

## 38. Hermann von Guttenberg: Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen.

(Vorläufige Mitteilung.)  
(Eingegangen am 15. Juli 1919.)

### I.

#### Über die Abhängigkeit der phototropen Erscheinungen von der Größe der beleuchteten Fläche.

Das phototrope Verhalten der Pflanzen ist in den letzten Jahren Gegenstand einer stets steigenden Anzahl von Untersuchungen gewesen. Trotzdem sind manche Probleme nur wenig, andere noch gar nicht bearbeitet worden. Zu den letzteren gehört die Frage nach der Abhängigkeit der phototropischen Erscheinungen von der Größe der beleuchteten Fläche. Im folgenden sei kurz über eine Reihe von Versuchen berichtet, die sich mit dieser Abhängigkeit beschäftigen. Die näheren Einzelheiten soll eine ausführlichere Arbeit über den Phototropismus bringen, deren Veröffentlichung unter den jetzigen Verhältnissen erst in späterer Zeit erfolgen kann.

Wie schon bemerkt, liegen besondere Untersuchungen über den Gegenstand bisher nicht vor. Die Ansichten über den Einfluß der Fläche scheinen geteilt zu sein. So hat z. B. NIENBURG<sup>1)</sup> einen solchen vor kurzem gänzlich in Abrede gestellt, indem er sagt: „Der Erfolg der phototropischen Reizung hängt ja, wie schon lange bekannt ist, nicht von der Größe der beleuchteten Oberfläche ab.“ Auf den entgegengesetzten Standpunkt — wenigstens für Laubblätter — stellt sich HABERLANDT<sup>2)</sup>, denn er geht bei seinen Versuchen mit antagonistisch gereizten Blattspreiten von *Tropaeolum majus* von der Voraussetzung aus, daß bei gleich starker Beleuchtung eine größere Blattpartie einer stärkeren Reizwirkung unterliege, als eine kleinere.

Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich bisher auf Koleoptilen von *Avena sativa*, doch beabsichtige ich sie auch auf

---

1) NIENBURG, W., Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten *Avena*-Koleoptilen. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XXXVI, 1918, S. 499.

2) HABERLANDT, G., Zur Physiologie der Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. XLVI, S. 409/410.

andere Objekte, besonders auch auf Laubblätter auszudehnen. Geplant war zunächst zu prüfen, ob sich ein Einfluß der Größe der beleuchteten Fläche überhaupt bemerkbar mache; ferner, wenn dies der Fall war, nach Möglichkeit auch quantitative Aufschlüsse zu gewinnen.

Auf Grund des Reizmengengesetzes hielt ich einen Einfluß der Fläche von vornherein für wahrscheinlich, denn die der Pflanze zugeführte Lichtmenge steigt ebenso wie mit der Intensität und der Beleuchtungsdauer auch mit der Größe der beleuchteten Fläche. Andererseits konnte man der Meinung sein, daß es sich nicht um die dem ganzen Organ zugeführte Lichtmenge handle, sondern nur um jene, welche jede einzelne perzipierende Zelle trifft. Dann müßte folgerichtig bereits die Beleuchtung einer einzigen Zelle zur Einleitung phototropischer Prozesse führen, und diese dürften in ihrer Intensität nicht gegen jene zurückstehen, welche bei Beleuchtung der ganzen Organseite mit gleicher Intensität und Beleuchtungsdauer eintreten.

Da die phototrope Empfindlichkeit der *Avena*-Koleoptilen bekanntlich an der Spitze weitaus höher ist als an der Basis, konnte nur ein Verfahren eingeschlagen werden, welches die Verdunklung von Längsstreifen der Koleoptile gestattet. Ich benutzte zwei Methoden. Die eine schließt sich der Versuchsanstellung NIENBURGS<sup>1)</sup> an. Blenden aus schwarzem Eisenblech wurden so vor die Koleoptilen in die Erde des Blumentopfes gesteckt, daß sie bei einseitiger Beleuchtung genau eine Längshälfte beschatten mußten. Dasselbe wurde noch präziser durch kleine Fahnen aus schwarzem Papier erreicht, deren Stiele seitlich von den Koleoptilen in den Boden gesteckt wurden. Bemerkt sei, daß NIENBURG, wie aus seiner Abbildung hervorgeht, erheblich mehr als eine Längshälfte abgeblendet hat. — Bei der zweiten Art der Versuchsanstellung wurden an den Papierfahnen Längsschlitze angebracht, und zwar solche von 0·6 mm und solche von 0·9 mm Breite. Die Fahnen wurden so gesteckt, daß sich der Schlitz genau vor dem medianen Streifen der dem Lichte zugewendeten Koleoptilenseite befand. Die Früchte wurden derart gepflanzt, daß später alle Koleoptilen dem Lichte ihre Breitseite zuwendeten. Da der größere Querdurchmesser derselben 18—20 mm betrug, blieb bei der Beleuchtung durch Schlitze ein Drittel oder die Hälfte der Fläche unverdunkelt.

Die Beleuchtung erfolgte durch eine in einer geschwärzten Laterne horizontal angebrachte 25kerzige Metallfadenlampe. Die

---

1) NIENBURG, W. a. a. O.

Versuchspflanzen befanden sich hinter einem großen Pappschirm, der eine direkte Beleuchtung durch die Lampe ausschloß. Das Licht wurde seitlich des Schirmes mit einem Spiegel aufgefangen, der es auf die Versuchspflanzen reflektierte. Durch Aufstellung eines zweiten Spiegels auf der andern Seite des Schirmes, konnte antagonistische Beleuchtung erreicht werden. Bei der gewählten Versuchsanstellung wurden die Pflanzen von annähernd parallelem Licht getroffen. Alle Arbeiten, auch die Anzucht der Keimlinge, wurden in der Dunkelkammer vorgenommen, der Verlauf der Krümmungen unter Verwendung einer Rubinglaslampe verfolgt. Dieselbe Beleuchtung wurde für das Einstecken der Blenden benützt. Die Pflanzen standen zu 3—4 in einer Reihe in kleinen Blumentöpfen.

Von vornherein waren Unterschiede im Verhalten der Pflanzen nur dann zu erwarten, wenn in der Nähe des Schwellenwertes der Lichtmenge gearbeitet wurde. Denn bei höheren Lichtmengen durfte voraussichtlich an halbseitig verdunkelten Koleoptilen der maximale Effekt erreicht werden, so daß Unterschiede gegenüber vollbeleuchteten Koleoptilen nicht mehr zu tage treten. Es wurde deshalb zunächst der Schwellenwert für unverdunkelte Pflanzen bestimmt. Die Lichtintensität betrug in der gewählten Entfernung vom Spiegel 0·38 MK. Bei 4 Sekunden langer Beleuchtung reagierten die ersten Pflanzen mit schwacher Schiefstellung der Spitze gegen das Licht zu, bei 6 sec zeigten etwa die Hälfte einwandfreie Krümmungen, bei 10 sec reagierten alle Pflanzen. Wenn wir als durchschnittlichen Schwellenwert das Produkt  $0\cdot38 \text{ MK} \times 6 \text{ sec} = 2\cdot28 \text{ MK sec}$  betrachten, so finden wir, daß es etwas niedriger ist, als die meisten bisher beobachteten Werte. Gearbeitet wurde, um klare Erfolge zu erzielen mit 3·8 MK sec.

In der ersten Versuchsreihe wurden nun die Koleoptilen jedes Topfes teils frei, teils halbseitig abgeblendet dieser Lichtmenge ausgesetzt. Die freien Pflanzen — sie seien von nun an stets Kontrollpflanzen genannt — krümmten sich ausnahmslos gegen das Licht. Nach ca.  $2\frac{1}{2}$  Stunden war bei einer durchschnittlichen Temperatur von  $20^{\circ}$  Celsius das Maximum des Ausschlages erreicht, und ergab einen Durchschnittswinkel von  $12^{\circ}$ . Die halbseitig verdunkelten Pflanzen („Versuchspflanzen“) blieben fast ausnahmslos völlig gerade, nur bei einigen zeigte sich eine Schiefstellung der äußersten Spitze gegen das Licht zu.

Daraus folgt notwendig, daß die Größe der beleuchteten Fläche von Einfluß auf das phototrope Verhalten der Koleoptile ist. Bei Versuchs- und Kontrollpflanzen waren in gleicher Weise die emp-

findlichsten und die weniger empfindlichen Teile vom Licht getroffen worden, Intensität und Beleuchtungsdauer waren dieselben. Es kann daher das verschiedene Verhalten nur aus der verschiedenen Größe der beleuchteten Fläche erklärt werden.

Nachdem dies einmal festgestellt war, blieb noch zu prüfen, welche Produkte aus Intensität und Beleuchtungsdauer den Schwellenwert für die halbseitig beschatteten Pflanzen darstellen, beziehungsweise zu einer gleich starken Krümmung führen, wie sie im früheren Falle die Kontrollpflanzen ausgeführt hatten. Auf Grund des Reizmengengesetzes war zu erwarten, daß für die halbe Fläche das doppelte Produkt von  $MK \text{ sec}$  nötig sein werde. Es wurden daher in einer zweiten Versuchsserie die Versuchspflanzen doppelt so lange beleuchtet. Natürlich hätte auch die doppelte Intensität gewählt werden können, doch wurde davon Abstand genommen, da dies schwerer mit derselben Genauigkeit auszuführen gewesen wäre. Die Kontrollpflanzen wurden also nach Ablauf von 10 sec durch Blenden beschattet, die Versuchspflanzen noch weitere 10 sec beleuchtet. Es ergab sich, daß sich nunmehr auch die Versuchspflanzen krümmten, ihr durchschnittlicher Krümmungswinkel betrug  $14^\circ$ , der der Kontrollpflanzen  $15.5^\circ$ . Damit war erwiesen, daß das Reizmengengesetz wenigstens für diesen Fall auch für die Größe des beleuchteten Flächenstückes gilt. Die Verdunklung der einen Hälfte läßt sich, bei gleicher Lichtintensität, durch doppelt so lange Erhellung der unverdunkelten Hälfte ausgleichen.

In einer weiteren Versuchsreihe wurden die Kontrollpflanzen nicht durch Blenden verdunkelt, sondern wie die Versuchspflanzen 20 sec lang beleuchtet. Das Resultat gibt einen neuen Anhaltspunkt für den Einfluß der Größe der beleuchteten Fläche: der durchschnittliche Krümmungswinkel der Kontrollpflanzen betrug jetzt  $22^\circ$ , der der Versuchspflanzen dagegen nur  $10^\circ$ .

Wie in den Versuchen von DARWIN<sup>1)</sup> und NIENBURG erfolgte die Krümmung der halbseitig geblendeten Pflanzen in der Regel nicht zum Licht, vielmehr wich die Krümmungsebene von der Lichtrichtung mehr oder weniger, am häufigsten um  $40-45^\circ$  seitlich ab. Ich werde auf diese Erscheinung in der nächsten Mitteilung noch zurückkommen. Hier wären nur noch die Resultate der Versuche mit Beleuchtung durch Schlitze anzuführen. Sie entsprachen vollkommen dem, was nach den früheren Versuchen zu erwarten war.

1) DARWIN, CH., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Übersetzung von CARUS, 1. Aufl., Stuttgart 1881, S 397/99.

Hinter den schmalen Schlitzen befindliche Pflanzen reagierten auf eine Lichtmenge von 38 MK sec nicht, nur zeigten einige wenige eine schwache phototrope Schiefstellung der Spitze. Der durchschnittliche Krümmungswinkel der Kontrollpflanzen betrug  $16.4^{\circ}$ .

Nun wurden Pflanzen durch den schmalen Schlitz doppelt so lange beleuchtet. Sie krümmten sich mit einem durchschnittlichen Winkel von  $11^{\circ}$  gegenüber einem Durchschnittswinkel von  $14.6^{\circ}$  der Kontrollpflanzen, welche nach 10 sec beschattet worden waren. Da durch den Schlitz (Breite 0.6 mm) nur ein Drittel der Fläche beleuchtet war, kann der geringere Winkel der Versuchspflanzen nicht wunder nehmen. Bei 30 sec wählender, also dreimal so langer Beleuchtung ergab sich ein mittlerer Winkel von  $14^{\circ}$  gegenüber einem mittleren Winkel von  $16^{\circ}$  der zugehörigen, durch 10 sec beleuchteten Kontrollpflanzen, also eine deutliche Annäherung der Werte.

Bei Verwendung des weiteren Schlitzes (0.9 mm) erfolgte bei 10 sec langer Beleuchtung bereits eine schwache Krümmung und zwar von durchschnittlich  $4.4^{\circ}$  gegenüber  $16^{\circ}$  der Kontrollpflanzen. Diese Abweichung gegenüber halbseitig abgeblendeten Koleoptilen ist leicht erklärlich. Bei diesen ist nur die Hälfte der hochempfindlichen Spitze exponiert, dagegen ist bei Verwendung des breiteren Schlitzes die äußerste Spitze fast voll beleuchtet, was natürlich nicht ohne Einfluß bleiben kann. Damit stimmt überein, daß eine doppelt so lange Beleuchtung (20 sec) durch den weiteren Schlitz einen mittleren Winkel von  $17^{\circ}$  ergab, gegenüber einem Winkel von  $16^{\circ}$  der zugehörigen, 10 sec lang beleuchteten Kontrollpflanzen.

Weitere Versuche wurden ferner mit der Kompensationsmethode angestellt. Zu diesem Zwecke wurden Pflanzen durch 2 Spiegel antagonistisch beleuchtet. Sie wurden in der „photometrischen Mitte“ in der Verbindungslinie der beiden Spiegel aufgestellt. Hier verhielten sich die freien Kontrollpflanzen indifferent, d. h. sie blieben bei den gewählten geringen Lichtmengen ungekrümmt, wogegen Koleoptilen, die wie in den früheren Versuchen auf einer Seite zur Hälfte beschattet waren, oder hier das Licht nur durch Schlitze erhielten, sich von den Blenden weg zur freien Seite krümmten. Die jetzt nur auf  $\frac{1}{4}$  ihres Umfangs verdunkelten Pflanzen der ersten Reihe stellten sich wieder nicht genau in die Richtung der Lichtstrahlen ein, sondern wichen von diesen seitlich ab, und zwar von der Blende weg, also gegen die Flanke, auf welche das Licht von beiden Seiten einfallen konnte. Näheres

darüber soll erst die ausführlichere Arbeit enthalten. Hier sei nur noch bemerkt, daß es gelingt, durch entsprechend längere Beleuchtung der teilweise abgeblendeten Flanke die Wirkung einer kürzeren Beleuchtung der gegenüberliegenden, freien Seite zu kompensieren, so daß die Pflanze gerade bleibt. Ferner, daß bei noch längerer Beleuchtung der teilweise beschatteten Flanke die Krümmungen gegen diese zu stattfinden. Auch hier ist also der Einfluß der Größe des beleuchteten Flächenstückes offensichtlich. Wir können somit annehmen, daß die phototropen Krümmungen aus dem Zusammenwirken aller Impulse resultieren, die von den gereizten lichtempfindlichen Elementen ausgehen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin im  
Juli 1919.

---

### 39. Hermann von Guttenberg: Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 15. Juli 1919.)

---

#### II.

##### Neue Versuche zur Frage nach der Art der Lichtperzeption.

Die Frage, ob die Pflanze die Strahlenrichtung selbst perzipiere, oder ob sie durch Wahrnehmung von Intensitätsunterschieden zu den phototropen Krümmungen veranlaßt werde, ist neuerdings von zahlreichen Autoren aufgegriffen worden. Für die Intensitätstheorie sind in letzter Zeit besonders NIENBURG<sup>1)</sup> und BUDER<sup>2)</sup> eingetreten, ersterer auf Grund des Ergebnisses seiner verbesserten Durchführung des DARWINSchen Blendungsversuches, letzterer gestützt auf die sich aus dem Resultantengesetz ergebenden Schlüsse.

---

1) NIENBURG, W. Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten *Avena*-Koleoptilen. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XXXVI, 1918.

2) BUDER, S., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 58, 1918.

# 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): Guttenberg Hermann [Ritter] von

Artikel/Article: [Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. 299-304](#)