of narcosis on* 292f., 295
—, — der Temperatur auf, *of temperature on* 289
—, endogene Rhythmik als Ursache der, *endogenous rhythm causing* 302
—, Fugenwandreiz, *attractive stimulus of the neighbouring cell wall* 303ff.
—, Geschwindigkeit, *velocity* 283ff., 285, 289ff.
—, kinematographische Beobachtung der, *cinematographic observation of* 282
—, partielle Beleuchtung, *partial illumination* 283, 300, 301, 314
—, in Schließzellen, *in guard cells* 305
—, Schutzfunktion, *protective role* 309
—, Schwellenwert, *threshold value* 284, 289, 297
—, Stimmungsänderung, *reversal of tonus* 289
—, Wirkung des Hellrot-Dunkelrot-Systems auf, *effect of the red far red system on* 317
Chloroplastenkontraktion, *chloroplasts, contraction of* 37
Chloroplastenphototaxis, Lichtstimmung, *phototaxis of chloroplasts, adaptation to light* 298
Chloroplastenrotation, *chloroplasts, rotation of* 388
Chloroplastenverlagerung, Einfluß von Licht und Dunkel, *chloroplasts, displacement of, influence of light and darkness* 281ff.
—, Vergleich mit Zellschädigung, *comparison with cell injury* 311
Chloroplastenverteilung, Einfluß der Alterung, *chloroplasts, distribution of, influence of aging* 297
—, chemische Einflüsse, *chemical influence* 292
Chloroplastenverteilung und Energetik des Blattes, *chloroplasts, distribution of, and energetics of the leaf* 308ff.
—, Hydratur, *hydrature* 291
— und Lichtdurchlässigkeit, *and transparency* 281, 307ff.
—, Lichtoptimum, *light optimum* 290, 298
—, Nachwirkung der Belichtung, *after effect of illumination* 282, 300, 314
—, Turgorschwankungen, *changes in turgor* 291
—, Wirkung von intermittierendem Licht auf, *effect of intermitting light on* 284, 285, 299
—, in der Zelle, Beziehung zur Lichtverteilung, *within the cell, relation to light distribution* 279f, 313

Chorismus, *chorism* 5
Chromoplasten, Bewegung, *chromoplasts, movement* 294ff., 519
Chronaxie 138, 142, 146, 378
CO_2, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 434—450, 438, 439, 441f.
Cocain, Phototaxis 378
Colchicin, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *influence on diurnal movements* 598
Coleoptile, intakte, *physical continuity* 500
—, intakte, elektrische Reizung, *intact, electric stimulation* 151
—, isolierte, und Auxin, *isolated, and auxin* 152
—, Krümmungen an der Basis, *curvature at the base* 496, 497, 506
—, Krümmung an der Spitze, *tip curvatures* 496, 497
—, Photoinaktivierung von Diffusionsauxin, *photo-inactivation of diffusible auxin* 504
Compositen, reizbare Staubfäden, *Compositae, sensitive filaments* 191, 241
Curare, Phototaxis 378, 384
Cyan, Aerotaxis, *cyanide* 380
—, Lichtsättigungsintensitäten bei Phototaxis, *saturating light intensities in phototaxis* 376
Cyanophyceae, Drehfäden, *rotating filaments* 357
Cynareae, Filamente, *filaments* 170, 194, 247
—, Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit der Staubblätter, *seismonic sensitivity* 255
Cystein, Chemotaxis 381
Cytochrom 372, 381
Cytoplasma, kolloidale Veränderungen bei seismonastischen Reaktionen, *cytoplasm, colloidal changes in seismonastic reactions* 207
—, strukturelle Veränderungen, *structural changes* 198ff.

Dauerlicht, kurzperiodische Bewegungen, *light, continuous, movements with short periods* 596
—, tagesperiodische Bewegungen, *diurnal movements* 596
Desmodium-Blättchen, spontan auftretende periodische Reaktion, *leaflet, spontaneously occuring periodic response* 229
Desmodium, Elektronastie, *electronasty* 148
Diaphototropismus, Prothallien, *prothalli* 533, 535
Diastrophe 279
2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, *2,4-di-chlorphenoxyacetic acid* 534, 572
Differenzierung, *differential growth* 498
Dinesis 5
Dinitrophenol, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *influence on diurnal movements* 598
—, Wirkung auf die Atmung, *effect on respiration* 154
Dionaea, Aktionstrom, *action current* 218
—, Alles-oder-Nichts-Gesetz, *all or none law* 190
—, Fangbewegung, *capturing movment* 104, 113
—, Fühlborsten, *sensitive bristle* 176, 177, 210
—, Klappenfalle, *leaf* 175
—, Refraktärstadium, *refractory period* 104
—, Reizsummierung, *summation of stimuli* 213
—, seismische und thigmische Reizbarkeit, *sensitive to seismonic and thigmic stimuli* 189
—, Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit, *seismonic sensitivity* 255
—, Turgorzunahme bei seismonastischen Reaktionen, *turgor increase in seismonastic reactions* 198
Diphenylamin, Carotinmangel, *carotene deficiency* 566, 568
Dosis-Effektkurve, *dose-response curve* 494, 497
Dorsiventralität, geisch induziert, *dorsiventrality, induced by gravity* 592
—, Lichteinfluß auf, *influence of light on* 535
Drosera, Aktionspotential, *action potential* 31, 105
—, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 89ff.
Drosera-Tentakel, Aktionsstrom, *Drosera tentacle, action current* 271
—, Erregungsvorgänge, *excitation processes* 271
—, Kontaktreizbarkeit, Tastreizbarkeit, *contact irritability* 251, 255, 256, 270
—, physiologische Anatomie, *physiologic anatomy* 251, 252
—, thigmonastische Reaktion, *thigmonastic reaction* 254
—, wirksame Reize, *effective stimuli* 254, 255
Drosera, Wundreiz, *stimulus of wounding* 105
Dunkelbewegung der Chloroplasten, *dark induced movement of chloroplasts* 302ff.
Dunkellage der Chloroplasten, *dark position of chloroplasts* 278ff.
Dunkelstarre und Seismonastie, *dark rigor and seismonasty* 231
— bei tagesperiodischen Bewegungen, *in diurnal movements* 594
Dunkelwachstumsreaktion und Phototropismus, *dark-growth response and phototropism* 552

elektrische Erregung, Theorie, *electrical excitation, theory* 138
elektrische Polarisation, elektrische Erregbarkeit, *polarisation, electric excitability* 145
— Reizung, Aktionspotentiale, *stimulation, action potentials* 135
— —, bioelektrisches Feld, *bioelectrical field* 155
— — an intakten Coleoptilen, *applied to intact coleoptiles* 151
— — bei Ranken, *of tendrils* 261

elektrische Veränderungen am Gelenk, *electrical changes at the pulvinus* 49
— —, Staubfäden von Sparmannia, *filaments of Sparmannia* 48
elektrischer Reiz, p_H-Erniedrigung, *electrical stimuli, p_H-decrease* 37
— —, Seismonastie, *seismonastic reactions* 213ff.
— —, Wirkung, *effect* 135ff.
elektrischer Strom, polare Wirkung, *electrical current, polar effect* 136
elektrisches Feld, transversal zur Längsachse des Organs angelegt, *electrical field, transversely applied* 154
Elektronastie, s. auch Galvanonastie, *electronasty, see also galvanonasty* 6, 117, 148ff.
—, Averrhoa 148
—, Biophytum 148
—, Desmodium 148
—, Mimosa 148
—, Neptunia 148
—, polare Reizung, *polar stimulation* 149
elektrotropische Krümmung, *electrotropic curvature* 157, 160, 161, 162
— — im engeren Sinne, *genuine* 161ff.
Elektrotropismus, s. auch Galvanotropismus, *electrotropism, see also galvanotropism* 6, 148, 149ff., 159
Elfings Krümmungen, *curvatures* 160
„Empfindungen" von Pflanzen, *„sensations" of plants* 8
endogene Komponente, Nachweis in tagesperiodischen Bewegungen, *endogenous component, detection of in diurnal movements* 624ff.
endogene Rhythmik, Ursache der Chloroplastenbewegung, *endogenous rhythm, cause for the movement of the chloroplast* 302
endogene Tagesrhythmik, *endogenous diurnal rhythm* 581, 583, 624, 625, 633
— —, Nachschwingungen, *continued oscillations* 633
— —, Photoperiodismus, *photoperiodism* 625, 644
Energetik des Blattes und Chloroplastenverteilung, *ernergetics of the leaf and distribution of chloroplasts* 308ff.
Eosin, Phototaxis 380, 384
Epinastiefaktor, *epinasty factor* 477
Epistrophe 280
Equisetum, Chloroplastenbewegung in der keimenden Spore, *movement of the chloroplasts in the germinating spore* 301
Erdblätter, phototropische Einstellung, *earth leaves, phototropic position* 485
Ermüdung, *fatigue* 43
Ermüdung, Hemmung des Restitutionsvorganges, *fatigue, inhibition of the restitution process* 227
Ermüdung und Reaktionsdauer, *fatigue and time for reaction* 226, 227
Ermüdung und Refraktärstadium, *fatigue and refractory period* 226
Ermüdungserscheinungen bei seismonastischen Organen, *fatigue in seismonastic organs* 225ff.
Erregbarkeit, elektrische, elektrische Polarisation, *excitability, electrical, electrical polarisation* 145
Erregung, *excitation* 8, 10
Erregung und elektrische Wasserbindung, *excitation and electrical water binding* 98
—, Reduktions-Oxydationspotential, *reduction oxidation potential* 39
—, rhythmische, *rhythmic* 17
—, Sauerstoffverbrauch, *consumption of oxygen* 39
—, seismonastische Reaktionen, *seismonastic reactions* 208
—, Temperaturzunahme, *excitation, temperature increase* 40
—, Wärmebildung, *heat production* 39
—, Wasserstoffionenkonzentration, *hydrogen ion concentration* 39
erregungsleitende Systeme, Mimosa, *excitation conducting systems, Mimosa* 72
Erregungsleitung, *excitation, conduction of* 61ff., 218
—, Biophytum 87ff.
—, Dionaea 89ff.
—, Drosera 89ff.
—, Insektivoren, *insectivorous plants* 89ff., 93
—, Mimosa invisa 86ff.
—, — pudica 72ff.
—, — spegazzinii 68ff., 240
—, Neptunia 65ff.
— bei Pflanzen, *in plants* 17
—, Pinguicula 91ff.
— bei der Seismonastie, *in seismonasty* 239
—, Sensitive, *sensitive plants* 93
—, Temperaturabhängigkeit, *temperature dependency* 74, 80
Erregungssubstanz, *excitatory substance* 50ff.
—, Bedeutung für Bewegung und Wachstum, *role in movements and growth* 61
—, chemische Natur, *chemical nature* 221
— und Erregungsvorgang im engeren Sinne, *and excitation process in restricted sense* 220
—, Längenwachstum, *elongation* 58
—, Mimosa 72
—, periodische Reaktion, *periodic reaction* 228
— und Plasmaströmung, *and streaming of protoplasm* 57
—, Produktion von, und Latenzzeit, *production of, and latent period* 216
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 219
—, Transport, *translocation* 51
— als Wuchsstoffantagonist, *as antagonist to growth substance* 55
— und Wundreiz, *and stimulus of wounding* 123
— verschiedener Pflanzengruppen, *of different plant groups* 52
—, Zerstörung von, *destruction of* 224
Erregungsübertragung in reizbaren Staubfäden, *excitation, transmission of, in sensitive filaments* 241

Erregungsvorgang, *excitation process* 2, 185, 208, 275
—, allgemeine Phänomene, *general phenomena* 15ff.
—, Definition 24ff.
—, im engeren Sinn, *in restricted meaning* 193, 217, 218, 256, 275
—, Wesen des, *nature of* 94ff.
— und Wundreiz, *and stimulus of wounding* 123
—, Zweikomponententheorie, *two-component theory* 47
Erregungsvorgänge und autonome Bewegung bei Desmodium, *excitation process and autonomic movements of Desmodium* 229
—, Gewebedifferenzierung, *differentiation of tissues* 59
—, Ranken, *tendrils* 266
—, Rolle der, im Leben, *role of, in life* 99ff.
—, mögliche Rolle bei tagesperiodischen Bewegungen, *possible role in diurnal movements* 623f.
—, seismonastische Reaktionen, *seismonastic reactions* 208, 217ff.
Erschütterungsreiz, *seismonic stimulus* 255
—, Ranken, *tendrils* 260
Escharostrophe 279
Eutopotaxis 366
Evaporation, Einflüsse auf die Schließzellenbewegung, *influence on the movement of guard cells* 468f.

Farnsporen, Wirkung des Lichtes auf die Keimung, *fern spores, effect of light on the germination* 539ff.
Feld, bioelektrisches, elektrische Reizung, *field, bioelectrical, electrical stimulation* 155
—, elektrisches, transversal zur Längsachse des Organs angelegt, *electrical, transversely applied* 154
Feuchtigkeit, Einfluß auf die Schließzellenbewegung, *humidity, influence on the movement of guard cells* 468, 469
—, Rolle bei tagesperiodischen Wachstumsbewegungen, *role in diurnal growth movements* 596
Filamente von Cactaceae und Portulacaceae, *filaments of Cactaceae and Portulacaceae* 171
— der Cynareen, *of Cynareae* 170, 194
— von Sparmannia, *of Sparmannia* 172, 191
Flächenstellung der Chloroplasten, *face position of the chloroplasts* 283, 300
Flagellaten, einzellige, Phototaxis, *unicellular flagellates* 327ff.
—, Galvanotaxis 164
Flavokinase 505
Flavoprotein, Aldehydoxydation, *aldehyde oxidation* 515
Flüssigkeitsausscheidung, seismonastische Reaktion, *fluid, excretion of, seismonastic reaction* 195
Fruchtkörper, formative Wirkung auf, durch mechanische Reize, *fruit body, formative effect on the, by mechanical stimuli* 59
Fucaceae, Lichteinfluß auf Sporenkeimung, *influence of light on spore germination* 536ff.
Fucuszygote, Polaritätsinduktion durch Licht, *induction of polarity by light* 536, 537
Fühlborsten, *sensitive bristles* 176, 177, 210
— von Dionaea, *of Dionaea* 176, 177, 210
— von Mimosa, *of Mimosa* 179
Fühlhaar, *sensitive hair* 169
Fühlpapillen, *sensitive papillae* 169, 171
—, physiologische Anatomie, *physiologic anatomy* 244
Fühltüpfel, *sensitive pit* 171, 247, 257, 270
—, Berührungsreizbarkeit, *contact irritability* 256, 270
—, Calciumoxalatkristalle, *calcium oxalate crystals* 249
—, Droseratentakel, *Drosera tentacle* 251, 270
— bei Pflanzen, *in plants* 14
—, physiologische Anatomie, *physiologic anatomy* 247, 248

Gametophyt, photoperiodische Reaktion, *phototropic response* 533, 535, 541
Galvanonastie, s. auch Elektronastie, *galvanonasty, see also electronasty* 6
Galvanotaxis 6, 136, 137, 164ff.
— bei Bakterien, *of bacteriae* 165
— von Flagellaten, *of flagellates* 164
— von Myxomyceten, *of myxomycetes* 164
—, Beziehung zur Phototaxis, *relation to phototaxis* 347ff.
— von Spirillen, *of Spirillum* 165
Galvanotropismus, s. auch Elektrotropismus, *galvanotropsim, see also electrotropism* 6
Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, Phototropismus, *vascular cryptogams and phanerogams, phototropism* 535
Gegenreaktion bei thigmotropischer Krümmung, *counter reaction in thigmotropic curvature* 258, 261
Geißel, Eiweißkontraktilität, *flagellum, contractility of protein* 2
—, Myosin 382, 383
Geißelbasis, Beziehung zum Photorezeptor, *ciliary basis, relation to the photoreceptor* 324ff., 330
Gelenk, *pulvinus* 197
—, Änderung der Biegungsfestigkeit bei tagesperiodischen Bewegungen, *variation of the bending strength in diurnal movements* 603
—, elektrische Veränderungen, *electrical changes* 49
—, Mimosa 149, 187
—, —, Alles-oder-Nichts, Gesetz, *all or none law* 188
Gelenktorsion, Phototropismus, *pulvinus, torsions of the, phototropism* 480
Gelenkzellen, Inhalt, *pulvinus, cells, contents of* 181
geonyktitropische Pflanzen, *geonytitropic plants* 589

Geotaxis 5
— der Chloroplasten, *of chloroplasts* 306
—, Beziehung zur Phototaxis, *relation to phototaxis* 348
geotropischer Reiz, Refraktärstadium, *geotropic stimulus, refractory period* 50
Geotropismus, *geotropism* 5, 10, 11, 16
—, negativer, Historisches, *negative, historical* 1
—, Sinusgesetz, *law of sines* 21
Gerbstoffe, Ausscheidung von, in die Interzellularen bei seismonastischen Reaktionen, *tannins, excretion of, into the intercellulars in seismonastic reactions* 195, 196
Gerbstoffe als kolloidale Einschlüsse, *tannins as colloidal inclusions* 206
—, Bedeutung für das Wasserbindungsvermögen der Vacuole, *role in the water binding capacity of the vacuole* 207
Gerbstoffvacuolen im Gelenk, tagesperiodische Bewegungen, *tannin vacuoles in the pulvinus, diurnal movements* 610
—, Gelenkzellen, *cells of the pulvinus* 206, 207
—, Mimosa 208
Gesetz von Grotthus und Draper, *law of Grotthus and Draper* 501
Gesetz der spezifischen Sinnesenergien (J. Müller), *doctrine of specific nerve energy* 13
Gewebebildung in thigmisch gereizten Rankenteilen, *tissue formation in thigmic irritated parts of tendrils* 268, 269
Gewebedifferenzierung und Berührungsreize, *differentiation of tissues and contact stimuli* 254
—, Erregungsvorgänge, *excitation processes* 59, 60
Gibberellin, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *influence on diurnal movements* 599
Gleichstrom, quer zur Längsachse des Organs angelegt, *current, direct, transversely applied* 154ff., 155, 156, 157, 158, 160, 161
—, in Richtung der Längsachse des Organs angelegt, *longitudinally applied* 149, 150, 151, 153, 154
Gleichstromstöße, Polarisation, *current, impulses of direct, polarisation* 146
Glitschbewegung, "*sliding*" *movement* 39
„Gnomon", Pflanzen, *plants* 490
Gramíneentypus, Spaltöffnungen, *Graminea, type of, stomata* 404ff.
Grascoleoptilen, *grass coleoptiles* 492
Griffel, seismonastisch reizbar, *style, sensitive to seismononastic stimuli* 193
Grünalgen, Bewegungsapparat, *green algae, locomotory apparatus* 372
grüne Bakterien, *green bacteria* 375
Gruppeneffekt, *group effect* 532, 539
Gymnospermentypus, Spaltöffnungen, *gymnosperms, type of, stomata* 406ff.
Gynostemium bei Stylidium, *of Stylidium* 173
Haftscheiben und Berührungsreize, *attaching discs, contact stimuli* 254
haptische Reizbarkeit, Unterschiedlichkeit zur seismischen, *hapto-irritability, different from seismonic* 256
Hapto- und Seismoreaktionen, *hapto and seismonic reactions* 256, 257
Haptoreaktion, Erregungsvorgänge im engeren Sinne, *excitation processes in the restricted sense* 256, 275
—, Reizaufnahme, *perception of stimulus* 256, 257
Haptotropismus, *haptotropism* 254
Haustorien und Berührungsreize, *haustoria and contact stimuli* 254, 269, 270
Hebeldynamometer, *lever dynamometer* 601
Helianthus, Hypocotyl, Elektrotropismus, *hypocotyl, electrotropism* 154
Hellrot-Dunkelrot-System, Wirkung auf die Chloroplastenbewegung, *red far red system, effect on the movement of chloroplasts* 317
l-Histidin und Chemodinese, *l-histidine and chemodinesis* 127
Hitzestarre, Seismonastie, *heat rigor, seismonasty* 230
Hydratur, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung, *hydrature, influence on the distribution of the choroplasts* 291
Hydronastie, Schließzellenbewegung, *hydronasty, movement of the guard cells* 468
— von Spaltöffnungen, *of stomata* 466
Hydrotaxis der Chloroplasten, *of chloroplasts* 303
Hydrotropismus, *hydrotropism* 6
Hydroxylamin Phototaxis 380
Hyphe, Lichtstrahlen in einer durchsichtigen, *hypha, light rays in a transparent* 550, 552

IES, s. Auxin und Indolylessigsäure, *IAA, see auxin and indolacetic acid*
Indifferenzzone bei der Phototaxis, *indifferent zone in* 319
Indolylbuttersäure, *indolylbutyric acid* 572
Indolylessigsäure, *indoleacetic acid* 150, 153, 157, 158, 160, 504, 514, 533, 534, 537, 571, 573, 574
—, ^{14}C-markierte, seitliche Ablenkung, ^{14}*C-labelled, lateral migration* 514
—, Längstransport, *longitudinal transport* 150
—, Photooxydation, *photo-oxidation* 504
—, Schutz vor Photooxydation durch Carotinoide, *protection from photo-oxidation by carotenoids* 506
—, Quertransport, *lateral transport* 158ff.
—, Rolle beim Phototropismus, *role in phototropism* 475
Infrarot, phototropische Wirkung, *infrared, phototropic effect* 482
Infrarotlicht, Protonemawachstum, *infra-red light, growth of protonema* 540
Ionenverlust während der Erregung, *ion loss during excitation* 32
ionisierende Strahlung, Wirkung, *ionising radiation, effect* 559

Insektivoren, Aktionspotential, *insectivorous plants, action potential* 31, 32
—, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 89ff., 93
—, Fangbewegung, *capturing movement* 104
intrazelluläres Erregungszentrum, *intracellular excitation centre* 245
Interzellularen, Ausscheidung von Gerbstoffen in die, *intercellulars, excretion of tannins into the* 195, 196
Internodienlänge und Schüttelreiz, *internodes, length of, and stimulus of shaking* 58

Jodjodphenolkalium, Spaltöffnungsbewegung, *iodine-phenol potassium iodide, stomatal movement* 428

Kaliumcyanid, Wirkung auf die Atmung, *potassium cyanide, effect on respiration* 154
Kaliumionen, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *potassium ions, influence on diurnal movements* 600
Kalanchöe, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 452
Kältestarre, seismonastische Reaktion, *cold rigor, seismonastic reaction* 230
Karyostrophe 280
Keimlinge, Thigmoreaktion, *seedlings, thigmoreaction* 271
Keimung und Photoreaktion, *germination and photoreaction* 520
Kennzeit (s. auch Chronaxie), *chronaxie* 138
Kern, seismonastische Reaktionen, *nucleus, seismonastic reactions* 206
Kernbewegung, chemotaktische, *nucleus, movement of the, chemotactic* 126
Kernverlagerung, traumatotaktische, *nucleus, traumatotactic displacement* 123, 126
Kinetin, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *influence on diurnal movements* 600
Klappenfallen von Aldrovanda und Dionaea, *leaves of Aldrovanda and Dionaea* 175
Kletterhaken, *attaching hook* 268
Knopsche Nährlösung in elektrotropischen *Knop's solution in electrotropic experiments* 161
kolloidale Umwandlungen, mikroskopisch sichtbare, bei seismonastischen Reaktionen, *colloidal changes, microscopical visible, in seismonastic reactions* 204ff.
kolloidale Veränderungen in Cytoplasma und Vacuole bei seismonastischen Reaktionen, *colloidal changes in cytoplasm and vacuole in seismonastic reactions* 207
Kolloide, amphoterische, Spaltöffnungsbewegung, *colloids, amphoteric, stomatal movement* 422
Kombinationsversuche, Spaltöffnungsbewegung, *factorial experiment, stomatal movement* 439, 441ff., 446
Kompaßpflanzen, *compass plants* 488ff.
Konidienträger, Phototropismus, *conidiophore, phototropism* 545
Kontaktreiz, Definition, *contact stimulus, definition* 255
Kontraktion, Variationsbewegung, *contraction, variation movement* 115ff.
Koordinationszentrum, *coordination centre* 356
Kotyledonen, tagesperiodische Bewegungen, *cotyledons, diurnal movement* 584
Kronblätter, Seismoreaktion, *petals, seismonic reaction* 186, 192
Krümmung, *curvature response* 150
— durch Elektrizität induziert, Auxinbedarf, *electrically induced, auxin requirement* 157
—, negative 152
—, positive 152, 153, 160
—, thigmotropische, *thigmotropic* 117
Krümmungsbewegung, mögliche Mechanismen, *curvature movement, possible mechanisms* 111ff.
Kupfernitrat und elektrotropische Krümmungen, *copper nitrate and electrotropic curvature* 162

Längenwachstum von Avenakoleoptilen und Auxin, *elongation in Avena coleoptiles and auxin* 152
— und Erregungssubstanz, *and excitatory substance* 58
—, Hemmung des, durch mechanische oder starke Lichtreize, *suppression of, by mechanical or strong stimuli of light* 60
— und mechanische Reize, *and mechanical stimuli* 58, 59
Latenzzeit, Abhängigkeit vom Alter, *latent period, dependency on age* 217
— der Chloroplastenbewegung, *of the movement of chloroplasts* 282, 291, 314
—, Definition 6
—, Lichtwachstumsreaktion, *light growth reaction* 553
—, Photodinese, *latent period, photodinesis* 391, 393
—, Seismoreaktion, *seismonic reaction* 186, 187
— und starke seismische Reize *and strong seismonic stimuli* 212
—, Temperaturabhängigkeit, *temperature dependency* 217
Latenzzeitvorgänge und Refraktärstadium, *latent period, processes during the, and refractory period* 212, 213
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 216ff.
Laubblätter, tagesperiodische Bewegungen, *foliage leaves, diurnal movements* 584
Laubmoose, Phototropismus, *musci, phototropism* 533ff., 539
Lebermoose, Phototropismus, *Hepaticae, phototropism* 533ff., 540, 541ff.
Lebermoosrhizoid, Phototropismus, *liverwort rhizoid, phototropism* 540ff.
Lebermoosthallus, Phototropismus, *liverwort thallus, phototropism* 486, 487, 533f.

Leitungsbahnen, Mimosa, *transmission pathways, Mimosa* 83
Leitungsgeschwindigkeit, Temperaturabhängigkeit, *excitatory conduction, speed of, temperature dependency* 82
Lepidiumwurzel, positive Krümmung, *Lepidium root, positive curvature* 160
Leukoplasten, Bewegung, *leucoplasts, movement* 294, 306
Licht, Dauer und Intensität, Spaltöffnungsbewegung, *light, duration and intensity, stomatal movement* 451ff., 454ff.
—, direkte Wirkungen, Spaltöffnungsbewegungen, *direct effects, stomatal movement* 418ff., 440, 447ff.
—, intermittierendes, Wirkung auf die Chloroplastenverteilung, *intermitting, effect on the distribution of chloroplasts* 284, 285, 299
—, Sporenkeimung, *germination of spores* 534, 536ff., 359ff.
—, s. auch Rotlicht, polarisiertes, etc., *see also red, polarised light, etc.*
—, Sporulationsförderung, *promotion of spore discharge* 570
—, Einfluß auf die Auxinsynthese, *influence on auxin synthesis* 517
—, Einflüsse auf die Plasmaströmung, *influences on protoplasmic streaming* 389ff.
—, Reizwirkung auf die Plasmaströmung, *stimulating effects on the protoplasmic streaming* 391ff.
Lichtabsorptionsgradient, Phototropismus, *light absorption gradient, phototropism* 541
Lichtadaptation, Phycomycessporangiophor, *photo-adaptation* 555ff.
lichtbedingte Änderung der Auxinsynthese, *light alteration of auxin synthesis* 514ff.
Licht-Dunkelwechsel, Nachwirkungen des während der Samenreifung einwirkenden, *light dark alteration, after effect of the, during the ripening of the seeds* 637
—, Regulierung tagesperiodischer Bewegungen, *regulation of diurnal movements* 641ff.
—, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 452ff.
Lichteinfluß auf die Sporenkeimung bei Moosen und Farnen, *light influence on the germination of spores of mosses and ferns* 539ff.
— auf die Permeabilitätsänderung, *photoinduction of altered permeability* 520
— auf die Keimung der Fucuszygote, *light influence on the germination of the Fucus zygote* 536ff.
Lichtfalle, light trap 318f, 328, 337, 351, 363
lichtinduzierte Änderungen der Plasmaviscosität, *light-induced changes in the viscosity of protoplasm* 518ff.
— — der Plasmaströmung, *in protoplasmic streaming* 519f.
— Chloroplastenbewegung, *movement of chloroplasts* 519f.
Lichtintensitätsabfall, *light gradient* 499, 522
— in der Koleoptile, *in the coleoptile* 522
Lichtlage, fixe, von Blättern, *light position, fixed, of leaves* 472, 488
—, variable 472
Lichtoptimum der Chloroplastenverteilung, *light optimum of the distribution of chloroplasts* 290, 298
Lichtpräsentationszeit, *presentation time to light* 352f.
Lichtqualität, Unterscheidung von, durch die Pflanze, *light quality, discrimination by the plant* 15
Lichtreiz, *stimulus of light* 49
—, Hemmung des Längenwachstums, *suppression of elongation* 60
—, Aufnahme in der Blattspreite, *perception in the lamina* 646
Lichtreizaufnahme, Carotintheorie, *photoperception, carotene theory* 502
Lichtrichtung oder Intensitätsabfall, Phototaxis, *light, direction of, or intensity gradient* 329, 338
Lichtsättigung, *light-saturation* 376f.
Lichtsinnesorgan, *light sense organ* 474
— bei Flagellaten, *in flagellates* 15
Lichtstimmung der Chloroplastenphototaxis, *adaptation to light of the phototaxis of chloroplasts* 298
Lichtströmungsreaktion, *light induced change in protoplasmic streaming* 391, 393f.
Lichttransmission und Chloroplastenverteilung, *light, transmission of and distribution of chloroplasts* 281, 307ff.
Lichtturgorreaktion des Blattgelenks, *light turgor reaction of the pulvinus* 481ff.
Lichtwachstumsreaktion, *light growth reaction* 19, 499
— des Lebermoosrhizoids, *of the liverwort rhizoid* 541
— und Phototropismus, *and phototropism* 552ff.
—, Riboflavin 393f.
Lichtwahrnehmung bei Tieren, Riboflavin, *photoreception in animals, riboflavin* 505
Lichtwirkung, CO_2-unabhängige, Spaltöffnungsbewegung, *light, effect of, independent of CO_2, stomatal movement* 444ff.
—, tonische, *on the state of light adaptation* 313ff.
Linseneffekt, Fühltüpfel der Ranken, *lens effect, sensitive pits of tendrils* 249
—, Phototropismus, *phototropism* 538, 539, 541, 547, 550ff.
Luftfeuchtigkeitsschwankungen, tagesperiodische Bewegungen, *humidity of atmosphere, fluctuations of, diurnal movements* 651
Lysergsäure, Phototaxis, *lysergic acid* 378, 384
Lyxoflavin, Trophocystenbildung, *formation of trophocyst* 571

Malat, Aerotaxis, *malate* 380
Marchantia, Phototropismus, *phototropism* 533, 541

mechanische und Lichtreize, Ausbildung des geschlossenen Cambiumringes, *mechanical and light stimuli, formation of a closed cambium ring* 60
— — —, Peridermbildung, *formation of periderm* 60
— — —, vermehrte Zellenzahl, *increased number of cells* 60
— Reizung und Austreiben der Achselknospen, *irritation and the opening of axillary buds* 58
— —, Stachelentwicklung, *formation of spines* 60
— Reizwirkung, Schließzellenbewegung, *stimulation, movement of guard cells* 469, 470
— Reiz, *stimulus* 209ff.
— —, formative Wirkung, *effect* 59
— —, Längenwachstum, *elongation* 58, 59, 60
— —, Refraktärstadium, *refractory period* 50
— —, unterschwelliger, Nichtsummierbarkeit, *subliminal, non-additive* 212
— —, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 469, 470
Mechanismus der Krümmungsbewegungen, *mechanism of the curvature movements* 111ff.
Membran, quellbare, „Amyloid"-Natur, *membrane, capable of swelling, "amyloid" nature* 173
—, — „Collose"-Natur, *"collose" nature* 173
Methionin als Antagonist zu Äthionin, *methionine, antagonist to ethionine* 157
Mimosa, Aktionspotential, *action potential* 113
—, Aktionsstrom, *action current* 218
—, Bewegungsamplitude und Blattalter, *amplitude of the movements and age of the leaf* 230
—, Elektronastie, *electronasty* 148
—, erregungsleitende Systeme, *excitation conducting systems* 72
—, Fühlborste, *sensitive bristle* 179
—, Gelenkpolster, *pulvinus* 149, 179, 187
—, Leitungsbahnen, *transmission pathways* 83
—, Reizleitung, *conduction of stimulus* 187, 220, 221, 239
—, Reizschwelle, *threshold of stimulation* 209
—, Schlauchzellen, *tube cells* 66
—, seismonastische Reaktionen an mikroskopischen Schnitten, *seismonic reactions in microscopical slides* 205
—, — Bewegungen, *movements* 184
—, Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit, *seismonic sensitivity* 255
—, typische Seismoreaktionen, *typical seismonic reactions* 186
— invisa, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 86ff.
— pudica, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 72
— spegazzinii, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 68, 240
Mimosengelenk, elektrischer Widerstand und Permeabilitätserhöhung, *pulvinus of Mimosa, electric resistance and increase of permeability* 199
Mikrospektrum, phototaktische Ansammlung im, *micro spectrum, phototactic accumulation in* 332
Molekularbewegung von Teilchen, Veränderungen der, bei der Erregung, *molecular motion of particles, changes in, during excitation* 38
monochromatisches Ultraviolett, Einfluß auf die Fucuszygote, *monochromatic ultraviolet light, influence on the Fucus zygote* 536
Morphästhesie, *morphaesthesia* 9
Motorreflex 327f.
Mougeotia, Chloroplastenbewegung, *movement of the chloroplasts* 299
—, Hellrot-Dunkelrot-System, *red far red system* 317
Myosin 2
Myxomyceten, kathodische Galvanotaxis, *myxomycetes, cathodic galvanotaxis* 164

Nachschwingungen, endogene Tagesrhythmik, *continued oscillations, endogenous diurnal rhythms* 633ff.
— mit induzierten Periodenlängen, *with induced length of periods* 636
— bei tagesperiodischen Bewegungen, *in diurnal movements* 593
Nachwirkung der Belichtung auf Chloroplastenverteilung, *after-effect of illumination on the distribution of chloroplasts* 282, 300, 314
Nachwirkungsbewegungen bei tagesperiodischen Bewegungen, *continued movements in diurnal movements* 603
Naphthylessigsäure, *naphthylene acetic acid* 533
Narben, Reizbarkeit von, *stigmata, sensitive* 173, 184, 192
—, Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit, *seismonic sensitivity* 255
Narkose, *narcosis* 43, 48
—, Einfluß auf die Chloroplastenbewegung, *influence on the movement of chloroplasts* 292f., 295
—, seismonastische Reaktion, *seismonastic reaction* 232, 233
— und Tetanus in seismonastischen Reaktionen, *and tetanus in seismonastic reactions* 134
Narkotica, Spaltöffnungsbewegungen, *narcotics, stomatal movement* 440
Narkoticum, Auslösung periodischer Reaktionen, *narcotic, inducing of periodic reactions* 233
Nastie, Definition, *nastic movement, definition* 4
—, Schließzellen, *nastic reaction, guard cells* 465
Nastien, seismonastische Reaktionen, *nasties, seismonastic reactions* 185

nastische Bewegungen, Definition, *nastic movements, definition* 148
Natriumglykocholat, Wirkung auf Auxintransport, *sodium glycocholate, effect on auxin transport* 154
Nebenschwingungen bei tagesperiodischen Bewegungen, *excessory oscillations in diurnal movements* 589
Nekrohormon, *wound hormone* 132
Neptunia, Elektronastie, *electronasty* 148
—, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 65ff.
—, Seismoreaktion, *seismonic reaction* 189
Neutralpunkt bei der Phototaxis, *ineffective point in phototaxis* 319
Nichtosmotische Komponenten bei Turgoränderungen, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen, *non-osmotic components in turgor changes, relation to diurnal movements* 610f.
Nickbewegung, *nodding movement* 586
Nicotiana, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 447
Nutationsbewegung, *nutation* 117ff.
—, Definition 3
—, Krümmungsbewegung, *curvature movement* 111
—, thigmisch reizbare Pflanzen, *thigmo-sensitive plants* 185
Nutationsmechanismen, Übergänge zwischen, und Variationsmechanismen, *nutation mechanism, transition from, to variation mechanism* 198
nyktinastische Bewegungen, *nyctinastic movements* 580

Ocellen, *ocelles* 474
Ocellentheorie, *ocellar theory* 473, 474
Orchideenblüte, sensitive Organe, *orchid flower, sensitive organs* 174ff.
Organe, seismonastische, physiologische Anatomie, *organs, seismonastic, physiologic anatomy* 170ff.
Orientierungsmechanismen, phototaktische, *mechanism of orientation, phototactic* 365
Osmoregulation im Blattgelenk, tagesperiodische Bewegungen, *in the pulvinus, diurnal movements* 611
Osmotaxis der Chloroplasten, *of chloroplasts* 303
osmotischer Druck, Spaltöffnungsbewegung, *osmotic pressure, stomatal movement* 415, 424, 427, 433, 449
osmotischer Wert, Änderung des, im Blattgelenk bei tagesperiodischen Bewegungen, *osmotic value, changes of the, in the pulvini during diurnal movements* 607
oxydierendes Ferment, *oxidase enzyme* 572
Ozon, Wirkung auf seismonastische Reaktionsfähigkeit, *ozone, effect on seismonastic reactivity* 232

panphotometrische Blätter, *panphotometric leaves* 472, 488ff.
Paraffinöl und Phototropismus, *paraffin oil and phototropism* 521
paraflagellares Körperchen, *paraflagellar body* 325
Paraheliotropismus, photonastische Krümmung, *paraheliotropism, photonastic curvarture* 479.
Parastrophe 279
Partialbeleuchtung, Chloroplastenbewegung, *partial illumination, movement of chloroplasts* 283, 300, 301, 314
Pastentest, *lanolin emulsion paste test* 573
Pektinkomponente der pflanzlichen Zellwand und Indolylessigsäure, *pectin component of the plant cell wall and indoleacetic acid* 573
Pektinmethylesterase 573
Pelargonium, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 427, 428, 432, 436, 437, 438, 442, 449, 451, 452, 457
Peperomia, Diastase, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 420
Peridermbildung, mechanische und Lichtreize, *periderm, formation of, mechanical and light stimulus* 60
Periodenlänge tagesperiodischer Vorgänge, *periods, length of the, of diurnal movements* 639ff.
periodische Reaktionen und Ermüdungserscheinung, *periodic reactions and fatigue* 233
periodische Reaktionen bei der Seismonastie, *periodic reactions in seismonasty* 227ff.
— — und Wundreize, *periodic reactions and traumatic stimuli* 228
Peristromium 315
Peristrophe 280
Permeabilität, Beziehung zur Photodinese, *permeability, relation to photodinesis* 396f.
Permeabilitätsänderungen, *permeability, changes in* 199
— bei der Erregung, *during excitation* 31ff.
— bei tagesperiodischen Bewegungen, *during diurnal movements* 611f.
— und Widerstandsabnahme des Plasmalemmas, *and resistance decrease of the plasmalemma* 32
Permeabilitätserhöhung und Aktionsstrom, *increase in, and action current* 200
— und Beginn seismonastischer Reaktionen, *increase in, and the beginning of seismonastic reactions* 202
— und Refraktärstadium, zeitliche Dauer, *increase in, and refractory period, duration* 203
—, Reizerscheinung, *and stimulation effects* 199
—, Reizplasmolyse, *stimulative plasmolysis* 211
— für den Zellsaft bei seismonastischen Reaktionen, *for cell sap in seismonastic reactions* 202
Permeabilitätshypothese, Spaltöffnungsbewegung, *permeability hypothesis, stomatal opening* 420ff.

Perzeption, Definition, *perception, definition* 6
— eines Reizes, *of a stimulus* 10
Perzeptionsorgane und Stimulatoren, *perception organs and stimulators* 210
Pflanzenschlaf, *plants, sleep of* 580
Phenylquecksilberacetat, Chemotaxis, *phenylmercuric acetate, chemotaxis* 381
p_H-Änderung bei der Erregung, p_H, *change of, during excitation* 39
p_H-Differenz zwischen Gelenkober- und Unterseite, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen, p_H-*difference of upper and lower side of the pulvinus, relation to diurnal movements* 617
p_H-Wert, Verringerung des, und Restitutionsprozeß, p_H-*value, decrease of, and restitution process* 225
Phaseolus, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 432, 434, 447
o-Phenanthrolin-chlorhydrat, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 449
Ploridzin, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 424
Phobotaxis 318f., 327f., 331, 333, 337ff., 351ff., 362f., 372
Phobo-Phototaxis, Reaktionsmodus, *mode of reaction* 327f., 354, 366f.
Phosphorylase, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 423, 424
photochemisches Äquivalenzgesetz, *photochemical equivalence, law of* 494, 511
Photodinese 5, 388ff.
—, Aktionsspektrum, *action spectrum* 389f., 391
—, Beziehung zu Permeabilität, *relation to permeability* 396f.
—, — zur Photosynthese, *to photosynthesis* 389f.
—, — zum Phototropismus, *to phototropism* 394
—, — zur Viscosität, *to viscosity* 395
—, Latenzzeit, *latent period* 391, 393
photodinetische Reizschwelle, *photodinetic threshold* 388, 392
Photoinaktivierung, Aminosäuren, *photoinactivation, amino acids* 504
— von Diffusionsauxin, *of diffusible auxin* 504
—, Bacteriophagen, *bacteriophages* 504
—, Fermente, *enzymes* 504
—, Indolverbindungen, *indole compounds* 504
—, Peptide, *peptides* 504
Photoinduktion elektrischer Polarität, *photoinduction of electrical polarity* 520
Photokinese, *photokinesis* 326, 338, 348ff., 350f., 363ff.
—, Aktionsspektrum, *action spectrum* 349
Photonastie, *photonasty* 5, 472—490
photonastische Bewegung, *photonastic movement* 99
photonastische Krümmungen, physiologische Dorsiventralität der Gelenke, *photonastic curvatures, physiologic dorsiventrality of the pulvini* 479
photonastische Öffnungs- und Schließbewegung von Blütenblättern, *photonastic opening and closing movements of petals* 628f.
photonastische Reaktion und endogene Tagesrhythmik, *photonastic reaction and endogenous diurnal rhythm* 625, 626
Photonenaufnahme, Licht-Wachstumsreaktion, *photon absorption, light growth response* 531
Photooxydation der Indolylessigsäure, *photooxidation of indoleacetic acid* 504
Photoperiodismus und endogene Tagesrhythmik, *photoperiodism and endogenous diurnal rhythm* 625, 644
Photoreceptor, 321ff., 330, 332, 334f., 338, 370
—, anisotrope Anordnung, polarisiertes Licht, *anisotropic arrangement, polarised light* 538
—, Ausbleichen, *bleaching* 555
—, Phototropismus, *phototropism* 501ff., 566ff.
Photoreceptoreneinheiten, Orientierung, *photo-receptor units, orientation* 558
Photoreduction, Riboflavin 504
Photosensibilisatoren und Phototropismus, *photosensitizers and phototropism* 521
photosensibilisierte Oxydation, *photosensitized oxidation* 380, 384
Photosynthese, *photosynthesis* 296
—, Beziehung zur Chloroplastenbewegung, *relation to the movement of chloroplasts* 294ff., 309ff., 314
—, — zur Photodinese, *to photodinesis* 389f.
— in Schließzellen, Spaltöffnungsbewegung, *in guard cells, stomatal movement* 418, 447
—, Zusammenhang mit Phototaxis, *relationship to phototaxis* 333, 367
phototaktische Orientierungsmechanismen, *phototactic mechanism of orientation* 365
— Reaktionsfähigkeit, *reactivity* 341, 342, 357, 361
— Stimmung, *tonus* 320, 341ff.
Phototaxis 5, 278, 319ff., 371ff., 587f.
—, Aktionsspektrum, *action spectrum* 325ff., 332ff., 339, 353, 359, 362f., 374ff.
—, apobatische, *apobatic* 318
— begeißelter Algen, *of flagellated algae* 321ff
—, Beziehung zur Galvanotaxis, *relation to galvanotaxis* 347f.
—, Chlorionen, *chloride ions* 380, 384
— bei Conjugaten, *of Conjugatae* 363ff.
— bei Cyanophyceen, *of Cyanophyceae* 350ff.
— bei Diatomeen, *of Diatomeae* 361ff.
— einzelliger Algen, *of unicellular flagellates* 327ff.
— Eosin 380, 384
— etiolierter Chloroplasten, *of etiolated chloroplasts* 295
— koloniebildender Flagellaten, *of colonial flagellates* 337ff.
—, Lichtrichtung und Intensitätsgefälle, *direction of the light and intensity gradient* 328, 338

Phototaxis bei Myxomyceten, *of myxomycetes* 365
—, Reizleitung, *special conducting system* 326
—, Rhodospirillum 385
—, Rotlichtwirkung, *effect of red light* 335f.
—, Steuermechanismus, *controlling mechanism* 328, 360, 366, 383
—, strophische, *strophic* 318
—, tagesperiodische Änderungen phototaktischen Reaktionsvermögens, *diurnal changes of phototactic reactivity* 587
—, Webersches Gesetz, *Weber's law* 334, 341 352, 375f.
—, Wirkung des polarisierten Lichtes, *effect of polarised light on* 335
—, Wirkung verschiedener Lichtqualitäten bei Euglena, *effect of different light qualities in Euglena* 15
— des Zellkerns, *of the nucleus* 302
—, Zusammenhang mit der Photosynthese, *relationship to photosynthesis* 333, 367
Phototorsionen, *phototorsions* 477, 480
phototrope Bewegung, Erregungsleitung, *phototropic movement, conduction of excitation* 101
phototropische Empfindlichkeit, *phototropic sensitivity* 495, 496, 510
phototropische Formänderungen, Blattspreite, *phototropic changes of shape, lamina* 485ff.
— Krümmungen, negative, *curvature, negative* 493
— —, positive, 157, 493
— — im Ultraviolett, *in ultraviolet* 510
— Reaktion, experimentelle Veränderungen, *behaviour, experimental alteration* 520
— Krümmung, Unterdrückung durch in Richtung der Längsachse angelegten Gleichstrom, *curvature, inhibition of the, by longitudinally applied direct current* 154
Phototropismus, *phototropism* 5, 16, 472—524 492ff., 530ff.
—, Albinokeimlinge, *albino seedlings* 507
— bei Algen, *in algae* 532ff.
—, Ascus 544
—, Beziehung zur Photodinese, *relation to photodinesis* 394
—, Historisches, *historical* 1
—, Karotin, *carotene* 533, 542, 545, 568f.
—, Keimhyphe, *germination hypha* 546
— bei Laubmoosen, *of musci* 533ff.
— bei Lebermoosen, *of hepaticae* 533ff., 541
—, Lichtwachstums- und Dunkelwachstumsreaktion, *light and dark-growth response* 552ff.
—, Linseneffekt, *lens effect* 538, 539, 541, 547, 550ff.
—, negativer, *negative* 537, 539, 543
—, niedere Pflanzen, *lower plants* 530—578
—, Paraphyse 544
—, Phänomene, *phenomena* 492ff.
—, Phycomyces 548ff.
—, Pilobolus 563
—, Pilze, *fungi* 543ff.
Phototropismus, positiver, in Richtung der Längsachse angelegter Gleichstrom, *phototropism, positive, longitudinally applied current* 151, 154
—, Pteridophyta 534ff.
—, Riboflavin 542, 545, 569ff.
—, Ultraviolettlicht, *ultraviolet light* 557ff.
—, Umkehrung des, in Paraffin, *inversion of, under liquid paraffin* 541, 547, 551ff.
—, Wirkung verschiedener Lichtqualitäten, *effect of different light qualities* 15
Phycocyan 375
Phycomyceten, Phototropismus, *phycomycetes, phototropism* 543
Phycomyces, Karotinmangel, *carotene deficieny* 509
Phycomyces-Sporangiophor, Änderungen der Form, *sporangiophore, change in shape* 549
— —, Asymmetrie der Lichtundurchlässigkeit, *asymmetry in opacity* 551
— —, Brechungsindex, *refractive index* 550
— — Indolylessigsäure, *indoleacetic acid* 571
— —, Pastentest, *lanolin emulsion paste test* 573
— —, Reizaufnahmeort, *locus of perception* 560
— —, Reizübertragung, *transmission of stimulus* 560
— —, Phototropismus, *phototropism* 548
— —, überoptimale Indolylessigsäurekonzentration, *supra-optimal concentration of indoleacetic acid* 574
— —, Wirkung von polarisiertem Licht, *effect of polarised light* 558
— —, Zylinderlinseneffekt, *cylindrical lens effect* 550
physiologische Dorsiventralität, Bedeutung bei tagesperiodischen Bewegungen, *physiologic dorsiventrality, role in diurnal movements* 589, 617
physiologische Spitze, Regeneration, *physiological tip, regeneration of the* 495
Pilz, coprophiler, positiver Phototropismus, *fungus, coprophilous, positive phototropism* 543
Pilobulus-Sporangiophor, phototropische Orientierung, *sporangiophore, phototropic orientation* 562
Pinguicula, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 91ff.
—, Wundreiz, *stimulus of wounding* 105
Pisum Wurzel, Elektrotropismus, *root, electrotropism* 154
Plagiotropismus, *plagiotropism* 117
—, Sachs' Theorie, *Sachs' theory* 486ff.
Plasma, lichtinduzierte Viscositätsänderungen, *protoplasm, light-induced changes in viscosity* 518ff.
Plasma, Strukturänderungen beim Zerfallsvorgang, *plasm, structural changes during the decomposition process* 219
Plasmagrenzschichten, Zerreißen von, Reizaufnahme bei der Seismonastie, *plasmatic boundary layers, rupture of, perception of stimuli in seismonasty* 211

Plasmalemma, Aktionspotential, *action potential* 30
—, Spannung am, und Strömungsstillstand, *voltage at the, and stoppage of the protoplasmic streaming* 34
—, Widerstandsabnahme und Permeabilitätsänderung, *decrease of resistance and change in permeability* 32
Plasmakolloide, Stabilität der, und Zerfallsvorgang bei der Erregung, *protoplasmic colloids, stability of, and decomposition process during excitation* 219
Plasmaströmung, *protoplasmic streaming* 2
—, Auslösung, *induction* 36
—, — durch Licht, *light induced* 388
—, — durch Wundreiz, *due to stimulus of wounding* 126
—, Auxin, *auxin* 154
—, Beziehung zur Chloroplastenbewegung, *relation to the movements of chloroplasts* 288, 293, 315
—, Einflüsse des Lichts, *effects of light* 389ff.
— und Erregungssubstanz, *and irritability substance* 57
—, Fontänenströmung, *fountain like streaming* 389
— und Gleichstrom, *and direct current* 153, 159
—, Hemmung durch Saponin, *inhibited by saponine* 154
—, Körnchenströmung, *streaming of cytoplasmic particles* 388
—, lichtinduzierte Änderungen, *light-induced changes* 519f.
—, Reizwirkungen des Lichtes auf die, *stimulating effects of light on* 391ff.
—, Stillstand der, *stoppage of* 33ff.
Plasmastruktur, Änderung der, durch Wundreiz, *protoplasmic structure, change of the, by traumatic stimuli* 130
Plasmolyseform, Wirkung des Reizstroms auf, *plasmolysis, form of, effect of the electric stimulus on* 37
polare Wirkung des elektrischen Stroms, *polar effect of the electrical current* 136
Polarisation, elektrische, elektrische Erregbarkeit, *polarisation, electrical, electrical excitability* 145
— durch Gleichstromstöße, *by impulses of direct current* 146
— am Plasmalemma, *at the plasmalemma* 25
polarisiertes Licht, *polarised light* 538, 558
— —, photokinetische Wirkung, *photokinetic effect* 349
— —, phototaktische Wirkung, *effect on phototaxis* 335
Polarität der Farnsporen, Lichteinfluß, *polarity of fern sporns, influence of light* 540
—, temporär induzierte, *temporary induced* 356, 366f.
Porometer 429, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 442, 444, 451ff., 452, 456, 457
Portulacaceen, Staubfäden, *Portulacaceae, filaments* 171, 247
Potential, lokales, *local* 25ff.
Potentiale, Kurzschließen induzierter, und Phototropismus, *potentials, short circuiting of induced, and phototropism* 523
Präsentationszeit, *presentation time* 6
Produktgesetz (s. a. Reizmengengesetz), *reciprocity law* 18, 467
—, hydroaktive Schließbewegung der Spaltöffnungszellen, *hydroactive closure of stomata* 467
—, Spaltöffnungsbewegungen, *stomatal movement* 454ff., 466, 467
Profilstellung der Chloroplasten, *profile position of the chloroplasts* 283
Propionat, Aerotaxis 380
Protonema, Phototropismus, *phototropism* 534
Protoplasma, kontraktiles, *protoplasm, contractile* 2
protoplasmatische Kontraktion, *protoplasmatic contraction* 184
Protoplast, aktive Kontraktion, *active contraction* 199
Pseudotopotaxis, 319
psychische Phänomene, *psychic phenomena* 9
psychoide Phänomene, *psychoid phenomena* 9, 10
Psychophysik, *psycho-physics* 18
Pteridophyta, Phototropismus, *phototropism* 534ff.
Pteridophytentypus, Spaltöffnungen, *Pteridophytes, type of, stomata* 407ff.
Purpurbakterien, Bikarbonat, *purple bacteria, bicarbonate* 374
—, Phototaxis 371—387

Quantenausbeute, *quantum yield* 511
Quantenbedarf, Lichtabsorption, *quantum-requirement, photo-absorption* 556ff.
Quantenenergie, Spaltöffnungsbewegung, *quanta, energy content of, stomatal movement* 456
Quellung, Spaltöffnungsbewegung, *imbibitional swelling, stomatal movement* 416, 422, 425
Quellungsanisotropie, Spaltöffnungsbewegung, *wall mechanism hypothesis, stomatal movement* 416

Ranken, absolutes Refraktärstadium, *tendrils, absolute refractory period* 266
Ranken, Aktionspotential, *action potential* 92
—, Aktionsstrom, *action current* 265
—, Alterseinrollung, *old-age coiling* 257
—, —, Tagesrhythmus, *diurnal rhythm* 581
—, chemische Reizbarkeit, *sensitivity of, to chemical stimuli* 261
—, elektrische Reizung, *electrical stimulation* 261, 263
—, Erregungsvorgänge, *excitation processes* 266
—, Erschütterungsreiz, *seismonic stimulus* 260
—, Fühltüpfel, *sensitive pit* 246, 247
—, Kletterhaken, *attaching hook* 268
—, Kontaktreizbarkeit, *contact irritability* 255, 256

Ranken, mechanische Erklärung des Rankens, *coiling of, mechanical explanation of* 10, 11
—, Refraktärstadium, *refractory period* 265
—, reizempfindliche Zellen, *cells sensitive to stimulus* 244
—, Reizleitung, *conduction of stimuli* 265
—, sekundäre Veränderungen, *secondary changes* 267
—, Thermoreaktion, *thermoreaction* 260
—, Thigmoreaktion, *thigmoreaction* 254, 255, 257ff.
—, thigmotropische Reaktionsfähigkeit, *thigmotropic reactivity* 257
—, Verwundungsreiz, *traumatic stimulus* 261
—, Wendepunkt, *inter-twining point* 268
—, wirksame Reize, *effective stimuli* 254, 255
Raphanuswurzel, positive Krümmung, *Raphanus root, positive curvature* 160
Reaktion, phobische, Definition, *reaction, phobic, definition* 4
—, topische, Definition, *topical, definition* 4
Reaktionsfähigkeit, seismonastische, Bedingungen für, *reactivity, seismonic, conditions for* 230
Reaktionszeit, Definition, *reaction time, definition* 6
—, Lichtwachstumsreaktion, *light growth response* 552, 554
—, Seismoreaktion, *seismonic reaction* 186
Reduktions-Oxydationspotential des Plasmas bei der Erregung, *reduction-oxidation potential of protoplasm during excitation* 39
Refraktärstadium, *refractory period* 2, 40ff., 214, 226, 377
—, absolutes, *absolute* 218
— , —, Abhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration, *dependency on the oxygen concentration* 232
—, —, Definition 40
—, —, der Erregbarkeit und Reaktionsfähigkeit, *of irritability and reactivity* 223
— , —, bei Ranken, *in tendrils* 266
—, —, Seismoreaktion, *seismonic reaction* 187
—, Verlängerung des, *prolongation of* 43
—, autogenes, Definition, *autogenous, definition* 43
— bei Bakterien, *in bacteria* 17
—, Dauer des, und Sauerstoffkonzentration, *duration of, and oxygen concentration* 224
—, Definition 6
—, Dionaea 104
— und Ermüdung, *and fatigue* 226
—, geotropischer Reiz, *geotropic stimulus* 50
—, induziertes, *induced* 43
— und Latenzvorgänge, *and processes during the latent period* 212, 213
— und Permeabilitätserhöhung, zeitliche Dauer, *and increase in permeability, duration* 203
— bei Ranken, *in tendrils* 265
—, relatives, *relative* 218, 225, 228
—, —, Definition 40
—, —, und Reizschwelle, *and threshold* 222
Refraktärstadium, relatives, und Seismoreaktion, *refractory period, relative, and seismonic reaction* 187
—, —, Verringerung der Leitungsgeschwindigkeit, *decrease of the transmission speed* 43
— und Reizart, *and kind of stimulus* 209
—, Staubfäden, *filaments* 47
— und zeitlicher Verlauf der Restitutionsvorgänge, *and course of the restitution processes* 222
Regeneration der physiologischen Spitze, *of the physiologic tip* 121
regulierende Faktoren tagesperiodischer Bewegung, *regulating factors of diurnal movements* 624ff., 641, 646, 648
Reiz (s. mechanische, chemische, elektrische Reize), *stimulus (see mechanical, chemical, electrical stimuli)*
—, adäquater, *adequate* 13
—, Begriff, *concept of* 10ff.
—, intermittierender, *intermitting* 60
—, —, bei Photo- und Geotropismus, *in photo- and geotropism* 16
—, stationärer, *stationary* 392, 394
—, unterschwelliger, Summation, *subliminal, summation* 355, 378, 392f.
Reizart und Refraktärstadium, *stimulus, kind of, and refractory period* 209
Reizaufnahme, allgemeine Phänomene, *stimulus, perception of, general phenomena* 13, 14
—, Definition 6, 12
— und Latenzvorgänge, *and processes during latent period* 212
—, Phototropismus, *phototropism* 479
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 209ff.
—, Seismonastie, Zerreißen von Plasmagrenzschichten, *seismonasty, rupture of plasmatic boundary layers* 211
Reizaufnahmevorgang, Deformation, *stimulus, process of the perception of, deformation* 209
Reizbarkeit von Narben, *sensitivity of stigmata* 173, 184, 192
—, Phototaxis, *irritability, phototaxis* 377ff.
— von Staubfäden, *of filaments* 184, 186, 190, 241
Reizkette, *stimulus, process initiated by a* 2
reizleitende Strukturen in der Pflanzenzelle, *stimulus conducting structures in the plant cell* 16, 17
Reizleitung, allgemeine Phänomene, *stimulus, conduction of, general phenomena* 17
— und Erregungssubstanz, *and excitatory substance* 220, 239
—, Mimosa 187, 188, 220, 221, 239
— bei Ranken, *in tendrils* 265
— bei Phototaxis, *in phototaxis* 353
— bei der Seismonastie, *in seismonasty* 239ff.
Reizleitungssystem bei Phototaxis, *conducting system, special, in phototaxis* 326
Reizmengengesetz, *reciprocity law* 18ff., 340, 352

Reizmengengesetz, Photodinese, *reciprocity law, photodinesis* 391, 393, 396
Reizplasmolyse und Aufnahme seismischer Reize, *plasmolysis, stimulative, and reception of seismic stimuli* 211, 212
— und Photodinese, *and photodinesis* 397
— und Seismonastie, *and seismonasty* 210
Reizphysiologie, Begriffe, *physiology of irritability, conceptions* 6
Reizschwelle, Definition, *threshold definition* 6, 10
—, mechanische Reize, *mechanical stimuli* 209
—, photodinetische, *photodinetic* 388, 392
— und relatives Refraktärstadium, *and relative refractory period* 222
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 209
—, Temperaturabhängigkeit, *temperature denpendency* 209
Reizstrom, Wirkung auf die Plasmolyseform, *electric stimuli, effect on the form of plasmolysis* 37
Reizung und Gewebedifferenzierung, *irritation and differentiation of tissues* 59
Reizverstärkung, *amplification of stimulus* 511ff.
Relaxationszeit, Definition, *relaxation phase, definition* 6
Resultantengesetz, *law of resultants* 340
—, Formulierung, *formulation* 21
Restitutionsvorgang bei der Erregung, *restitution process during excitation* 221
—, Geschwindigkeit des, *speed of the* 220
— und gesteigerter Sauerstoffverbrauch, *and increased oxygen consumption* 225
—, Hemmung des, bei Ermüdung, *inhibition of the, during fatigue* 227
— und p_H-Erniedrigung, *and decrease of the p_H-value* 225
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 208, 209
—, Temperaturabhängigkeit, *temperature dependency* 223
— und Zerfallsvorgang, *and decomposition process* 220
— Koppellung zwischen beiden, *coupling of the two* 225
—, Zerstörung der Erregungssubstanz, *decomposition of the excitatory substance* 224
Rezeption, Definition, *reception* 6
Rezeptionsbewegungen, *reception movement* 581
rH-Änderungen bei der Erregung, *rH-change during excitation* 39
Rhizoid und Berührungsreize, *and contact stimuli* 254
Rhizoid, Phototropismus, *phototropism* 533, 534, 536, 537, 538, 540
Rhizopin 571
Rhodospirillum, Phototaxis 385
Rhythmik, induzierte, Nachschwingungen, *rhythm, induced, continued oscillations* 635
—, Phototaxis 377
rhythmische Senkungsbewegungen, Fiederblättchen von Biophytum, *rhythmic down movement of Biophytum pinnules* 87, 88, 100
Riboflavin, Lichtströmungsreaktion, *light induced changes in protoplasmic streaming* 393f.
—, Lichtwahrnehmung bei Tieren, *photoreception in animals* 505
—, Lichtwachstumsreaktion, *light growth response* 393f.
—, Phototropismus, *phototropism* 475, 497, 502, 504
—, Sensibilisierung von Photoreduktionen, *sensitization of photo-reductions* 504
Riboflavinabgabe in das Kulturmedium von Ashbya, *secreted into the culture medium of Ashbya* 569
Rotlicht, phototropische Wirkung, *red light, phototropic effect* 482, 540
Rotlichtwirkung bei der Phototaxis, *red light, effect of, in* 335f.
Röntgenbestrahlung, Umwandlung von Tryptophan zu Indolylacetaldehyd, *x-irridation, conversion of tryptophan to indoleacet-aldehyde* 516
—, Wirkung auf Auxingehalt, *effect on the content of auxin* 515
Rumex, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 415, 420, 421, 422, 426, 430, 447

Sachs Theorie des Plagiotropismus, *Sachs' theory of plagiotropism* 486ff.
Salzwirkung, Spaltöffnungsbewegung, *salt, effect of, stomatal movement* 424ff., 426
Saponin, Hemmung der Plasmaströmung, *saponine, inhibition of protoplasmic streaming* 154
Sauerstoff, Rolle bei tagesperiodischen Bewegungen, *oxygen, role in diurnal movements* 597
Sauerstoffkonzentration und Dauer des Refraktärstadiums, *oxygen concentration and duration of the refractory period* 224
Sauerstoffverbrauch bei der Erregung, *consumption of oxygen during excitation* 39
—, gesteigerter, und Restitutionsvorgang, *increased, and restitution process* 225
Saugkraft, Änderung der, in Gelenken bei tagesperiodischen Bewegungen, *diffusion pressure deficit, change of, in the pulvini during diurnal movements* 608f.
Sayres Hypothese, Spaltöffnungsbewegung, *Sayre's hypothesis, stomatal movement* 422, 423ff.
Schattenfluchtreaktion, *shade escape reaction* 474
Schattenspender-Theorie, *theory* 506
Schlafbewegung, *sleep movements* 101, 580
Schlafstellung, *sleep position* 103
— und Erregbarkeit, *and irritability* 102
—, spontaner Übergang in, Aktionspotential, *spontaneous transition to, action potential* 76
—, Übergang in, *transition to* 101

Schlauchzellen, Mimosa, *tube cells, Mimosa* 66
Schließzellen, Chloroplastenbewegung in, *guard cells, movement of chloroplasts in* 305
— Turgorbewegung, *turgor movement* 207
—, Bewegungsprozeß, *movement of* 465
—, Chlorophyllgehalt, *chlorophyll content* 447
—, Intensität der Schließbewegung und der Wasserdefizitbereich, *intensity of the closing of, and the range of the water deficit* 467
—, Nastie, *nastic reaction* 465
Schließzellen, Plasmodemen, *guard cells, plasmodesmata* 421
—, Schließprozesse und Wasserdefizit, *processes of closing of the, and water deficit* 466
Schreckreaktion, *shock reaction* 319, 327, 330ff., 351ff., 363, 370
Schüttelreiz, Effekte und Permeabilitätserhöhung, *stimulation by shaking, effects of and increase in permeability* 211
— und Internodienlänge, *and length of internodes* 58
Schwachlichtlage, Chloroplasten, *low light intensity, chloroplasts* 278ff.
Schwefelwasserstoffgruppen, Chemotaxis, *sulfhydryl groups, chemotaxis* 382, 384
Schwellenwert der Chloroplastenbewegung, *threshold value of the movement of chloroplasts* 284, 289, 297
— der Phototaxis, *of phototaxis* 339, 346, 353
Schwellgewebe, *swelling tissue* 176
Schwerkraft, tagesperiodische Bewegung, *gravity, diurnal movement* 589ff.
seismische Reizbarkeit, Übergänge zwischen, und thigmischer, *seismic irritability, transition from, to thigmic* 193
— —, Unterschiedlichkeit zur haptischen, *different from hapto-irritability* 256
Seismonastie, *seismonasty* 5
—, Dunkelstarre, *dark rigor* 231
—, Hitzestarre, *heat rigor* 230
—, Kältestarre, *cold rigor* 230
—, Vakuumstarre, *vacuum rigor* 232
seismonastische Bewegungen, Mimosa, *seismonastic movements, Mimosa* 184
— Empfindlichkeit, Einfluß chemischer Faktoren, *sensitivity, influence of chemical factors on* 232
— Organe, Anatomie, *organs, physiological anatomy* 170ff.
— Reaktionen, *reactions* 184ff.
— —, Abnahme der Wasserbindungskraft des Zellinhalts, *decrease of the water binding power of the cell contents* 199, 200, 208
— —, Flüssigkeitsausscheidung, *excretion of fluid* 195
— — und Turgoränderungen, *and changes in turgor pressure* 193ff.
— — und Wachstumsänderungen, *and changes in growth* 193ff.
— Reaktionsfähigkeit, allgemeine Kennzeichnung, *reactivity, general characteristics* 184
— —, Bedingungen, *conditions of* 230ff.
— —, Einfluß chemischer Faktoren, *influence of chemical factors* 232
seismonastische Reaktionsfähigkeit, Einfluß des Lichts, *seismonastic reactivity, influence of light* 231
— —, tagesperiodische Schwankungen, *diurnal fluctuations* 231
— —, Wirkung von Ozon, *effect of ozone* 232
— —, Verlust der, im sauerstoffarmen Raum, *loss of, in low oxygen concentrations* 232
— Reizbewegung von Staubfäden, *movements of filaments* 184, 186, 190, 241
Seismo- und Haptoreaktionen, *seismic and haptic reactions* 256, 257
Seismoreaktionen, absolutes und relatives Refraktärstadium, *seismonic reaction, absolute and relative refractory period* 187
—, Alles-oder-Nichts Gesetz, *all or none law* 185
—, Phänomene, *phenomena* 186ff.
Selaginella, Chloroplastenbewegung, *movement of the chloroplast* 302
Semipermeabilitätsverlust nach chemischer Reizung, *semipermeability, loss of, after chemical stimulation* 214
— und seismonastische Reaktionen, *and seismonastic reactions* 199, 207, 208
—, Verletzungsstrom, *current after injury* 129
— und Zerstörung semipermeabler Grenzschichten, *and destruction of semipermeable boundary layers* 212
Senkungsbewegung, rhythmische, Fiederblättchen von Biophytum, *down movement, rhythmic, pinnules of Biophytum* 87, 88, 100
Sensibilität der Pflanze, *sensibility of the plant* 10
—, verschiedene chemische bei Einzellern, *different chemical, of unicellular organism* 14
Sensitive, Bedeutung der Blattbewegungsfähigkeit, *sensitive plants, significance of the power of leaf movement* 106
—, Erregungsleitung, *conduction of excitation* 93
sensitive Organe der Orchideenblüte, *organs of the orchid flower* 174ff.
— Pflanzen, Aktionspotential, *plants, action potential* 31, 32
sensorischer Prozeß, *sensory process* 10
Seta, Phototropismus, *phototropism* 533
Sinapiswurzel, positive Krümmung, *root of, positive curvature* 160
Sinnesorgane im Pflanzenreich, *sens organs in the plant kingdom* 14, 170
Sinnesqualität, *sense quality* 13
Spaltöffnungen, vgl. Spaltöffnungsbewegung, *stomata, comp. stomatal movement*
—, Amaryllistypus, *type of Amaryllus* 400ff.
—, Feinstruktur, *micellar structure* 411
—, Gramineentypus, *type of Gramineae* 404ff.
—, Gymnospermentypus, *type of Gymnosperms* 406ff.
—, isolierte, *isolated* 425, 426, 431
—, Öffnungsreaktion nach Wundwirkung, *opening after effect of wounding* 123
—, physiologische Anatomie, *physiological anatomy* 399ff.

Spaltöffnungen, Pteridophytentypus, *stomata, type of pteridophytes* 407ff.
—, Schließen der, nach Abschneiden der Blätter, *stomatal closure after detaching of leaves* 470
—, Schließzellen, s. Schließzellen, *stomata, see guard cells*
—, stärkefreie, *starch-free* 432
Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 415—464
—, Allium 432, 433, 434, 437, 438, 447, 448
—, —, mittägliches Schließen, *mid-day closure* 421
—, Ammoniak, Wirkung auf, *ammonia, effect on* 422, 423
—, amphoterisches Kolloid, Hypothese, *amphoteric colloid hypothesis* 422
—, Amylase 424
—, Amylose 424
—, anaerobe Bedingungen, *anaerobic conditions* 424, 440ff.
—, Aponogeton 425, 431
—, ATP 424
—, äußere Faktoren, *external factors* 466
—, auslösender Prozeß, *inducing process* 465
—, Autoradiogramm, *autoradiograph* 447, 448
—, Bacopa, isolierte Spaltöffnungen, *isolated stomata* 426
—, Balsaminea 419
—, Begonia 442
—, Bewegungsursache, *motive force* 415ff.
—, Blattemperatur, *leaf temperature* 438, 439, 446
—, Blaulicht, *blue light* 419
—, Canna 436
—, Carotinoide, *carotinoids* 441, 456
—, Chlorophyll 436, 441, 447, 456
—, Chloroplasten, *chloroplasts* 419, 422, 433, 447
—, Chrysanthemum 447, 452
—, CO_2 434—450, 438, 439, 441ff., 450
—, CO_2-freie und normale Luft, *CO_2-free and normal air* 436
—, CO_2-Konzentrationen, stationärer Zustand, *CO_2-concentrations, steady state* 438, 443
—, CO_2, Sättigung, *saturation* 447
—, CO_2-Wirkung auf Stärke, *CO_2-effect on starch* 429
—, Coffea, mittägliches Schließen, *mid-day closure* 421, 438
—, Coleus 440
—, Coronarhygrometer, *corona hygrometer* 453
—, Cyclamen, Mikromanipulation, *micromanipulation* 416, 417
—, Diffusionsporometer 439
—, Druck, *pressure* 470
—, Dynamik, *dynamics* 435, 452ff.
—, Einfluß von Chemikalien, *influence of chemical agents* 468
—, Einfluß der Wasseraufnahme, *influence of water uptake* 467
—, endogene Rhythmik, *endogenous rhythm* 451, 587
Spaltöffnungsbewegung, Energiemessungen, *stomatal movement, energy measurements* 455ff.
—, Erythrina 435
—, Essigsäure, Wirkung auf, *acetic acid, effect on* 422, 423
—, etiolierte Blätter, *etiolated leaves* 436, 440, 449
—, Evaporation 468f.
—, Feuchtigkeitseinfluß, *influence of humidity* 468, 469
—, Gentianaviolett, *gentian violet* 437
—, gepaarte Blätter, *paired leaves* 437
—, Gewebe, abgetrenntes, *detached tissue* 425f.
—, Gleichgewicht, *equilibrium* 435
—, einzelne Glieder der Reizkette, *stages of a process initiated by stimulus* 466
—, Glucosephosphat 423
—, Helianthus 454, 456
—, Hemmstoffe, *inhibitors* 449
—, Hornhygroskop, *horn hygroscope* 451
—, Hydroxylamin-chlorhydrat, *hydroxylamine chlorhydrate* 449
—, Impatiens 419, 432
—, Infrarotstrahlung, *infrared radiation* 419
—, Indigokarmin, Anfärben der Schließzellen, *indigo-carmine, entering the guard cells* 420
—, innere Atemhöhle, *substomatal cavity* 437, 441, 443, 444
—, innere Faktoren, *internal factors* 466
—, Infiltrationstechnik, *infiltration technique* 436, 437
—, Intensität, *rate of* 435
—, intermittierende Belichtung, *intermittent illumination* 453
—, Intercellularraum, *intercellular spaces* 437, 438
—, Kolloide, *colloids* 422
—, Kompensationsmethode, *compensation method* 455
—, Lichtintensität, *light intensity* 439, 446ff., 451ff.
—, lateinisches Quadrat, *latin square* 441, 444, 446
—, Licht und CO_2-Wechselwirkung, *light and CO_2 interaction* 441ff., 446ff.
—, Lichtwirkungen, indirekte, *indirect effects of light* 421ff., 434, 440f., 449ff.
—, Lichtwirkung auf Stärke, *effects of light on starch* 427ff.
—, Luftdurchströmung, "*through*" *flow of air* 444, 446
—, Luftstrom, Intensität, *rate of air flow* 442
—, Mechanismus der Reaktion auf Licht und Kohlendioxyd, *mechanism of the reaction in response to light and carbon dioxide* 457ff.
—, Mikromanipulation, *micromanipulation* 417
—, mittägliches Schließen, *mid-day closure* 420, 421, 438ff.
—, Natriumazid, *sodium azide* 449
—, Neutralrot, *neutral red* 422, 423

Spaltöffnungsbewegung, organische Säuren, *stomatal movement, organic acids* 440, 451
—, p_H-Wert, p_H *value* 421, 422, 423, 424, 425, 451
—, Pelargonium, isolierte Spaltöffnungen, *isolated stomata* 426
—, Plasmodesmen, *plasmodesmata* 421
—, Porometer 429, 433, 434, 435, 436, 442, 444, 451ff., 452, 456, 457
—, Prunus 451
—, Pufferlösungen, *buffer solutions* 421, 424
—, Quanten, *quanta* 455
—, reduzierende Zucker, *reducing sugars* 421
—, Reize, Art der, *stimuli, nature of the* 418
—, Sambucus 443
—, Sanchezia 436
—, Sauerstoff und Kohlendioxyd, *oxygen and carbon dioxide* 440
—, sichtbares Spektrum, *visible spectrum* 418
—, Süßkartoffel, *sweet potato* 440, 449
—, Schließzelle, Chlorophyllgehalt, *guard cell, chlorophyll content* 447
—, Stärke, Bestimmungsmethode, *starch, scoring method* 429
—, —, Farbreagenz, *reagent for staining* 428ff.
—, —, Kurzfristigkeit der Veränderungen, *rapidity of changes* 424
—, —, quantitative Bestimmung, *quantitative measurement* 428
—, stationärer Zustand, *steady state* 435
—, statistische Signifikanz, *statistical significance* 436, 441
—, Temperaturkoeffizient, *temperature coefficient* 439
—, Trianea 455
—, trockene Luft, *dry air* 442, 443
—, Tulipa 447, 457
—, Übertragung der Lichtwirkung, *transmission of the effect of light* 445
—, Versuchsplanung, *experimental design* 441
—, Wind 437, 468
—, Wundschaden, *wound injury* 469, 470
—, Xanthophyll 456
Spaltöffnungsschließzellen, Pulsation der, *guard cells, pulsation of* 17
Spaltöffnungszellen, Organisation als hydrophotischer Regulator, *stomata cells, organisation of, as hydrophotic regulator* 467
Sparmannia, Erregungsübertragung, *transmission of excitation* 241
—, Filament, *filaments* 172, 191, 241
—, Reizschwelle, *threshold of stimulation* 209
„spezifische Energie", "*specific energy*" 14
Spiralwachstum, *spiral growth* 559
Spirillen, Bewegungsapparat, *Spirilla, locomotory apparatus* 372, 383
Spirilloxanthin 375
Spirillum, Galvanotaxis 165
Sporophor, gleitendes Wachstum, *sporophore, sliding growth* 544
Sporophyt, phototropische Reaktion, *phototropic response* 533, 535, 541
Sproßorgane, tagesperiodische Bewegung, *aerial plant parts, diurnal movement* 585
Stachelentwicklung, mechanische Reizung, *spines, development of, mechanical stimulation* 60
Stacheln, vermehrte Zellenzahl in, durch mechanische und Lichtreize, *spines, increased number of cells in, by mechanical and light stimuli* 60
Stärke, Spaltöffnungsbewegung, *starch, stomatal movement* 418
—, CO_2-Wirkungen, Spaltöffnungsbewegung, *CO_2-effects, stomatal movement* 429
—, Lichtwirkung, Spaltöffnungsbewegung, *effects of light, stomatal movement* 427ff.
—, Unterschiede innerhalb der Blätter, Spaltöffnungsbewegung, *leaf to leaf variation, stomatal movement* 427, 441, 444
— $\rightleftharpoons$ Zucker-Hypothese, Spaltöffnungsbewegung, $\rightleftharpoons$ *sugar hypothesis, stomatal movement* 418ff., 421, 423ff., 434f.
—, stärkefreie Spaltöffnungen, Spaltöffnungsbewegung, *starch-free stomata, stomatal movement* 432
Stärkegehalt, Tagesrhythmik, Spaltöffnungsbewegung, *starch contents, diurnal rhythm, stomatal movement* 419, 420, 427
Stahlsche Methode, *Stahl's method* 307
Starklichtlage der Chloroplasten, *high light intensity position of chloroplasts* 278ff.
Statolithenstärke, *statoliths, starch grains as* 15
Staubfäden von Berberis, *filaments of* 170, 190, 247
— —, Refraktärstadium, *refractory period* 47
—, Bewegungen, *movements* 116
—, Compositen, *Compositae* 191, 241
— von Cynareen, Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit, *of Cynareae, seismonic sensitivity* 255
—, reizbare, Erregungsleitung, *sensitive, transmission of excitation* 241
—, Reizbarkeit, *irritability* 184, 186, 190, 241, 247
—, seismonastische Reizbewegung, *seismonastic movement* 184, 186, 190, 241
— von Sparmannia, elektrische Veränderungen, *of Sparmannia, electrical changes* 48
Steuermechanismus der Phototaxis, *controlling mechanism in phototaxis* 328, 360, 366
Stigma 322ff., 330, 333f., 338
—, Linsenfunktion des hyalinen Teiles, *function of the hyalin part as lens* 323, 324
Stimulatoren, *stimulators* 169, 176, 209
— und Perzeptionsorgane, *and perception organs* 210
Stimmung, Abhängigkeit vom Licht, *tonus, dependency on light* 344ff.
—, galvanotaktische, *galvanotactic* 345
—, Phototaxis 320
Stimmungsänderung, Phototaxis, *reversal of tonus, phototaxis* 320
Stimmungswechsel, Phototaxis, *change of tonus, phototaxis* 320, 431, 342
Stoffwechselrhythmen, induzierte, *metabolism, induced rhythms* 635

Stomata, siehe Spaltöffnungen
Stoßreiz, *seismonic stimulus* 255
Striatella, Chloroplastenbewegung, *movement of chloroplasts* 301
Strömungsintensität, Photodinese, *streaming, intensity of, photodinesis* 388, 393
Strömungsstillstand und Aktionspotential, *streaming of protoplasm, stoppage of the, action potential* 34, 35
— des Plasmas, *of protoplasm* 33
—, zeitliche Dauer, *duration* 34
Suszeption, Definition, *susception, definition* 6

Tagesautonome Bewegung, *diurnal autonomic movement* 625
Tagesautonomie bei Bewegungen, *autonomic diurnal component in movements* 580, 581
Tageslänge, Spaltöffnungsbewegung, *day length, stomatal movement* 452
tagesperiodische Bewegungen, *diurnal movements* 579ff.
— —, Beziehung zur Schwerkraft, *relation to gravity* 589ff.
— —, Blattspreite, Gelenk, Lichtreizaufnahme, *lamina, pulvinus, perception of stimulus* 646
— —, elektrische Leitfähigkeit der Luft, *electrical conductivity of the atmosphere* 652
— —, Grenzen der Regulierbarkeit, *limits of the regulation* 625ff., 641ff.
— —, Ionisationsgrad der Luft, *ionisation degree of the atmosphere* 651, 652
— —, Mechanik, *mechanism* 600ff.
— —, Methodisches, *methods of recording* 587ff.
— —, Periodenlänge, *length of the periods* 639ff.
— —, radioaktive Substanzen, *radioactive substances* 652
— —, regulierende Faktoren, *regulating factors* 624ff., 641, 646, 648, 651
— —, Regulierung durch elektrische Faktoren, *regulation by electrical factors* 651
— —, Regulierung durch Faktor X, *regulation by factor X* 647, 651, 652
— —, Regulierung durch Licht-Dunkelwechsel, *regulation by light dark alternations* 641ff.
— —, Gesetze, *laws* 642ff.
— —, Regulierung durch Übertragung von Licht zu Dunkel oder umgekehrt, *regulation by transmission from light to darkness or vice versa* 646f.
— —, Regulierung durch unbekannte Faktoren, *regulation by unknown factors* 651ff.
— —, Regulierung durch Wechsel hoher und niedriger Temperaturen, *regulation by alternation of high and low temperatures* 648ff.
— —, Temperatur, *temperature* 592ff.
— — verschiedener Pflanzenorgane, *of various plant organs* 584ff.
— — ohne vorhergehenden Licht-Dunkelwechsel, *without preceeding light-dark alternation* 636ff.
— —, Vorkommen, *occurence* 581
tagesperiodische Bewegungen, wechselnde Luftfeuchtigkeit, *diurnal movements, fluctuations of humidity of the atmosphere* 651
— —, wirksame Spektralbereiche, *effective region of the spectrum* 646ff.
tagesperiodische Schwankungen der seismonastischen Reaktionsfähigkeit, *diurnal fluctuations of the seismonastic reactivity* 231
tagesperiodische Wachstumsbewegungen, Mechanismus, *diurnal growth movements, mechanismem* 613
tagesperiodisches Bewegungsbestreben, *diurnal movement, power of* 600f.
tagesperiodisches Wachstum von Blättern, *diurnal growth of leaves* 614
Tagesrhythmik, Spaltöffnungsreaktion, *diurnal rhythms, stomatal movement* 427, 441, 451ff., 587
Tagesschlaf, photonastische Krümmung, *day sleep, photonastic curvature* 479
Talbotsches Gesetz, *Talbot's law* 393
— —, Formulierung, *formulation* 21
Tango-Rezeptoren bei Pflanzen, *tango-receptors in plants* 14
Tastreizbarkeit des Droseratentakel, *contact irritability of the Drosera tentacle* 251, 270
Taxie, Definition, *taxis, definition* 3
Teilreize, Summierung, *partial stimulus, summation* 213
Temperatur, Regulierung tagesperiodischer Bewegungen durch Wechsel hoher und niedriger, *temperature, regulation of diurnal movements by alternation of low and high* 648ff.
— als Bedingung für tagesperiodische Bewegungstätigkeit, *as a condition for diurnal movement* 592ff.
—, Einfluß auf die Chloroplastenbewegung, *influence on the movements of chloroplasts* 289
—, Einfluß auf die Schließzellenbewegung, *influence on the movement of guard cells* 433, 438, 468
Temperaturschwankungen, Wirkung auf tagesperiodische Bewegungen, *temperature fluctuations, effect on diurnal movements* 649
Temperaturerhöhung, Spaltöffnungsbewegung, *temperature effect, stomatal movement* 433, 438, 468
Temperaturzunahme bei der Erregung, *temperature increase during excitation* 40
Tetanus und Narkose bei seismonastischen Reaktionen, *and narcosis in seismonastic reactions* 234
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 227
thermische Reize, Aufnahmevorgänge und Adaptationsvorgänge, *thermal stimuli, perception of, and adaptation process* 216
— — und seismonastische Reaktion, *and seismonastic reaction* 215ff.
Thermonastie, *thermonasty* 6
—, Schließzellenbewegung, *movement of the guard cells* 468

thermonastische Öffnungs- und Schließbewegung von Blütenblättern, *thermonastic opening and closing movements of petals* 628f.
— Reaktion, *reaction* 649
Thermoreaktion bei Ranken, *thermoreaction of tendrils* 260
Thermotaxis 6
— der Chloroplasten, *of chloroplasts* 306
Thermotropismus, *thermotropism* 6
Thermowachstumsreaktion, *thermal-growth reaction* 548
thigmisch gereizte Rankenteile, Gewebebildung, *thigmic irritated parts of tendrils, formation of tissue* 269
thigmische Reize, Summation, *thigmic stimuli, summation* 266
Thigmonastie, *thigmonasty* 5, 254ff.
thigmonastische Reaktionen, *thigmonastic reactions* 254ff.
Thigmoreaktion, Alles-oder-Nichts-Gesetz, *thigmo reaction, all or none law* 185
— von Keimlingen, *of seedlings* 271
Thigmo-Reizplasmolyse, *plasmolysis, stimulative, after thigmic stimulus* 210
Thigmotaxis 5
thigmotrope Krümmungen, *thigmotropic curvature* 117
— —, Bewegungsmechanismus, *mechanism of the movement* 261ff.
— —, Gegenreaktion, *counter reaction* 258, 261
thigmotropische Reaktionen, *thigmotropic reactions* 254ff.
— Reaktionsfähigkeit, Ranken, *reactivity, tendrils* 257
— und thigmonastische Organe, physiologische Anatomie, *and thigmonastic organs, physiologic anatomy* 243ff.
Thigmotropismus, Beziehung zum Traumatotropismus, *thigmotropism, relation to traumatotropism* 275
— s. a. Haptotropismus, *see also haptotropism* 5, 254ff.
— bei Wurzeln, *of roots* 274
Tonoplast, seismische Reizbarkeit, *sensitivity to seismonic stimuli* 211
—, Zerreißen des, und seismische Reizaufnahme, *rupture of the, and perception of seismonic stimuli* 212
Topo-Phototaxis, Reaktionsmechanismus, *topo-phototaxis, mechanism of reaction* 359
Topotaxis 318f., 328ff., 334, 337ff., 358ff., 361f., 372
Torsionen des Stiels, *petiole torsions* 477, 480
Tradescantia, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 417, 420, 423, 431, 432, 434, 456
Transpiration, Einfluß auf die Schließzellenbewegung, *transpiration, influence on the movement of the stomata* 468
—, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 468
Transport von Erregungssubstanz, *translocation of excitatory substance* 51
Traumatin, Bedeutung für Traumatotaxis, *traumatin, importance in traumatotaxis* 126
Traumatochorismus, *traumatochorism* 5, 127ff.
Traumatodinese, *traumatodinesis* 5, 127ff.
Traumatonastie, *traumatonasty* 5, 119, 122ff.
—, Schließzellenbewegung, *movement of guard cells* 469, 470
Traumatotaxis 5, 123ff,, 128
— des Chloroplasten, *of the chloroplast* 126, 306
— beim Zellkern, *of the nucleus* 123
Traumatotropismus, *traumatotropism* 5, 119f., 128
—, Beziehung zum Thigmotropismus, *relation to thigmotropism* 275
Trichlorphenoxyessigsäure, *trichloro-phenoxyacetic acid* 572
Trophocystenbildung, Aktionsspektrum, *trophocyst, formation of, action spectrum* 570
Tropismen, Definition, *tropism, Definition* 4
—, Theorie von Cholodny-Went, *theory of Cholodny-Went* 522
Tryptophan 572
—, Umwandlung in Indolyacetaldehyd, *conversion to indoleacet aldehyde* 516
Turgorabnahme, seismonastische Reaktionen, *turgor decrease, seismonastic reactions* 196
Turgoränderungen im Blattgelenk, *turgor changes in the pulvinus* 186, 602
—, nicht-osmotische Komponenten, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen, *non-osmotic components, relation to diurnal movements* 610f.
— und seismonastische Reaktionen, *and seismonastic reactions* 193ff.
— und tagesperiodische Bewegungen, *and diurnal movements* 600, 602ff., 613
Turgorbewegung, Phototropismus, *turgor movement, phototropism* 477
— von Schließzellen, *of guard cells* 207
— und Wasserbindungsvermögen, *and capacity of water binding* 114
— und Wasserpermeabilität, *and water permeability* 112ff.
Turgordruckhypothese, Spaltöffnungsbewegung, *turgor hypothesis, stomatal movement* 415f., 418f.
Turgorschwankungen, antagonistische, tagesperiodische Bewegungen, *turgor fluctuations, antagonistic, diurnal movements* 604, 605
—, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung, *influence on the distribution of chloroplasts* 291
Turgorzunahme und Wachstumssteigerung, *turgor, increase of, and growth rate* 197

Übergangsreiz, *transitory stimulus* 328, 392, 394
Uhrfederranken, *watch-spring tendril* 268
Ultraviolett, Einfluß auf die keimende Fucuszygote, *ultra-violet light, influence on the germinating Fucus-zygote* 536, 537, 538

Ultraviolett, Krümmung von Avenakeimlingen zum, *ultra-violet light, curvature towards, of Avena seedlings* 496, 506, 510
—, Phototropismus, *phototropism* 557
Umkehrschwelle, *reversal threshold* 355
Umschlagspunkt bei der Phototaxis, *transition point in phototaxis* 319, 320, 328, 339, 341ff., 346
Umstimmung bei der Phototaxis, *reversal of tonus in phototaxis* 320, 341ff.
Unterschiedsempfindlichkeit, *discrimination sensitivity* 335, 340f.
Unterschiedsschwelle, Phototaxis, *difference threshold in phototaxis* 352f., 376
Urethan, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *influence on diurnal movements* 598
—, Lichtsättigungsintensität bei Phototaxis, *saturating light intensity in phototaxis* 376
Uridindiphospho-N-acetylglucosamin, Chitinsynthese, *chitin synthesis* 573
Utricularia, Aktionspotential, *action potential* 30

Vacuole, kolloidale Veränderungen bei seismonastischen Reaktionen, *vacuole, colloidal changes in seismonastic reactions* 207
Vacuolen-Kolloidsystem und Reizplasmolyse, *vacuolar colloid-system and stimulative plasmolysis* 211
Vacuole, Kontraktion bei seismonastischen Reaktionen, *contraction in seismonastic reactions* 206
—, strukturelle Veränderungen, *structural changes* 198ff., 206
—Wasserbindungsvermögen, Rolle der Gerbstoffe, *water binding capacity, role of tannins* 207
Vacuolenkontraktion, Wundreiz, *vacuole, contraction of the, stimulus of wounding* 130
Variationsbewegung, Definition, *variation movement definition* 3
—, Kontraktion, *contraction* 115ff.
—, Krümmungsbewegung, *curvature movement* 111
—, Phototropismus, *phototropism* 477
—, seismisch reizbare Pflanzen, *seismonic sensitive plants* 185
Variationsbewegungsmechanismen, Übergänge zwischen, und Nutationsbewegungsmechanismen, *variation movement, mechanism* of, *transition from, to the mechanism of nutation movement* 198
Verbena, Spaltöffnungsreaktion, *stomatal movement* 419, 432, 434, 435
Verletzungsstrom, Semipermeabilitätsverlust *current after injury, loss of semipermeability* 129
Versuch und Irrtum bei Phobotaxis, *trial and error in phototaxis* 330
Verwundung, Atmungssteigerung, *wounding, effect of, increase of the respiration rate* 125, 131
Verwundungsreiz bei Ranken, *traumatic stimulus in tendrils* 261
Vicia, Spaltöffnungsreaktion, *stomatal movement* 424, 447, 452
Viscosität, Einfluß auf die Chloroplastenbewegung, *viscosity, influence on the movement of the chloroplasts* 293
— des Plasmas, lichtinduzierte Änderungen, *of the plasm, light-induced changes* 518ff.
Viscositätsänderungen bei der Erregung, *viscosity, change of, during excitation* 38
Volumenschwankungen bei tagesperiodischen Bewegungen, *fluctuations in volume in diurnal movements* 605f.

Wachstumsänderungen und seismonastische Reaktionen, *growth, changes in, and seismonastic reactions* 193ff.
— und tagesperiodische Bewegungen, *and diurnal movements* 600, 613ff.
Wachstumsbewegung, Krümmungsbewegung, *growth movement, curvature movement* 111
— durch ungleiche Wuchsstoffverteilung, *by unequal distribution of growth substance* 117, 473ff.
Wachstumsgeschwindigkeit und Berührungsreiz, *growth, speed of, and contact stimulus* 275
Wachstumshemmende Substanzen, Wundwirkung, *growth retarding substances, wounding effect* 130
Wachstumshemmung, wundbedingt, *growth retardation due to woundation* 121
Wachstumssteigerung und Turgorzunahme, *growth rate, increase of, and turgor* 197
Wärmebildung bei der Erregung, *production of heat during excitation* 39
Wasserabgabe, aktive, Spaltöffnungsbewegung, *water excretion, active, stomatal movement* 439ff.
Wasseraufnahme, aktive, Spaltöffnungsbewegung, *water uptake, active, stomatal movement* 440
—, Einfluß auf die Schließzellenbewegung, *influence on the movement of guard cells* 467
Wasserbindung, elektrische, Erregung, *water binding, electrical, excitation* 98
Wasserbindungskraft, Abnahme der, und Aktionsstrom, *water binding power, decrease of, and action current* 208
— des Zellinhalts, Abnahme der, bei seismonastischen Reaktionen, *of the cell contents, decrease of the, in seismonastic reactions* 199, 200, 208
—, Zellsaftkolloide, *vacuolar colloids* 204, 206
Wasserpermeabilitätserhöhung bei seismonastischen Reaktionen, *water permeability, increase of in seismonastic reaction* 201
Wasserstoffionenkonzentration, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen, *hydrogen ion concentration, influenec on diurnal movements* 598
— bei der Erregung, *during excitation* 39
Webersches Gesetz, *Webers's law* 14, 501
— —, Formulierung, *formulation* 19ff.
— —, Phototaxis 334, 341, 352, 375f.

Webersches Gesetz, Thigmoreaktion, *Webers's law, thigmo reactions* 273. 274
Weber-Fechnersches Gesetz, Phototropismus, *Weber-Fechner's law, phototropism* 501
Wechselgeotropismus, *"wechsel"-geotropism* 590
Weizen, Spaltöffnungsbewegung, *wheat, stomatal movement* 435, 436, 440, 442, 448, 452, 453
Wellenlänge und Lichtintensität, Spaltöffnungsbewegung, *wavelength and light intensity, stomatal movement* 455ff.
Welken, Spaltöffnungsbewegung, *wilting, stomatal movement* 418, 419
Wendepunkt bei Ranken, *inter-twining point in tendrils* 268
Widerstandsabnahme während der Aktionsspannung, *resistance decrease during the action current* 32
— beim Erregungsvorgang, *resistance decrease during the excitation process* 24
Widerstandsänderung bei der Erregung, *resistance, change of, during excitation* 31ff.
Widerstandsherabsetzung und Aktionsstrom, *restistance, decrease of, and action current* 200
Williams Hypothese, Spannungsänderung, *Williams' hypothesis, stomatal movement* 439ff.
Wind, Einfluß auf die Schließzellenbewegung, *influence on the movement of guard cells* 468
Winden, mechanische Erklärung, *twining of stems, mechanical explanation* 10, 11
Windepflanzen, Kontaktreizbarkeit, *twiner, contact irritability* 274
Wuchsstoff, *growth substance* 50f., 52
—, Erregungssubstanz als Antagonist, *action substance as antagonist* 55
—, Phototropismus, *phototropism* 521
Wuchsstoffabgabe der Blattspreite, tagesperiodische Schwankungen, *diurnal fluctuations of the output of, of the lamina* 621, 622
Wuchsstoffgehalt, tagesperiodische Schwankungen in den Blättern, *in leaves* 620, 622
Wuchsstoffverteilung, ungleiche Wachstumsverteilung, *unequal distribution of, growth movements* 117
Wuchsstoffzufuhr, tagesperiodische Schwankungen, *diurnal fluctuaction in the supply with* 620f.
wundbedingte Abstoßung von Organen, *wounding, shedding of organs due to* 127
Wundhormon, *wound hormone* 132
Wundperidermbildung, *wound periderm formation* 132
Wundreaktion des Zellkerns, *wound response of the nucleus* 124
Wundreiz, Änderung der Plasmastruktur, *stimulus of wounding, change of the protoplasmic structure* 130
—, Atmungssteigerung, *increase of the respiration rate* 125, 131
—, Auslösung der Plasmaströmung, *initiation of protoplasmic streaming* 126
Wundreiz, Drosera, *stimulus of wounding* 105
— und periodische Reaktion, *and periodic reactions* 228
—, Pinguicula 105
— Vacuolenkontraktion, *contraction of the vacuole* 130
—, Wirkung von, *effect* 119ff.
—, Wirkung auf die Zelle, *effect on the cell* 128
Wundschaden, Schließzellenbewegung, *wound injury, movement of guard cell* 469, 470
Wundwirkung, Öffnungsreaktion der Stomata, *wounding, effect of, opening of stomata* 123
—, Wachstumshemmende Substanzen, *growth retarding substances* 130
Wurzel, Reaktion beim Elektrotropismus, *root response in electrotropism* 160
—, Thigmotropismus, *root, thigmotropism* 274
Wurzelhaare und Berührungsreize, *root hairs and contact stimuli* 254

Zebrina, Spaltöffnungsbewegung, *stomatal movement* 447
Zellinhaltsbestandteile, Ausscheidung von, bei seismonastischen Reaktionen, *cell contents, constituents of, excretion of in seismonastic reactions* 199
Zellkern, Chemotaxis, *nucleus chemotaxis* 124
—, Wundreaktion, *wounding response* 124
Zellsaftkolloide, Adsorptionsfähigkeit, *vacuolar colloids, adsorption capability* 200, 204
— im Gelenk, Quellbarkeit, Beziehung zu tagesperiodische Bewegungen, *in the pulvinus, capability of swelling, relation to diurnal movements* 611
Zellsaftkolloide, Wasserbindungskraft, *vacuolar colloids, water binding power* 204, 206
Zellschädigung, Vergleich mit Chloroplastenverlagerung, *cell injury, comparison with the displacement of chloroplasts* 311
Zellteilungsauslösung, *cell division, induction of* 54
Zellwandplastizität, Belichtung, *wall plasticity, illumination* 520
Zerfallsvorgänge, Temperaturabhängigkeit, *decomposition process, temperature dependency* 220
— bei der Erregung, *during excitation* 219
— — — und Atmungsgifte, *and respiration inhibitors* 220
— und Restitutionsvorgang, *and decomposition process* 220
Zerfalls- und Restitutionsvorgang, Koppelung zwischen, *decomposition and restitution process, coupling of* 225
— bei seismonastischen Reaktionen, *in seismonastic reactions* 208
Ziehharmonikastruktur des Bewegungsgewebes, *accordion structure of the motile tissue* 478
Zweikomponententheorie des Erregungsvorganges, *two-component theory of the irritability process* 47

Subject Index.

(English-German.)

Where English and German spelling of a word is identical, the *italiced* (German) entry is omitted.
Ä, Ö, Ü are taken as Ae, Oe, Ue.

Absorption spectrum, phototropism, *Absorptionsspektrum, Phototropismus* 566
accommodation, phototaxis, *Akkommodation, Phototaxis* 377
accordion structure of the motile tissue, *Ziehharmonikastruktur des Bewegungsgewebes* 478
acetate and propionate, saturating light intensities in phototaxis, *Acetat und Propionat, Lichtsättigungsintensität bei* 377
acidity, diurnal fluctuations of, during diurnal movements, *Acidität, tagesperiodische Schwankungen der, bei tagesperiodischen Bewegungen* 616, 617, 618, 619
action current, *Aktionsstrom* 2, 17, 185, 212, 218, 222, 275
— — and decrease of the resistance, *und Widerstandsherabsetzung* 200
— — and increase of permeability, *und Permeabilitätserhöhung* 200
— — in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 218ff., 222
— — in tendrils, *bei Ranken* 265
— potential, *Aktionspotential* 25ff., 30
— — and conduction of stimulus, *und Erregungsleitung* 62, 65
— —, Drosera 105
— —, double peaked, Characea, *zweigipfliges, Characeen* 29
— —, electrical stimulation, *elektrische Reizung* 135
— —, Mimosa 113
— —, nature of, *Wesen* 95
— —, rhythmic, *rhythmisches* 65
— — during the spontaneous transition to sleep position, *beim spontanen Übergang in Schlafstellung* 76
— —, stamen of Berberis, *Staubgefäße von Berberis* 47
— — and stoppage of protoplasmic streaming, *und Strömungsstillstand* 34, 35
— — in tendrils, *bei Ranken* 92
— spectrum of the movement of chloroplasts, *Aktionsspektrum der Chloroplastenbewegung* 287, 288, 300, 315
— — of photodinesis, *der Photodinese* 389f., 391
— — of photokinesis, *der Photokinese* 349
— — of phototaxis, *der Phototaxis* 325ff., 332ff., 339, 353, 359, 362, 374ff.
action spectrum, phototropism, *Aktionsspektrum, Phototropismus* 497, 508, 510, 566
— — for spore germination, *der Sporenkeimung* 540
— voltage during the excitation process (see also action current), *Aktionsspannung beim Erregungsvorgang (s. a. Aktionsstrom)* 24
adaptation, influence on the distribution of chloroplasts, *Einfluß auf die Chloroplastenverteilung* 297
processes and perception of thermal stimulation, *Adaptionsvorgänge und Aufnahme thermischer Reizung* 216
— in phototaxis, *bei der Phototaxis* 345f., 350
adenosine triphosphate, locomotor system, Bewegungssystem 382, 383
aerial plant parts, diurnal movements, *Sproßorgane, tagesperiodische Bewegung* 585
aerotaxis 363, 373, 379f.
after-effect of illumination on the distribution of chloroplasts, *Nachwirkung der Belichtung auf die Chloroplastenverteilung* 282, 300, 314
aging, influence on distribution of chloroplasts, *Alterung, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung* 297
albino seedlings, phototropism, *Albinokeimlinge, Phototropismus* 507
Aldrovanda, all or none law, *Alles-oder-Nichts-Gesetz* 190
— capturing movement, *Fangbewegung* 105
—, leaf, *Klappenfalle* 175
— threshold of stimulation, *Reizschwelle* 209
—, turgor increase in seismonastic reactions, *Turgorzunahme bei seismonastischen Reaktionen* 198
all or none law, *Alles-oder-Nichts-Gesetz* 20, 24, 36, 43, 49, 113, 185, 190, 275, 377
— — — —, Nitella 28
— — — —, seismonic reaction, *Seismoreaktion* 185, 186, 188
— — — — in thigmo reaction, *bei Thigmoreaktionen* 185, 275
— — — reactions, *Reaktionen* 6, 7, 17, 19
Amaryllis, type of, stomata, *Amaryllis-typus, Spaltöffnungen* 400ff.

amplification of the stimulus, *Reizverstärkung* 511ff.
antistrophe 279
apostrophe 280
arginine, antagonist to canavanine, *Arginin als Antagonist zu Canavanin* 157
Ascomycetes, phototropism, *Phototropismus* 543
attaching disc, contact stimulus, *Haftscheiben, Berührungsreiz* 254
attaching hook, *Kletterhaken* 268
Avena coleoptile 148, 149, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 158, 159, 160, 496, 497, 500, 504, 507, 510
— coleoptiles, elongation and auxin, *coleoptilen, Längenwachstum und Auxin* 152
Avena test 159, 160
Averrhoa, electronasty, *Elektronastie* 148
autonomic diurnal component in movements, *Tagesautonomie bei Bewegungen* 580, 581
autonomic movement with short periods, *autonome, kurzperiodische Bewegungen* 589
autonyctitropic plants, *autonyktitropische Pflanzen* 589
auxin 152, 154, 156, 492, 504, 514, 533, 543, 571, 573, 574
—, see also growth substance, *s. auch Wuchsstoffe*
— in bryophytes 534
— content, x-irradiation, *Auxingehalt, Röntgenbestrahlung* 515
— destruction, phototropic reactions, *Auxinabbau, phototropische Reaktionen* 512
—, electrophoretic migration, *elektrophoretische Wanderung* 513 ff.
—, elongation in Avena coleoptiles, *Längenwachstum bei Avena coleoptilen* 152
— inactivating enzyme in ferns, *auxininaktivierendes Ferment bei Farnen* 535
— inactivation, *Auxininaktivierung* 475
— and isolated coleoptiles, *und isolierte Koleoptilen* 152
— production 495
— and protoplasmic streaming, *und Plasmaströmung* 154
—, role in regulating the growth of cryptogams, *Bedeutung als Wachstumsregulator bei Cryptogamen* 532—536
— synthesis and light, *Synthese und Licht* 517
— —, light alteration, *lichtbedingte Änderung* 514ff.
— transport, effect of sodium glycocholate on, *Auxintransport, Wirkung von Natriumglykocholat auf* 154
axillary buds, opening of, and mechanical stimulation, *Achselknospen, Austreiben der, und mechanische Reizung* 58

Bacteriae, galvanotaxis, *Bakterien* 165
bacteriochlorophyll 372, 374, 380
Basidiomycetes, phototropism, *Phototropismus* 544
Beer's law, *Beersches Gesetz* 502
bending strength, *Biegungsfestigkeit* 114
— — of pulvini in seismonastic reactions, *von Gelenken bei seismonastischen Reaktionen* 196
Berberis, filaments, *Berberisstaubfäden* 170, 190, 247
—, oxygen deficiency and prolongation of the refractory period, *Sauerstoffmangel und Verlängerung des Refraktärstadiums* 224
—, relative refractory period and threshold, *relatives Refraktärstadium und Reizschwelle* 222
—, seismonic reactions in microscopical slices, *seismische Reaktionen an mikroskopischen Schnitten* 205
bicarbonate, aerotaxis 380
bioelectrical field and electrical stimulation, *bioelektrisches Feld und elektrische Reizung* 155
— potential, migration of auxin, *Auxinwanderung* 513ff.
Biophytum, action current, *Aktionsstrom* 218
—, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 87
—, electronasty, *Elektronastie* 148
—, seismonic reactions, *Seismoreaktionen* 189
blue-green algae, phototaxis, *Blaualgen* 372, 375, 385
blue light, catalase activity, *Blaulicht, Kataleaseaktivität* 517
Brassica root, negative curvature, *Brassicawurzel, negative Krümmung* 160
Brownian movement, *Brownsche Molekularbewegung* 38
Buder's half-side illumination technique, *Halbseitenbeleuchtungsmethode* 547, 562
Bunsen-Roscoe reciprocity law, *Reziproken-Gesetz* 494
butyrate, aerotaxis 380

Cactaceae, filaments, *Staubfäden* 171
Calcium ions, influence on diurnal movements, *Calciumionen, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 600
— oxalate crystals, role in contact irritability, *Calciumoxalatkristalle, Rolle bei der Berührungsreizbarkeit* 250
— — —, sensitive pit, *Fühltüpfel* 249
calyptra, growth of seta, *Setawachstum* 534
cambium ring, formation of a closed, mechanical and light stimuli, *Ausbildung des geschlossenen, mechanische und Lichtreize* 60
canavanine, inhibition of elongation, *Canavanin, Hemmung des Längenwachstums* 157
carotene deficiency, phototropism, *Carotinmangel, Phototropismus* 507, 509
— — in Phycomyces sporangiophores, *bei Phycomycessporangienträger* 509
—, phototropism, *Carotin, Phototropismus* 533, 542, 545, 568f.
—, role in phototaxis, *Rolle bei der* 322, 325, 359, 374
—, screening effect, *Schattenwirkung* 565

carotenoid, phototropism, *Phototropismus* 497, 533
carotenoidless albino coleoptile, photoreceptor, *carotinoidlose Albinocoleoptile, Photoreceptor* 507
carotenoids, protection of IAA from photooxidation, *Verhinderung der IES-Photooxydation* 506
cell contents, constituents of, excretion of, in seismonastic reactions, *Zellinhaltsbestandteile, Ausscheidung von, bei seismonastischen Reaktionen* 199
cell division, induction of, *Zellteilungsauslösung* 54
— injury, comparison with the displacement of chloroplasts, *Zellschädigung, Vergleich mit der Chloroplastenverlagerung* 311
Centaurea, filaments of, conduction of stimuli, *Staubfäden, Reizleitung* 241
chemical agents, influence on diurnal movements, *chemische Agenzien, Einfluß auf tagesperiodische Bewegung* 597ff.
— influences on the distribution of chloroplasts, *Einflüsse auf die Chloroplastenverteilung* 292
— irritability of tendrils, *Reizbarkeit von Ranken* 261
— stimuli and seismonastic reactions, *Reize und seismonastische Reaktionen* 214ff.
Chemodinese 6
— and l-histidine, *und l-Histidin* 127
chemonasty, *Chemonastie* 6
—, movement of guard cells, *Schließzellenbewegung* 469
chemotactic movement of the nucleus, *chemotaktische Kernbewegung* 126
— sensitivity, *Empfindlichkeit* 347
Chemotaxis 5, 373, 380f.
— of bacteria, *Bakterienchemotaxis* 14
— of chloroplasts, *der Chloroplasten* 303ff.
— of the nucleus, *des Zellkerns* 124
—, spermatozoids, *Spermatozoide* 14
—, Weber's low holds, *Gültigkeit des Weberschen Gesetzes* 20
chemotropic curvatures, *chemotropische Krümmungen* 162
chemotropism, *Chemotropismus* 5
chitinase 573
chitin synthesis, *Chitinsynthese* 573
chloralhydrate, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
chloronema, phototropism, *Phototropismus* 534, 539, 540
chloroplasts, change of form, *Chloroplasten, Gestaltsänderung* 311ff.
—, contraction of, *Kontraktion* 37, 312ff.
—, dark induced movement, *Dunkelbewegung* 302ff.
—, dark position, *Dunkellage* 278ff.
—, displacement of, comparison with cell injury, *Chloroplastenverlagerung, Vergleich mit Zellschädigung* 311
—, —, influence of light and darkness, *Einfluß von Licht und Dunkel* 281ff.
chloroplasts, distribution of, after-effect of illumination, *Chloroplastenverteilung, Nachwirkung der Belichtung* 282, 300, 314
—, —, within the cell, relation to light distribution, *in der Zelle, Beziehung zur Lichtverteilung* 279f., 313
—, —, and changes in turgor, *und Turgorschwankungen* 291
—, —, chemical influences, *chemische Einflüsse auf die* 292
—, —, effect of intermitting light on, *Wirkung von intermittierendem Licht auf* 284, 285, 299
—, —, and energetics of the leaf, *und Energetik des Blattes* 308ff.
—, —, and hydrature, *und Hydratur* 291
—, —, influence of aging, *Einfluß der Alterung* 297
—, —, light optimum, *Lichtoptimum* 290, 298
—, —, and transparency, *und Lichtdurchlässigkeit* 281, 307ff.
—, etiolated, phototaxis, *etiolierte, Phototaxis* 295
—, face position, *Flächenstellung* 283, 300
—, fatigue of the dark induced movement, *Ermüdung der Dunkelbewegung* 299
—, high light intensity position, *Starklichtlage* 278ff.
—, low light intensity position, *Schwachlichtlage* 278ff.
—, movement of, *Chloroplastenbewegung* 278ff.
—, —, action spectrum, *Aktionsspektrum* 287, 288, 300
—, —, attractive stimulus of the neighbouring cell wall, *Fugenwandreiz* 282
—, —, effect of the red-far red system, *Wirkung des Hellrot-Dunkelrotsystems auf* 317
—, —, endogenous rhytm causing the, *endogene Rhythmik als Ursache der* 302
—, —, in guard cells, *in Schließzellen* 305
—, —, partial illumination, *partielle Beleuchtung* 283, 300, 301, 314
—, —, influence of narcosis on, *Einfluß der Narkose auf* 292f., 295
—, —, — of temperature on, *der Temperatur auf* 289
—, —, protective role, *Schutzfunktion* 309
—, —, relation to photosynthesis, *Beziehung zur Photosynthese* 294ff., 309ff., 314
—, —, — to protoplasmic streaming, *zur Plasmaströmung* 288, 293, 315
—, —, reversal of tonus, *Stimmungsänderung* 289
—, —, speed, *Geschwindigkeit* 283ff., 285, 289ff.
—, —, threshold value, *Schwellenwert* 284, 289, 297
—, profile position, *Profilstellung* 283
—, rotation of, *Chloroplastenrotation* 388
—, traumatotaxis 126
chorism, *Chorismus* 5
chromoplasts, movement of, *Chromoplasten, Bewegung* 294f., 519

chronaxie, *(s. auch Kennzeit)* 138, 142, 146, 378
ciliary basis, relation to the photoreceptor, *Geißelbasis, Beziehung zum Photorezeptor* 324ff., 330
CO_2, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 434—450, 438, 439, 441ff.
cocaine, phototaxis 478
colchicin, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
cold rigor, seismonasty, *Kältestarre, Seismonastie* 230
coleoptile, curvature at the base, *Krümmung an der Basis* 496, 497, 506
—, intact, electrical stimulation applied to, *intakte, elektrische Reizung an* 151
—, isolated, and auxin, *isolierte, und Auxin* 152
—, photoinactivation of diffusible auxin, *Photoinaktivierung von Diffusionsauxin* 504
—, physical continuity, *intakte* 500
—, tip curvature, *Krümmungen an der Spitze* 496, 497
colloids, amphotheric, stomatal movement, *Kolloide, amphoterische, Spaltöffnungsbewegung* 422
colloidal changes in cytoplasm and vacuole in seismonastic reactions, *kolloidale Veränderungen in Cytoplasma und Vacuole bei seismonastischen Reaktionen* 207
— —, microscopic visible, in seismonastic reactions, *mikroskopisch sichtbare, bei seismonastischen Reaktionen* 204ff.
compass plants, *Kompaßpflanzen* 488ff.
compositae, sensitive filaments, *reizbare Staubfäden* 191, 241
conducting system, special, in phototaxis, *Reizleitungssystem bei Phototaxis* 326
conduction of excitation, Biophytum, *Erregungsleitung, Biophytum* 87ff.
— —, Drosera 89ff.
— —, Mimosa invisa 86ff.
— —, — pudica 72ff.
— —, — spegazzinii 68ff., 240
— — in Neptunia, *bei Neptunia* 65ff.
— — in plants, *bei Pflanzen* 17
— — in seismonasty, *bei der Seismonastie* 239
— —, sensitive plants, *sensitive Pflanzen* 93
— —, temperature dependency, *Temperaturabhängigkeit* 74, 80
—, high speed in Mimosa, *hohe Geschwindigkeit bei Mimosa* 84, 85
—, rapid in Mimosa, *„rapid conduction" bei Mimosa* 84
— of stimulus, *Erregungsleitung* 61ff., 218
conidiophore, phototropism, *Conidienträger, Phototropismus* 545
contact irritability, characterisation, *Berührungsreizbarkeit, Charakterisierung* 256
— — of the Drosera tentacle, *Tastreizbarkeit des Droseratentakel* 251, 270
contact stimulus, definition, *Kontaktreiz, Definition* 255
— — and differentiation of tissues, *Berührungsreiz und Gewebedifferenzierung* 254
— —, sensitivity, *Berührungsempfindlichkeit* 254
— — and speed of growth, *und Wachstumsgeschwindigkeit* 275
continued movements in diurnal movements, *Nachwirkungsbewegungen bei tagesperiodischen Bewegungen* 603
— oscillations, endogenous diurnal rhythms, *Nachschwingungen, endogene Tagesrhythmik* 633ff.
— — in diurnal periodic movements, *bei tagesperiodischen Bewegungen* 593
— — with induced length of periods, *mit induzierten Periodenlängen* 636
contraction, variation movement, *Kontraktion, Variationsbewegung* 115ff.
controlling mechanism in phototaxis, *Steuermechanismus der Phototaxis* 328, 360, 366
coordination centre, *Koordinationszentrum* 356
copper nitrate and electrotropic curvature, *Kupfernitrat und elektrotropische Krümmungen* 162
corolla, seismonic reaction, *Kronblätter, Seismoreaktion* 186, 192
—, traumatochorism, *Blumenkrone, Traumatochorismus* 127
cotyledons, diurnal movements, *Kotyledonen, tagesperiodische Bewegungen* 584
counter-reaction in thigmotropic curvature, *Gegenreaktion bei thigmotropischer Krümmung* 258, 261
cryptogams, vascular, and phanerogams, phototropism, *Gefäßkryptogamen und Phanerogamen, Phototropismus* 535
curare, phototaxis 378, 384
current after injury, loss of semipermeability, *Verletzungsstrom, Semipermeabilitätsverlust* 129
—, direct, longitudinally applied, *Gleichstrom, in Richtung der Längsachse des Organs angelegt* 149, 150, 151, 153, 154
—, —, transversaly applied, *quer zur Längsachse des Organs angelegt* 154ff., 155, 156, 157, 158, 160, 161
curvature, electrically induced, auxin requirement, *Krümmungen, durch Elektrizität induzierte, Auxinbedarf* 157
— movement, possible mechanism, *Krümmungsbewegung, mögliche Mechanismen* 111ff.
—, negative 152
—, positive 152, 153, 160
— response, *Krümmung* 150
— thigmotropic, *thigmotropische* 117
cyanide, aerotaxis, *Cyan, Aerotaxis* 380
—, saturating light intensities in phototaxis, *Lichtsättigungsintensitäten bei Phototaxis* 376
Cyanophyceae, rotating filaments, *Drehfäden* 357

Cynareae, filaments, *Staubfäden* 170, 194, 247
—, seismonic sensitivity of filaments, *Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit der Staubfäden* 255
cysteine, chemotaxis 381
cytoplasm, colloidal changes in seismonastic reactions, *Cytoplasma, kolloidale Veränderungen bei seismonastischen Reaktionen* 207
—, structural changes, *strukturelle Veränderungen* 198ff.
cytochrome 372, 381

Dark-growth response and phototropism, *Dunkelwachstumsreaktion und Phototropismus* 552
— induced movement of chloroplasts, *Dunkelbewegung der Chloroplasten* 302ff.
— position of chloroplasts, *Dunkellage der Chloroplasten* 278ff.
— rigor in diurnal movements, *Dunkelstarre bei tagesperiodischen Bewegungen* 594
— — and seismonasty, *und Seismonastie* 231
day length, stomatal movement, *Tageslänge, Spaltöffnungsbewegung* 452
day sleep, photonastic curvature, *Tagesschlaf, photonastische Krümmungen* 479
decomposition and restitution process, coupling of, *Zerfalls- und Restitutionsvorgang, Koppelung zwischen* 225
— — during excitation, *bei der Erregung* 219
— — —, respiration inhibitors, *Atmungsgifte* 220
— — and restitution, *und Restitutionsvorgang* 220
— — in a seismonastic reaction, *bei seismonastischer Reaktion* 208
— —, temperature dependency, *Temperaturabhängigkeit* 220
Desmodium, electronasty, *Elektronastie* 148
— leaflet, spontaneously occuring periodic response, *-Blättchen, spontan auftretende periodische Reaktion* 229
dia-phototropism, prothallium, *Diaphototropismus, Prothallium* 533, 535
diastrophe 279
2,4-dichlorphenoxyacetic acid, *2,4-Dichlorphenoxyessigsäure* 534, 572
difference threshold in phototaxis, *Unterschiedsschwelle, Phototaxis* 352, 376
differential growth, *Differenzierung* 498
differentiation of tissues and contact stimuli, *Gewebedifferenzierung und Berührungsreize* 254
diffusion pressure deficit, change of, in the pulvinus during diurnal movements, *Saugkraft, Änderung der, in Gelenken bei tagesperiodischen Bewegungen* 608f.
dinesis 5
2.4-dinitrophenol, effect on respiration, *Wirkung auf die Atmung* 154
—, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
diphenylamine, carotene deficiency, *Karotinmangel* 566, 568
Dionaea, action current, *Aktionsstrom* 218
—, summation of stimuli, *Reizsummierung* 213
—, all or non law, *Alles-oder-Nichts-Gesetz* 190
—, capturing movement, *Fangbewegung* 104, 113
—, leaf, *Klappenfalle* 175
—, refractory period, *Refraktärstadium* 104
—, sensitive bristle, *Fühlborsten* 176, 177, 210
—, sensitive to seismonic and thigmic stimuli, *seismische und thigmische Reizbarkeit* 189
—, seismonic sensitivity, *Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit* 255
—, turgor increase in seismonastic reactions, *Turgorzunahme bei seismonastischen Reaktionen* 198
direct current, impulses of, polarisation, *Gleichstromstöße, Polarisation* 146
discrimation sensitivity, *Unterschiedsempfindlichkeit* 335, 340f.
diurnal autonomic movements, *tagesautonome Bewegungen* 625
diurnal fluctuations of the seismonastic reactivity, *tagesperiodische Schwankungen der seismonastischen Reaktionsfähigkeit* 231
diurnal growth of leaves, *tagesperiodisches Wachstum von Blättern* 614
— — movements, mechanism, *tagesperiodische Wachstumsbewegungen, Mechanismus* 613
— movements, *tagesperiodische Bewegungen* 579ff.
— —, effective regions of the spectrum, *wirksame Spektralbereiche* 646ff.
— —, electric conductivity of the atmosphere, *elektrische Leitfähigkeit der Luft* 652
— —, fluctuations of the humidity of the atmosphere, *wechselnde Luftfeuchtigkeit* 651
— —, ionisation, degree of the atmosphere, *Ionisationsgrad der Luft* 651, 652
— —, lamina, pulvinus, perception of light stimuli, *Blattspreite, Gelenk, Lichtreizaufnahme* 646
— —, length of the periods, *Periodenlänge* 639ff.
— — without preceding light-dark alternation, *ohne vorhergehenden Licht-Dunkelwechsel* 636ff.
— —, limits of the regulation, *Grenze der Regulierbarkeit* 625ff., 641ff.
— —, mechanism, *Mechanismus* 600ff.
— —, methods of recording, *Methodisches* 587ff.
— —, occurence, *Vorkommen* 581
— —, power of, *Bewegungsbestreben* 600f.
— —, radioactive substances, *radioaktive Substanzen* 652
— —, regulating factors, *regulierende Faktoren* 624ff., 641, 646, 648, 651
— —, regulation by alternation of high and low temperature, *Regulierung durch Wechsel hoher und niedriger Temperatur* 648ff.

diurnal movements, regulation by electrical factors, *tagesperiodische Bewegungen, Regulierung durch elektrische Faktoren* 651
— —, regulation by factor X, *Regulierung durch Faktor X* 647, 651, 652
— —, regulation by light-dark alternations, *Regulierung durch Licht-Dunkelwechsel* 641ff.
— —, regulation by light-dark alternations, laws, *Regulierung durch Licht-Dunkelwechsel, Gesetze* 642ff.
— —, regulation by transition from light to darkness or vica versa, *Regulierung durch Übergang von Licht zu Dunkelheit oder umgekehrt* 646f.
— —, regulation by unknown factors, *Regulierung durch unbekannte Faktoren* 651ff.
— —, relation to gravity, *Beziehung zur Schwerkraft* 589ff.
— —, temperature, *Temperatur* 592ff.
— — of various plant parts, *verschiedener Pflanzenorgane* 584ff.
diurnal rhythms, stomatal movement, *Tagesrhythmik, Spaltöffnungsbewegung* 427, 441, 451ff., 587
doctrine of specific nerve energy (J. Müller), *Gesetz der spezifischen Sinnesenergien (J. Müller)* 13
dorsiventrality, induced by gravity, *Dorsiventralität, geisch induzierte* 592
—, influence of light on, *Lichteinfluß auf* 535
dose-response curve, *Dosis-Effekt Kurve* 494, 497
Drosera, action potential, *Aktionspotential* 31, 105
—, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 89ff.
—, stimulus of wounding, *Wundreiz* 105
— tentacle, action current, *-Tentakel, Aktionsstrom* 271
— —, contact irritability, *Kontaktreizbarkeit, Tastreizbarkeit* 251, 255, 256, 270
— —, effective stimuli, *wirksamer Reize* 254, 255
— —, excitation processes, *Erregungsvorgänge* 271
— —, physiologic anatomy, *physiologische Anatomie* 251, 252
— —, thigmonastic reaction, *thigmonastische Reaktion* 254

Earth leaves, phototropic position, *Erdblätter, phototropische Einstellung* 485
electrical changes, filament of Sparmannia, *elektrische Veränderungen, Staubfäden von Sparmannia* 48
— — at the pulvinus, *am Gelenk* 49
— current, polar effect, *elektrischer Strom, polare Wirkung* 136
— excitation, theory, *elektrische Erregung, Theorie* 138
— field, transversely applied, *elektrisches Feld, transversal zur Längsachse des Organs angelegt* 154
electrical polarisation, electrical excitability, *elektrische Polarisation, elektrische Erregbarkeit* 145
— stimulation, action potentials, *Reizung, Aktionspotentiale* 137
— — applied to intact coleoptiles, *an intakten Koleoptilen* 151
— —, bioelectrical field, *bioelektrisches Feld* 155
— — of tendrils, *bei Ranken* 261, 263
— stimulus, effect of, *elektrischer Reiz, Wirkung* 135ff.
— —, — on the form of plasmolysis, *Reizstrom, Wirkung auf die Plasmolyseform* 37
— —, p_H-decrease, *elektrischer Reiz, p_H-Erniedrigung* 37
— — and seismonasty, *und Seismonastie* 213ff.
electronasty, see also galvanonasty, *Elektronastie, s. auch Galvanonastie* 6, 117, 148ff.
—, Averrhoa 148
—, Biophytum 148
—, Desmodium 148
—, Mimosa 148
—, Neptunia 148
—, polar stimulation, *polare Reizung* 149
electrotropism, see also galvanotropism, *Elektrotropismus, s. auch Galvanotropismus* 6, 148, 149ff. 159
electrotropic curvature, *elektrotropische Krümmung* 157, 160, 161, 162
Elfving's curvatures, *-Krümmungen* 160
elongation in Avena coleoptiles and auxin, *Längenwachstum von Avenakoleoptilen und Auxin* 152
— and excitatory substance, *Längenwachstum und Erregungssubstanz* 58
— and mechanical stimuli, *und mechanische Reize* 58, 59
— —, suppression of, by mechanical or strong stimuli of light, *Hemmung durch mechanische oder starke Lichtreize* 60
endogenous component, detection of the, in diurnal movements, *Komponente, Nachweis der, in tagesperiodische Bewegungen* 624ff.
— diurnal movements, continued oscillations, *endogene Tagesrhythmik, Nachschwingungen* 633
— — rhythm, *endogene Tagesrhythmik* 581, 583, 624, 625, 633
— —, cause for the movement of the chloroplasts, *Ursache der Chloroplastenbewegung* 302
— diurnal rhythm, and photoperiodism, *Tagesrhythmik und Photoperiodismus* 625, 644
energetics of the leaf and distribution of chloroplasts, *Energetik des Blattes und Chloroplastenverteilung* 308ff.
energy content of quanta, stomatal movement, *Quantenenergie, Spaltöffnungsbewegung* 456
eosin, phototaxis 380, 384
epinasty factor, *Epinastiefaktor* 477

epistrophe 280
Equisetum, movement of the chloroplasts in the germinating spore, *Chloroplastenbewegung in der keimenden Spore* 301
escharostrophe 279
ether, influence on diurnal movements, *Äther, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
ethionine, inhibition of elongation, *Äthionin, Hemmung des Längenwachstums* 157
eutopotaxis 366
evaporation, influence on the movement of guard cells, *Evaporation, Einfluß auf die Schließzellenbewegung* 468f.
excessory oscillation in diurnal movements, *Nebenschwingungen bei tagesperiodischen Bewegungen* 589
excitability, electrical, electrical polarisation, *Erregbarkeit, elektrische, elektrische Polarisation* 145
excitation (see also irritability), *Erregung* 8, 10
— conducting systems, Mimosa, *erregungsleitende Systeme, Mimosa* 72
excitation, conduction of, Dionaea, *Erregungsleitung, Dionaea* 89ff.
—, —, insectivorous plants, *Insektivoren* 86ff., 89ff., 93
—, —, Mimosa pudica 72ff.
—, — — spegazzinii 68ff., 240
—, — Pinguicula 91ff.
—, consumption of oxygen, *Erregung, Sauerstoffverbrauch* 39
— and electrical water binding, *und elektrische Wasserbindung* 98
—, heat production, *Wärmebildung* 39
—, hydrogen ion concentration, *Erregung, Wasserstoffionenkonzentration* 39
— process, *Erregungsvorgang* 2, 185, 208, 275
— — and autonomic movements of Desmodium, *und autonome Bewegungen* bei *Desmodium* 229
— —, differentiation of tissues, *Gewebedifferenzierung* 59
— — and effect of wounding, *und Wundreiz* 123
— —, general phenomena, *allgemeine Phänomene* 15ff.
— —, definition 24ff.
— —, possible role in diurnal movements, *mögliche Rolle bei tagesperiodischen Bewegungen* 623f.
— —, in restricted sense, *im engeren Sinn* 193, 217, 218, 256, 275
— —, nature of, *Wesen des* 94ff.
— —, role of, in life, *Rolle der, im Leben* 99ff.
— —, seismonastic reactions, *seismonastische Reaktionen* 208, 217ff.
— —, in tendrils, *bei Ranken* 266
— —, two-component theory, *Zweikomponententheorie* 47
—, reduction-oxidation potential, *Erregung, Reduktions-Oxydationspotential* 39
—, rhythmic, *rhythmische* 17
—, seismonastic reactions, *seismonastische Reaktionen* 208
excitation, transmission of, in sensitive filaments, *Erregungsübertragung in reizbaren Staubfäden* 241
—, temperature increase, *Erregung, Temperaturzunahme* 40
excitatory conduction, speed of, temperature dependency, *Leitungsgeschwindigkeit, Temperaturabhängigkeit* 82
excitatory substance, *Erregungssubstanz* 50ff.
— — as antagonist to growth substance, *als Antagonist des Wuchsstoffs* 55
— —, chemical nature, *Erregungssubstanz, chemische Natur* 221
— —, destruction, *Zerstörung* 224
— — and elongation, *und Längenwachstum* 58
— — and excitation process in restricted meaning, *und Erregungsvorgang im engeren Sinne* 220
— —, of different plant groups, *verschiedener Pflanzengruppen* 52
— —, Mimosa 72
— — and periodic reaction, *und periodische Reaktion* 228
— —, production of, and latent period, *Produktion von, und Latenzzeit* 216
— —, role in movements and in growth, *Rolle für Bewegungen und Wachstum* 61
— — in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 219
— — and stimulus of wounding, *und Wundreiz* 123
— — and streaming of protoplasm, *und Plasmaströmung* 57
— —, translocation, *Transport* 51
excretion of fluid, seismonastic reactions, *Flüssigkeitsausscheidung, seismonastische Reaktionen* 195
exposure time, light-growth response, *Belichtungszeit, Lichtwachstumsreaktion* 553
eyespot, *Augenfleck* 322, 332

Face position of the chloroplasts, *Flächenstellung der Chloroplasten* 283, 300
fatigue, *Ermüdung* 43
—, inhibition of the restitution process, *Hemmung des Restitutionsvorganges* 227
— and refractory period, *und Refraktärstadium* 226
— in seismonastic organs, *Ermüdungserscheinungen bei seismonastischen Organen* 225ff.
— and time for reaction, *und Reaktionsdauer* 226, 227
fern spores, effect of light on the germination, *Farnsporen, Lichtwirkung auf die Keimung* 539ff.
field, bioelectrical, and electrical stimulation, *bioelektrisches, und elektrische Reizung* 155
—, electrical, transversely applied, *elektrisches, transversal zur Längsachse des Organs angelegt* 154
filaments of Berberis, *Staubfäden von Berberis* 170, 190, 247
— —, refractory period, *Refraktärstadium* 47

filaments of Cactaceae and Portulacaceae, *Staubfäden von Cactaceen und Portulacaceen* 171
— of Compositae, 191, 241
— of Cynareae, 170, 194
— —, seismonic sensitivity, *Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit* 255
—, irritability of, *Reizbarkeit* 184, 186, 190, 241, 247
—, movement, *Bewegung* 116
—, seismonastic movement, *seismonastische Reizbewegung* 184, 186, 190, 241
—, sensitive, transmission of excitation, *reizbare, Erregungsleitung* 241
— of Sparmannia, *von* 172, 191
— —, electrical changes, *elektrische Veränderungen* 48
flagellates, galvanotaxis, *Flagellaten, Galvanotaxis* 164
—, unicellular, phototaxis, *einzellige Flagellaten, Phototaxis* 327ff.
flagellum, contractility of protein, *Geißel, Eiweißkontraktilität* 2
flagellum, myosin 382, 383
flavokinase 505
flavoproteine, aldehyde oxidation, *Flavoprotein, Aldehydoxydation* 515
flower clock, *Blumenuhr* 584
— opening and closing, p_H, *Blütenöffnen und Schließen* p_H 617
flowers, diurnal movements, *Blüten, tagesperiodische Bewegungen* 584ff, 596, 610, 619, 635, 637
foliage leaves, diurnal movements, *Laubblätter, tagesperiodische Bewegungen* 584
fruitbody, formative effect on the, by mechanical stimuli, *Fruchtkörper, formative Wirkung auf, durch mechanische Reizung* 59
Fucaceae, influence of light on the germinating spores, *Lichteinfluß auf die Sporenkeimung* 536ff.
Fungus, coprophilous, positive phototropism, *Pilz, coprophiler, positiver Phototropismus* 543

Galvanonasty, see also electronasty, *Galvanonastie, s. auch Elektronastie* 6
galvanotaxis 6, 136, 137, 164ff.
— of bacteriae, *von Bakterien* 165
— of flagellates, *von Flagellaten* 164
— of myxomycetes, *von Myxomyceten* 164
—, relation to phototaxis, *Beziehung zur Phototaxis* 347f.
— of spirillum, *von Spirillen* 165
galvanotropism, see also electrotropism, *Galvanotropismus, s. auch Elektrotropismus* 6, 148, 149ff., 159
gametophyte, phototropic response, *phototropische Reaktion* 533, 535, 541
gemma, phototropism, *Brutkörperchen, Phototropismus* 533
genuine electrotropic curvature, *elektrotropische Krümmung im engeren Sinne* 161
geonyctitropic plants, *geonyktitropische Pflanzen* 589
geotaxis 5
geotaxis of chloroplasts, *der Chloroplasten* 306
—, relation to phototaxis, *Beziehung zur* 348
geotropism, *Geotropismus* 5, 10, 11, 16
—, law of sines, *Sinusgesetz* 21
—, negative, historical, *negativer, Historisches* 1
geotropic stimulus, refractory period, *geotropischer Reiz, Refraktärstadium* 50
germination and photoreactions, *Keimung und Photoreaktion* 520
Gibberellin, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 599
"gnomon" plants, *„Gnomon"-Pflanzen* 490
Graminea, type of, stomata, *Gramineentypus, Spaltöffnungen* 404ff.
grass coleoptile, *Graskoleoptile* 492
gravity, diurnal movement, *Schwerkraft, tagesperiodische Bewegungen* 589ff.
green algae, locomotory apparatus, *Grünalgen, Bewegungsapparat* 372
green bacteria, phototaxis, *grüne Bakterien, Phototaxis* 375
group orientation, *Gruppeneffekt* 532, 539
growth, changes in, and diurnal movements, *Wachtumsänderungen und tagesperiodische Bewegungen* 600, 613ff.
—, — and seismonastic reactions, *und seismonastische Reaktionen* 193ff.
— movements, *Wachstumsbewegungen* 473ff.
— —, curvature movement, *Krümmungsbewegung* 111
— — by unequeal distribution of growth substance, *durch ungleiche Wuchsstoffverteilung* 117
— rate, increase of, and turgor, *Wachstumsänderung und Turgorzunahme* 197
— regulator, phototropism, *Wuchsstoff und Phototropismus* 521
— retarding substances, wounding effect, *wachstumshemmende Substanzen, Wundwirkung* 130
— retardation due to wounding, *Wachstumshemmung, wundbedingt* 121
— substance, *Wuchsstoff* 50f., 52
— —, excitatory substance as antagonist, *Erregungssubstanz als Antagonist* 55
— —, diurnal fluctuations in the supply of, *Wuchsstoffzufuhr, tagesperiodische Schwankungen der* 620f.
— —, unequal distribution of, growth movements, *Wuchsstoffverteilung, ungleiche Wachstumsbewegung* 117
— —, diurnal fluctuations of the content of, in leaves, *Wuchsstoffgehalt, tagesperiodische Schwankungen in Blättern* 620, 622
— —, — of the output of, of the lamina, *Wuchsstoffabgabe der Blattspreite, tagesperiodische Schwankungen* 621, 622
—, speed of and contact stimulus, *Wachstumsgeschwindigkeit und Berührungsreize* 275

guard cell, chlorophyll content, *Schließzelle, Chlorophyllgehalt* 447
— cells intensity of the closing of and the range of the water deficit, *Schließzellen, Intensität der Schließbewegung und der Wasserdefizitbereich* 467
— —, movement of, *Bewegungsprozeß* 465
— —, — chloroplasts in, *Chloroplastenbewegung* 305
— —, nastic reaction, *Nastie* 465
— —, plasmodesmata, *Plasmodesmen* 421
— —, processes of closing, and water deficit, *Schließprozesse und Wasserdefizit* 466
— —, pulsation of, *Spaltöffnungsschließzellen, Pulsation von* 17
— —, turgor movement, *Schließzellen, Turgorbewegung* 207
Gymnosperms, type of, stomata, *Gymnospermentypus, Spaltöffnungen* 406ff.
gynostemium of Stylidium, *bei Stylidium* 173

Hapto irritability, different from seismonic irritability, *haptische Reizbarkeit, Unterschiedlichkeit zur seismischen* 256
— reactions and seismonic reactions, *Hapto- und Seismoreaktionen* 256, 257
hapto reaction, excitation processes in restricted meaning, *Haptoreaktion, Erregungsvorgänge im engeren Sinne* 256, 275
— —, perception of stimulus, *Reizaufnahme* 256, 257
haptotropism, *Haptotropismus* 254
haustorien and contact stimuli, *und Berührungsreize* 254, 269, 270
heat production during excitation, *Wärmebildung bei der Erregung* 39
heat rigor, seismonasty, *Hitzestarre, Seismonastie* 230
Helianthus hypocotyl, electrotropism, *Elektrotropismus* 154
Hepaticae, phototropism, *Lebermoose, Phototropismus* 533ff., 540, 541ff.
high light intensity position of chloroplasts, *Starklichtlage der Chloroplasten* 278ff.
l-histidine and chemodinesis, *und Chemodinese* 127
humidity of atmosphere, fluctuations of, diurnal movements, *Luftfeuchtigkeitsschwankungen, tagesperiodische Bewegungen* 651
—, influence on the movement of guard cells, *Feuchtigkeit, Einfluß auf die Schließzellen* 468, 469
—, role in diurnal growth movements, *Einfluß bei tagesperiodische Wachstumsbewegungen* 596
hydrature, influence on the distributions of chloroplasts, *Hydratur, Einfluß auf die Chloroplastenverteilung* 291
hydrogen ion concentration during excitation, *Wasserstoffionenkonzentration bei der Erregung* 39
— — —, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
hydronasty, movement of guard cells, *Hydronastie, Schließzellenbewegung* 468
— of stomata, *von Spaltöffnungszellen* 466
hydrotaxis of chloroplasts, *der Chloroplasten* 303
hydrotropism, *Hydrotropismus* 6
hydroxylamine, phototaxis 380
hypha, light rays in a transparent, *Hyphe, Lichtstrahlen in einer durchsichtigen* 550, 552

IAA see auxin and indolacetic acid, *IES s. Auxin und Indolylessigsäure*
illumination, after-effect of, on the distribution of chloroplasts, *Belichtung, Nachwirkung der, auf die Chloroplastenverteilung* 282, 300, 314
—, partial, movement of chloroplasts, *Partialbeleuchtung, Chloroplastenbewegung* 283, 300, 314
imbibitional swelling, stomatal movement, *Quellung, Spaltöffnungsreaktion* 416, 422, 425
indifferent zone in phototaxis, *Indifferenzzone bei der Phototaxis* 319
indoleacetic acid, *Indolylessigsäure* 150, 153, 157, 158, 160, 504, 514, 533, 534, 537
— —, lateral transport, *Quertransport* 158ff.
— —, ^{14}C-labelled, lateral migration, ^{14}C-*markierte, seitliche Ablenkung* 514
— —, longitudinal transport, *Längstransport* 150
— —, photo-oxidation, *Photooxydation* 504
— —, protection from photo-oxidation by carotenoids, *Schutz vor Photooxydation durch Carotinoide* 506
— —, role in phototropism, *Rolle beim Phototropismus* 475
indolylbutyric acid, *Indolylbuttersäure* 572
ineffective point in phototaxis, *Neutralpunkt bei der Phototaxis* 319
infrared light, phototropic effect, *Infrarotlicht, phototropische Wirkung* 482
— —, growth of the protonema, *Protonemawachstum* 540
injury, see also wounding
insectivorous plants, action potential, *Insektivoren, Aktionspotential* 31, 32
— —, capturing movements, *Fangbewegung* 104
— —, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 89ff., 93
intracellular excitation centre, *intracelluläres Erregungszentrum* 245
intercellulars, excretion of tannins into the, *Interzellularen, Ausscheidung von Gerbstoffen in die* 195, 196
internodes, length of, and stimulation by shaking, *Internodienlänge und Schüttelreiz* 58
iodine-phenol-potassium iodide, stomatal movement, *Jod-jodphenolkalium, Spaltöffnungsreaktion* 428
ionising radiation effect of, *ionisierende Strahlung, Wirkung* 559

ion loss during excitation, *Ionenverlust während der Erregung* 32
irritability of filaments, *Reizbarkeit von Staubfäden* 184, 186, 190. 241
—, phototaxis 377ff.
— of stigmata, *von Narben* 173, 184, 192
irritation and differentiation, *Reizung und Gewebedifferenzierung* 59

Kalanchoe, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 452
karyostrophe 280
Kinetin, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen*, 600
Knop's solution in electrotropic experiments, *Knopsche Nährlösung bei elektrotropischen Versuchen* 161

Lamina, perception of light stimuli, *Blattspreite, Aufnahme der Lichtreize* 646
—, phototropic change of shape, *phototropische Formänderung* 485ff.
—, — perception organ, *Perzeptionsorgan* 483
—, Snow's experiment on phototropism, *Snows Phototropismus-Versuch* 487f.
lanolin emulsion paste test, *Pastentest* 573
latent period, definition, *Latenzzeit, Definition* 6
— —, dependency on age, *Abhängigkeit vom Alter* 217
— —, light-growth response, *Lichtwachstumsreaktion* 553
— — of the movement of chloroplasts, *der Chloroplastenbewegung* 282, 291, 314
— — of photodinesis, *der Photodinese* 391, 393
— —, process during the refractory period, *Latenzzeitvorgänge und Refraktärstadium* 212, 213
— —, processes during the, in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 216ff.
— —, seismonic reaction, *Seismoreaktion* 186, 187
— — and strong seismonic stimuli, *und starke seismische Reize* 212
— —, temperature dependency, *Temperaturabhängigkeit* 217
law of Grotthus and Draper, *Gesetz von Grotthus und Draper* 501
— resultants, *Resultantengesetz* 340
leaf mosaic, *Blattmosaik* 475
— movement, capability of, for sensitive plants, *Blattbewegungsfähigkeit, Bedeutung der, für Sensitive* 105
— —, diurnal, *tagesperiodische* 582, 583, 584ff., 592, 593, 596, 597, 598, 599, 602—606, 608, 612, 614, 616, 617, 620, 622, 623, 624—641, 643—653
— —, —, historical, *Historisches* 1
leaflets, movement of Desmodium, endonomic, *Blättchenbewegung, endonome, bei Desmodium* 17
leaves of Aldrovanda and Dionaea, *Klappenfallen von Aldrovanda und Dionaea* 175
—, aphotometric, *aphotometrische Blätter* 472
—, euphotometric, *euphotometrische* 472
—, panphotometric, *panphotometrische* 472, 488ff.
lens effect, phototropism, *Linseneffekt, Phototropismus* 538, 539, 541, 547, 550ff.
— sensitive pits of tendrils, *Fühltüpfel der Ranken* 249
Lepidium root, positive curvature, *-wurzel, positive Krümmung* 160
leucoplasts, movement, *Leukoplasten, Bewegung* 294, 306
lever dynamometer, *Hebeldynamometer* 601
light, see also red light, polarised light etc., *Licht s. auch Rotlicht, polarisiertes Licht etc.*
— absorption gradient, phototropism, *Lichtabsorptionsgradient, Phototropismus* 541
— "adaptation" of chloroplasts, *Lichtstimmung der Chloroplasten* 298
— alteration of auxin synthesis, *lichtbedingte Änderung der Auxinsynthese* 514ff.
—, blue, phototropic effect, *Blaulicht, phototropische Wirkung* 483
—, continuous, diurnal movements, *Dauerlicht, tagesperiodische Bewegungen* 596
—, —, movement with short periods, *kurzperiodische Bewegungen* 596
— dark alternation, after-effect of the, during the ripening of seeds, *Licht-Dunkelwechsel, Nachwirkung des während der Samenreifung einwirkenden* 637
— — —, regulation of diurnal movements, *Regulierung tagesperiodischer Bewegungen* 641f.
— — —, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 452ff.
—, direct effects, stomatal movement, *Lichtwirkung, direkte, Spaltöffnungsbewegung* 418ff., 440, 447ff.
—, direction of, or intensity gradient in phototaxis, *Lichtrichtung oder Intensitätsgefälle bei Phototaxis* 329, 338
—, duration and intensity, stomatal movement, *Dauer und Intensität, Spaltöffnungsbewegung* 451ff., 454ff.
—, effect of, independent of carbon dioxide, stomatal movement, *Lichtwirkung, CO_2-unabhängige, Spaltöffnungsbewegung* 444ff.
—, — on the state of adaptation, *tonische* 313ff.
— influence on the germination of the Fucus zygote, *Lichteinfluß auf die Keimung der Fucuszygote* 536ff.
—, germination of spores, *Sporenkeimung* 543, 536ff.
— gradient, *Lichtintensitätsabfall* 499, 522
— — in the coleoptile, *in der Koleoptile* 522
— growth reaction, *Lichtwachstumsreaktion* 19, 499
— — — of liverwort rhizoids, *von Lebermoosrhizoiden* 541

light growth reaction and phototropism, *Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus* 552ff.
— — —, riboflavin 393f.
light-induced changes in protoplasmic streaming, *lichtinduzierte Änderungen der Plasmaströmung, Lichtströmungsreaktion* 391, 393f.
— — in the viscosity of protoplasm, *der Plasmaviscosität* 518ff.
— movement of chloroplasts, *Chloroplastenbewegung* 519f.
light, influence on auxin synthesis, *Lichteinfluß auf Auxinsynthese* 517
—, — on the germination of spores of mosses and ferns, *auf die Sporenkeimung bei Moosen und Farnen* 539ff.
—, — on protoplasmic streaming, *auf die Plasmaströmung* 389ff.
—, intermitting, effect on the distribution of chloroplasts, *intermittierendes Licht, Wirkung auf die Chloroplastenverteilung* 284, 285, 299
— optimum of the distribution of chloroplats, *Lichtoptimum der Chloroplastenverteilung* 290, 298
— position, fixed, of leaves, *fixe Lichtlage von Blättern* 472, 488
— —, variable 471
—, promotion of spore discharge, *Sporulationsförderung* 570
— quality, discrimination of the, by the plant, *Lichtqualität, Unterscheidung von, durch die Pflanze* 15
—, red, phototropic effect, *Rotlicht, phototropische Wirkung* 482, 540
— saturation, phototaxis, *Lichtsättigung, Phototaxis* 376
— sense organ, *Lichtsinnesorgan* 474
— — — in flagellates, *bei Flagellaten* 15
—, stimulating effects of, on protoplasmic streaming, *Reizwirkung des, auf die Plasmaströmung* 391ff.
—, transmission of, and distribution of chloroplasts, *Lichttransmission und Chloroplastenverteilung* 281, 307ff.
— trap, *Lichtfalle* 318f., 328, 337, 351, 363
— turgor reactions of the pulvinus, *Lichtturgorreaktion des Blattgelenkes* 481ff.
liverwort rhizoid, phototropism, *Lebermoosrhizoid, Phototropismus* 540ff.
— thallus, phototropism, *Lebermoosthallus, Phototropismus* 486, 487, 533f.
locomotion of animals, physiology of, general phenomena, *Bewegungsphysiologie, tierische, allgemeine Phänomene* 8
locomotor apparatus, phototaxis, *Bewegungsapparat, Phototaxis* 372
low light intensity position, chloroplasts, *Schwachlichtlage, Chloroplasten* 278ff.
lysergic acid, phototaxis, *Lysergsäure, Phototaxis* 378, 384
lyxoflavin, trophocyst formation, *Trophocystenbildung* 571
Malate, aerotaxis 380
Marchantia, phototropism, *Phototropismus* 533, 541
mechanical and light stimuli, formation of the periderm, *mechanische und Lichtreize, Peridermbildung* 60
— — —, formation of a closed cambium ring, *Ausbildung eines geschlossenen Cambiumringes* 60
— — —, increased number of cells, *vermehrte Zellenzahl* 60
— stimulation, formation of spines, *Reizung, Stachelentwicklung* 60
— —, movement of guard cells, *Schließzellenbewegung* 469, 470
— — and the opening of axillary buds, *und Austreiben der Achselknospen* 58
— stimulus, *Reiz* 209ff.
— — and elongation, *und Längenwachstum* 58, 59, 60
— —, formative effect, *formative Wirkung* 59
— —, refractory period, *Refraktärstadium* 50
— —, subliminal, non-additive, *unterschwelliger, Nichtsummierbarkeit* 212
mechanism of curvature movements, *Mechanismus der Krümmungsbewegungen* 111ff.
membrane, capable of swelling, "amyloid" nature, *Membran, quellbare, „Amyloid"-Natur* 173
—, — —, "collose-nature", *„Collose-Natur"* 173
metabolism, induced rhythm of, *Stoffwechselrhythmen, induzierte* 635
methionine, antagonist to ethionine, *Methionin, als Antagonist zu Äthionin* 157
micro spectrum, phototactic accumulation in, *Mikrospektrum, phototaktische Ansammlung im* 332
Mimosa, action current, *Aktionsstrom* 218
—, action potential *,Aktionspotential* 113
—, amplitude of the movement and age of the leaf, *Bewegungsamplitude und Blattalter* 230
—, conduction of stimulus, *Reizleitung* 187, 220, 221, 239
—, electronasty, *Elektronastie* 148
—, excitation conducting systems, *erregungsleitende Systeme* 72
—, pulvinus, *Gelenkpolster* 149, 179, 187
—, seismonastic movements, *seismonastische Bewegungen* 184
—, seismonic reactions in microscopical slices, *seismische Reaktionen an mikroskopischen Schnitten* 205
—, — sensitivity, *Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit* 255
—, sensitive bristle, *Fühlborste* 179
—, threshold of stimulation, *Reizschwelle* 209
—, transmission pathways, *Leitungsbahnen* 83
—, tube cells, *Schlauchzellen* 66
—, typical seismonic reactions, *typische Seismoreaktionen* 186

Mimosa invisa, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 86ff.
— pudica, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 72
— spegazzinii, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 68, 240
molecular motion of particles, changes in during excitation, *Molekularbewegung von Teilchen, Veränderungen von, bei der Erregung* 38
monochromatic ultra-violet light, influence on the Fucus zygote, *monochromatisches Ultraviolett, Einfluß auf die Fucuszygote* 536
morphaesthesia, *Morphästhesie* 9
motile tissue, *Bewegungsgewebe* 169, 171, 180, 611
— —, harmonica structure, *Bewegungsgewebe, Ziehharmonikastruktur* 478, 609
motility, saturating light intensities, *Beweglichkeit, Lichtsättigungsintensität* 377
motor-reflex 327f.
Mougeotia, movement of chloroplasts, *Chloroplastenbewegung* 299
—, red far red system, *Hellrot-Dunkelrot-System* 317
movements see also autonomic, diurnal, geotropic, photonastic etc., *Bewegungen s. a. autonome, tagesperiodische, geotropische, photonastische, usw.*
—, amplitude of and age of the leaf, *Bewegungsamplitude und Blattalter* 230
—, autogenous, definition, *autogene Definition* 4
—, autonomic, definition, *autonome Definition* 4, 5
— of the chloroplast (see also under chloroplast), *Chloroplastenbewegung* 278ff.
—, direction of, reversal of the, pulvinus of Mimosa, *Bewegungsrichtung, Umkehr der, Mimosengelenk* 204
—, —, —, seismonastic reactions, *seismonastische Reaktionen* 202
—, diurnal, *tagesperiodische* 579ff.
—, endogenous, definition, *endogene Definition* 4, 5
— of the filaments, *der Staubfäden* 116
—, general conditions, *Bewegungstätigkeit, allgemeine Bedingungen* 589ff.
—, induced, definition, *induzierte, Definition* 4
—, inducing of, by a single light stimulus, *Bewegungsauslösung durch einzelnen Lichtreiz* 636
—, kinds of, survey, *Bewegungsarten, Übersicht* 2
—, kinds of, terminology and classification, *Bewegungsarten, Terminologie und Einteilung* 3ff.
—, mechanism, *Bewegungsmechanik* 589ff., 600ff.
—, mechanism of the, of thigmotropic curvatures, *Bewegungsmechanismus, thigmotropischer Krümmungen* 261ff.
—, paratonic, definition, *paratonische Definition* 4
movements, phototropic, historical, *Bewegungen, phototropische, Historisches* 1
—, provoked, definition, *provozierte Definition* 4
—, seismonastic, historical, *seismonastische, Historisches* 1
—, spontaneous, definition, *spontane Definition* 4
musci, phototropism, *Laubmoose, Phototropismus* 533ff., 539
myosin 2
myxomycetes, cathodic galvanotaxis, *Myxomyceten, kathodische Galvanotaxis* 164

Naphthalene acetic acid, *Naphthylessigsäure* 533
narcosis, *Narkose* 43, 48
— and seismonastic reaction, *und seismonastische Reaktion* 232, 233
— and tetanus in seismonastic reactions, *und Tetanus in seismonastischen Reaktionen* 234
—, influence on the movement of chloroplasts, *Einfluß auf die Chloroplastenbewegung* 292f., 295
narcotic, inducing of periodic reactions, *Narkoticum, Auslösung periodischer Reaktionen* 233
narcotics, stomatal movement, *Narkotika, Spaltöffnungsbewegung* 440
nastic movements, definition, *Nastie, Definition* 4, 148
— reaction, guard cells, *Schließzellen* 465
nasties, seismonastic reactions, *Nastien, seismonastische Reaktionen* 185
Neptunia, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 65ff.
—, electronasty, *Elektronastie* 148
—, seismonic reaktion, *Seismoreaktion* 189
Nicotiana, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 447
non-osmotic components in turgor changes, relation to diurnal movements, *nichtosmotische Komponenten bei Turgorveränderungen, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen* 610f.
nucleus, chemotaxis, *Zellkern, Chemotaxis* 124
—, movement of the, chemotactic, *Kernbewegung, chemotaktische* 126
—, seismonastic reactions, *Kern, seismonastische Reaktionen* 206
—, traumatotactic displacement, *Kernverlagerung, traumatotaktische* 123, 126
—, wounding response, *Zellkern, Wundreaktion* 124
nutation, *Nutationsbewegung* 117ff.
—, definition 3
— mechanism, transitions from, to variation mechanism, *Nutationsmechanismus, Übergänge zwischen, und Variationsmechanismus* 198
— movement, curvature movement, *Nutationsbewegung, Krümmungsbewegung* 111

nutation movement, thigmosensitiv plants, *Nutationsbewegung, thigmisch reizbare Pflanzen* 185
nyctinastic movements, *nyktinastische Bewegungen* 580

Ocellar theory, *Ocellentheorie* 473, 474
ocelles, *Ocellen* 474
old-age coiling of tendrils, *Alterseinrollung bei Ranken* 257
orchid flower, sensitive organs, *Orchideenblüte, sensitive Organe* 174ff.
organs, seismonastic, physiologic anatomy, *Organe, seismonastische, physiologische Anatomie* 170ff.
orientation, mechanism of phototactic, *Orientierungsmechanismus, phototaktischer* 365
osmo-regulation in the pulvinus, diurnal movements, *im Blattgelenk, tagesperiodische Bewegung* 611
osmotaxis of chloroplasts, *der Chloroplasten* 303
osmotic pressure, stomatal movement, *Osmotischer Druck, Spaltöffnungsbewegung* 415, 424, 427, 433, 449
osmotic value, changes of the, in the pulvinus during diurnal movements, *osmotischer Wert, Änderung des, im Blattgelenk bei tagesperiodischen Bewegungen* 607
oxidase enzyme, *oxydierendes Enzym* 572
oxygen concentration and duration of the refractory period, *Sauerstoffkonzentration und Dauer des Refraktärstadiums* 224
—, consumption of, during excitation, *Sauerstoffverbrauch bei der Erregung* 39
— —, increased and restitution process, *gesteigerter und Restitutionsvorgang* 225
—, role in diurnal movements, *Sauerstoff, Rolle bei tagesperiodischen Bewegungen* 597
ozone, effect on seismonastic reactivity, *Ozon, Wirkung auf seismonastische Reaktionsfähigkeit* 232

Panphotometric leaves, *panphotometrische Blätter* 472, 488ff.
paraffin oil and phototropism, *Paraffinöl und Phototropismus* 521
paraflagellar body, *paraflagellares Körperchen* 325
paraheliotropism, photonastic curvature, *Paraheliotropismus, photonastische Krümmung* 479
parastrophe 279
partial stimuli, summation of, *Teilreize, Summierung* 213
pectin component of the cell wall and indoleacetic acid, *Pektinkomponente der Zellwand und Indolylessigsäure* 573
— methylesterase 573
Pelargonium, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 427, 428, 432, 436, 437, 438, 442, 449, 451, 452, 457
Peperomia, diastase, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 420
perception, definition, *Perzeption, Defenition* 6
perception organs and stimulators, *Perzeptionsorgane und Stimulatoren* 210
— of a stimulus, *eines Reizes* 10
— —, definition 6, 12
— —, general phenomena, *allgemeine Phänomene* 13, 14
periderm, formation of, mechanical and light stimulation, *Peridermbildung, mechanische und Lichtreize* 60
permeability, changes in, *Permeabilitätsänderungen* 199
—, — and resistance decrease of the plasma lemma, *und Widerstandsabnahme des Plasmalemmas* 32
—, — — during diurnal movements, *bei tagesperiodischen Bewegungen* 611f.
—, — — excitation, *bei der Erregung* 31ff.
—, increase in and action current, *Permeabilitätserhöhung und Aktionsstrom* 200
—, — for cell sap in seismonastic reactions, *Permeabilitätserhöhung für den Zellsaft bei seismonastischen Reaktionen* 202
—, — and refractory period, duration, *und Refraktärstadium, zeitliche Dauer* 203
—, — and the beginning of seismonastic reactions, *und Beginn seismonastischer Reaktionen* 202
—, — and effect of stimulation, *und Reizerscheinungen* 199
—, — and stimulative plasmolysis, *und Reizplasmolyse* 211
— hypothesis, stomatal movement, *Permeabilitätshypothese, Spaltöffnungsreaktion* 420ff.
—, relation to photodinesis, *Permeabilität, Beziehung zur Photodinese* 397f.
periodic reactions and fatigue, *periodische Reaktionen und Ermüdung* 233
— — in seismonasty, *bei der Seismonastie* 227ff.
— — und traumatic stimuli, *und Wundreize* 228
periods, length of, of diurnal movements, *Periodenlänge tagesperiodischer Bewegungen* 639ff.
Peristomium 315
peristrophe 280
petals, seismonic reactions, *Kronblätter, Seimoreaktion* 186, 192
petiole-climbers, contact irritability, *Blattstielkletterer, Kontaktreizbarkeit* 274
petiole as motor organ, *Blattstiel als Motororgan* 472ff.
— torsions, *Torsionen des Blattstiels* 480
p_H, change of, during excitation, *p_H-Änderung bei der Erregung* 39
p_H-difference of upper and lower side of the pulvinus, relation to diurnal movements, *p_H-Differenz zwischen Gelenkoberseite und Unterseite, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen* 617
p_H-value, decrease of, and restitution process, *p_H-Wert, Verringerung des, und Restitutionsprozeß* 225

Phaseolus, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 432, 434, 447
o-phenylanthroline chlorohydrate, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 449
phenyl mercuric acetate, chemotaxis, *Phenylquecksilberazetat, Chemotaxis* 381
phobotaxis 318f., 327f., 331, 333, 337ff., 351ff., 362f., 372
phobo-phototaxis, mode of reaction, *Reaktionsmodus* 327, 354, 366f.
phloridzin, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 424
phosphorylase, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 423, 424
photo-adaptation, Phycomyces sporangiophore, *Lichtadaptation, Phycomyces-sporangiophore* 555ff.
photochemical equivalence, law of, *photochemisches Äquivalenzgesetz* 494, 511
photodinesis, *Photodinese* 5, 388ff.
—, action spectrum, *Aktionsspektrum* 389f., 391
—, latent period, *Latenzzeit* 391, 393
—, relation to permeability, *Beziehung zur Permeabilität* 396f.
—, — photosynthesis, *Photosynthese* 389f.
—, — phototropism, *zum Phototropismus* 394
—, — viscosity, *zur Viscosität* 395
— threshold, *photodinetische Reizschwelle* 388, 392
photo-inactivation, amino acids, *Photoinaktivierung, Aminosäuren* 504
— of diffusible auxin, *von Diffusionsauxin* 504
—, bacteriophage, *Bakteriophage* 504
—, enzymes, *Fermente* 504
—, indole compounds, *Indolverbindungen* 504
—, peptides, *Peptide* 504
photoinduction of altered permeability, *Lichteinfluß auf Permeabilitätsänderung* 520
— of electrical polarity, *elektrischer Polarität* 520
photokinesis, *Photokinese* 326, 338, 348ff., 350f., 363ff.
—, action spectrum, *Aktionsspektrum* 349
photon absorption, light-growth response, *Photonenaufnahme, Licht-Wachstumsreaktion* 531
photonastic curvatures, physiologic dorsiventrality of the pulvini, *photonastische Krümmungen, physiologische Dorsiventralität* 479
— opening and closing movements of petals, *Öffnungs- und Schließbewegungen von Blütenblättern* 628f.
— movement, *Bewegung* 99
— reaction and endogenous diurnal rhythm, *Reaktion und endogene Tagesrhythmik* 625, 626
photonasty, *Photonastie* 5, 472—490
photo-oxidation of indoleacetic acid, *der Indoylessigsäure* 504
photoperiodism and endogenous diurnal rhythm, *Photoperiodismus und endogene Tagesrhythmik* 625, 644
photoreception in animals, riboflavin, *Lichtwahrnehmung bei Tieren* 505
—, carotene theory, *Lichtreizaufnahme, Carotintheorie* 502
photoreceptor 321ff., 330, 332, 334f., 338, 370
—, anisotropic arrangement, polarised light, *anisotrope Anordnung, polarisiertes Licht* 538
—, bleaching, *Ausbleichen* 555
—, phototropism, *Phototropismus* 501ff., 566ff.
— units, orientation, *Photoreceptoreinheiten, Orientierung* 558
photo-reduction, riboflavin 504
photosensitized oxidation, *photosensibilisierte Oxydation* 380, 384
photosensitizers and phototropism, *Photosensibilisatoren und Phototropismus* 521
photosynthesis, *Photosynthese* 296
— in guard cells, stomatal movement, *in Schließzellen, Spaltöffnungsbewegung* 418
—, relation to photodinesis, *Beziehung zur Photodinese* 389ff.
—, — to the movement of chloroplasts, *zur Chloroplastenbewegung* 294ff., 309ff., 314
—, relationship to phototaxis, *Zusammenhang mit Phototaxis* 333, 367
phototactic mechanism of orientation, *phototaktische Orientierungsmechanismen* 365
— reactivity, *Reaktionsfähigkeit* 341, 342, 357, 361
— tonus, *Stimmung* 320, 341ff.
phototaxis 5, 278, 318ff, 371ff., 587f.
—, action spectrum, *Aktionsspektrum* 325ff., 332ff., 339, 353, 359, 362f., 374ff.
—, apobatic, *apobatische* 318
—, chloride ion, *Chlorionen* 380, 384
— of chloroplasts, adaptation to light, *Chloroplastenphotoxis, Lichtstimmung* 298
— of colonial flagellates, *koloniebildender Flagellaten* 337ff.
— of conjugatae, *bei Conjugaten* 363ff.
—, controlling mechanism, *Steuermechanismus* 328, 360, 366, 383
— of Cyanophyceae 350ff.
— of diatoms, *bei Diatomeen* 361ff.
—, direction of light and intensity gradient, *Lichtrichtung und Intensitätsgefälle* 328, 338
—, diurnal changes of phototactic reactivity, *tagesperiodische Änderungen phototaktischen Reaktionsvermögens* 587
—, effect of different light qualities in Euglena, *Wirkung verschiedener Lichtqualitäten bei Euglena* 15
—, — polarised light on, *Wirkung des polarisierten Lichtes* 335
—, — of red light, *Rotlichtwirkung* 335f.
—, eosin 380, 384
— of etiolated chloroplasts, *etiolierter Chloroplasten* 295

phototaxis of flagellated algae, *begeißelter Algen* 321ff.
— of myxomycetes, *bei Mixomyceten* 365
— of the nucleus, *des Zellkerns* 302
—, relation to galvanotaxis, *Beziehung zur Galvanotaxis* 347f.
—, relationship to photosynthesis, *Zusammenhang mit der Photosynthese* 333, 367
—, Rhodospirillum 385
—, special conducting system, *Reizleitungssystem* 326
—, strophic, *strophische* 318
— of unicellular flagellates, *einzelliger Flagellaten* 327ff.
—, Wever's law, *Webersches Gesetz* 334, 341, 352, 375f.
phototorsions, *Phototorsionen* 477, 480
phototropic behaviour, experimental alteration, *phototropische Reaktion, experimentelle Veränderung* 520
— changes of the shape, lamina, *Formänderung, Blattspreite* 485ff.
— curvature, inhibition of, by longitudinally direct apllied current, *Krümmung, Unterdrückung durch in Richtung der Längsachse angelegten Gleichstrom* 154
— curvature, negative, *Krümmung* 493
— —, positive 157, 493
— — in ultra-violet, *im Ultraviolett* 510
— movement, conduction of excitation, *phototrope Bewegung, Erregungsleitung* 101
— sensitivity, *phototropische Empfindlichkeit* 495, 496, 510
phototropism, *Phototropismus* 5, 16, 472—524, 492ff., 530ff.
—, ascus 544
— in algae, *bei Algen* 532ff.
—, albino seedlings, *Albinokeimlinge* 507
—, carotene, *Carotin* 533, 542, 545, 568f.
—, effect of different light qualities, *Wirkung verschiedener Lichtqualitäten* 15
—, fungi, *Pilze* 543ff
—, germination hypha, *Keimhyphe* 546
— of hepaticae, *bei Lebermoosen* 533ff., 541
—, historical, *Historisches* 1
—, inversion of, under liquid paraffin, *Umkehr des, in Paraffin* 541, 547, 551ff.
—, lens effect, *Linseneffekt* 538, 539, 541, 547, 550ff.
—, light and dark growth response, *Lichtwachstums- und Dunkelwachstumsreaktion* 552ff.
—, lower plants, *niedere Pflanzen* 530—578
—, musci, *Laubmoose* 533ff.
—, negative, *negativer* 537, 539, 540, 543
—, paraphyse 544
—, phenomena, *Phänomene* 492ff.
—, Phycomyces 548ff.
—, Pilobolus 563
—, positive, longitudinally applied current, *positiver, in Richtung der Längsachse angelegter Gleichstrom* 151, 154
—, Pteridophyta 534ff.
—, relation to photodinesis, *Beziehung zur Photodinese* 394
phototropism, riboflavin, *Phototropismus* 542, 545, 569ff.
—, ultra-violet light, *Ultraviolettlicht* 557ff.
phycocyan 375
Phycomyces, carotene deficiency, *Carotinmangel* 509
— sporangiophore, asymmetry in opacity, *Phycomycessporangienträger, Asymmetrie der Lichtundurchlässigkeit* 551
— —, change in shape, *Änderung der Form* 549
— —, cylindrical lens, effect of, *Zylinderlinseneffekt* 550
— —, effect of polarised light, *Wirkung von polarisiertem Licht* 558
— —, indolylacetic acid, *Indolylessigsäure* 571
— —, lanolin emulsion paste test, *Pastentest* 573
— —, locus of perception, *Reizaufnahmeort* 560
— —, refractive index, *Brechungsindex* 550
— —, phototropisms, *Phototropismus* 548
— —, supra-optimal concentration of indolylacetic acid, *überoptimale Indolylessigsäurekonzentration* 574
— —, transmission of stimulus, *Reizübertragung* 560
phycomycetes, phototropism, *Phototropismus* 543
physiologic dorsiventrality, role in diurnal movements, *physiologische Dorsiventralität, Bedeutung bei tagesperiodischen Bewegungen* 589, 617
— tip, regeneration of the, *Regeneration der physiologischen Spitze* 495
physiology of irritability, concept of, *Reizphysiologie, Begriffe* 6
— of plant movements, general laws and phenomena, *Bewegungsphysiologie, pflanzliche, allgemeine Gesetze und Phänomene* 8
Pilobolus sporangiophore, phototropic orientation, *Pilobolussporangienträger, phototropische Orientierung* 562
Pinguicula, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 91ff.
—, stimulus of wounding, *Wundreiz* 105
Pisum root, electrotropism, *Pisumwurzel, Elektrotropismus* 154
plagiotropism, *Plagiotropismus* 117
—, Sachs' theory of, *Sachs Theorie* 486ff.
plants, sleep of, *Pflanzenschlaf* 580
plasm, structural changes during the decomposition process, excitation process, *Strukturänderungen beim Zerfallsvorgang, Erregungsvorgang* 219
plasma lemma, action potential, *Plasmalemma, Aktionspotential* 30
— —, decrease of resistance and change in permeability, *Widerstandsabnahme und Permeabilitätsänderung* 32
— —, voltage at the, and stoppage of the protoplasmic streaming, *Spannung am, und Strömungsstillstand* 34

plasmatic boundary layers, rupture of, perception of stimuli in seismonasty, *Plasmagrenzschichten, Zerreißen von, Reizaufnahme bei der Seismonastie* 211
plasmolysis, form of, effect of the electric stimulus on, *Plasmolyseform, Wirkung des Reizstroms auf* 37
—, stimulative, and photodinesis, *Reizplasmolyse und Photodinese* 397
—, —, reception of seismonic stimuli, *Aufnahme seismischer Reize* 211, 212
—, — and seismonasty, *und Seismonastie* 210
—, — after stigmic stimulus, *Thigmo-Reizplasmolyse* 210
polar effect of the electric current, *polare Wirkung elektrischen Stromes* 136
polarisation, electrical, electrical excitability, *Polarisation, elektrische, elektrische Erregbarkeit* 145
— by impulses of direct current, *durch Gleichstromstöße* 146
— at the plasma lemma, *am Plasmalemma* 25
polarised light, *polarisiertes Licht* 538, 558
— —, effect on phototaxis, *phototaktische Wirkung* 335
— —, photokinetic effect, *photokinetische Wirkung* 349
polarity, induction of, by light, Fucus zygote, *Polaritätsinduktion durch Licht, Furuszygote* 536, 537
— of fern spores, influence of light, *der Farnsporen, Lichteinfluß* 540
—, temporary induced, *temporär induzierte* 356, 366f.
porometer 429, 433, 434, 435, 436, 438, 439, 442, 444, 451ff., 452, 456, 457
Portulaceae, filaments, *Staubfäden* 171, 247
potassium ions, influence on diurnal movements, *Kaliumionen, Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 600
— cyanide, effect on respiration, *Kaliumcyanid, Wirkung auf die Atmung* 154
potential, local, *lokales* 25ff.
potentials, short-circuiting of induced, and phototropism, *Potentiale, Kurzschließen induzierter, und Phototropismus* 523
presentation time, *Präsentationszeit* 6
— — to light, *Lichtpräsentationszeit* 352f.
— — to shade, *Beschattungspräsentationszeit* 352f.
profile position of the chloroplastes, *Profilstellung der Chloroplasten* 283
propionate, aerotaxis 380
protonema, phototropism, *Phototropismus* 534
protoplasm, contractile, *Protoplasma, contractiles* 2
—, light-induced changes of viscosity, *lichtinduzierte Viscositätsänderungen* 518ff.
—, streaming of, *Protoplasmaströmung* 2
protoplasmic colloids, stability of, and decomposition process during excitation, *Plasmakolloide, Stabilität der, und Zerfallsvorgang bei der Erregung* 219
protoplasmic contraction, *protoplasmatische Kontraktion* 184
— streaming and auxin, *Plasmaströmung und Auxin* 154
— — and direct current, *und Gleichstrom* 153, 159
— —, effects of light, *Einflüsse des Lichts auf* 389ff.
— —, fountain like streaming, *Fontänenströmung* 389
— —, inhibited by saponine, *Hemmung durch Saponin* 154
— —, irritability substance, *und Erregungssubstanz* 57
— —, light-induced, *Auslösung durch Licht* 388
— —, — changes, *lichtinduzierte Änderungen* 519f.
— —, relation to the movement of chloroplasts, *Beziehung zur Chloroplastenbewegung* 288, 293, 315
— —, stimulating effects of light on, *Reizwirkung des Lichts auf die* 391ff.
— — due to stimulus of wounding, *Auslösung durch Wundreiz* 126
— , stoppage of, *Stillstand der* 33ff.
— —, streaming of cytoplasmic particles, *Körnchenströmung* 388
— structure, change of the, by traumatic stimuli, *Plasmastruktur, Änderung der, durch Wundreiz* 130
protoplast, active contraction, *aktive Kontraktion* 199
pseudotopotaxis 319
psychic phenomena, *psychische Phänomene* 9
psychoid phenomena, *psychoide Phänomene* 9, 10
psycho-physics, *Psychophysik* 18
Pteridophyta, phototropism, *Phototropismus* 534ff.
— type of, stomata, *Pteridophytentypus, Spaltöffnungen* 407ff.
pulvinus, *Blattgelenk* 114, 197, 477, 478
—, auxin supply, *Auxinbelieferung* 484
—, cells of, contents of, *Gelenkzellen, Inhalt* 181
—, electric changes, *Gelenk, elektrische Veränderungen* 49
— of Mimosa 149, 187
— —, all or none law, *Mimosengelenk, Alles-oder-Nichts-Gesetz* 188
— —, electric resistance and increase of permeability, *elektrischer Widerstand und Permeabilitätserhöhung* 199
—, light permeability reaction, *Blattgelenk, Lichtpermeabilitätsreaktion* 481
—, negative phototropism, *negativer Phototropismus* 481, 482
—, positive phototropism, *positiver Phototropismus* 481
—, sensitizers of phototropism, *Sensibilisatoren des Phototropimus* 483
—, torsions of the, phototropism, *Gelenktorsionen, Phototropismus* 480

pulvinus, variations of the bending strength in diurnal movements, *Blattgelenk, Änderung der Biegungsfestigkeit bei tagesperiodischen Bewegungen* 603
purple, bacteria bicarbonate, *Purpurbakterien, Bicarbonat* 374
— —, phototaxis 371—387
pyruvic acid, *Brenztraubensäure* 381

Quanta, energy content of, stomatal movement, *Quantenenergie, Spaltöffnungszellen* 456
quantum yield, *Quantenausbeute* 511
— requirement and photoabsorbtion, *Quantenbedarf und Lichtabsorption* 556ff.

Raphanus root, positive curvature, *Raphanuswurzel, positive Krümmung* 160
treacion time, definition, *Reaktionszeit, Definition* 6
— —, light-growth response, *Lichtwachstumsreaktion* 552, 554
reaction, phobic, definition, *Reaktion, phobische, Definition* 4
reactivity, seismonastic, conditions for, *Reaktionsfähigkeit, seismonastische, Bedingungen für* 230
reaction time, seismonic reactions, *Reaktionszeit, Seismoreaktionen* 186
—, topical, definition, *Reaktion, topische, Definition* 4
reception, definition, *Rezeption, Definition* 6
— movement, *Rezeptionsbewegung* 581
reciprocity law, *Reizmengen-Gesetz (Produktgesetz)* 18ff., 340, 352, 467
— —, hydroactive closure of stomata, *hydroaktive Schließbewegung der Spaltöffnungen* 467
— —, photoactive opening of stomata, *photoaktive Öffnungsreaktion der Spaltöffnungen* 467
— —, photodinesis, *Photodinese* 391, 393, 396
— —, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 454ff., 466, 467
red far- red system, effect on the movement of chloroplasts, *Hellrot-Dunkelrot-System, Wirkung auf die Chloroplastenbewegung* 317
red light, effect of, in phototaxis, *Rotlichtwirkung bei der Phototaxis* 335f.
reduction-oxidation potential of protoplasm during oxcitation, *Reduktions-Oxydationspotential des Plasmas bei der Erregung* 39
rH change during excitation, *rH-Änderung bei der Erregung* 39
refractory period, *Refraktärstadium* 2, 40ff., 214, 226, 377
— —, absolute, *absolutes* 218
— —, —, definition 40
— —, —, depending on the oxygen concentration, *Abhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration* 232
refractory period, absolute, of irritability and reactivity, *Refraktärstadium, absolutes, der Erregbarkeit und Reaktionsfähigkeit* 223
— —, —, in seismonic reactions, *in seismonastischen Reaktionen* 187
— —, —, in tendrils, *bei Ranken* 266
— —, —, prolongation of, *Verlängerung des* 43
— —, autogenous, definition, *autogenes, Definition* 43
— — in bacteria, *bei Bakterien* 17
— — and course of the restitution processes, *und zeitlicher Verlauf der Restitutionsvorgänge* 222
— —, definition 6
— —, Dionaea 104
— —, duration of, and oxygen concentration, *Dauer des, und Sauerstoffkonzentration* 224
— — and fatigue, *und Ermüdung* 226
— —, filament, *Staubfäden* 47
— —, geotropic stimulus, *geotropischer Reiz* 50
— — and increase in permeability, duration, *und Permeabilitätserhöhung, zeitliche Dauer* 203
— —, induced, *induziertes* 43
— — and kind of stimulus, *und Reizart* 209
— — and process during latent period, *und Latenzzeitvorgänge* 212, 213
— —, relative, *Refraktärstadium, relatives* 218, 225, 228
— —, —, decrease of the transmission speed during, *Verringerung der Leitungsgeschwindigkeit im* 43
— —, —, definition 40
— —, —, seismonic reaction, *Seismoreaktion* 187
— —, — and threshold, *und Reizschwelle* 222
— — in tendrils, *bei Ranken* 265
regeneration of the physiologic apex, *der physiologischen Spitze* 121
regulating factors of diurnal movements, *regulierende Faktoren tagesperiodischer Bewegungen* 624ff., 641, 646, 648, 651
relaxation phase, definition, *Relaxationszeit* 6
resistance, change of, during excitation, *Widerstandsänderung bei der Erregung* 31ff.
—, decrease of, and action current, *Widerstandsherabsetzung und Aktionsstrom* 200
—, — during action voltage, *Widerstandsabnahme während der Aktionsspannung* 32
—, — during the excitation process, *beim Erregungsvorgang* 24
respiration processes, necessity for the restitution process, *Atmungsvorgänge, Notwendigkeit für Restitutionsprozeß* 224, 225
— rate, increase of the, effect of wounding, *Atmungssteigerung, Verwundung* 125, 131
restitution process and decomposition process, *Restitutionsvorgang und Zerfallsvorgang* 220

restitution process and decomposition process, coupling of, *Restitutions- und Zerfallsvorgang, Kopplung zwischen* 225
— —, decomposition of excitatory substance, *Zerstörung der Erregungssubstanz* 224
— — and decrease of the p_H-value, *und p_H-Erniedrigung* 225
— — during excitation, *bei der Erregung* 221
— — and increased oxygen consumption, *und gesteigerter Sauerstoffverbrauch* 225
restitution process, inhibition of the, during fatigue, *Restitutionsvorgang, Hemmung des, bei der Ermüdung* 227
— — in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 208, 209
— —, speed of the, *Geschwindigkeit des* 220
— —, temperature dependency, *Temperaturabhängigkeit* 223
resultants, law of, formulation, *Resultanten-Gesetz, Formulierung* 21
reversal threshold, *Umkehrschwelle* 355
rhizoid and contact stimuli, *Rhizoid und Berührungsreize* 254
—, phototropism, *Phototropismus* 533, 534, 536, 537, 538, 539, 540
rhizopin 571
Rhodospirillum, phototaxis 385
rhythm, induced, continued oscillations, *Rhythmik, induzierte, Nachschwingungen* 635
—, — of metabolism, *Stoffwechselrhythmen, induzierte* 635
—, phototaxis, *Rhythmik* 377
rhythmic down movement of Biophytum pinnules, *rhythmische Senkungsbewegung, der Fiederblättchen von Biophytum* 87, 88, 100
riboflavin, light induced changes in protoplasmic streaming, *Lichtströmungsreaktion* 393f.
—, light growth response, *Lichtwachstumsreaktion* 393f.
—, photoreception in animals, *Lichtwahrnehmung bei Tieren* 505
—, phototropism, *Phototropismus* 475, 497, 502, 504
riboflavin secreted into the culture medium of Ashbya, *-abgabe in das Kulturmedium von* 569
—, sensitisation of photoreductions, *Sensibilisierung von Photoreduktionen* 504
root hairs and contact stimuli, *Wurzelhaare und Berührungsreize* 254
root response in electropism, *Wurzel, Reaktion beim Elektrotropismus* 160
—, thigmotropism, *Thigmotropismus* 274
Rumex, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 415, 420, 421, 422, 426, 430, 447

Sachs' theory of plagiotropism, *Sachs Theorie des Plagiotropismus* 486ff.
salt effects, stomatal movement, *Salzwirkungen, Spaltöffnungsbewegungen* 424ff., 426
saponine, inhibition of protoplasmic streaming, *Saponin, Hemmung der Plasmaströmung* 154
saturation, Webers' law, *Abstumpfungserscheinung, Webersches Gesetz* 20, 341
Sayres' hypothesis, stomatal movement, *Sayres Hypothese, Spaltöffnungsbewegung* 422, 423ff.
"Schattenspender" theory, *Theorie* 506
seedlings, thigmo reaction, *Keimlinge, Thigmoreaktion* 271
seismonastic movement of filaments, *seismonastische Reizbewegung von Staubfäden* 184, 186, 190, 241
— irritability, loss of, in low oxygen concentrations, *Reizbarkeit, Verlust der, in niederer Sauerstoffkonzentration* 232
— reactivity, conditions of, *Reaktionsfähigkeit, Bedingungen* 230ff.
— —, diurnal fluctuations, *tägliche Schwankungen* 231
— —, effect of ozone on, *Wirkung von Ozon auf* 232
— —, influence of chemical factors, *Einfluß chemischer Faktoren* 232
— —, general characteristics, *allgemeine Kennzeichnung* 184
— —, influence of light, *Einfluß des Lichtes* 231
— movements, Mimosa, *Bewegungen, Mimosa* 184
— organs, physiological anatomy, *Organe, physiologische Anatomie* 170ff.
— reactions, *Reaktionen* 184ff.
— — and change in growth, *und Wachstumsänderungen* 193ff.
seismonastic reactions and changes in turgor pressure, *seismonastische Reaktionen und Turgoränderungen* 193ff.
— —, decrease of the water binding power of the cell contents, *Abnahme der Wasserbindungskraft des Zellinhaltes* 199, 200, 208
— —, excretion of fluid, *Flüssigkeitsausscheidung* 195
— sensitivity, influence of chemical factors on, *Empfindlichkeit, Einfluß chemischer Faktoren auf* 232
seismonasty, *Seismonastie* 5
—, cold rigor, *Kältestarre* 230
—, dark rigor, *Dunkelstarre* 231
—, heat rigor, *Hitzestarre* 230
—, vacuum rigor, *Vakuumstarre* 232
seismonic irritability, different from hapto irritability, *seismische Reizbarkeit, Unterschiedlichkeit zur haptischen* 256
— —, transitions from, to thigmic, *Übergänge zwischen, und thigmischer* 193
— reaction, absolute and relative refractory period, *Seismoreaktion, absolutes und relatives Refraktärstadium* 187
— —, all or none law, *Alles-oder-Nichts-Gesetz* 185
— —, phenomena, *Phänomene* 186ff.
— and hapto reactions, *Seismo- und Haptoreaktionen* 256, 257

seismonic stimulus, *Erschütterungsreiz, Stoßreiz* 255
— —, tendrils, *Ranken* 260
Selaginella, movement of the chloroplast, *Chloroplastenbewegung* 302
semipermeability, loss of, after chemical stimulation, *Semipermeabilitätsverlust nach chemischer Reizung* 214
—, —, current after injury, *Verletzungsstrom* 129
—, —, and destruction of semipermeable boundery layers, *und Zerstörung semipermeabler Grenzschichten* 212
—, —, and seismonastic reactions, *und seismonastische Reaktionen* 199, 207, 208
"sensations" of plants, *„Empfindungen" von Pflanzen* 8
sense qualities, *Sinnesqualitäten* 13
sensibility, different chemical, of unicellular organism, *Sensibilität, verschiedene chemische, bei Einzellern* 14
— of the plant, *der Pflanze* 10
sensitive bristle of Dionaea, *Fühlborsten von Dionaea* 176, 177, 210
— — of Mimosa, *von Mimosa* 170
— hair, *Fühlhaar* 169
— papillae, *Fühlpapillen* 169, 171
— —, physiological anatomy, *physiologische Anatomie* 244
— pits, *Fühltüpfel* 171, 247, 254, 257, 270
— —, calcium oxalate crystals, *Calciumoxalatkristalls* 249
— —, contact irritability, *und Berührungsreizbarkeit* 256, 270
— — of the Drosera tentacle, *der Drosera-Tentakel* 251, 270
— — in plants, *bei Pflanzen* 14
— —, physiological anatomy, *physiologische Anatomie* 247, 248
— organs of the orchid flower, *Organe der Orchideenblüte* 174ff.
— plants, action potential, *Pflanzen, Aktionspotential* 31, 32
— —, conduction of excitation, *Erregungsleitung* 93
— —, significance of the power of leaf movement, *Bedeutung der Blattbewegungsfähigkeit* 105
— spines, *Fühlborsten* 176, 177, 210
— stigmata, *Reizbarkeit von Narben* 173, 184, 192
sens organs in the plant kingdom, *Sinnesorgane im Pflanzenreich* 14, 170
sensory process, *sensorischer Prozeß* 10
seta, phototropism, *Phototropismus* 533
shade escape reaction, *Schattenfluchtreaktion* 474ff.
shading, periodic, *Beschattung, periodische* 324ff., 330, 333f., 338
shock reaction, *Schreckreaktion* 319, 327, 330ff., 351ff., 363, 370
Sinapis root, positive curvature, *Sinapiswurzel, positive Krümmung* 160
sleep movements, *Schlafbewegungen* 101, 580
— position, *Schlafstellung* 103
sleep position and irritability, *Schlafstellung und Erregbarkeit* 102
— position, spontaneous transition to, action potential, *Schlafstellung, spontaner Übergang in, Aktionspotential* 76
— —, transition to, *Schlafstellung, Übergang in* 101
"sliding" movement, *Glitschbewegung* 39
sodium glycocholate, effect on auxin transport, *Natriumglykocholat, Wirkung auf Auxintransport* 154
Sparmannia, filaments, *Filamente* 172, 191, 241
—, treshold of stimulation, *Reizschwelle* 209
—, transmission of excitation, *Erregungsübertragung* 241
specific energy, *spezifische Energie* 14
spines, development of, mechanical stimulation, *Stachelentwicklung, mechanische Reizung* 60
—, increased number of cells in, by mechanical and light stimuli, *Stacheln, vermehrte Zellenzahl in, durch mechanische und Lichtreize* 60
spiral growth, *Spiralwachstum* 559
Spirilla, locomotor apparatus, *Spirillen, Bewegungsapparat* 372, 383
spirilloxanthin 375
spirillum, galvanotaxis 165
sporophore, sliding growth, *Sporophor, gleitendes Wachstum* 544
sporophyte, phototropic response, *Sporophyt, phototropische Reaktion* 533, 535, 541
Stahl's method, *Stahlsche Methode* 307
starch, stomatal movement, CO_2-effects, *Stärke, Spaltöffnungsbewegung, CO_2-Wirkungen* 429
— contents, diurnal rhythm, stomatal movement, *Stärkegehalt, Tagesrhythmik, Spaltöffnungsbewegung* 419, 420, 427
— -free stomata, stomatal movement, *stärkefreie Spaltöffnungen, Spaltöffnungsbewegung* 432
—, leaf to leaf variation, stomatal movement, *Stärke, Unterschiede innerhalb der Blätter, Spaltöffnungsbewegung* 427, 441, 444
—, light effects, stomatal movement, *Lichtwirkung, Spaltöffnungsbewegung* 427ff.
— $\rightleftharpoons$ sugar hypothesis, stomatal movement, *$\rightleftharpoons$ Zuckerhypothese, Spaltöffnungsbewegung* 418ff., 421ff., 423ff., 434f.
—, stomatal movement, *Spaltöffnungsreaktion* 418
statoliths, starch grains as, *Statolithenstärke* 15
stigma 322ff., 330, 333f., 338
—, function of the hyalin part as lens, *Linsenfunktion des hyalinen Teiles* 323, 324
—, seismonic sensitivity, *Stoß- und Erschütterungsempfindlichkeit* 255
stigmata, irritability of, *Narben, Reizbarkeit* 173, 184, 192
stimulators, *Stimulatoren* 169, 176, 209
— and perception organs, *und Perzeptionsorgane* 210

stimulation by shaking, effects of, and increase in permeability, *Schüttelreiz, Effekte der, und Permeabilitätserhöhung* 211
— —, and length of internodes, *und Internodienlänge* 58
stimulus, see electrical, chemical, mechanical etc., *Reiz, s. auch elektrische, chemische, mechanische usw.*
—, adequate, *adäquater* 13
—, conception of, *Begriff* 10ff.
— conducting structures of the plant cell, *reizleitende Strukturen in der Pflanzenzelle* 16, 17
—, conduction of, *Erregungsleitung* 61ff., 218
—, — and excitatory substance, *Reizleitung und Erregungssubstanz* 220, 239
—, —, general phenomena, *allgemeine Phänomene* 17
—, —, Mimosa 187, 188, 220, 221, 239
—, — in phototaxis, *bei Phototaxis* 355
—, — in seismonasty, *bei der Seismonastie* 239ff.
—, — in tendrils, *bei Ranken* 265
—, intermittent, in photo- and geotropism, *intermittierend, bei Photo- und Geotropismus* 16
—, intermitting, *intermittierender* 60
—, kind of, and refractory period, *Reizart und Refraktärstadium* 209
— of light, *Lichtreiz* 49
— —, perception in the lamina, *Aufnahme in der Blattspreite* 646
— —, suppression of elongation, *Hemmung des Längenwachstums* 60
—, perception of, phototropism, *Reizaufnahme, Phototropismus* 479
—, —, and processes during the latent period, *Reizaufnahme und Latenzvorgänge* 212
—, —, in seismonastic reactions, *in seismonastischen Reaktionen* 209ff.
—, —, in seismonasty, rupture of plasmatic boundary layers, *bei der Seismonastie, Zerreißen von Plasmagrenzschichten* 211
—, process initiated by a, *Reizkette* 2
—, process of perception of, deformation, *Reizaufnahmevorgang, Deformation* 209
—, stationary, *Reiz, stationärer* 392, 394
—, subliminal, summation, *unterschwelliger, Summation* 355, 378, 392f.
— of wounding, change of the protoplasmic structure, *Wundreiz, Änderung der Plasmastruktur* 130
— —, contraction of the vacuole, *Vacuolenkontraktion* 130
— —, Drosera 105
— —, effect of, *Wirkung von* 119ff.
— —, effect upon the cell, *Wirkung auf die Zelle* 128
— —, initiation of protoplasmic streaming, *Auslösen der Plasmaströmung* 126
— — and periodic reactions, *und periodische Reaktionen* 228
— —, Pinguicula 105
stomata cells, organisation of, as hydrophotic regulator, *Spaltöffnungszellen, Organisation als hydrophotischer Regulator* 467
—, comp. stomatal movement, *Spaltöffnungen, vgl. Spaltöffnungsbewegung*
—, guard cells, see guard cells
—, isolated, *isolierte* 425, 426, 431
—, micellar structure, *Feinstruktur* 411
—, opening after the effect of wounding, *Öffnungsreaktion nach Wundwirkung* 123
—, physiological anatomy, *physiologische Anatomie* 399ff.
—, starch-free, *stärkefrei* 432
—, type of Amaryllis, *Amaryllistypus* 400ff.
—, type of Gramineae, *Gramineentypus* 404ff.
—, type of Gymnosperms, *Gymnospermentypus* 406ff.
—, type of Pteridophytes, *Pteridophytentypus* 407ff.
stomatal closure after detaching of leaves, *Stomataschluß nach Abschneiden der Blätter* 470
— movement, *Spaltöffnungsbewegung* 415—464
— —, acetic acid, effect on, *Essigsäure, Wirkung auf* 422, 423
— —, Allium 432, 433, 434, 437, 438, 447, 448
— —, —, mid-day closure, *mittägliches Schließen* 421
— —, ammonia, effect of on, *Ammoniak, Wirkung auf* 422, 423
— —, amylase 424
— —, amylose 424
— —, amphoteric colloid, hypothesis, *amphoterisches Kolloid, Hypothese* 422
— —, anaerobic conditions, *anaerobische Bedingungen* 424, 440ff.
— —, Aponogeton 425, 431
— —, ATP 424
— —, autoradiograph, *Autoradiogramm* 447, 448
— —, Bacopa, isolated stomata, *isolierte Spaltöffnungen* 426
— —, Begonia 442
— —, blue light, *Blaulicht* 419
— —, buffer solutions, effect of, *Wirkung von Pufferlösungen* 421, 424
— —, Canna 436
— —, carotenoids, *Carotinoide* 441, 456
— —, chloroplasts, *Chloroplasten* 419, 422, 433, 447
— —, chlorophyll 436, 441, 447, 456
— —, Chrysanthemum 447, 452
— —, CO_2 434—450, 438, 441ff., 450
— —, CO_2-concentrations, steady state, *CO_2-Konzentrationen, stationärer Zustand* 438, 443
— —, CO_2-effects on starch, *CO_2-Wirkungen auf Stärke* 429
— —, CO_2-free and normal air, *CO_2-freie und normale Luft* 436
— —, CO_2, saturation, *CO_2, Sättigung* 447
— —, Coffea, mid-day closure, *mittägliches Schließen* 421, 438

stomatal movement, Coleus, *Spaltöffnungsbewegung* 440
— —, colloids, *Kolloide* 422
— —, compensation method, *Kompensationsmethode* 455
— —, corona hygrometer, *Coronar-Hygrometer* 453
— —, Cyclamen, micromanipulation 416, 417
— —, diffusion porometer, *Diffusionsporometer* 439
— —, dry air, *trockene Luft* 442, 443
— —, dynamics, Dynamik 435, 452ff
— —, endogenuos rhythm, *endogene Rhythmik* 451, 587
— —, energy measurements, *Energiemessungen* 455ff.
— —, equilibrium, *Gleichgewicht* 435
— —, Erythrina 435
— —, etiolated leaves, *etiolierte Blätter* 436, 449
— —, evaporation 468f.
— —, experimental design, *Versuchsplanung* 441
— —, external factors, *äußere Faktoren* 466
— —, factorial experiments, *Kombinationsversuche* 439, 441ff., 446
— —, gentian violet, *Gentianaviolett* 437
— —, glucose phosphate 423
— —, guard cell, chlorophyll content, *Schließzelle, Chlorophyllgehalt* 447
— —, Helianthus 454, 456
— —, horn hygroscope, *Hornhygroskop* 451
— —, hydroxylamine chlorohydrate, *Hydroxylamin-chlorhydrat* 449
— —, Impatiens 419, 432
— —, indigo-carmine, entering the guard cells, *Indigocarmin, Anfärben der Schließzellen* 420
— —, inducing process, *auslösender Prozeß* 465
— —, influence of chemical agents, *Einfluß chemischer Stoffe* 469
— —, — of humidity, *der Feuchtigkeit* 468, 469
— —, influence of water uptake, *Einfluß der Wasseraufnahme* 467
— —, infiltration technique, *Infiltrationstechnik* 436, 437
— —, infrared radiation, *Infrarotstrahlung* 419
— —, inhibitors, *Hemmstoffe* 449
— —, intercellular spaces, *Intercellularraum* 437, 438
— —, intermittend illumination, *intermittierende Belichtung* 453
— —, internal factors, *innere Faktoren* 466
— —, latin square, *lateinisches Quadrat* 441, 444, 446
— —, leaf temperature, *Blattemperatur* 438, 439, 446
— —, light and CO_2 interaction, *Licht und CO_2-Wechselwirkung* 441ff., 446ff.
— — light effects on starch, *Lichtwirkung auf Stärke* 427ff.
stomatal movement, ligth indirect effects, *Spaltöffnungsbewegung, indirekte Lichteinwirkungen* 421ff., 434, 440f.
— —, — intensity, *Lichtintensität* 439, 446ff., 451ff.
— —, mechanical stimulation, effect of *mechanische Reizwirkung* 469, 470
— —, mechanism of the reaction in response to light and carbon dioxide, *Mechanismus der Reaktion auf Licht und Kohlendioxyd* 457ff.
— —, micromanipulation 417
— —, mid-day closure, *mittägliches Schließen* 420, 421, 438ff.
— —, motive force, *Bewegungsursache* 415ff.
— —, neutral red, *Neutralrot* 422, 423
— —, organic acid, *organische Säure* 440, 451
— —, oxygen and carbon dioxyde, *Sauerstoff und Kohlendioxyd* 440
— —, paired leaves, *gepaarte Blätter* 437
— —, and p_H, 421, 422, 423, 424, 425
— —, Pelargonium, isolated stomata, *isolierte Spaltöffnungen* 426
— —, plasmodesmata, *Plasmodesmen* 421
— —, porometer 429, 433, 434, 435, 436, 442, 444, 451ff., 452, 456, 457
— —, pressure, Druck 470
— —, Prunus 451
— —, quanta, *Quanten* 455
— —, rate of, *Intensität* 435
— —, rate of air flow, *Intensität des Luftstroms* 442
— —, reducing sugars, *reduzierende Zucker* 421
— —, Sambucus 443
— —, Sanchezia 436
— —, sodium azide, *Natriumazid* 449
— —, stages of a process initiated by stimulus, *einzelne Glieder der Reizkette* 466
— —, starch, quantitative measurement, *Stärke, quantitative Bestimmung* 428
— —, —, rapidity of changes, *Kurzfristigkeit der Veränderungen* 424
— —, starch, reagent for staining, *Stärke, Farbreagens* 428ff.
— —, —, scoring method, *Bestimmungsmethode* 429
— —, statistical significance, *statistische Signifikanz* 436, 441
— —, steady state, *stationärer Zustand* 435
— —, stimuli, nature of, *Reize, Art der* 418
— —, substomatal cavity, *innere Atemhöhle* 437, 441, 443, 444
— —, sweet potato, *Süßkartoffel* 440, 449
— —, temperature coefficient, *Temperaturkoeffizient* 439
— —, through flow of air, *Luftdurchströmung* 444, 446
— —, tissue, detached, *abgetrenntes Gewebe* 425f.
— —, transmission of light effect, *Übertragung der Lichtwirkung* 445
— —, Trianea 455

stomatal movement, Tulipa 447, 457
— —, wall mechanism hypothesis, *Quellungsanisotropie* 416
— —, wind 437, 468
— —, wound injury, *Wundschaden* 469, 470
— —, visible spectrum, *sichtbares Spektrum* 418
— —, xanthophyll 456
— —, Zebrina 447
streaming, intensity of, photodinesis, *Strömungsintensität, Photodinese* 388, 393
streaming of protoplasm, see also protoplasmic streaming
— — and auxin, *Plasmaströmung und Auxin* 154
— —, and direct current, *und Gleichstrom* 153, 159
— —, induction of, *Auslösung von* 36
— —, and irritability substance, *und Erregungssubstanz* 57
— — inhibited by saponine, *Hemmung durch Saponin* 154
— —, stoppage of, *Strömungsstillstand des Plasmas* 33
— —, stoppage of, and action potential, *Strömungsstillstand und Aktionspotential* 34, 35
— —, stoppage of, duration, *Strömungsstillstand, zeitliche Dauer* 34
Striatella, movement of chloroplast, *Chloroplastenbewegung* 301
susception, definition, *Suszeption* 6
style, sensitive to seismonastic stimuli, *Griffel, seismonastisch reizbar* 193
sulfhydryl groups, chemotaxis, *Schwefelwasserstoffgruppe* 382, 384
swelling tissue, *Schwellgewebe* 176

Talbot's law, *Gesetz* 393
— —, formulation, *Formulierung* 21
tango-receptors in plants, *Tango-Rezeptoren bei Pflanzen* 14
tannins as colloidal inclusions, *Gerbstoffe als kolloidale Einschlüsse* 206
—, excretion of, into the intercellulars in seismonastic reactions, *Ausscheidung von, in die Interzellularen bei seismonastischen Reaktionen* 195, 196
—, role in the waterbinding capacity of the vacuole, *Bedeutung für das Wasserbindungsvermögen der Vacuole* 207
— vacuole, Mimosa, *Gerbstoffvacuole, Mimosa* 208
— — in cells of the pulvinus, *in Gelenkzellen* 206, 207
— — — —, diurnal movements, *tagesperiodische Bewegungen* 610
taxis, definition, *Taxie, Definition* 3
temperature as condition for diurnal movement, *Temperatur als Bedingung für tagesperiodische Bewegungstätigkeit* 592ff.
— effect, stomata movement, *Temperaturwirkung, Spaltöffnungsbewegung* 433, 438, 468
temperature fluctuations, effect of diurnal movement, *Temperaturschwankungen, Wirkung auf tagesperiodische Bewegungen* 649
—, influence on the movement of chloroplasts, *Einfluß auf die Chloroplastenbewegung* 289
—, — — of guard cells, *auf die Schließzellenbewegung* 433, 438, 468
—, increase during excitation, *Zunahme bei der Erregung* 40
—, regulations of diurnal movements by alternation of high and low, *Regulierung tagesperiodischer Bewegungen durch Wechsel hoher und niedriger* 648ff.
tendrils, absolute refractory period, *Ranken, absolutes Refraktärstadium* 266
—, action current, *Aktionsstrom* 265
—, — potential, *Aktionspotential* 92
—, attaching hook, *Kletterhaken* 268
—, cells sensitive to stimulus, *reizempfindliche Zellen* 244
—, coiling of, mechanical explanation of, *mechanische Erklärung des Rankens* 10, 11
—, conduction of stimuli, *Reizleitung* 265
—, contact irritability, *Kontaktreizbarkeit* 255, 256
—, effective stimuli, *wirksame Reize* 254, 255
—, electrical stimulation, *elektrische Reizung* 261, 263
—, excitation process, *Erregungsvorgänge* 266
—, old-age coiling, *Alterseinrollung* 257
—, — —, diurnal rhythm, *Tagesrhythmus* 581
—, refractory period, *Refraktärstadium* 265
—, seismonic stimulus, *Erschütterungsreiz* 260
—, secondary changes, *sekundäre Veränderungen* 267
—, sensitive pit, *Fühltüpfel* 246, 247
—, sensitivity of, to chemical stimuli, *chemische Reizbarkeit* 261
—, thermoreaction, *Thermoreaktion* 260
— and thigmo reactions, *und Thigmoreaktionen* 254, 255, 257
—, thigmotropic reactivity, *thigmotropische Reaktionsfähigkeit* 257
—, traumatic stimulus, *Verwundungsreiz* 261
tetanus and narcosis in seismonastic reactions, *und Narkose bei seismonastischen Reaktionen* 234
— in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 227
thermal-growth reaction, *Thermowachstumsreaktion* 548
thermal reaction in tendrils, *Thermoreaktion bei Ranken* 260
— stimuli, perception of, and adaptation processes, *Reize, Aufnahme und Adaptationsvorgänge* 216
— — and seismonastic reactions, *und seismonastische Reaktionen* 215ff.
thermonastic opening and closing movements of petals, *thermonastische Öffnungs- und Schließbewegungen von Blütenblättern* 628f.
— reaction, *Reaktion* 649

thermonasty, *Thermonastie* 6
—, movement of guard cells, *Schließzellenbewegung* 468
thermotaxis, 6
— of chloroplasts, *der Chloroplasten* 306
thermotropism, *Thermotropismus* 6
thigmonastic reaction, *thigmonastische Reaktion* 254ff.
thigmonasty, *Thigmonastie* 5, 254ff.
thigmo reaction, all or none law, *Thigmoreaktion, Alles-oder-Nichts-Gesetz* 185
— — of seedlings, *von Keimlingen* 271
thigmic irritated parts of tendrils, formation of tissue, *thigmisch gereizte Rankenteile, Gewebebildung* 268, 269
— stimuli, summation, *thigmische Reize, Summation* 266
thigmotaxis 5
thigmotropic curvatures, *thigmotrope Krümmungen* 117
— —, counter-reaction, *Gegenreaktion* 258, 261
— —, mechanism of the movement, *Bewegungsmechanismus* 261ff.
— reactivity, tendrils, *Reaktionsfähigkeit, Ranken* 257
— reactions, *Reaktionen* 254ff.
— and thigmonastic organs, physiologic anatomy, *und thigmonastische Organe, physiologische Anatomie* 243ff.
thigmotropism see also haptotropism, *Thigmotropismus s. auch Haptotropismus* 5, 254ff.
—, relation to traumatotropism, *Beziehung zum Traumatotropismus* 275
— of roots, *von Wurzeln* 274
threshold, definition, *Reizschwelle, Definition* 6, 10
—, dependency on temperature, *Temperaturabhängigkeit* 209
—, mechanical stimuli, *mechanische Reizung* 209
—, photodinetic, *photodinetische* 388, 392
— of phototaxis, *Schwellenwert der Phototaxie* 339, 346, 353
— and relative refractory period, *und relatives Refraktärstadium* 222
— in seismonastic reactions, *bei seismonastischen Reaktionen* 209ff.
— value of the movement of chloroplasts, *Schwellenwert der Chloroplastenbewegung* 284, 289, 297
tissues, differentiation of, excitation processes, *Gewebedifferenzierung, Erregungsvorgänge* 59, 60
tissue formation in thigmic irritated parts of tendrils, *Gewebebildung in thigmisch gereizten Rankenteilen* 268, 269
tonoplast, rupture of, and perception of seismic stimuli, *Tonoplast, Zerreißen des, und seismische Reizaufnahme* 212
—, sensitivity to seismic stimuli, *seismische Reizbarkeit* 211
tonus, dependency of, on light, *Stimmung, Abhängigkeit der, vom Licht* 344ff.
traumatotropism, *Traumatotropismus* 5, 119f., 128
—, relation to thigmotropism, *Beziehung zum Thigmotropismus* 275
trial and error in phobotaxis, *Versuch und Irrtum bei Phobotaxis* 330
trichlorphenoxyacetic acid, *Trichlorphenoxyessigsäure* 572
trophocyst formation, action spectrum, *Trophocystenbildung, Aktionsspektrum* 570
tropisms, definition, *Tropismen, Definition* 4
—, theory of Cholodny-Went, *Theorie von Cholodny-Went* 522
tryptophane 572
—, conversion to indoleacet-aldehyde, *Umwandlung in Indolylaldehyd* 516
turgor, changes in, and diurnal changes, *Turgoränderungen und tagesperiodische Bewegungen* 600, 602ff., 613
—, —, non-osmotic components, relation to diurnal movements, *Turgoränderungen, nichtosmotische Komponenten, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen* 610f.
—, — in the pulvinus, diurnal movements, *im Blattgelenk, tagesperiodische Bewegungen* 186, 602
—, — and seismonastic reactions, *und seismonastische Reaktionen* 193ff.
— decrease seismonastic reactions, *Turgorabnahme, seismonastische Reaktionen* 196
turgor fluctions, antagonistic, in diurnal movements, *Turgorschwankungen, antagonistische, bei tagesperiodischen Bewegungen* 604, 605
— —, influence on the distribution of chloroplasts, *Einfluß auf die Chloroplastenverteilung* 291
— hypothesis, stomatal movement, *Turgordruckhypothese, Spaltöffnungsbewegung* 415f., 418f.
—, increase of, and increase of growth rate, *Turgorzunahme und Wachstumssteigerung* 197
— movement and capacity of water binding, *Turgorbewegung und Wasserbindungsvermögen* 114
— — of guard cells, *von Schließzellen* 207
tonus, galvanotactic, *Stimmung, galvanotaktische* 345
— in phototaxis, *bei der Phototaxis* 320, 341ff.
—, reversal of, phototaxis, *Umstimmung bei der Phototaxis* 320, 341, 345
topo-phototaxis, mechanism of reaction, *Mechanismus der Reaktion* 359
topotaxis 318f., 328ff., 334, 337ff., 358ff., 361f., 372
tube cells, Mimosa, *Schlauchzellen* 66
Tradescantia, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 417, 420, 423, 431, 432, 434, 456
translocation of excitatory substance, *Transport von Erregungssubstanz* 51

transition point in phototaxis, *Umschlagspunkt bei der* 319, 320, 328, 339, 341ff., 346
transitory stimulus, *Übergangsreiz* 328, 392, 394
transmission pathways, Mimosa, *Leitungsbahnen* 83
transpiration, stomatal movements, *Spaltöffnungsbewegungen* 468
traumatic stimulus in tendrils, *Verwundungsreiz bei Ranken* 261
traumatin, importance in traumatotaxis, *Bedeutung für* 126
traumatochorism, *Traumatochorismus* 5, 127ff.
traumatodinesis, *Traumatodinese* 5, 127ff.
traumatonasty, *Traumatonastie* 5, 119, 122ff.
—, movement of guard cells, *Schließzellenbewegung* 469, 470
traumatotaxis, 5, 123ff., 128
— of the chloroplast, *des Chloroplasten* 126, 306
— of the nucleus, *beim Zellkern* 123
turgor movements, phototropism, *Turgorbewegung, Phototropismus* 477
— — and water permeability, *und Wasserpermeabilität* 112ff.
twiner, contact irritability, *Windepflanzen, Kontaktreizbarkeit* 274
twining of stems, mechanical explanation of, *Winden, mechanische Erklärung des* 10, 11
two-component theory of the irritability process, *Zweikomponententheorie des Erregungsvorganges* 47

Ultra-violet, curvature towards, of Avena seedlings, *Ultraviolett, Krümmung von Avenakeimlingen zum* 496, 506, 510
—, influence on the germinating Fucus-zygote, *Einfluß auf die keimende Fucus zygote* 536, 537, 538
—, phototropism, *Phototropismus* 557
urethane, influence on diurnal movements, *Einfluß auf tagesperiodische Bewegungen* 598
—, saturating light intensities in phototaxis, *Lichtsättigungsintensität bei Phototaxis* 376
uridine-diphospho-N-acetyl-glucosamine, chitin synthesis, *Chitinsynthese* 573
Utricularia, action potential, *Aktionspotential* 30

Vacuolar colloids, adsorption capability, *Zellsaftkolloide, Adsorptionsfähigkeit* 200, 204
— — in the pulvinus, imbibition capacity, relation to diurnal movements, *im Gelenk, Quellbarkeit, Beziehung zu tagesperiodischen Bewegungen* 611
— colloid-system and stimulative plasmolysis, *Vacuolen-Kolloidsystem und Reizplasmolyse* 211
— colloids, water binding power, *Zellsaftkolloide, Wasserbindungskraft* 204, 206
vacuole, colloidal changes in seismonastic reactions, *kolloidale Veränderungen in seismonastischen Reaktionen* 207
—, contractoin of the, in seismonastic reactions, *Kontraktion der, bei seismonastischen Reaktionen* 206
—, —, stimulus of wounding, *Wundreiz* 130
—, structural changes, *strukturelle Veränderungen* 198ff., 206
—, water binding capacity, role of tannins, *Wasserbindungsvermögen, Rolle der Gerbstoffe* 207
variation movement, contraction, *Variationsbewegung, Kontraktion* 115ff.
— —, curvature movement, *Krümmungsbewegung* 111
— —, definition 3
— —, mechanism of, transition from the, to the mechanism of nutation movement, *Variationsmechanismus, Übergänge zwischen, und den Nutationsmechanismen* 198
— —, phototropism, *Phototropismus* 477
— —, seismonic sensitive plants, *seismisch reizbare Pflanzen* 185
Verbena, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 419, 432, 434, 435
Vicia, stomatal movement, *Spaltöffnungsbewegung* 424, 447, 452
viscosity, change of, during excitation, *Viscositätsänderung bei der Erregung* 38
—, influence on the movement of the chloroplasts, *Viscosität, Einfluß auf die Chloroplastenbewegung* 293
— of protoplasm, light-induced changes, *Plasmaviscosität, licht-induzierte Änderungen* 518ff.
volume fluctuations in diurnal movements, *Volumenschwankungen bei tagesperiodischen Bewegungen* 605f.

Wall plasticity, illumination, *Zellwandplastizität, Belichtung* 520
watch spring tendril, *Uhrfederranken* 268
water binding power of the cell contents, decrease of, in seismonastic reactions, *Wasserbindungskraft des Zellinhalts, Abnahme der, bei seismonastischen Reaktionen* 199, 200, 208
— — — —, decrease of, and action current, *Abnahme der, und Aktionsstrom* 208
— —, electric, excitation, *elektrische, Erregung* 98
— — power, vacuolar colloids, *Wasserbindungskraft, Zellsaftkolloide* 204, 206
— excretion, active, stomatal movement, *Wasserabgabe, aktive, Spaltöffnungsbewegung* 439ff.
— permeability, increase of, in seismonastic reactions, *Wasserpermeabilitätserhöhung in seismonastischen Reaktionen* 201
— uptake, active, stomatal movement, *Wasseraufnahme, aktive, Spaltöffnungsbewegung* 440

water uptace, influence on the movement of guard cells, *Wasseraufnahme, Einfluß auf die Schließzellenbewegung* 467
wave length and light intensity, stomatal movement, *Wellenlänge und Lichtintensität, Spaltöffnungsbewegung* 455ff.
Weber-Fechner law, phototropism, *Weber-Fechnersches Gesetz, Phototropismus* 501
Weber's law, *Gesetz* 14, 501
— —, formulation, *Formulierung* 19ff.
— —, in phototaxis, *Phototaxis* 334, 341, 352, 375f.
— —, thigmo reactions, *Thigmoreaktionen* 273, 274
"Wechselgeotropism", 590
wheat, stomatal movement, *Weizen, Spaltöffnungsreaktion* 435, 436, 440, 442, 448, 452, 453
Williams' hypothesis, stomatal movement, *Hypothese, Spaltöffnungsbewegung* 439ff.
wilting, stomatal movement, *Welken, Spaltöffnungsbewegung* 418, 419
wind, influence on the movement of guard cells, *Einfluß auf die Schließzellenbewegung* 468
wound hormone, *Nekrohormon* 132
wounding, effect of, growth retarding substances, *Wundwirkung, wachstumshemmende Substanzen* 130
—, —, increase of the respiration rate, *Verwundung, Atmungssteigerung* 125, 131
—, —, opening of stomata, *Öffnungsreaktion der Stomata* 123
—, periderm formation, due to, *Wundperidermbildung* 132
—, shedding of organs due to, *wundbedingte Abstoßung von Organen* 127
wound injury, movement of guard cells, *Wundschaden, Schließzellenbewegung* 469, 470
— response of the nucleus, *Wundreaktion des Zellkerns* 124

X-irradiation, conversion of tryptophan to indaleacetaldehyde, *Röntgenbestrahlung, Umwandlung von Tryptophan in Indolylacetaldehyd* 516
—, effect on auxin content, *Wirkung auf Auxingehalt* 515