

## Mitteilungen.

---

### 28. Henrik Lundegårdh: Die Bedeutung der Licht- richtung für den Phototropismus.

(Mit 8 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 3. Juni 1919.)

---

Die Frage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall auslösend wirken, ist trotz der vielen namentlich in der letzten Zeit hierauf gerichteten Arbeiten noch nicht endgültig beantwortet. Die auf DE CANDOLLE zurückgehende Theorie der Intensitätsunterschiede wurde von DARWIN, OLTMANN'S, MAST, BLAAUW u. a. aufgenommen und verteidigt. Der von OLTMANN'S und dann von MAST in besserer Methodik ausgeführte Versuch bestand darin, die Pflanzen in ein Bündel von Licht mit abgestufter Intensität zu bringen. MAST (1911) hat aber dabei nicht die Lichtbrechung im Organ berücksichtigt, auf Grund welcher ein einfallender Lichtstrahl mehr oder weniger abgelenkt wird. Ein paralleles Lichtbündel wird deshalb innerhalb des Organs in einen konvergenten umgewandelt, und die MAST'schen Ergebnisse sind folglich nicht einwandfrei. BLAAUW (1914, 1915, 1918) schlug einen anderen Weg ein. Er wies nach, daß allseitige Beleuchtung eine sehr charakteristische Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit zur Folge hat. Da er dann auch bei der einseitigen, phototropisch auslösend wirkenden Belichtung eine ähnliche Reaktion fand, nahm er an, daß die tropistische Krümmung ein einfaches Ergebnis der auf den entgegengesetzten Seiten induzierten verschieden starken „Photowachstumsreaktionen“ wäre. BLAAUW's ganze Beweisführung basiert auf einem Analogieschluß und er hat übersehen, daß man ebensogut sagen kann, daß die Reaktion auf allseitige Belichtung die Summe einer Reihe tropistischer Reaktionen ist. Von Beweisen für die Lichtabfallstheorie sei nur noch die interessante Arbeit von PAAL (1918) erwähnt. Dieser Forscher hat durch neue Versuche den bemerkenswerten Befund BOYSEN-JENSEN'S (1911) bestätigt, daß der phototropische Bewegungsvorgang sich über eine Schnittstelle ausbreitet, wahrscheinlich infolge der Diffusion eines reiz-

übertragenden Mittels. PAAL erblickt nun hierin u. a. einen Beweis für die DE CANDOLLE-BLAAUWsche Theorie: er nimmt verschiedene Reaktionen auf der Lichtseite und auf der Schattenseite und ihre geradlinige Fortleitung basalwärts an. Gegen PAALS Argumentierung läßt sich aber einwenden, daß durch seine Versuche keine Fortleitung der primären Erregung bewiesen wird. Die Möglichkeit läßt sich nicht abweisen, daß die Krümmung unterhalb der Schnittstelle durch sekundäre, bei der Krümmung des Spitzenteils auftretende stoffliche und weiter fortgeleitete Verschiedenheiten auf der Vorder- und der Rückseite beruht, also einer Art von Chemotropismus gleichzusetzen wäre. Diese Möglichkeit muß wenigstens geprüft werden, ehe man die Tragweite der Ergebnisse übersehen kann.

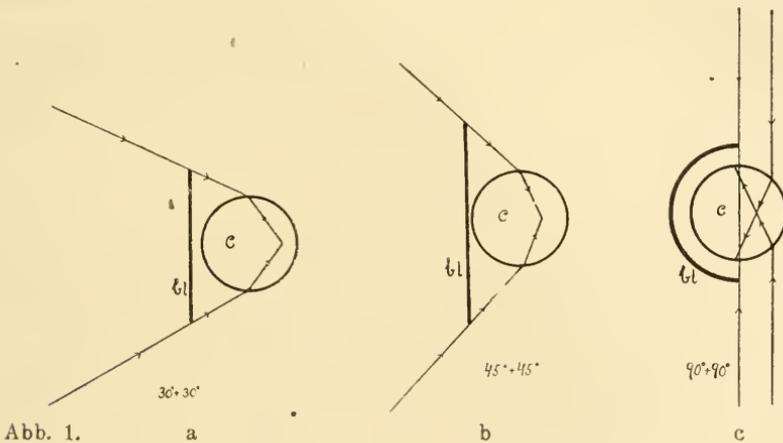
Sind also die Beweise für die Intensitätsunterschiedtheorie nicht unanfechtbar, so gilt aber dasselbe auch von den Beweisen für die Lichtrichtungstheorie<sup>1)</sup>. Diese wurde bekanntlich von SACHS aufgestellt, aber erst FITTING (1907) brachte Tatsachen herbei. Gegen die scharfsinnig ausgedachten Versuche FITTINGS sind zwar keine entscheidenden Einwände erhoben; auch PAAL stellt sich in dieser Hinsicht abwartend. Die FITTINGSchen Versuche leiden aber zweifelsohne unter nicht unerheblichen Mängeln. FITTING hat durchgehends Dauerbelichtung mit Tageslicht benutzt, weshalb die Angaben über Reaktionsstärke sehr unsicher sind; ferner ist ja Verwundung oder überhaupt nur Anfassen der Koleoptile ein unberechenbarer Eingriff. Eine experimentelle Prüfung von SACHS Theorie muß wohl vorsichtiger Wege einschlagen, wenn etwas endgültiges beigebracht werden soll<sup>2)</sup>. Von den übrigen wenigen Arbeiten, die die Richtungstheorie beweisen wollen, sei HEILBRONNS (1917) Mitteilung erwähnt. Über sie hat aber schon BLAAUW (1918 S. 183) einige treffende Bemerkungen gemacht.

Ich war anderthalb Jahre mit phototropischen Problemen beschäftigt (Zusammenhang zwischen Reiz und Reaktion, Stimmung usw.), da ich bei dem Erscheinen von BLAAUWs letzter Arbeit (1918) mich entschloß, auch über die eingangs erwähnte Frage Versuche anzustellen. Über den Ausfall dieser will ich nun hier vorläufig berichten. Ausführlicher wird das Problem zusammen mit meinen übrigen Versuchen in einer späteren Arbeit behandelt.

1) Der Raum genügt selbstverständlich nicht für eine zureichende Kritik vorhergehender Arbeiten. Ich muß hierfür auf die ausführliche Arbeit verweisen.

2) Nach FITTING (1907 S. 199) soll ein querer Einschnitt die Reizleitung „so gut wie gar nicht schwächen“. Ich habe das Gegenteil gefunden. Hierüber Näheres in der ausführlichen Mitteilung.

Meine Bemühungen waren von Anfang an darauf gerichtet, möglichst einwandfreie Versuchsbedingungen herzustellen. Die Aufzucht des Materials fand im großen elektrischen Thermostaten statt (siehe 1917 S. 9), aus welchem die Pflanzen nur zwecks Reizung genommen wurden. Die Bewegungen wurden auf intermittierendem Klinostaten mittels meiner automatisch-photographischen Methode registriert, und zwar in rotgelbem, tropistisch beinahe wirkungslosem Licht auf sensibilisiertem Film. Ausführlicheres über die Methodik später. Sehr wichtig sind die Beleuchtungsquellen. Ich fand endlich eine sehr geeignete Lichtquelle in der kleinen Halbwattlampe für Schwachstrom (6 Volt). Der Glühkörper ist



stabförmig, etwa 5 mm lang; hierdurch wird paralleles Licht gewonnen. Energiequelle war ein JUNGNER-Akkumulator.

1. In der ersten Versuchsserie wurden zwei gleiche, konvergierende Lichtbündel benutzt. Die Lampen (Glühkörper senkrecht) waren auf zwei um einen gemeinsamen Punkt drehbaren Armen befestigt, so daß der Winkel zwischen den Bündeln beliebig verändert werden konnte. Das Objekt (ich arbeitete durchgehends mit Koleoptilen von Seger-Hafer aus Svalöf) war in dem Drehpunkt aufgestellt. Meine Absicht mit dieser Versuchsanordnung war, durch Belichtung der hinteren Hälfte der Koleoptilen einen Lichtabfall darzustellen, der der Lichtrichtung entgegengesetzt wirken mußte. Zu diesem Zweck wurde, wie aus Abb. 1a und b hervorgeht, vor dem Objekt eine undurchsichtige schwarze Blende plaziert und der Einfallswinkel der Lichtbündel wurde so reguliert, daß genau die vordere Hälfte der Koleoptile im Schatten stand,

während die hintere Hälfte von dem schräg einfallenden Licht beleuchtet wurde. Die Einstellung wurde selbstverständlich bei Vorschalten roter Glasscheiben vor den in kleinen Gehäusen eingeschlossenen Lampen vorgenommen. Gleich nach der Exposition wurde das Objekt in einen geeigneten Klinostathalter gesteckt und das Ergebnis registriert. In folgender Tabelle I sind die bei verschiedenen Winkeln erhaltenen Resultate (in Totalablenkung der Koleoptilenspitzen nach etwa 6 St. angegeben) als Mittelwerte aus 18 Versuchen (mit zusammen 78 Pflanzen) zusammengestellt.

Tabelle I.

Belicht. mit zwei konverg. Bündeln. Lichtst. 16 K. Abstand 45 cm.  
 Expositionszeit je nach Winkel und Zone 10—240 Sek.<sup>1)</sup>.

Winkel	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180 Grad
Reaktion in Grad	17,7	13,0	25,0	14,1	5	0,7	-12	-7,8	-	-3,7	-8,8	-1,90	3,0	-11	-90	

Die Einzelwerte, die ich nicht hier anführen kann, divergieren recht stark; anders ist bei der großen Schwierigkeit der Einstellung der Lichtbündel (die namentlich durch die Form der Koleoptilenspitze erhöht wird) kaum zu erwarten. Trotzdem und trotz der geringen Zahl der Keimlinge ist doch das Ergebnis eindeutig. Wir sehen, daß bei spitzen Einfallswinkeln der Lichtbündel positive Reaktion sich einstellt; diese ist bei kleinen Winkeln schwach, offenbar weil, wie leicht einzusehen, hierbei nur die äußersten Partien von direktem Licht getroffen werden. Bei 50 und 60 Grad empfängt dagegen, wie aus Abb. 1a ersichtlich, der ganze hintere Teil das Licht. Die innerhalb des Koleoptilendurchschnitts gezogenen Linien geben die Richtung der gebrochenen Strahlen an (unter Benutzung des von SENN 1908 ermittelten Wertes 1.48 für den Brechungsindex des Protoplasmas). Die Divergenz der Strahlen innerhalb der Koleoptile wird also steiler. Deshalb treffen diese wirksamen Strahlen schon bei einem Einfallswinkel von 90 Grad einander unter so stumpfem Winkel ( $123^{\circ}$  für die median einfallenden Strahlen, vgl. Abb. 1b), daß ihre tropistische Wirkung

1) In allen hier erwähnten Versuchen wurde eine für deutliche positive Reaktion hinreichende Lichtmenge gewählt. Diese ist bekanntlich sehr klein, doch nimmt die Empfindlichkeit von der Spitze abwärts sehr rasch ab. Um das Ergebnis rein zu sehen, ist nachherige Klinostatierung notwendig. Die Schwerkraft wirkt nämlich, wie ich gefunden habe, extingierend auf die phototropische Reaktion.

sehr schwach sein muß. Außerdem ist zu bedenken, daß durch Streuung und totale Reflektion an den Zellwänden ein immer größeres Quantum Licht nach der nichtbeleuchteten Seite geworfen wird (was man direkt beobachten kann). Es kann deshalb nicht überraschen, daß schon bei einem Einfallswinkel von 90 Grad die Koleoptilen sich scheinbar von dem äußeren Licht wegkrümmen: In Wirklichkeit kümmern sie sich nur um die Richtung der inneren Strahlen. Die Wegkrümmung wird bei Vergrößerung des Einfallswinkels immer stärker. Aus Abb. 1c sieht man auch, daß bei 180 Grad Einfallswinkel die inneren Strahlen durch Brechung nach vorn gehen; abgesehen natürlich von dem erheblichen Teil des diffus reflektierten Lichtes.

Ich ging bei der Auslegung der Tabelle I von der Annahme aus, daß nur die Richtung des Lichtes für die Krümmungsauslösung verantwortlich ist. Wir können jetzt diese Annahme als bestätigt betrachten. Die Versuche wären ja ganz anders ausgefallen, wenn statt der Lichtrichtung die Intensitätsunterschiede entschieden hätten. In keinem Falle sollte dann positive Krümmung sich eingestellt haben. Auch bei den kleinen Winkeln müßte Wegkrümmung aufgetreten sein, denn die Intensitätsunterschiede sind tatsächlich größer als bei normaler Durchleuchtung, und das Maximum des inneren Lichtabfalls liegt bei einem mittleren Winkel, wo das aufgenommene Licht größtenteils in der helleren Hälfte bleibt, also wo ich die unbedeutendste Reaktion bekam! Die eingetretene Krümmung ist natürlich eine Resultantenkrümmung. Bei gleichen Lichtmengen fällt sie im Medianplan (vgl. HAGEM 1911).

2. Auch andere Versuche wurden gemacht. In folgenden Versuchen beleuchtete ich die Keimlinge tangential, durch einen schmalen, aus einer engen Spalte fließenden Lichtstrahl. Am Klinostaten wurde dann die Krümmungsrichtung beobachtet. Bisher wurden allerdings nur zwei Versuche mit sechs Pflanzen gemacht; dieselben fielen aber sehr eindeutig aus und zwar zugunsten der Richtungstheorie. Wenn wir in Übereinstimmung mit Abb. 2 unter a die Einfallrichtung des Lichtes, unter b die hierauf senkrechte Richtung verstehen, so läßt sich das Ergebnis folgendermaßen darstellen:

#### Tabelle II.

Tangentialbeleuchtung (s. Abb. 2): 16 K., 50 Cm., 30 Sek.

Mittlere Abweichung nach 4 St. in Richtung a: 42,5 Grad,  
in Richtung b 7,5 Grad.

Die gekrümmten Koleoptilen bildeten also mit der Einfallsrichtung des Lichtes einen Winkel von nur 7,5 Grad. Dies ist sogar weniger als man von dem inneren Strahlengang warten sollte: Bei einem Einfallswinkel von 60 Grad ist die Ablenkung des Lichts etwa 24 Grad. Der Versuch beweist jedenfalls, daß der Lichtabfall nichts bedeutet. Denn die Krümmung müßte letztenfalls ganz nach b oder sogar (da durch Streuung etwa die in Abb. 2 schraffierte Zone leuchtet) schräg nach hinten gerichtet sein. — Dieser Versuch wurde neulich auch von NIENBURG (1918) gemacht. Seine Methodik läßt aber manches zu wünschen übrig. Er hat die Lichtbrechung nicht berücksichtigt. Übrigens scheint nach seiner Abb. 1 (S. 494) die Krümmungsrichtung nicht sehr von der von

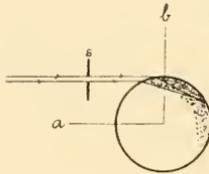


Abb. 2.

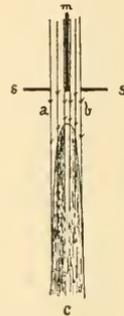


Abb. 3.

mir gefundenen abzuweichen. Die Resultate berechtigen gar nicht zu der Schlußfolgerung, die NIENBURG aus ihnen zieht.

3. Noch auf eine dritte Weise habe ich das Problem behandelt. Durch einen eigens konstruierten Apparat war es mir möglich, von oben her zwei getrennte, aber parallele Lichtbündel von gegenseitig veränderlicher Stärke auf die Koleoptile anzubringen (siehe Abb. 3). Die Bündel sind durch eine dünne Scheidewand getrennt; alles wird mikrometrisch eingestellt. Mittels dieses Apparates ließ sich also der bei normaler Querbeleuchtung vorfindliche Lichtabfall bei Längsbeleuchtung nachahmen. Erstgenannter Lichtabfall dürfte bei *Avena* recht unbedeutend sein (bei *Helianthus*-Keimstengeln ist nach BLAAUW (1915 S. 522) die Hinterseite etwa  $3\frac{1}{2}$  mal dunkler als die Vorderseite). In einer Reihe von sieben Versuchen mit 35 Pflanzen wurde ein Intensitätsverhältnis von 0,81 : 0,49 gewählt (16 K., 70 bzw. 90 Cm.).

Tabelle III.

Zweiseitige Beleuchtung von oben im Verh. 81 : 49.

Expos. 6 - 45 Sek. Klinostat.

Reaktion nach der stark beleuchteten Seite	4 Stück	11 %
" " " schwach " "	7 "	20 %
Keine Reaktion	24 "	69 %

Das Ergebnis ist für die Intensitätstheorie sehr ungünstig. Obwohl die Exposition nach dem normalen Maß gerichtet wurde, sind die meisten Pflanzen gerade geblieben und die gekrümmten scheinen keine Richtung zu bevorzugen. Auch bei stärkerem Intensitätsabfall wird das Ergebnis dasselbe. In drei Versuchen, mit 14 Pflanzen, war die eine Seite ganz verdunkelt, während die andere von oben mit 25 Meterkerzen bestrahlt wurde.

## Ergebnis:

Reaktion nach der beleuchteten Seite	3 Stück	21 %
" " " dunklen " "	1 "	7 %
Keine Reaktion	10 "	62 %

Hier ist die beleuchtete Seite ein wenig bevorzugt. Man hat aber nochmals an die Brechungsverhältnisse zu denken: Das senkrecht von oben herunterstrahlende Licht wird in der Koleoptilenspitze etwas nach innen abgelenkt, dürfte deshalb tropistisch nicht ganz unwirksam sein. Wie wenig es bedarf, um eine Krümmung auszulösen, geht ja schon aus den Versuchen NOACKS (1914) und ARISZ (1915) hervor: Sie erzielten Reaktion schon bei einem Einfallswinkel von 15 Grad. In einem Versuch mit meinem erwähnten Apparat zeigten von sechs Koleoptilen zwei Reaktion, als eine Hälfte der Koleoptilenspitze 15 Grad von hinten belichtet wurde. Bei solchen Versuchen hat man auch, wie betreffs der ersten Versuchsserie, daran zu denken, daß die beleuchtete Hälfte selbst Licht nach der dunklen Seite reflektiert. Wäre der Intensitätsabfall auslösender Faktor, würde aber selbstverständlich das Resultat ganz anders aussehen.

Auf drei verschiedenen Wegen bin ich also zu demselben Ergebnis gekommen. In der vorsichtigsten Formulierung lautet es: Lichtmengen, die innerhalb des Bereichs der sogenannten positiven Krümmung liegen, wirken tropistisch reizend auf *Avena*-Koleoptilen nur, insofern sie als Strahlen die Längsachse der Koleoptile schneiden. Da ich, wie eingangs gezeigt, den bisherigen Beweisen für die Lichtabfallstheorie

keine entscheidende Bedeutung zulegen kann<sup>1)</sup>, so gewinnt die SACHS-FITTINGSche Theorie durch meine Versuche im Gegenteil eine erhebliche Stütze. Sie sind zwar mit wenig Material ausgeführt, aber eindeutig ausgefallen. Weit davon, endgültig zugunsten der Lichtabfallstheorie entschieden zu sein, wie jüngst mehrere Forscher behauptet haben, ist die Frage der Reizperzeption im Gegenteil sehr einer gründlichen, methodisch einwandfreien Erforschung bedürftig. Ich hoffe, im obigen gezeigt zu haben, auf welchen Wegen entscheidende Resultate zu erlangen sind.

Lund, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität, Ende Mai 1919.

---

1) Ich kann gar nicht einsehen, daß, wie neulich STARK (1919 S. 202) behauptet, durch die Auffindung des sogen. Resultantengesetzes der Streit geschlichtet wäre. Dieses Gesetz ist nur ein Fall des Gesetzes von Proportionalität zwischen Reizmenge und Reaktionsstärke und besagt nichts über die Art der Perzeption.

#### Zitierte Literatur.

- ARISZ, Rec. trav. bot. neerl. XII. 1915.  
BLAAUW, Zeitschr. für Bot. 1914, 1915; Meded. v. de Landbouwhoogeschool XV. 1918.  
FITTING, Jahrb. f. wiss. Bot. XLIV. 1907.  
HEILBRONN, Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1917.  
LUNDEGÅRDH, Lunds Universitets årsskrift. N. F. 2. Bd. 13. 1917.  
MAST, Light an the behaviour of organisms. 1911.  
NIENBURG, Ber. d. D. Bot. Ges. 1918. H. 8.  
NOACK, Zeitschr. f. Bot. 1914.  
PAAL, Jahrb. f. wiss. Bot. 58. H. 3. 1918.  
STARK, Naturw. Wochenschr. 1919.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Lundegardh Henrik Gunnar

Artikel/Article: [Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. 229-236](#)