

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 NIENBURG¹⁾ und BUDER²⁾ 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.

Die neuerdings von verschiedenen Seiten für die Richtungstheorie vorgebrachten Argumente halte auch ich nicht für beweisend, eine Kritik derselben behalte ich mir für später vor. Dagegen scheint es mir immer noch fraglich, ob sich aus den Versuchen bzw. Überlegungen der beiden genannten Autoren ein zwingender Beweis für die Intensitätstheorie ableiten läßt.

Gehen wir zunächst auf den DARWIN-NIENBURGSchen Versuch näher ein. Die halbseitig beschatteten Koleoptilen stellen sich nicht in die Lichtrichtung ein, sondern werden nach der beleuchteten Seite zu abgelenkt. Die Pflanze reagiert aber nicht einfach von der dunklen zur hellen Hälfte hin, die Krümmungsebene bildet mit der Lichtrichtung nicht einen Winkel von 90° , sondern bei *Avena* und *Vicia* meist einen Winkel von ca. 45° , manchmal auch Winkel bis zu 80° . Meine im vorhergehenden beschriebenen Versuche haben dies im wesentlichen bestätigt. DARWIN hat sich mit dieser Erscheinung auseinandergesetzt und erklärt die schräge Stellung daraus, daß „eine schmale Zone auf der nicht (mit Tusche) bemalten Seite direkt vor dem Fenster das meiste Licht und sämtliche hinteren Partien in verschiedenen Graden immer weniger Licht erhalten haben“. Er folgert daraus „daß der Ablenkungswinkel die Resultante der Wirkung der Lichtes auf die ganze nicht bemalte Seite ist“. Andererseits will er aber gerade beweisen, „daß die Biegung der Kotyledonen nach dem Lichte hin davon abhängt, daß die ganze eine Seite beleuchtet oder daß die ganze entgegengesetzte Seite verdunkelt ist, und nicht davon, daß eine schmale Längszone in der Richtung des Lichtes affiziert wird“. Es liegt hier ein deutlicher Widerspruch vor, indem einerseits die Krümmung auf den Gegensatz zwischen Hell und Dunkel an beiden Organhälften zurückgeführt wird, andererseits die Krümmung als Resultierende der verschieden starken Beleuchtung an der Oberfläche der beleuchteten Hälfte gedeutet wird. NIENBURG geht auf die Erscheinung nicht näher ein, er zitiert DARWINs Erklärung und schließt sich ihr anscheinend an. Daß diese nicht richtig sein kann, lehrt folgende Überlegung. In NIENBURGs und meinen Versuchen, in welchen annähernd paralleles Licht verwendet wurde, erfolgt die Abnahme der Beleuchtung an der gewölbten Koleoptilenoberfläche mit dem \cos des Einfallswinkels. Danach wäre aber, wenn die verschieden starke Beleuchtung der einzelnen Längstreifen der Oberfläche für den Winkel maßgebend wäre, besonders in meinen Versuchen ein viel geringerer Ablenkungswinkel von der Lichtrichtung zu erwarten. In meinen Versuchen wurde, wie

früher beschrieben, stets die Hälfte einer Breitseite der Koleoptile, also $\frac{1}{4}$ der Oberfläche direkt vom Licht getroffen. Bei der ovalen Querschnittsform der Koleoptile muß dann aber die vom Licht mehr oder minder senkrecht getroffene Zone dieses Viertels viel stärker erhellt werden als die seitliche Partie, wo die Beleuchtung rapid bis 0 sinkt. Damit stimmt aber der meist erhaltene Winkel von 45° nicht überein, es wären, wie erwähnt, viel kleinere Winkel zu erwarten, die nur selten auftraten, wogegen Winkel über 45° öfters zu beobachten sind.

Wir müssen uns also nach einer anderen Erklärung der Erscheinung umsehen. Meines Erachtens sind zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen. Zunächst wird durch die gewählte Art der Beleuchtung ein doppelter Lichtabfall, bzw. Intensitätsunterschied hervorgerufen. Einmal der Unterschied zwischen Hell und Dunkel an beiden Organhälften, dann ein Lichtabfall in der beleuchteten Hälfte von der direkt beleuchteten zu der vom Lichte abgekehrten Seite. Wir können somit annehmen, daß dadurch zwei Krümmungsbestrebungen induziert werden, nämlich eine Bewegung von der dunklen zur hellen Hälfte und eine zweite senkrecht darauf gegen das Licht zu. Der Krümmungserfolg wäre dann die aus beiden Bestrebungen resultierende Erscheinung. Es wird nun natürlich von der Beleuchtungsstärke und von der Durchsichtigkeit des Objektes abhängen, welcher Lichtabfall der stärkere ist, und damit müßte dann auch der Ablenkungswinkel schwanken. Es wären extreme Fälle denkbar, wo der eine Lichtabfall den andern so weit überwiegt, daß es zu mehr minder reinen Ausschlägen nach der einen oder andern Seite kommt, also zu einer Bewegung senkrecht zum Licht, oder zu einer Einstellung in die Lichtrichtung. Bei der Durchsichtigkeit der *Avena*-Koleoptile überwiegt zweifellos der Unterschied zwischen der erleuchteten und der beschatteten Hälfte. Somit wären Ausschläge über 45° zu erwarten, die aber, wie erwähnt, nicht die Regel waren. Das Vorherrschen der Winkel von 40 — 45° führt zur Vermutung, daß die eben vorgebrachte Deutung allein kaum genügt, um das Verhalten der Pflanzen zu erklären.

Wir kommen nun zur zweiten Erklärungsmöglichkeit. Wir nahmen bisher an, daß das einfallende Licht die Koleoptile geradlinig passiere, oder wenigstens im Innern die Hauptlichtrichtung im wesentlichen beibehalten werde. Von dieser Annahme geht — freilich ohne es ausdrücklich zu betonen — wohl auch NIENBURG aus. Andererseits ist klar, daß die einfallenden Strahlen an der gewölbten Oberfläche der Koleoptile oder eines glasig durchsichtigen

Stengels gebrochen werden müssen und es ist durchaus möglich, daß sie das Organ im Innern wenigstens vorwiegend in der nunmehr eingeschlagenen Richtung durchsetzen. Infolge der stärkeren Lichtbrechung des Zellsaftes gegenüber der Luft, müßte es dann zu einer Konzentration der Strahlen kommen — damit ist aber die ursprüngliche Lichtrichtung gänzlich verändert, es ist überhaupt keine einheitliche Lichtrichtung mehr da, vielmehr gelangen von der beleuchteten Oberfläche konzentrische Strahlenbündel ins Innere. Dies muß natürlich die Beweiskraft des DARWIN-NIENBURGSchen Versuches erschüttern. Jetzt ist nämlich auch [vom Standpunkt der Richtungstheorie zu erwarten, daß sich die Koleoptile in die Resultierende, das heißt in die Richtung eines mittleren Strahles einstellt, wie sie es ja auch tatsächlich tat. NIENBURGS Schluß ist also nur unter der zunächst unbewiesenen Voraussetzung gültig, daß in den von ihm verwendeten mehr minder zylindrischen Organen eine derartige Lichtbrechung nicht stattfindet.

Derselbe Einwand kann auch gegen BUDERS Ausführungen erhoben werden. Wenn sich — wie in HAGEMs¹⁾ Versuchen — ein parallelotropes zylindrisches Organ, das von zwei sich kreuzenden Lichtbüscheln beleuchtet wird, in eine Resultierende einstellt, so ist unter der Voraussetzung, daß keine Brechung eintritt, auch nach meinem Dafürhalten ein zwingender Beweis für die Intensitätstheorie erbracht. Denn die Krümmung erfolgt dann nach einer Seite, von der überhaupt kein Licht einfällt. Diese Verhältnisse ändern sich aber, wenn wir, wie früher, Brechungen an der zylindrischen Oberfläche annehmen. Dann entsteht nämlich auf der Seite, wo sich die Lichtbündel einander nähern, im Innern eine vorherrschende Strahlenrichtung und die Pflanze kann sich jetzt auf Grund der Wahrnehmung derselben in die Richtung eines mittleren Strahles einstellen und so die tatsächlich zu beobachtende resultierende Stellung erreichen. Daß es dabei zu einer Bevorzugung der intensiveren Strahlen kommt, wenn verschieden starkes Licht gewählt wird, ist allein noch kein Beweis für die Intensitätstheorie.

Ich habe zunächst einen Versuch angestellt, der das DARWIN-NIENBURGSche Experiment ergänzt, indem er bei halbseitiger Beschattung einen Lichtabfall auf der beleuchteten Seite ausschließt. *Avena*-Koleoptilen wurden in der Verbindungslinie der beiden Lichtquellen in der optischen Mitte aufgestellt. Dabei wurde die ganze

1) HAGEM, O., Über die resultierende prototropische Lage bei zwei-seitiger Beleuchtung. Bergens Museums Aarbook 3, 1911.

eine Hälfte verdunkelt. Es geschah dies mit Hilfe einer röhrenförmigen Blende aus schwarzem Eisenblech, die auf einer Seite einen Schlitz besaß, der gerade so breit war, daß eine Haferfrucht dazwischen Platz hatte. An einem Ende war die Röhre durch schiefes Abschneiden zugespitzt, so daß sie sich leicht in die Erde stecken ließ. Die Blende wurde so angebracht, daß sie möglichst genau die eine Hälfte der Koleoptile umfaßte. Die Exposition geschah dann derart, daß der freie Teil beiderseits beleuchtet wurde. Bei gleich starker Lichtintensität wird durch diese Versuchsanstellung der Lichtabfall vermieden der in NIENBURGs Versuch von der direkt beleuchteten zu der vom Licht abgekehrten Seite stattfindet. Ich begann wieder mit Lichtmengen von Schwellenwert unter Verwendung der früheren Beleuchtungsvorrichtung. Die Resultate waren aber zunächst unbefriedigend, da Krümmungen nach verschiedenen Richtungen eintraten. Die Pflanzen reagierten mehr oder minder schräg zu einer Lichtquelle. Eine nähere Prüfung ergab nun, daß es bei Verwendung der roten Rubinglaslampe außerordentlich schwer ist, die Blende so zu stellen, daß die beiden freien Seiten genau gleich groß sind. Ich vermutete nach meinen früheren Erfahrungen darin die Fehlerquelle und ging nun zu Dauerbeleuchtung über. Wohl wurden auch jetzt die Blenden erst bei rotem Licht eingesteckt, nach Einschalten der Beleuchtung wurde ihre Stellung aber noch korrigiert, so daß jetzt annähernd gleich große Flankenteile von beiden Lichtquellen getroffen wurden. Nach 20—30 Minuten langer Beleuchtung wurde dann verdunkelt. Nach Ablauf der normalen Reaktionszeit von 45—50 Minuten traten — neben einigen Mißerfolgen — wiederholt energische Krümmungen genau senkrecht zur Lichtrichtung ein. Mein Versuch bestätigt also die schon von JOST¹⁾ geäußerte, später aber wieder zurückgenommene Vermutung, daß es durch eine derartige Versuchsaustellung gelingen müsse eine Krümmung senkrecht zur Lichtrichtung zu erzielen.

Nach dem oben Gesagten ergibt sich aber aus diesem Versuchsergebnis allein noch immer kein einwandfreier Beweis für die Intensitätstheorie. Die Pflanze krümmt sich wohl senkrecht zur Lichtrichtung, wenn wir die außerhalb der Pflanze befindlichen Strahlen in Betracht ziehen; nehmen wir aber eine Brechung an der Koleoptilenoberfläche an, so erhalten wir eine Strahlenkonzentration

1) JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena 1913, S. 626.

tration gegen die verdunkelte Seite zu, so daß wieder die resultierende Krümmung auch auf Grund der Richtungstheorie erklärt werden kann, da sie den mittleren Strahlen folgt.

Es ist also klar, daß mit orthotropen Organen von ovalem oder kreisförmigem Querschnitt eine Entscheidung überhaupt nicht herbeigeführt werden kann. Doch muß sich eine solche erreichen lassen, wenn man Stengelorgane von quadratischem Querschnitt, also vierkantige Stengel, zu den Versuchen heranzieht. Ich fand in *Coleus*-Stengeln ein geeignetes Versuchsobjekt, das sowohl der geforderten Bedingung in ausgezeichneter Weise entspricht, als auch (bei höherer Temperatur) verhältnismäßig rasch und sicher phototropisch reagiert. Es wurden eingetopfte Sprosse verschieden gefärbter Sorten verwendet, die eine Länge von 15—30 cm besaßen. Die halbseitige Beschattung erfolgte wieder durch dunkle Eisenblechblenden von entsprechender Größe, welche sich an gerade gewachsenen Exemplaren leicht so in die Erde stecken lassen, daß sie genau die Hälfte einer der vier Flanken bedecken. Es war nur notwendig einige störende Blätter zu entfernen. So vorbereitete Pflanzen wurden in einer innen geschwärzten phototropischen Kammer nach Norden orientiert dem Tageslichte ausgesetzt, so zwar, daß die halbgeblendete Flanke gegen das Licht gekehrt war. Schon nach einigen Stunden (Temp. 25—30 ° C), manchmal auch erst nach 24 Stunden (Temp. 15—20 °) war eine deutliche seitliche Krümmung von der Blende weg in Winkeln von 15—20 ° eingetreten, manchmal ohne, meist aber mit einer gleichzeitigen Krümmung gegen das Licht zu. Sie schreitet bis an das Ende des dritten Internodiums, von oben gerechnet vor. Um dem Einwand zu begegnen, daß für diese Krümmung die Blätter der freien Seite irgendwie verantwortlich zu machen seien, wurden auch gänzlich entblätterte Sprosse exponiert und ergaben dasselbe Resultat. Wäre die Lichtrichtung für die Krümmung ausschlaggebend, so hätten sich bei der gewählten Versuchsanstellung die Sprosse nach vorne bewegen, also an die Blenden anpressen müssen. Dies geschah jedoch nicht, vielmehr erfolgte eine Bewegung nach der Seite. Daß es dabei meist zu einer schrägen Stellung kam, kann nach dem früher über den doppelten Lichtabfall Gesagten, nicht verwundern. Dazu kommt, daß an der Spitze, sowie sie die Blende passiert hat, die verschieden starke Beleuchtung der beiden Hälften und damit der Anlaß zur seitlichen Krümmung fortfällt, worauf natürlich eine Krümmung gegen das Licht zu induziert wird.

Eine weitere Ausdehnung des Versuches — besonders auch mit antagonistischer Reizung durch paralleles Licht — behalte ich mir vor. Ich glaube aber, daß schon nach dem hier Mitgeteilten niemand mehr an der Richtigkeit der Intensitätstheorie zweifeln wird.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin im
Juli 1919.

ZOBODAT - 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. 304-310](#)