

selten den Versuch einer Drehung macht, ferner die scharfe Anpressung der Kurznadel an ihre holzige Achse, deren Mittellinie wohl infolge gleichmäßiger Einwirkung der Schwerkraft ziemlich genau ihrer eigenen entspricht.

Wir sehen hier die Natur gewissermaßen einen Versuch anstellen, der einem von FRANK<sup>1)</sup> mitgeteiltem, künstlichem ähnelt, nach welchem die neuerscheinenden Blätter von *Thuja occidentalis* bei zwangsweiser Lagefixierung ihrer Zweige in umgekehrter Orientierung zum Licht auch eine Beeinflussung ihrer Struktur erkennen lassen. Doch fehlen bei *Tsuga* krankhafte Züge keineswegs, was schon in dem Zwergwuchs der Kurznadel und ihrer Hinfälligkeit zum Ausdruck kommt.

## 59. Wilhelm Nienburg: Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten Avena-Koleoptilen.

(Mit 3 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 7. Oktober 1918.)

Zu dem Problem: Ist die Lichtrichtung oder der Lichtabfall das Wesentliche bei der phototropischen Reizung? liegen alte DARWINsche Versuche vor, die den Ausgangspunkt für die hier mitzuteilenden Beobachtungen gegeben haben.

DARWIN hat an etiolierten Keimlingen von *Phalaris* und *Avena* die eine Längshälfte mit Tusche geschwärzt und sie dann so vor ein Fenster gestellt, daß die Grenzlinie zwischen der bemalten und der unbemalten Hälfte dem Licht zugekehrt war. „Das Resultat war, daß sie anstatt sich in einer direkten Linie nach dem Fenster hin zu biegen, vom Fenster weg und nach der nicht bemalten Seite abgelenkt wurden“, und zwar unter einem Winkel von 30°—80° mit der auf das Fenster zuführenden Senkrechten. DARWIN folgert daraus, „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

1) FRANK in Bot. Zeitung XXX (1872) 765.

Lichtes affiziert wird“. „Diese Abbiegung der Kotyledonen vom Fenster“, sagt DARWIN, „ist verständlich, denn die ganze nicht bemalte Seite muß etwas Licht erhalten haben, während die entgegengesetzte bemalte keines erhielt; es wird aber eine schmale Zone auf der nicht bemalten Seite direkt vor dem Fenster das meiste Licht und sämtliche hinteren Partien in verschiedenen Graden immer weniger Licht erhalten haben; und wir können folgern, daß der Ablenkungswinkel die Resultante der Wirkung des Lichtes auf die ganze nicht bemalte Seite ist.“ DARWIN spricht sich also hier für die Auffassung aus, daß der Helligkeitsunterschied auf den beiden Seiten des von einseitigem Licht getroffenen Organs das Wirksame beim phototropischen Reizvorgang ist, worin ihm später hauptsächlich OLTMANNNS beistimmte<sup>1)</sup>.

Diese Versuche sind in der Literatur mehrfach diskutiert worden, wobei ihnen die Beweiskraft meistens abgesprochen wurde. So sagt FITTING, daß die Methode nicht einwandfrei sei. Er selbst hat auch Versuche mit zur Hälfte verdunkelten *Avena-Koleoptilen* angestellt. Diese waren aber vorher gespalten, so daß der physiologische Zusammenhang zwischen ihnen gestört war. Unter diesen Umständen kann ihr Ergebnis, daß dem DARWINSchen zu widersprechen schien, erst recht nicht als beweiskräftig angesehen werden, wie schon NOACK betont hat. JOST schließt sich der FITTINGSchen Ansicht an und meint, daß bei der DARWINSchen Versuchsanstellung Lichtstrahlen von der beleuchteten zur beschatteten Längshälfte gelangen kann. Von diesem Einwand sagt PRINGSHEIM mit Recht: „Es dürfte aber doch wohl die zerstreute Lichtmenge zu gering sein, als daß sie die durch direkte Bestrahlung hervorgerufene Reizung merklich beeinflussen könnte, falls wirklich die Lichtrichtung das Reizagens wäre.“

Das ist alles, was sich in der deutschen Literatur über die DARWINSchen Versuche findet. Dieses geringe Echo schien mir im Mißverhältnis zu ihrer Bedeutung zu stehen. Ich nahm mir deshalb vor, sie in etwas exakterer Form zu wiederholen. Erst nach Abschluß meiner Beobachtungen erfuhr ich, daß schon MAST die DARWINSchen Versuche nachgeprüft hat. MAST hat mit Hilfe eines Apparates, der in der Wirkung den OLTMANNNSschen Tuschekeilen ähnlich war, paralleles aber von hell zu dunkel abgestuftes Licht auf Keimlinge von *Zea Mays* fallen lassen. Diese krümmten sich dann nicht in der Richtung des einfallenden Lichtes, sondern

1) Eine ausführliche Diskussion der älteren Literatur findet sich bei NOACK.

nach dem Teile des Lichtbündels, in dem die Beleuchtungsstärke am größten war. Fiel das Licht dabei nur von einer Seite ein, so bildete die Krümmungsebene mit der Lichtrichtung einen Winkel von etwa  $45^{\circ}$ , wurden die Keimlinge durch zwei Lichtbündel gereizt, die von entgegengesetzten Seiten einfielen, so krümmten sie sich senkrecht zur Richtung der Strahlen nach dem helleren Teile des Lichtbündels. MAST zieht hieraus dieselbe Folgerung wie DARWIN, daß nicht die Richtungs-, sondern die Intensitätsunterschiede von der Pflanze perzipiert würden.

Unter diesen Umständen könnte es überflüssig erscheinen, über diese Dinge noch weitere Versuche zu veröffentlichen, wenn nicht einerseits die Ergebnisse von MAST bei uns so gut wie unbekannt geblieben wären. Weder PRINGSHEIM erwähnt sie, obwohl er sagt, daß eine Nachprüfung der DARWINSchen Angaben sehr wünschenswert sei, noch spricht JOST von ihnen, trotzdem er ausdrücklich in hypothetischer Form von einem Versuche wie dem zweiten, den MAST angestellt hat, redet, und a priori meint, daß der Erfolg, den MAST tatsächlich erreicht hat, höchst unwahrscheinlich sei. Andererseits wird immer wieder die Ansicht geäußert, daß im SACHSschen Sinne die Lichtrichtung die Ursache der phototropischen Reizung sei. Zuletzt hat HEILBRONN das an dieser Stelle getan, und zwar teilweise auf Grund von Versuchen mit halbseitig geschwärzten *Avenakoleoptilen*, wie sie auch DARWIN benutzt hat. Daß er dabei zu genau entgegengesetzten Ergebnissen gekommen ist, wie DARWIN, war für mich der ausschlaggebende Grund noch einmal zu zeigen, daß die alten DARWINSchen Versuche durchaus zuverlässig sind, und daß er die richtigen Folgerungen aus ihnen gezogen hat.

Bei einer Nachprüfung dieser Versuche war vor allem das diffuse Licht zu vermeiden. Denn bei der DARWINSchen Versuchsanordnung trafen natürlich sehr viele von den Zimmerwänden reflektierte Strahlen die ungeschwärzte Keimlingshälfte. Ich arbeitete also im Dunkelzimmer. Als Versuchspflanzen dienten *Avena* und *Vicia*. Die Verdunkelung wurde zunächst in der DARWINSchen Weise durch Bemalung mit Tusche bewirkt. Das hatte aber mancherlei Nachteile. Erstens nimmt die Oberfläche der Keimlinge schwer Flüssigkeit an, so daß die Farbe häufig tropfenförmig zusammenläuft und ein sorgfältiges Bemalen schwierig ist. Zweitens sind die Keimlinge gegen die Berührung nicht unempfindlich. Drittens reißt die getrocknete Tusche beim Wachstum, so daß auch der geschwärzte Teil Licht bekommt. Deshalb gab ich diese Me-

thode sehr bald auf und ging dazu über, die Keimlinge durch eine vorgestellte kleine Blende zu verdunkeln. Diese bestanden aus dünnem Zinkblech, waren etwa 4 cm lang und 1 cm breit und unten spitz zugeschnitten, so daß sie bequem in die Erde der Töpfe gesteckt werden konnten. Dabei wurde darauf geachtet, daß die Blenden möglichst dicht an die Keimlinge gesteckt wurden, ohne sie jedoch zu berühren. Natürlich mußte das beim Licht einer roten Lampe gemacht werden. Wie die Wirkung der Blenden auf den Strahlengang war, zeigt die Abb. 1. Daß dies nicht nur eine theoretische Konstruktion ist und nicht wesentliche Mengen des Lichtes etwa durch Beugung eine andere Richtung angenommen haben, zeigt die Abb. 2. Dies ist das Schattenbild einer Blende auf Gaslichtpapier, bei dessen Aufnahme zwischen

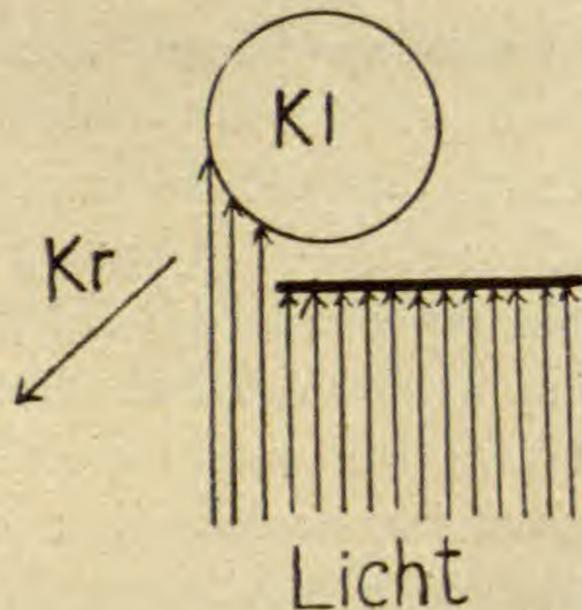


Abb. 1. Kl = Keimling. Kr = Krümmungsrichtung.

Blende und Papier ein Abstand von 2 cm war, also wohl 8mal so groß als es der zwischen Blende und Keimling war. Trotzdem sind die Ränder absolut scharf, ein Zeichen, daß keine Strahlen „um die Ecke“ gegangen sind. Die Beleuchtungsbedingungen wurden vielfach variiert. Es wäre aber zwecklos, darüber genauere Angaben zu machen, weil sich die den Keimlingen zugeführten Lichtmengen unter den Bedingungen des Experimentes doch nicht rechnerisch festlegen lassen, wie bei der Beleuchtung ohne Blende. Die Wirkung der Strahlen muß ja stark<sup>1)</sup> abnehmen, wenn sie schräg auf die Oberfläche der Keimlinge treffen. Wie stark diese Abnahme gegenüber der schattenlosen Beleuchtung ist, wird bei jedem Keimling von der Stellung der Blende abhängen. Schwan-

1) Mit dem Kosinus des Ablenkungswinkels vom rechtwinkligen Lichteinfall.

kungen um Bruchteile eines Millimeters, die sich beim Zurichten der Keimlinge im Schein einer schwachen roten Lampe gar nicht vermeiden lassen, werden dabei schon eine große Rolle spielen. Es ist deshalb schlechterdings unmöglich, die zur Wirkung kommenden Lichtmengen anzugeben. Nur um einen Anhaltspunkt zu geben, will ich erwähnen, daß ich mit einer Spiraldrahtlampe von 25 Watt in 1 m Entfernung und einer Belichtungszeit von 20 bis 30 Minuten gute Erfolge erzielt habe. Dauerbelichtungen, wie sie DARWIN und auch MAST angewendet haben, sind bei der Blendenmethode nicht möglich, da die phototropische Krümmung schon nach einer  $1/2-3/4$  Stunde beginnt, wobei die Keimlinge dann aus

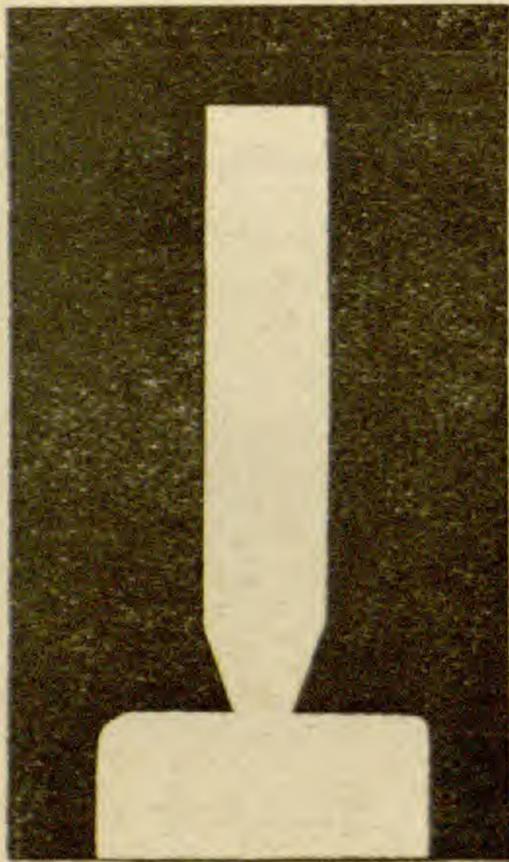


Abb. 2. Blende in Schattenprojektion.

dem Schatten der Blenden herauskommen würden. Auch wenn man mit der Belichtung unterhalb der Reaktionszeit bleibt, hat man wegen der Nutationskrümmungen schon Mühe genug, die belichtete Flanke gleich breit zu halten. Man muß die Keimlinge während der Belichtung dauernd kontrollieren, und wenn nötig die Blenden am Kopf etwas verschieben, so daß sie die Nutationskrümmungen mit machen. Verhältnismäßig wenig störend sind sie, wenn man die auf dem Querschnitt bekanntlich ellipsoidischen Koleoptilen so anordnet, daß die Längsachse der Ellipse senkrecht zur Richtung der Lichtstrahlen steht, weil dann die Hauptnutationsebene mit der Schattengrenze parallel verläuft. Aber auch dann treten noch Krümmungen senkrecht dazu auf. Deshalb kann man auch nur immer mit wenigen Keimlingen gleichzeitig arbeiten.

Ich will nun die Versuchsergebnisse in Form einer Tabelle mitteilen. Die untersuchten Keimlinge sind darin auf vier Rubriken verteilt. Die erste A umfaßt die, die sich nach der beleuchteten Flanke hin krümmten; die zweite B diejenigen, die sich nach der beschatteten Flanke krümmten; die dritte C diejenigen, die sich überhaupt nicht krümmten, die vierte D diejenigen, die sich nach der Lichtquelle hin gekrümmt hatten. Der Winkel, den die Krümmung mit den Lichtstrahlen bildete, betrug meistens etwa  $45^\circ$ , er stieg aber manchmal bis auf etwa  $80^\circ$ . Um von der Stärke der Krümmungen eine Vorstellung zu geben, habe ich den Versuch Nr. 25 photographiert (s. Abb. 3). Dabei stimmte die Achse des photographischen Apparates mit der Lichtrichtung überein. Die

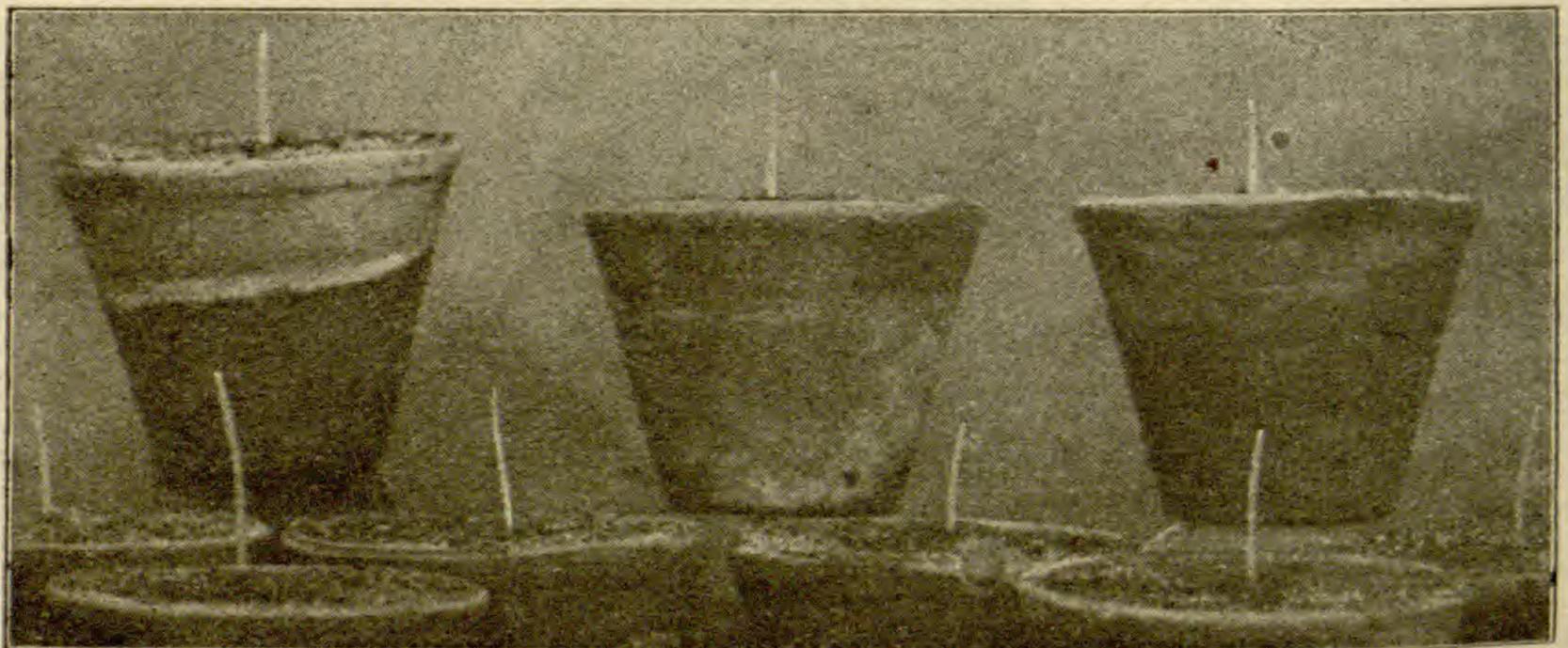


Abb. 3. Erklärung im Text.

oberste Reihe bilden drei unbeschattete Keimlinge, die sich dementsprechend in der Lichtrichtung gekrümmt haben. Von der unteren Reihe sind die drei linken Keimlinge auf ihrer linken Flanke und die drei rechten auf ihrer rechten Flanke beleuchtet. Dementsprechend haben die linken sich nach links und die rechten sich nach rechts gekrümmt. Diesen Krümmungen wirken dann bald geotropische entgegen, so daß die bekannten S-förmigen Formen auftreten, wie man das an dem Keimling ganz rechts und an dem dritten von links erkennt.

Die Tabelle spiegelt die schon angedeuteten Schwierigkeiten wieder, die darin liegen, daß man die auf den einzelnen Keimling einwirkende Lichtmenge nicht kontrollieren kann. Oft kommt gar keine Krümmung zustande (Rubrik C), offenbar weil die beleuchtete Flanke zu schmal war. Fast ebenso oft tritt es auch ein, daß

sich die Keimlinge nicht nach der belichteten, sondern nach der beschatteten Flanke hin krümmen. Das ist angesichts der negativen Reaktionen, die vor allem CLARK und ARISZ bei *Avena* studiert haben, nicht überraschend. Es mußten solche Krümmungen nach der beschatteten Flanke in meinen Versuchen dann eintreten,

Nr. des Versuchs	A	B	C	D	Bemerkungen	
5	2	—	—	—	Versuch 1—4 sind nicht angeführt, weil es sich dabei um angestrichene Keimlinge handelte.	
6	2	—	—	—		
7	1	—	—	—		
8	4	—	1	—		
9	1	—	—	—		
10	4	—	1	—		
11	2	—	—	—		
12	2	—	1	—		
13	1	1	1	—		
14	6	1	—	—		
15	—	4	—	—		
16	1	—	—	—		Zu Versuch 16, 17 und 20 wurde <i>Vicia sativa</i> benutzt.
17	1	—	—	—		
18	3	2	2	—		
19	—	—	2	—		
20	1	—	—	—		
21	2	—	—	—		
22	5	—	2	—		
23	6	—	1	1		
24	5	—	—	—		
25	6	—	1	—		
26	2	1	—	—	Photographiert. S. Abb. 3. Versuch 26—31 sind nicht angeführt, weil es sich dabei um abgeschnittene und in feuchten Sand gesteckte Keimlinge handelte, was sich nicht bewährte.	
27	3	2	—	—		
28	3	—	—	—		
29	4	—	—	1		
30	5	—	—	—		
31	3	—	2	—		
32	4	—	2	—		
33	4	—	—	—		
34	3	1	—	—		
35	2	1	—	—		
36	1	1	2	—		
37	2	—	—	—		
38	91	14	18	2		

wenn auf die belichtete Flanke gerade die Lichtmenge eingewirkt hatte, die beim unbeschatteten Keimling eine negative Krümmung hervorruft. Da sich die Autoren schon bei den unbeschatteten Keimlingen über die für die negativen Reaktionen nötigen Lichtmengen nicht einig sind, habe ich gar nicht versucht, darüber bei meinen teilweise beschatteten etwas zu ermitteln. Für unsere Fragestellung war dies auch unerheblich, hierfür war es nur wich-

tig festzustellen, wie viele Keimlinge sich in der Lichtrichtung und wie viele sich in einem mehr oder minder großen Winkel zu ihr krümmten. Da sieht man nun aus der Rubrik D, daß nur 2 sich nach der Lichtquelle hin krümmten. Diesen gegenüber stehen, wenn man Rubrik A und B zusammenfaßt 115, deren Krümmung nach der Seite hin erfolgte.

Die Frage, ob die DARWINSchen Beobachtungen richtig sind, kann man also ganz entschieden bejahen. Sind diese nun für das eingangs erwähnte Problem: „Lichtrichtung oder Lichtabfall“ entscheidend oder nicht? Die Einwände, die FITTING und JOST gegen sie gemacht haben, kommen bei meiner Versuchsanordnung nicht in betracht, weil sie erstens im Dunkelzimmer angestellt sind, und ich zweitens zeigen konnte, daß bei der von mir gewählten Schattenprojektion keine Lichtstrahlen von der belichteten auf die beschatteten Partien gelangen können (Abb. 2). Später hat vor allem NOACK versucht Beweise dafür beizubringen, daß die phototropische Erregung von der Richtung der Lichtstrahlen abhängt. Dieser Beweis muß aber aus Gründen, die schon von ARISZ, BLAUW und BUDER genügend besprochen sind, als mißlungen betrachtet werden. ARISZ selbst spricht sich auch für die Richtungstheorie aus. Er sagt: „Wie aus den in dieser Untersuchung mitgeteilten Versuchen mit mehrseitigen Beleuchtungen hervorgegangen ist (vgl. auch HAGEM), wird die Richtung der Krümmung durch die Resultante der Krümmungstendenzen der verschiedenen Seiten der Pflanze bestimmt. In jedem Teile, man darf wohl sagen in jeder Zelle, muß die Richtung der Krümmung von der Lichtrichtung in diesem Teile oder in dieser Zelle abhängig sein.“ Diesen Schluß aus seinen und HAGEMs Beobachtungen zu ziehen war ARISZ meiner Ansicht nach nicht berechtigt. Das geht aus der neuen Arbeit von BUDER hervor, der ganz systematisch die Wirkung mehrerer Lichtbündel auf taktische und tropistische Reaktionen untersucht hat: „Erfolgt doch bei senkrecht gekreuzten Büscheln, obwohl an der Richtung der wirksamen Strahlen nichts geändert wird, eine Reaktion, deren Richtung und Ausmaß je nach der wechselnden Intensität der beiden Bündel variiert.“ Bleibt noch die kurze Mitteilung von HEILBRONN, die sich ganz auf den Standpunkt der Richtungstheorie stellt. Es ist mißlich gegen sie Einwendungen zu machen, so lange die ausführliche Arbeit mit den Einzelheiten der Versuchsanstellung noch nicht vorliegt. Ich will deshalb nur auf die Versuche eingehen, die sich schon nach den bisherigen Angaben beurteilen lassen. Es sind gleichzeitig diejenigen, die für unseren Fall am meisten

von belang sind, weil bei ihnen, wie bei den DARWINSchen Versuchen, halbseitig mit Tusche geschwärzte Koleoptilen benutzt wurden. Diese krümmten sich, wenn sie von der geschwärzten Seite her durch direktes Licht bestrahlt wurden, in der Lichtrichtung nach der angetuschten Seite, „wenn die Tusche winzige, dem bloßen Auge kaum wahrnehmbare Rißchen enthält, obgleich der absolute Lichtgenuß der ungeschwärzten Hälfte ein ganz beträchtlicher war“. Dies Resultat kann auch vom Standpunkt der Intensitätstheorie aus nicht überraschen. Der Erfolg der phototropischen Reizung hängt ja, wie schon lange bekannt ist, nicht von der Größe der gereizten Oberfläche ab. Die „winzigen Rißchen“ in der Tusche genügen vollkommen, um ein Intensitätsgefälle in der Richtung der Lichtstrahlen hervorzurufen. Ganz derselbe Einwand läßt sich gegen die Versuche machen, in denen halbseitig geschwärzte Koleoptilen senkrecht von oben beleuchtet wurden. Sie krümmten sich dann nicht, weil wahrscheinlich ebenfalls kleine Risse in der Tusche entstanden waren.

Damit ist die Reihe der Gegner der DARWINSchen Theorie erschöpft, und es ist wohl nicht zuviel behauptet, wenn man sagt, daß ihre Argumente nicht durchschlagend sind. Dagegen hat sie selbst neuerdings nicht nur durch die schon erwähnte Arbeit von BUDER, sondern auch durch die Untersuchungen von BLAUW eine starke Stütze erhalten. Dessen „Photowachstumsreaktion“ beruht ja im Grunde auch auf der Empfindlichkeit für Intensitätsunterschiede. Nach seiner Auffassung beruht der Phototropismus der höheren Pflanzen darauf, daß durch die Belichtung das Wachstum der beleuchteten Seite gehemmt wird. Diese Vorstellung stimmt mit den Beobachtungen von DARWIN, MAST und mir sehr gut überein.

*Helianthus globosus*, das Objekt, mit dem BLAUW gearbeitet hat, wäre deshalb gewiß auch für meine Versuche sehr geeignet gewesen, wenn nicht die starken Nutationsbewegungen seine Benutzung verboten hätten. Ich hatte mir deshalb vorgenommen, mit *Phycomyces nitens*, dem anderen Objekt, das BLAUW studiert hat, entsprechende Versuche anzustellen. Bei *Phycomyces* besteht die Photowachstumsreaktion nach BLAUW in einer auf die Belichtung folgenden Wachstumssteigerung. Falls diese Vorstellung richtig ist, muß *Phycomyces* bei halbseitiger Beleuchtung — die unter dem Mikroskop mit geeignetem Kondensor zu erreichen ist — sich trotz seines positiven Phototropismus nach der beschatteten Hälfte krümmen. Leider wurde ich durch Krankheit an der Durchführung dieser Versuche seinerzeit gehindert. Ehe ich sie wieder

aufnehmen konnte, hörte ich von BUDER, daß es ihm gelungen war, durch Eintauchen von *Phycomyces*kulturen in Paraffinum liquidum prinzipiell dasselbe, nämlich eine Inversion des Phototropismus zu erreichen. Ich habe ihm deshalb die weitere Bearbeitung dieser Frage überlassen. Er hat inzwischen auch schon eine kurze Mitteilung darüber erscheinen lassen (BUDER, 1918), die zeigt, daß die zunächst ziemlich skeptisch betrachteten (NOACK, ARISZ, VOGT) Theorien BLAUWs alle Aussicht haben, sich durchzusetzen. Damit wäre dann auch das Problem: Lichtrichtung oder Lichtabfall? entgültig zu gunsten der zweiten Alternative entschieden.

Berlin, Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule.

#### Literatur.

- ARISZ, W. H., 1915. Rec. des travaux botan. Néerlandais, 12, 44.  
 BLAUW, A. H., 1914. Zeitschr. f. Bot., 6, 641. — 1915. Ebenda, 7, 465.  
 BUDER, JOH., 1917. Jahrb. f. wiss. Bot., 56, 105.  
 — —, 1918. Ber. d. d. bot. Ges., 36, 104.  
 CLARK, O. L., 1913. Zeitschr. f. Bot., 5, 737.  
 DARWIN, CH., 1880. The power of movement in plants. Übersetzung von J. V. CARUS. 2. Aufl. Stuttgart 1899.  
 FITTING, H., 1907. Jahrb. f. wiss. Bot., 41, 211.  
 HEILBRONN, A., 1917. Ber. d. d. bot. Ges., 35, 641.  
 HAGEM, O., 1911. Bergens Museums Aarbook, Nr. 3.  
 JOST, L., 1913. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl.  
 MAST, S. O., 1911. Light and the behavior of organismus. New York, JOHN WILEY and Sons.  
 NOACK, K., 1914. Zeitschrift f. Bot., 6, 1.  
 OLTMANN, FR., 1892. Flora, 75, 783.  
 PRINGSHEIM, E., 1912. Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin (JULIUS SPRINGER).  
 VOGT, E., 1915. Zeitschr. f. Bot., 7, 193.

# 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: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Nienburg Wilhelm

Artikel/Article: [Über phototropische Krümmungen an längsseitig zum Teil verdunkelten Avenakoleoptilen. 491-500](#)