

- F. MUELLER, *Fragment. phytograph. Austral.* VIII. (1874); IX. (1875) 17.
NEES, in *Linnaea*. IX. (1834); X. (1836); in: *Ann. Nat. Hist., sér. I.* VI. (1841).
PAX, *Beitr. z. Morphol. u. Systemat. d. Cyperac*, Sonderabdr. aus ENGLERS
Botan. Jahrb. VII. (1886) 23; — in: ENGLER u. PRANTL, *Pflanzfam.*
II. 2 (1887).
PERSOON, *Synops.* I. (1805).
PFEIFFER, *Üb. d. Stellg. d. Gattg. Caustis*, in: *Ber. d. D. B. Ges.* XXXVII.
(1919) 415 fg.; — *Kegelszellen innerh. der Gefäßbündelsch.*, in: *Beih. z.*
Bot. Centralbl. XXXII. (1919).
RIKLI, *Dissertat.* Basel (1895), Sonderabdr. aus *Jahrb. f. w. Bot.* XXVII. 4.
WETTSTEIN, *Handb. d. system. Bot.*, 2. Aufl., Leipzig und Wien (1911).

2. Johannes Buder: Neue phototropische Fundamentalversuche.

(Mit 3 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 11. Januar 1920.)

1. Vor etwa zwei Jahren zeigte ich, daß die Sporangienträger von *Phycomyces* statt der üblichen positiven eine negative Krümmung ausführen, wenn man sie unter flüssigem Paraffin beleuchtet (*Ber.* 1918, S. 103). Ich wies auf die Ursache dieses Verhaltens hin, und deutete die Folgerungen an, die man daraus für die Theorie des Phototropismus, insbesondere für die von BLAAUW vertretenen Anschauungen ziehen kann. Es lag auf der Hand, daß dieser Versuch einen durchschlagenden Beweis gegen die Richtungshypothese darstellte. Weitere Mitteilungen über seinen Ausbau stellte ich in Aussicht. Die schon damals im Gange befindlichen Untersuchungen mußten indessen vorübergehend unterbrochen werden. Nunmehr ist aber ihr Abschluß nahegerückt. Die in letzter Zeit wieder auflebende Diskussion über das alte Problem „Licht-richtung oder Lichtabfall?“, das nach der Meinung einiger Autoren noch immer nicht eindeutig entschieden sei, veranlaßt mich aber schon jetzt aus der Zahl der von mir angestellten Versuche einige bekanntzugeben, die ebenso wie der obengenannte Inversionsversuch von entscheidender Bedeutung sind.

Zuvor möchte ich aber mit einigen Worten auf die neuerdings zugunsten der Richtungshypothese lautgewordenen Stimmen eingehen.

2. HEILBRONN hat (Ber. 1917, S. 641) Resultate von Versuchen mitgeteilt, die seiner Meinung nach für die Bedeutung der Lichtrichtung sprechen. Wir haben uns hier nur mit seinem Hauptversuch zu befassen. Er bestand darin, die Pflanzen zwischen einer diffus strahlenden Fläche und einer unbedeckten Lampe aufzustellen. Sie krümmten sich der letzten zu „selbst wenn der Lichtgenuß der direkt bestrahlten Flanke, sowohl mit dem Photometer wie photochemisch gemessen, ein wesentlich geringerer ist, als der der diffus beleuchteten“. BLAAUW (Med. v. d. Landbouwhoogesch., Wageningen 1918, S. 183) hat diese Versuchsanordnung mit den Worten angefochten: „Der Gang der parallelen Strahlung einerseits und der diffusen andererseits ruft gerade im Innern der Zellen (oder der Gewebe) Intensitätsunterschiede hervor, weil die parallele Strahlung in viel stärkerem Maße der Lichtbrechung unterworfen ist, als die mehr diffuse Beleuchtung.“ Was er in dem Kausalsatz sagen will, ist mir allerdings unverständlich geblieben. Seine Argumentierung ist gerade hier und in den anschließenden Sätzen durchaus nicht klar und sehr anfechtbar, was LUNDEGÄRDH freilich nicht hindert, sie als „treffende Bemerkungen“ einzuschätzen.

Ganz anders wird der HEILBRONNSche Versuch von SIERP (Ztsch. f. B. 1919, S. 520) gewertet. Ihm schien er „für die ganze Frage sehr wichtig“ und er wiederholte ihn, allerdings mit anderem Erfolge: In der photometrischen Mitte aufgestellte Keimlinge blieben gerade.

Der HEILBRONNSchen Versuchsanordnung liegt ein prinzipieller Fehler zugrunde, den man erkennt, wenn man sich den Strahlengang klar macht (vgl. Abb. 1). Von jedem Flächenelement der Quelle des diffusen Lichtes LL' gehen Büschel aus, die das Objekt treffen. (In der Abbildung sind nur die alleräußersten eingezeichnet.) Wäre jedes dieser Büschel für sich allein wirksam, so müßte die Krümmung im Sinne des durch die Organachse gehenden Hauptstrahles (z. B. ML') erfolgen. Die von jedem einzelnen Büschel induzierten Krümmungsbestrebungen kombinieren sich nach dem Resultantengesetz zu einer Hauptresultierenden, die auf die Mitte der strahlenden Fläche gerichtet ist. (BUDER, Jahrb. 1917, S. 129 u. 160 ff.) Ihr Intensitätsfaktor muß aber, da ja die äußersten Komponenten divergieren, natürlich kleiner sein als der des „photometrisch und photochemisch gleichwertigen“ entgegengesetzten Büschels, das wir als annähernd parallel annehmen wollen. Auch zeigt schon ein Blick auf die Abbildung, daß die seitlichen Büschel nicht nur auf die ihnen zugekehrte Hälfte fallen, sondern

auch mit auf die Gegenseite übergreifen. Die Verhältnisse sind in der Abbildung der zeichnerischen Deutlichkeit zuliebe natürlich stark übertrieben: das Prinzip bleibt auch bei anderen Dimensionen das gleiche. Es wird also schon auf den antagonistischen Oberflächen keine gleichstarke Beleuchtung herrschen — noch weniger im Innern —, sondern die dem offenen Licht zugewandten Quadranten werden stets um einen kleinen Betrag im Vorteil sein.

Der HEILBRONNSche Versuch ist also in seiner Anlage verfehlt. Praktisch wird der Erfolg im einzelnen Fall natürlich von

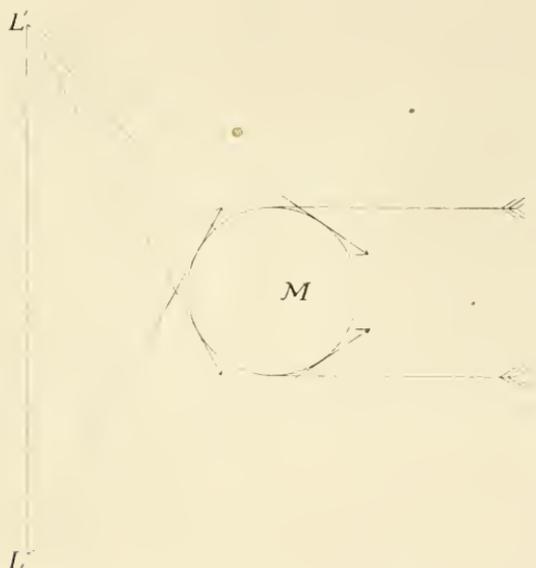


Abb. 1. Strahlengang beim HEILBRONNSchen Versuch. Erklärung im Text.

den jeweiligen besonderen Versuchsumständen abhängen. Sind sie zahlenmäßig bekannt, läßt er sich nach dem Resultantengesetz genau berechnen. Bei sehr kleiner Dimension der diffus strahlenden Fläche oder bei verhältnismäßig großer Entfernung derselben von der Pflanze, wird der Unterschied gegenüber der Wirkung der offenen Lichtquelle klein und fällt in die Grenzen der Empfindlichkeit. Nur dadurch ist es zu erklären, daß bei SIERP (l. c. S. 521) Krümmungen ausblieben¹⁾.

1) Ich habe die vorstehende Erklärung des HEILBRONNSchen Versuches sogleich bei seiner Publikation gesprächsweise einer Anzahl befreundeter Fachgenossen mitgeteilt, u. a. auch NIENBURG, der den Wunsch äußerte,

Kürzlich ist auch LUNDEGÅRDH für die Lichtrichtungshypothese eingetreten. In der merkwürdigen Meinung befangen, die Forscher, die bisher über das Problem nachgedacht haben, wüßten nicht, daß das Licht beim Eintritt in den Pflanzenkörper eine Brechung erfährt, unternimmt er es, den Gang der Strahlen im Innern der Koleoptile zu konstruieren. Er verfährt dabei genau so, als ob es sich um einen zylindrischen, mit Plasma homogen erfüllten Schlauch handle! Die einfachste Überlegung oder ein Blick in das SENNSche Buch, dessen Zahlen er benutzt, hätten ihm zeigen müssen, daß seine Konstruktion nicht einmal für eine einzelne Zelle stimmte, geschweige denn für einen Körper vom Bau der Koleoptile. Die Versuchsergebnisse, die er mitteilt, sind z. T. durch Fehler getrübt, z. T. beweisen sie gerade das Gegenteil von dem, was sie sollen. Seine wunderlichen Schlüsse verraten ebenso wie seine optischen Konstruktionen und die Diskussion der Literatur eine noch recht geringe Einsicht in den Sachverhalt, so daß es hier nicht lohnt, auf Einzelheiten einzugehen, zumal seine Argumente durch die mitzuteilenden Versuche ohnehin gegenstandslos werden.

3. Die jungen Sporangienträger von *Phycomyces* wachsen, solange sie noch keine ausgebildeten Köpfchen haben, auch im Wasser weiter; freilich ist ihre Wachstumsgeschwindigkeit dann sehr gering. Sie sind indes befähigt, tropistische Krümmungen auszuführen, wie die geotropische Aufrichtung horizontal gelegter Träger lehrt. Phototropische Krümmungen treten aber bei der üblichen Art der Beleuchtung nicht auf. Das hängt damit zusammen, daß die der Lichtseite zugekehrte und die von ihr abgekehrte Flanke keine zur Herbeiführung einer Krümmung ausreichende Helligkeitsdifferenz aufweisen. Der Brechungsexponent in der lichtempfindlichen, mit Plasma völlig erfüllten Spitzenpartie des Trägers ist zwar etwas höher als der des Wassers, es kommt infolgedessen auch zu einer, freilich schwachen, Sammellinsenwirkung. Aber das daraus zu erwartende geringe Plus der Beleuchtungsstärke auf der Rückseite wird kompensiert durch die Absorption, die besonders für die wirksamsten Spektralgebiete eine durchaus nicht zu vernachlässigende Größe ist. Offenbar halten sich diese beiden

sie in seine Mitteilung (Ber. 1918, S. 492) aufzunehmen. Ich hielt das damals für unzulässig, da es mir geboten erschien zunächst die, wie ich annahm, schon abgeschlossene ausführliche Arbeit HEILBRONNS mit ihren Zahlenangaben abzuwarten. Da inzwischen aber seine Versuche schon von anderer Seite wiederholt in die Diskussion gezogen wurden und ich jetzt nicht mehr sicher bin, daß die Arbeit noch erscheinen wird, hielt ich es nunmehr für angezeigt, meine bisherige Zurückhaltung aufzugeben.

gegensinnig wirkenden Faktoren gerade die Wage, denn die Krümmungen bleiben aus. Das geschieht nämlich nicht etwa deswegen, weil — wie man vielleicht vermuten könnte — die phototropische Reaktionsfähigkeit im Wasser überhaupt unterdrückt wäre. Man braucht nur auf irgend eine Weise dafür zu sorgen, daß auf antagonistischen Seiten ausreichende Beleuchtungsunterschiede bestehen, um die schönsten phototropischen Krümmungen zu erzielen. Es läßt sich dieser Erfolg auf verschiedenem Wege erreichen. Ich will hier aber nur eine Versuchsanordnung besprechen.

Projiziert man mit Hilfe eines geeigneten Linsensystems auf die im Wasser befindliche Trägerspitze die scharfe Grenze eines Lichtstreifens derart, daß nur die eine Längshälfte getroffen wird, so führen die Träger eine Krümmung in einer zur Strahlenrichtung senkrechten Ebene aus. Dabei wird, wie man ja schon aus dem Inversionsversuche in Übereinstimmung mit BLAAUWs Annahme erwarten mußte, die beleuchtete Seite konvex. Die Krümmung wird, der geringen Wachstumsgeschwindigkeit entsprechend, erst verhältnismäßig spät deutlich und schreitet nur langsam vor. In dem Maße, wie dies geschieht, muß man natürlich die Schattengrenze entsprechend nachdrehen und schief stellen. Nach einigen Stunden kann man Krümmungen von 45° und darüber erzielen, und es dürfte, wenn die Träger ihr Wachstum lange genug beibehalten, nur eine Frage der Geduld sein, sie zu zwingen, einen vollen Kreis zu beschreiben. Hier haben wir also eine Krümmung senkrecht zur Strahlenrichtung in schönster Ausprägung und ohne Komplikation. Der Umstand, daß bei Bestrahlung der ganzen Träger Krümmungen ausbleiben, gibt dem Versuch sogar ein doppeltes Gewicht.

Ich habe mit den Sporangienträgern von *Phycomyces* und anderen einzelligen Organen in verschiedenen Medien und mit mannigfach variiertem Beleuchtungsweise noch eine große Zahl von Versuchen angestellt, will aber ihre Besprechung der ausführlichen Arbeit vorbehalten und hier nur noch einige Versuche mit *Avena* beschreiben.

1. Beleuchtet man die Spitze eines *Avena*keimlings durch ein senkrecht von oben kommendes Büschel, so, daß nur die eine Hälfte getroffen wird, so tritt eine Krümmung ein, wobei die beleuchtete Flanke konkav, die verdunkelte konvex wird. Ich realisierte die Versuchsbedingung gewöhnlich in der Weise, daß ich von einem regulierbaren Spalt mit Hilfe eines 70—100 cm entfernten Linsensystems von 30—50 cm Brennweite, das bis auf ca. 3 mm freie Oeffnung abgeblendet wurde, ein Bild entwarf. Es entsteht bei dieser Anordnung ein ganz feines Büschel, gleichsam eine Licht-

nadel, deren Spitze ich durch ein Reflexionsprisma senkrecht nach unten lenkte. Das winzige Bild des Spaltes wurde genau auf die Spitze der Koleoptile eingestellt. Infolge der geringen Apertur des Büschels bleibt die Schattengrenze aber auch noch einige Millimeter weiter unten recht scharf. Die Längsrichtung des Spaltbildes verlief gewöhnlich senkrecht zur großen Achse des Koleoptilenquerschnitts. In einigen Versuchen war der Spalt so breit, daß gerade die ganze Hälfte der Koleoptilenspitze beleuchtet wurde (Abb. 2a). In anderen wurde nur eine ganz schmale Zone bestrahlt (Abb. 2b). Der Sinn der Krümmung blieb auch dann der gleiche, wenn die Büschel die Spitze nicht genau senkrecht, sondern

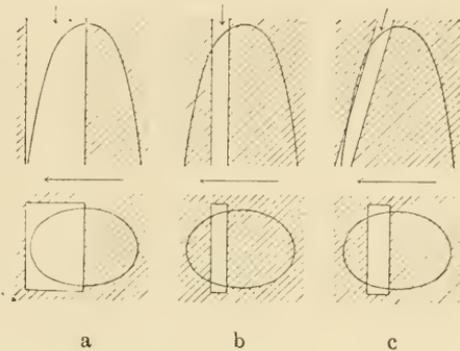


Abb. 2. Belichtung der *Avena* Koleoptile von oben und schräg hinten. Vgl. d. Text. (Schematische Seiten- und Oberflächenansicht; die kleinen Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichtes, die großen die Krümmungsrichtung an.)

unter $15-20^{\circ}$ von hinten trafen (Abb. 2c). Auch bei diesen Versuchen ist es bei Dauerbelichtung selbstverständlich notwendig, mit Beginn der Krümmung die Spitze zu verschieben, da ja sonst die bisher beluchtete Hälfte in das Dunkle, die bisher beschattete in das Helle gerät. Es ist auf diesem Wege nicht schwer, im Laufe einiger Stunden Krümmungen von 30° und mehr zu erhalten. Wenn LUNDEGÅRDH und HEILBRONN mit etwas anderer Methodik, die aber das gleiche Ziel verfolgte, keine so eindeutigen Resultate bekamen, so kann das nur an der technischen Unvollkommenheit ihrer Versuchsanordnung oder der Unzulänglichkeit ihres optischen Kalküls gelegen haben. Meine Versuchsergebnisse zeigen jedenfalls klar, daß das Zustandekommen der phototropischen Krümmungen auch bei *Avena* von der Richtung der Lichtstrahlen als solcher gänzlich unabhängig ist und nur auf der Verschiedenheit

der Beleuchtungsstärke antagonistischer Flanken beruht. Viel eleganter läßt sich diese Tatsache aber noch dadurch demonstrieren, daß man die Koleoptile einseitig von innen beleuchtet.

5. Den Plan, durch eine einseitige Beleuchtung der Koleoptile von innen her für die einander gegenüberliegenden Flanken des ganzen Organes eine Helligkeitsdifferenz zu schaffen, die der Richtung der Strahlen gerade entgegengesetzt ist, hatte ich schon vor

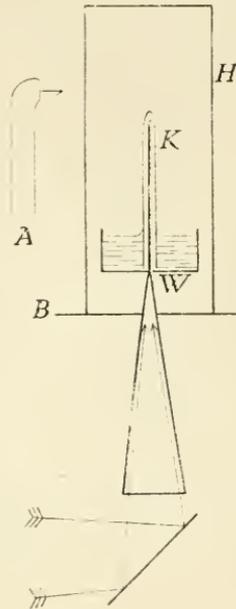


Abb. 3. Beleuchtung einer Koleoptile K von innen mittels der Lichtsonde; bei A deren Spitzenteil in etwa 10maliger Vergrößerung. Näheres im Text.

Jahren (1913) gefaßt, kam aber erst kürzlich zu seiner Verwirklichung. Seiner Durchführung scheinen fürs erste unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenzustehen, besonders wenn man bedenkt, daß der Durchmesser der Höhlung der lichtempfindlichen Spitze Bruchteile eines Millimeters nicht überschreitet. Ich löste diese Schwierigkeit durch eine Vorrichtung, die ich die „Lichtsonde“ nennen will. Sie besteht aus einem kleinen Glaskegel von etwa 2—3 cm Höhe. Seine Spitze ist zu einem ungefähr ebenso langen Faden ausgezogen. Dieser ist an seinem freien Ende umgebogen, das abgebogene Stück hart an der Biegung abgebrochen, und etwaige scharfe Kanten durch Schleifen auf Schmirgelpapier oder

auch durch ganz vorsichtiges Abschmelzen an kleinstem Flämmchen entfernt worden. Das ganze Gebilde, mit Ausnahme der Grund- und oberen Bruchfläche, ist versilbert und der Silberbelag durch eine Schicht schwarzen Lackes geschützt. Die wesentlichsten Züge der Versuchsanordnung lassen sich aus nebenstehender Abbildung leicht ersehen. Ein konvergentes Büschel wird durch die Grundfläche des Kegels so in die Sonde hineingeworfen, daß der Vereinigungspunkt der Strahlen ungefähr in der Höhe der Spitze des Kegels liegt. Das Licht passiert dann in mehrfacher Reflexion den Glasfaden, den es nur an der vorgesehenen Austrittsstelle verlassen kann. Ein kleiner Behälter W dient zur Wasserversorgung der Versuchsobjekte. Er besteht aus einem quadratischen Stückchen Gummi als Boden, dem ein Rand von schwarzem, durch einen Lacküberzug geschütztem Papier aufgesetzt ist. Der Boden wird in der Mitte mit dünner heißer Nadel durchstoichen, so daß der Behälter auf den Glasfaden der Sonde gespießt werden kann. Die Koleoptile wird vom Keimling vorsichtig entfernt und — ebenfalls mit größter Vorsicht — über den Glasfaden gestülpt. Aus bestimmten Gründen füllte ich ihre Spitze zuvor meist mit Wasser. Die Herrichtung der Koleoptile sowie die Einstellung der Sonde auf günstigsten Lichteffect geschieht natürlich bei und mit rotem Lichte. Die ganze Vorrichtung wird dann mit einem Häubchen H bedeckt, das auf der Blendscheibe B ruht. Nun kann die Bestrahlung mit weißem Lichte beginnen. Die sich geltend machenden Krümmungen können natürlich nicht weit fortschreiten; der starre Glasfaden bietet ja ein Hemmnis. Der Beginn der Krümmung ist aber leicht festzustellen. Überdies kann man das Krümmungsbestreben dadurch weiter zur Entfaltung bringen, daß man nach genügend langer Exposition die Sonde aus der Koleoptilenspitze entfernt. Dann treten nachträgliche Krümmungen bis zu 25 und 30° auf. Die beleuchtete Seite wird, wie es ja zu erwarten steht, konkav. Der Sinn der Krümmung ist also genau der gleiche, wie wenn die eine Seite der Spitze nicht von innen, sondern von außen beleuchtet worden wäre. Die Koleoptile krümmt sich also genau entgegengesetzt als wie sie es tun müßte, wenn die Richtung der Strahlen der maßgebende Faktor wäre. Kontrollversuche und nähere Überlegung zeigten, daß für die Krümmung nicht etwa Kontaktreize verantwortlich zu machen sind.

6. Die Frage: Lichtrichtung oder Lichtabfall? konnte ja selbstverständlich nur mit Bezug auf die empfindlichen Protoplasmaschichten einen Sinn haben. Die Richtung der Strahlen im Raume außerhalb der Organismen ist natürlich ebenso gleich-

gütig, wie die dort herrschende Helligkeitsverteilung, was freilich oft nicht genügend beachtet wurde (vgl. BUDER, Jahrb. 58, S. 203). Eine ausgesprochene Richtung von Strahlen im Innern der Organe ist nun aber in der Regel nur dann zu erwarten, wenn es sich um durchsichtige Einzelzellen handelt, wie z. B. bei *Phycomyces* oder um hyaline Epidermiszellen. Bei mehrzelligen Körpern wird aber schon durch die oberste Zellschicht und die angrenzenden Interzellularen die „gerichtete“ in diffuse Strahlung umgewandelt. Im Innern der Organe herrschen Beleuchtungsverhältnisse wie hinter einer Milch- oder günstigsten Falls hinter einer Mattglasscheibe. Schon dieser Umstand spräche — wenn wir nicht die Fähigkeit der Lichtperzeption auf die Epidermis beschränken wollen — wesentlich gegen die Richtungshypothese. — Ein zwingender Beweis gegen sie läßt sich, wie ich zeigte, u. a. auch aus dem Resultantengesetz ableiten¹⁾. v. GUTTENBERG'S Einwand (Ber. 1919, S. 307) ist optisch unhaltbar. Eine im Innern der Pflanze herrschende, der resultierenden Krümmung entsprechende Strahlenrichtung, die genau proportional mit der Intensität der einzelnen Büschel wechselte, ist ein Unding. Mögen wir es mit durchsichtigen Objekten wie *Phycomyces* und einzelligen Schwärmern, in deren Innern eine „gerichtete“ Strahlung vorhanden sein kann, oder mögen wir es mit kompakten Organen zu tun haben, deren Inneres nur diffus beleuchtet wird, „erfolgt doch stets bei senkrecht gekreuzten Büscheln, obwohl an der Richtung der wirksamen Strahlen nichts geändert wird, eine Reaktion, deren Richtung und Ausmaß nur von der wechselnden Intensität der wirksamen Büschel abhängt“ (Jahrb. 58, S. 207).

Schließlich habe ich bereits 1917 (l. c. S. 205) darauf hingewiesen, daß auch mit Rücksicht auf die photochemischen Prozesse, die wir heutzutage für die Perzeption als unerläßlich ansehen, die Richtungshypothese abgelehnt werden muß. „So lange wir annehmen, daß überhaupt photochemische Prozesse irgend welcher Art die Hauptrolle beim Perzeptionsakt spielen, . . . ist die alte Streitfrage von vornherein eindeutig entschieden; denn für die genannten Prozesse spielt nur die Intensität des pro Zeiteinheit zugeführten Lichtes eine Rolle, mit anderen Worten: die Lichtmenge; die Richtung nur insofern, als von ihr der Grad der Intensität der Beleuchtung eines flächenhaften photochemischen Systems abhängt“.

1) STARK hat freilich bei der Erörterung dieser Verhältnisse in seinem Bericht (Natw. Woch. 1919, S. 202) der Pointe die Spitze abgebrochen.

So steht also nunmehr lediglich die „Perzeption von Helligkeitsdifferenzen“ zur Erörterung. Sie kann aber nur einen Sinn haben, wenn man darunter versteht, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Flanken entsprechend ihrer Beleuchtung beeinflußt wird. Damit sind wir also zu einem Ergebnis gekommen, das weitgehend mit dem Kern der BLAAUWSchen Ausführungen übereinstimmt. Auf die Konsequenzen dieser Anschauung und gewisse Schwierigkeiten, die ihr noch entgegenzustehen scheinen, komme ich in der ausführlichen Arbeit zurück.

Die prinzipielle Annahme eines innigen Zusammenhanges zwischen photoblastischen Reaktionen und Phototropismus involviert aber keineswegs, wie BLAAUW glaubt, die Notwendigkeit, nun bewährte Begriffe der Reizphysiologie wie Auslösung, Reizkette, Erregung usw. unbesehen über Bord zu werfen. Daß mit ihnen in den letzten Jahrzehnten freilich oft ein unnötiger Aufwand getrieben wurde, wird manchem auch vor BLAAUWS Arbeiten klar gewesen sein!

Leipzig, Botanisches Institut d. Univ. 31. Dez. 1919.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Buder Johannes

Artikel/Article: [Neue phototropische Fundamentalversuche. 10-19](#)