© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mitteilungen.

16. Hermann von Guttenberg: Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen.

III. Gibt es ein Sinusgesetz des Phototropismus?

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 20. Dezember 1920. Vorgetragen in der Dezembersitzung.)

Schon im Jahre 1913 begann ich mit dem experimentellen Studium der Frage, in welchem Ausmaß die phototropische Reizung parallelotroper Pflanzenteile von der Größe des Lichteinfallswinkels abhängt. Literatur über den Gegenstand lag damals noch so gut wie keine vor, einige Angaben älterer Autoren ließen darauf schließen, daß im allgemeinen eine Abnahme der phototropen Reizung bei schrägem Lichteinfall gegenüber einer Beleuchtung mit Horizontallicht eintrete. Bei Verwendung derselben Lichtquelle und gleicher Entfernung nimmt bekanntlich die Helligkeit einer von parallelen Lichtstrahlen getroffenen ebenen Fläche mit dem cos des Einfallswinkels[1]) ab, oder mit dem sin des Komplementwinkels. Da in den zu beschreibenden Versuchen nicht die Pflanzen gegen den Lichteinfall geneigt wurden, vielmehr aufrecht stehende Pflanzen in verschiedenen Winkeln von oben und unten beleuchtet wurden, ist es für unsere Zwecke einfacher, diesen Komplementwinkel[2]) zu verwenden. Wir wollen ihn als Neigungswinkel bezeichnen. Beleuchten wir z. B. eine aufrecht stehende Koleoptile schräg von oben unter dem Neigungswinkel 30° von der Vertikalen, so erfolgt die Abnahme der Helligkeit entsprechend dem sin dieses Winkels, sie beträgt also nur 0·5 gegenüber dem Horizontallicht. Man wäre nun von vornherein geneigt anzunehmen, daß mit der Abnahme der Helligkeit eine entsprechende Abnahme der phototropen Reizung Hand in Hand ginge, daß also im gegebenen Fall die Pflanze nur halb so stark gereizt würde wie durch Horizontallicht. Dies ließe sich auf verschiedene Weise prüfen. Einmal müßten die Präsentationszeiten bei schräger Beleuchtung in demselben Maße wachsen wie die Sinuswerte der Neigungswinkel abnehmen. Wenn man mit der Kompensationsmethode

1) Das ist der Winkel, den die Richtung der einfallenden Strahlen mit dem Einfallslot bildet, bzw. die Abweichung vom senkrechten Lichteinfall.

2) Also die Abweichung vom parallelen Lichteinfall.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

arbeitet, müßte bei antagonistischer Beleuchtung Kompensation stets dann eintreten, wenn auf gegenüberliegenden Flanken gleiche Helligkeit herrscht, also z. B. dann, wenn wir die eine Seite unter dem Winkel 30° mit doppelt so großer Intensität beleuchten wie die gegenüberliegende, die von Horizontallicht getroffen wird. Ferner dürfte bei gleich starker antagonistischer Beleuchtung in gleichen Winkeln über und unter der Horizontalen keine Krümmung auftreten, beziehungsweise keine Seite bevorzugt werden. Schon meine ersten, besonders mit Koleoptilen von *Avena sativa* angestellten Versuche ergaben, daß letzteres nicht zutrifft. Werden solche Koleoptilen in gleichen Winkeln schräg von oben und unten beleuchtet, so wenden sie sich stets der oberen Lichtquelle zu, was zunächst den Anschein erweckt, daß schräg von oben einfallendes Licht einen größeren Reizeffekt auslöst, wie dieselbe Beleuchtung von unten. Eine größere Anzahl solcher Versuche war bereits mit Hilfe eines einfachen Apparates ausgeführt worden, als der Krieg mich zur Unterbrechung meiner Arbeiten zwang. Gleichzeitig erschien eine Arbeit von NOACK[1]), die dasselbe Thema behandelt. Während ich mir von der Kompensationsmethode den besten Erfolg für die Lösung der Frage versprach, verwendete NOACK die Veränderungen der Reizschwelle als Maß der Erregungshöhe bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln. Die Ergebnisse seiner Arbeit lassen sich dahin zusammenfassen, daß für die Versuchsobjekte *Avena sativa* und *Sinapis alba*, die Reizmenge, die eben noch zu einer Krümmung führt, um so geringer wird, je steiler das Licht die Pflanze von oben trifft. Bei Beleuchtung von unten ergab sich ein sehr rasches Anwachsen dieses Schwellenwertes. Dieser betrug z. B. für *Avena*-Koleoptilen bei Lichteinfall 9° von oben 7·5 MK sec, bei 90° 12·2 MK sec, bei 160° von unten 59·6 MK sec. Für Sporangienträger von *Phycomyces nitens* wurde allerdings ein entgegengesetztes Verhalten gefunden. Bleiben wir aber zunächst bei den beiden ersten Versuchsobjekten, so ergibt sich eine Übereinstimmung mit meinen Vorversuchen, denn diese sprechen gleichfalls dafür, daß schräg von oben einfallendes Licht stärker wirkt, als solches von unten.

Ehe wir weiter gehen, ist es aber notwendig zu prüfen, ob die Voraussetzung, daß schräg von oben oder unten auf die Pflanze geleitetes Licht diese auch wirklich in diesem Winkel trifft, eine berechtigte ist. Es ist NOACK schon von anderer Seite vorgeworfen worden, daß dies besonders bei *Avena sativa* nicht der Fall ist. Die Koleoptilen dieser Pflanze sind in ihrem unteren Teile

1) NOACK, KONRAD, Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helioperzeption parallelotroper Organe. Zeitschrift f. Botanik, VI. 1914.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wohl annähernd parallel begrenzt, doch sind ihre äußersten Spitzen, besonders die letzten 2 mm, stark verjüngt. Hier treffen also die Strahlen bei Beleuchtung von oben in einem erheblich größeren Winkel auf als an der Basis, umgekehrt in einem kleineren Winkel bei Beleuchtung von unten. Dies wäre bei der Kleinheit des Spitzenteils wohl nicht von besonderer Bedeutung, wenn nicht die weitaus größere Lichtempfindlichkeit der Spitze gegenüber der Basis zweifellos feststünde. Auch bei *Sinapis* ist eine Verjüngung des Hypokotyls unterhalb der Kotyledonen deutlich bemerkbar. Bei Sporangienträgern muß die Schattenwirkung des Köpfchens berücksichtigt werden.

Der Gegenstand schien mir wichtig genug, um meine Untersuchungen erneut aufzunehmen. Nach wie vor hielt ich die Kompensationsmethode für besonders geeignet, um die Frage zu klären. Zur gleichzeitigen antagonistischen Beleuchtung in verschiedenen Winkelstellungen war die Konstruktion eines besonderen Apparates erforderlich, dessen Bau durch Bewilligung einer namhaften Summe seitens der Preußischen Akademie der Wissenschaften ermöglicht wurde. Ich möchte es nicht versäumen, der Akademie hierfür auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen. Die Schilderung der Einzelheiten des Apparates sei der ausführlichen Arbeit vorbehalten. Hier sei nur erwähnt, daß der Apparat aus zwei um eine horizontale Achse drehbaren Metallstäben (Armen) besteht, an deren Enden Laternen zur Aufnahme von Glühlampen angebracht sind. Die Arme sind in jeder Lage fixierbar, die Winkel können an einer Gradeinteilung abgelesen werden. Die Laternen lassen sich an den Armen verschieben und die jeweilige Entfernung der Lichtquellen vom Drehpunkt sich an den Stäben direkt ablesen.

Mit diesem allen Anforderungen genügenden Apparat wurde nun zunächst der optimale Lichteinfallswinkel für *Avena*-Koleoptilen bestimmt. In schmalen Kästchen wurden in einer Reihe 6—14 Koleoptilen gleicher Länge herangezogen, so zwar, daß sie bei der Exposition jeder Lichtquelle eine Breitseite zukehrten. Auf der einen Seite fiel stets Horizontallicht, auf der entgegengesetzten schräges Licht ein. Die Lichtintensitäten waren vorher durch Verschieben der Lampen an den Stäben so abgestimmt worden, daß die Helligkeit im Drehpunkt des Apparates bei Horizontallicht beiderseits gleich groß war. Als Beweis dafür dienten „Scheitelungsversuche“ mit *Avena*-Koleoptilen. Es wurde die Wirkung von 17 verschiedenen Lichtneigungswinkeln gegenüber Horizontallicht geprüft. Letzteres überwiegt stets, wenn die Gegenseite in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Winkeln von 15—65° von oben oder in Winkeln von 95—135° von unten beleuchtet wird. Wird aber die eine Seite unter 90°, die entgegengesetzte unter 70° beleuchtet, so tritt keine einheitliche Reaktion mehr ein, ein Teil der Pflanzen wendet sich zur einen, ein Teil zur andern Lichtquelle, viele bleiben gerade. Dasselbe Verhalten zeigt sich, wenn man die Neigungswinkel 90° und 75°, ferner 90° und 85° und 90° und 90° kombiniert. In all diesen Fällen tritt also Kompensation ein, es kommt entweder überhaupt zu keiner Reaktion oder bei sehr verlängerter Reaktionszeit zu geringen Aussschlägen nach der einen oder andern Seite. Wesentlich anders dagegen ist das Verhalten von Pflanzen, die antagonistisch mit 90° und 80° beleuchtet werden. In diesen Versuchen wendeten sich etwa 75 pCt. der Koleoptilen zu 80°, der Rest blieb gerade. Reaktionen zu 90° wurden nicht beobachtet. Daraus geht zunächst hervor, daß für *Avena*-Koleoptilen bei einem Neigungswinkel von 80° die stärkste phototrope Reizung erfolgt, dieser Winkel also als der optimale bezeichnet werden muß. Die Neigungswinkel 70°, 75°, 85° erzielen, wie erwähnt, ungefähr denselben Reizeffekt wie Horizontallicht. Dieses zunächst etwas rätselhafte Verhalten wird uns aber sofort verständlich, wenn wir an Stelle des basalen Teiles die hochempfindliche Spitze der Koleoptile in Betracht ziehen. An Hand einer bei schwacher Vergrößerung angefertigten Zeichnung der letzten 2 mm der Spitze, die allein eine deutliche Verjüngung zeigen, erkennt man, daß die Spitze gegen die Breitseiten der Koleoptile unter einem durchschnittlichen Winkel von ca. 10° abfällt. Licht, das von oben einfällt, trifft die Spitze also stets in einem um 10° größeren Winkel, wie die Basis, solches von unten in einem um 10° kleineren. Dem Neigungswinkel 80° entspricht demnach für die Spitze der Winkel 90°. Umgekehrt trifft Horizontallicht die Spitze unter dem Winkel 100°, der in seiner Helligkeitswirkung gleich ist dem Winkel 80°, da $\sin 100° = \sin 80°$ ist. Es ist demnach nur natürlich, wenn die Pflanzen sich dem Winkel 80° zuwenden, denn er gewährt der weitaus empfindlichsten Spitze die optimale Helligkeit. Ebenso klar wird, daß 90° und 70° sich in ihrer Wirkung auf die Pflanze kompensieren, denn für die Spitze betragen die Winkel 100° und 80° mit gleich großem Sinus, also gleicher Helligkeit.

Erstaunlich ist, daß die Keimlinge bereits die Beleuchtungsunterschiede, die sich aus der Sinusdifferenz $\sin 90° - \sin 80°$ ergeben, zu unterscheiden vermögen. Diese Differenz beträgt $1{\cdot}000 - 0{\cdot}985 = 0{\cdot}015$. Da im gegebenen Falle meist 25kerzige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lampen in der Entfernung von 1 m verwendet wurden, hat die Pflanze die Lichtintensitäten 25 MK und 24·62 MK (Differenz 0·38 MK) unterschieden. Das stimmt sehr gut überein mit Versuchen, die ich nach der MASSARTschen Methode mit *Avena* anstellte und die die Wahrnehmung einer Differenz von 0·3—0·5 MK unter den gegebenen Verhältnissen ergaben. Das erklärt uns jetzt auch, warum die Lichteinfallswinkel 75° und 85° von Horizontallicht nicht mehr unterschieden werden. Für die Spitze betragen die Winkel einerseits 85° und 95°, anderseits 80°, Sinusdifferenz in beiden Fällen nur 0·011, Beleuchtungsunterschied 0·275 MK; dieser liegt somit unter der Unterschiedsschwelle.

Antagonistische gleich starke Beleuchtung in gleichen Winkeln über und unter der Horizontalen ergab auch mit dem neuen Apparat einen überwiegenden Einfluß des Lichteinfalls von oben. Dies ist nach dem eben Ausgeführten ohne weiteres verständlich. Auf die Spitze bezogen sind diese Winkel nämlich nicht gleich, sondern differieren stets um 20°: Beleuchte ich z. B. mit 30° von oben und 150° von unten (± 60° von der Horizontalen), so wird die Spitze von oben unter 40°, von unten unter 160° (+ 50° und — 70° von der Horizontalen) getroffen, und die Krümmung erfolgt dann zur oberen Lichtquelle, da die Spitzenseite, die dieser zugewendet ist, stärker erhellt wird.

Zur Prüfung der Richtigkeit unserer Annahme gibt es noch verschiedene andere Möglichkeiten. Manche Versuche in dieser Hinsicht habe ich bereits ausgeführt, und sie ergaben eine Bestätigung meiner Auffassung. So erzielt man z. B. innerhalb gewisser Grenzen Kompensation, wenn man die Beleuchtung von oben und unten derart wählt, daß nicht die Basis, sondern die Spitze in gleichen Winkeln getroffen wird. Zum Beispiel: Neigung der oberen Lampe 45°, der unteren 115°; dabei wird die Spitze von oben unter dem Winkel 45° + 10° = 55°, von unten unter 65° — 10° = 55° beleuchtet. Als Resultat ergab sich ein indifferentes Verhalten der Pflanzen, also Kompensation. Bei steileren Winkeln ändert sich aber das Verhalten, die Pflanzen krümmen sich zur unteren Lichtquelle. Auch das ist durchaus verständlich, wenn wir daran denken, daß die Pflanzen unterhalb der äußersten Spitze unter verschiedenen Winkeln beleuchtet werden und die Sinusdifferenz hier umso größer wird, je weiter sich die Winkel von 90° entfernen. Z. B. Neigungswinkel 50° und 110° Sinusdiff. 0·173; 20° und 140° Sinusdiff. 0·301.

Den entscheidenden Beweis für die Richtigkeit der Annahme, daß schräg von oben einfallendes Licht nur deshalb stärker auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Avena-Koleoptilen wirkt, weil sich für deren Spitze der Einfallswinkel vergrößert, mußten Käppchenversuche liefern. Von den zu beleuchtenden Pflanzen wurden in jeder Serie etwa die Hälfte mit knapp anliegenden 3—4 mm langen Stanniolkäppchen an der Spitze bedeckt. Solche Serien wurden dann gleich stark antagonistisch in gleichen Winkeln von oben und unten beleuchtet, der Neigungswinkel aber bei den einzelnen Versuchen verschieden gewählt. Stets krümmten sich dabei die freien Pflanzen zur oberen Lichtquelle, die Käppchenpflanzen dagegen blieben meist gerade, oder sie neigten sich schwach in etwa gleicher Anzahl der oberen oder unteren Lichtquelle zu. Auf sie wirkte also die beiderseitige Beleuchtung kompensierend. Es war nur noch zu prüfen, ob die Unterschiedsschwelle bei Verdunklung der Spitze nicht eine wesentliche Erhöhung erfährt. Das ist nach mehrfachen Versuchen nicht der Fall, die Unterschiedsempfindlichkeit der basalen Teile ist etwa ebenso groß wie die der Spitzen, nur tritt die Unterscheidung wesentlich später ein. Somit ist der gesuchte Beweis für meine Auffassung wohl erbracht.

Schließlich wurde auch eine große Zahl von Präsentationszeitbestimmungen bei verschiedenen Einfallswinkeln vorgenommen. Sie fielen im ganzen im Sinne der Versuche NOACKs aus, d. h. die Präsentationszeiten bei Beleuchtung von oben sind wesentlich kürzer als die, die man bei Beleuchtung von unten in gleichen Winkeln erhält[1]). Die Methode ist zweifellos lange nicht so exakt wie die Kompensationsmethode. Zwischen 60° und 90° lassen sich, wie ja auch schon NOACK fand, Unterschiede in den Präsentationszeiten praktisch nicht mehr feststellen. Das kann nicht anders sein, da sie bei einigermaßen starker Beleuchtung, z. B. bei 2 MK nur mehr um Bruchteile von Sekunden differieren, bei wesentlich schwächerem Lichte aber die individuellen Unterschiede so groß werden, daß von einer einheitlichen Präsentationszeit überhaupt nicht mehr gesprochen werden kann. Eine gleichzeitige Massenverwendung von Keimlingen war mit meinem Apparat nicht durchführbar; es sind daher die Resultate NOACKs vielleicht genauer wie meine. Man kann nun aus den von ihm gefundenen Schwellenwerten leicht die Werte errechnen, die für die Spitze gelten müssen. Er berechnet nämlich die jeweilige Helligkeit, indem er die Lichtintensität mit dem Sinus des Neigungswinkels multipliziert. Verwendet man statt dessen für die Berechnung den

1) So große Differenzen, wie sie NOACK angibt, habe ich allerdings nicht erhalten.

Sinus des um 10° erhöhten Neigungswinkels, so erhält man die Helligkeit und damit auch die Reizschwelle der Spitze. In der nachfolgenden Tabelle sind NOACKs und meine Berechnungen einander gegenübergestellt:

Neigungswinkel der Lichtquelle in Grad	9	15	30	45	65	90	105	120	135	150	160
Schwellenwerte nach NOACK in MK sec	7·5	7·3	9·5	11·9	11·8	12 2	15·8	20·3	23·7	32 4	59·6
Schwellenwerte für die Spitze in MK sec	15·6	11 9	12·2	13·7	12·5	12·0	14·8	17·9	19·2	22·1	30·3

Man ersieht daraus, daß nach der Umrechnung die Werte viel besser übereinstimmen. Bei Beleuchtung von 15° bis zu 90° ist die Reizschwelle fast unverändert, unterhalb der Horizontalen erfolgt aber auch jetzt noch ein Anwachsen derselben. Ich hielte es aber für verfehlt, daraus ohne weiteres auf eine geringere Erregbarkeit der Pflanze für von unten kommende Strahlen zu schließen. Auch hierfür gibt es nämlich eine einfache physikalische Erklärung. Bei schräger Beleuchtung von unten wird die äußerste Spitzenkuppe der Koleoptile, deren Neigungswinkel etwa 30° beträgt, unter einem so spitzen Winkel getroffen, daß die Lichtstrahlen zum großen Teile nicht mehr eindringen, sondern reflektiert werden; von 150° an streichen hier die Strahlen überhaupt vorbei, die Spitzenerhellung nimmt also an dieser Stelle beträchtlich ab und das muß die Schwellenwerte im Experimente erhöhen[1]). Ob diese Erklärung ausreicht müssen weitere Versuche an anderen Objekten lehren. Ohne solche läßt sich das Versuchsergebnis überhaupt nicht verallgemeinern. Hier sei nur kurz bemerkt, daß auch *Sinapis alba* bei schräg antagonistischer Beleuchtung mit gleichen Intensitäten die obere Lichtquelle bevorzugt, daß aber auch hier die beträchtliche Verjüngung des Hypokotyls unter den Kotyledonen zur Erklärung herangezogen werden kann und eine Umrechnung der NOACKschen Schwellenwerte auf einen um 5° erhöhten Winkel eine Annäherung an eine Konstante ergibt.

Beschränken wir uns vorläufig auf die Haferkoleoptile, so glaube ich sagen zu dürfen, daß für sie das Sinusgesetz des Phototropismus zutrifft, und daß alle scheinbaren Abweichungen von diesem sich aus dem morphologischen Bau der Pflanze erklären. Die sehr große Anzahl der für jedes Objekt möglichen und er-

1) Ähnliches gilt für sehr steile Beleuchtung von oben (z. B. 9°), in welchem Falle die Reizschwelle sich gleichfalls erhöht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

forderlichen Versuche, die überdies größte Präzision verlangen, macht es schwierig, für das Gesetz bald eine breitere Grundlage zu schaffen. Ich glaube die Untersuchung trotzdem fortsetzen zu sollen, da sie auch geeignet ist, die Frage ob Lichtrichtung oder Intensitätsabfall von der Pflanze wahrgenommen wird, weiter zu klären.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Berlin.

---

17. J. Weese: Über einige Ascomyceten aus dem Mährisch-schlesischen Gesenke.

(Eingegangen am 25. Dezember 1920. Vorgetragen in der Januarsitzung.)

1. *Nectria tricolor* Höhnel.

Im August 1916 fand Verfasser dieser Zeilen in der Nähe von Karlsbrunn in Schlesien auf einem eine Zapfenspindel tragenden Zweig von *Abies alba* eine *Nectria*, deren Identifizierung anfangs auf Schwierigkeiten stieß, die aber dann doch von ihm als eine *Nectria tricolor* v. Höhnel („Fragmente zur Mykologie", I. Mittlg., Nr. 4 in Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Wien, 1902, math.-naturw. Kl., Abt. I., 111. Bd., p. 991) erkannt wurde. Die Auffindung dieses Pilzes ist deshalb bemerkenswert, weil die wenigen Perithezien, die HÖHNEL auf faulendem Tannenholze im September 1902 bei Preßbaum (Nieder-Österreich) von diesem Pilz fand, durch die seinerzeitige mikroskopische Untersuchung aufgebraucht worden waren und das neue Material nun die Möglichkeit bietet, die etwas zu knappe Urbeschreibung zu erweitern und den Nachweis zu erbringen, daß die Dreifärbigkeit der Perithezien durchaus kein charakteristisches Merkmal sei, das zur Artbezeichnung, wie es HÖHNEL getan hat, herangezogen werden könne. Die *Nectria*-Arten wechseln nämlich im Laufe ihrer individuellen Entwicklung die Farbe häufig so stark, gehen häufig von einem Orangegelb in der Jugend über ein lebhaftes Rot in eine tief dunkelbraune Altersfärbung über, zeigen oft auf ein und demselben Sammlungsstück so verschiedene Farbenabstufungen, daß eine Unterscheidung von *Nectria*-Arten nach Färbungsdifferenzen meist der systematischen Berechtigung entbehrt. Und in dem

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Guttenberg Hermann [Ritter] von

Artikel/Article: Untersuchungen über den Phototropismus der Pflanzen. 101-108