

RUSSELL, H. L., Untersuchungen über im Golf von Neapel lebende Bakterien. Ztschr. f. Hygiene 1892, Bd. 11, 175.

SCHRÖTER u. KIRCHNER, Die Vegetation des Bodensees. Lindau 1896, S. 16.

SLATOR, A., Untersuchungen bei der Hefegärung. Referiert in Ztschr. f. angew. Chemie 1908, Bd. 21, 2, S. 2188.

### 37. H. Lundegårdh: Zur Theorie der phototropischen Perzeption.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 22 März 1921. Vorgetragen in der Aprilsitzung.)

Vor zwei Jahren habe ich in diesen Berichten (1919, S. 229) einige Versuche beschrieben, die geeignet waren, das Problem „Lichtrichtung oder Lichtabfall?“ der Lösung näher zu bringen. Seitdem habe ich meine Versuche in größerem Maßstab wiederholt, und ich möchte über die Resultate hier kurz berichten. Die Methodik habe ich schon in der früheren Mitteilung kurz geschildert. Auch bei den unten beschriebenen Versuchen wurde größte Sorgfalt bei der Vorbereitung und Weiterbehandlung des Materials (*Avena*) gepflegt. Sämtliche Pflanzen kamen nach der Reizung auf den Klinostat (im Thermostat). Die Reizung geschah vermittels eines feinen Bündels paralleler Lichtstrahlen (aus einem langen Kasten mit verschiebbarer linearer Lichtquelle und doppelten regulierbaren Spalten).

1. Tangentiale Beleuchtung, senkrecht zur Koleoptilachse. Der aus dem Beleuchtungsapparat kommende Lichtstreifen wurde mittels Mikrometerschrauben ganz tangential auf die Spitze des Koleoptils appliziert. Bei der Einstellung wurde eine rote Glasscheibe zwischen die Lichtquelle und den Spalt hineingeschaltet. Wegen der parabolischen Form der Koleoptilspitze kann nur ein sehr kleines Stück beleuchtet werden, in den folgenden Versuchen etwa 1,5—2 mm der äußersten Spitze oder aber eine Zone zwischen 1 und 4 mm von der Spitze. Die Helligkeit war 64 MK, die Reizung dauerte 2—30 Sekunden. Das Resultat wurde nach 3 Stunden bestimmt, indem die Objekte vom Klinostat abgenommen und photographiert wurden. Es wurden zwei Aufnahmen gemacht, in der Ebene der Lichtstrahlen und in der Ebene senkrecht dazu. Die wirkliche Krümmungsrichtung der Koleoptilen

geht aus den diesbezüglichen Winkelablenkungen durch eine einfache trigonometrische Berechnung hervor. Die Breite der beleuchteten Zone übertraf nicht die Dicke der Wandung der Koleoptilröhre. — Die Krümmungsrichtung ist unten als Ablenkung von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen (a in Abb. 1), nach der Lichtseite hin, angegeben.

Tabelle I.  
Versuche mit tangentialer Beleuchtung.

Nr.	Reizdauer	Zahl der Pflanzen	Krümmungsrichtung	Krümmungsstärke	Art der Belichtung
1	2 Sek.	7	18,6°	27,3°	1,5—2 mm der Spitze
2	3,5 „	6	26,6°	35°	1,5—2 mm der Spitze
3	3,5 „	7	25,4°	27°	3 mm Zone 1 mm hinter der Spitze
4	3,5 „	4	27,7°	24,5°	3 mm Zone 1 mm hinter der Spitze
5	6 „	7	37,2°	20,7°	2 mm der Spitze
6	7,5 „	4	37,4°	39°	2 mm der Spitze
7	8,5 „	7	41,6°	21°	1 mm hinter der Spitze
8	8,5 „	5	44,9°	14°	1 mm hinter der Spitze
9	9 „	6	37,8°	22,7°	2 mm der Spitze
10	20 „	4	67,7°	30°	1 mm hinter der Spitze
11	25 „	3	66,6°	12°	1 mm hinter der Spitze

Die mitgeteilten Krümmungszahlen sind Mittelwerte. Sie zeigen, daß bei kurzer Reizezeit die Krümmungsrichtung sehr wenig von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen abweicht (bei 2 Sek. 18,6°, bei 3,5 Sek. im Mittel 24,1°). Je länger die Reizezeit gewählt wird, um so größer fällt die Ablenkung aus, bei 6—7,5 Sek. Reizung ist sie im Mittel 37,3°, bei 8,5—9 Sek. 41,25°, bei 20—25 Sek. 67,1°. Eine Erklärung der Ergebnisse ist die folgende.

Die Einfallsrichtung der Lichtstrahlen gibt nicht die Richtung der Strahlen in der Koleoptilröhre an. Die letztere ist im obersten Teil so durchsichtig, daß das Licht nicht sehr zerstreut wird. Man kann z. B. durch die Koleoptilröhre hindurch gut fette Druckzeichen lesen oder sie photographieren. Dies beruht auf der relativen optischen Homogenität des Zellinhaltes und der Zellwände und auf relativer Armut an Interzellularen, wie dies auch das anatomische Bild zeigt. An der Oberfläche der Koleoptile wird ein Lichtstrahl natürlich abgelenkt. Die Koleoptile „sieht“ deshalb das Licht nicht in der Richtung des einfallenden Strahles. Wenn wir für die Koleoptilspitze einen Brechungsindex von 1,48

(= den von SENN für das Plasma gefundenen Wert) annehmen, so wird für verschiedene Einfallswinkel die Ablenkung wie folgt:

Einfallswinkel . . . . .	30°	45°	60°	85°
Ablenkung von der Einfallsrichtung	10°15'	16°30'	24°11'	42°50'

Bei tangentialer Beleuchtung fallen die Strahlen unter großen Winkeln ein. Aus dem Diagramm Abb. 1 erhellt, daß bei Beleuchtung von einem Viertel des Koleoptildurchmessers Winkel von 30°—90° in Frage kommen, also, nach dem obigen, Ablenkungen von 10°15'—42°50' (Strahlen von mehr als 85° Einfallswinkel kommen wohl wegen der starken Reflektion kaum zur Geltung).

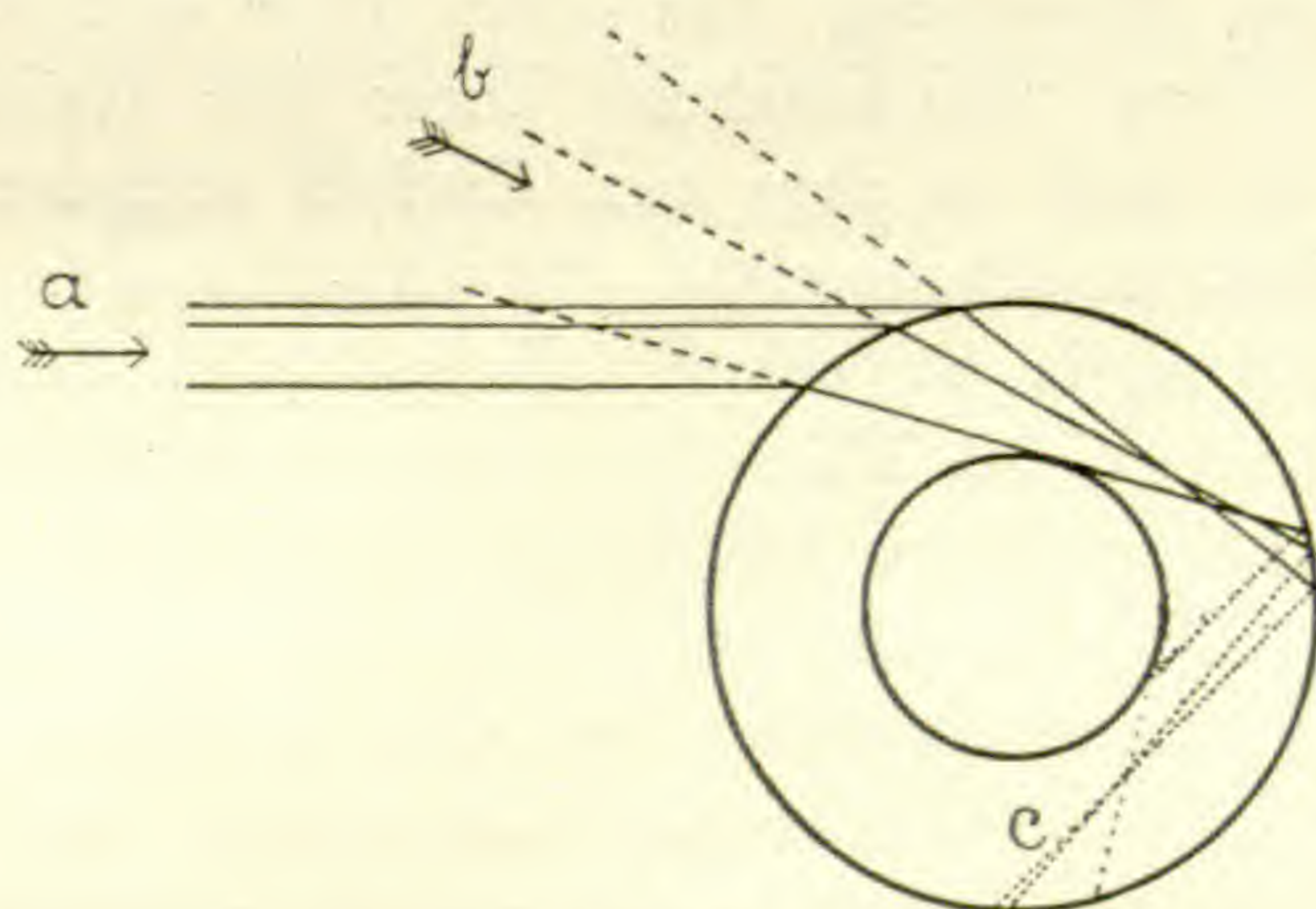


Abb. 1.

In den oben geschilderten Versuchen wurde aber zumeist nur eine ganz schmale Tangentialzone beleuchtet, für uns kommen also Einfallswinkel von höchstens etwa 45° in Betracht. Die Koleoptile „sieht“ nun (unter den erwähnten Voraussetzungen) dies tangential einfallende Bündel als ein divergierendes Bündel von Strahlen, die von der Einfallsrichtung um 16°30'—42°50' abweichen (siehe Abb. 1).

Die Versuche in Tabelle I vertragen sich sehr gut mit der Annahme, daß die Richtung des die Koleoptils substanz durchschneidenden Lichts für die Perzeption maßgebend ist. Die bei kurzer Reizung beobachtete Krümmungsrichtung 18,6°—27,7° fällt ja innerhalb des Spielraumes 16°30'—42°50', und zwar nahe dessen unterer Grenze. Eine bessere Übereinstimmung kann man nicht verlangen. Für die Lichtabfallstheorie ist das Ergebnis entschieden ungünstig. Man sollte, wenn diese richtig wäre, eine Krümmungsrichtung bekommen haben, die von der Einfallsrichtung um

45°—90° abwich. — Worauf beruht es denn, daß die Ablenkung der Krümmungsrichtung mit steigender Reizzeit zunimmt? —

Offenbar hat man hier an die innere Reflektion und Streuung der Strahlen zu denken. Die Koleoptile ist zwar sehr durchsichtig, aber doch nicht durchaus homogen. Die Zellorgane, die Zellwände und die längsgehenden Interzellularen streuen das Licht bis zu einem gewissen Grade nach allen Richtungen hin, und der vom Licht getroffene Teil muß deshalb als sekundäre Lichtquelle wirken, was natürlich eine Krümmung mehr weniger senkrecht zur Einfallsrichtung des primären Lichts auslöst. Schon durch Reflektion der primär gebrochenen Strahlen an der hinteren Wand der Koleoptile (siehe Abb. 1) wird eine Ablenkung von etwa 135° erzielt. Bei kurzer Reizung fällt dieses Sekundärlicht unter der Reizschwelle, bei längerer Reizung muß es aber zum Einfluß kommen und hierin haben wir höchst wahrscheinlich die Ursache der Vergrößerung des Ablenkungswinkels zu sehen. Es soll auch bemerkt werden, daß schon bei etwa 10 MKS die maximale Krümmung erreicht wird und daß bei größerer Reizmenge die Krümmung wieder geringer ausfällt. Dies ist wahrscheinlich eine beitragende Ursache der geringen Krümmungsstärke bei den größeren Lichtmengen (siehe Tabelle I). Die wirksame Lichtmenge ist allerdings bei tangentialer Beleuchtung sehr schwierig zu ermitteln.

Wegen der hier kurz angedeuteten Verhältnisse besitzen Versuche wie diejenigen von NIENBURG (1918) und BUDER (1920), die bei Dauerbeleuchtung angestellt sind, wenig Wert. Reflektiertes Licht, Nutationen, vielleicht sogar negativ phototropische Krümmungen könnten bei ihren Versuchen mit hineingespielt haben. Betreffs der von BUDER (diese Berichte 1920, S. 10) mit der „Lichtsonde“ angestellten sogen. „Fundamentalversuche“ ist zu bemerken, daß abgeschnittene und durch Ausziehen des Laubblattes haptisch gereizte Koleoptilen ein sehr ungeeignetes Material abgeben. Als eine wesentliche Fehlerquelle in BUDERs Versuchen betrachte ich die innere Lichtreflektion. Mit der „Lichtsonde“ wird ja nur ein sehr kleines Stück unterhalb der Scheitel beleuchtet. Da die größte Empfindlichkeit in einer nur  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  mm tiefen Scheitelzone ihren Sitz hat, wie ich quantitativ festgestellt habe, so dürfte das von dem beleuchteten Fleckchen nach hinten reflektierte Licht völlig ausreichend gewesen sein, um eine Perzeption auszulösen, die stärker war als die durch direkte Beleuchtung des weniger empfindlichen Teiles hervorgerufene.

2. Halbseitige Beleuchtung von oben her. Bei diesen

Versuchen wurde genau die Hälfte der Koleoptile von einem Bündel von genau parallelem Licht getroffen. Auch hier erfolgte die Einstellung unter Vorschaltung einer roten Glasscheibe. Die Reizzeit bewegte sich innerhalb ähnlicher Grenzen wie bei den Versuchen mit tangentialer Beleuchtung. Die Reaktion wurde nach 3—4 Stunden geprüft.

Tabelle II.

## Versuche mit halbseitiger Beleuchtung von oben.

Nr.	Zahl der Pflanzen	Reizdauer	Nach der Lichtseite gekr.	Nicht gekr.	Nach der Schattenseite gekr.
1	6	2—7 Sek.	1	3	2
2	8	3—7 „	5	2	1
3	4	4—5 „	2	0	2
4	6	1—3 „	3	2	1
5	9	5 „	4	3	2
6	6	8—20 „	2	1	3
7	8	10 „	0	8	0
8	9	10 „	6	3	0
9	8	10 „	2	1	5
10	9	5—12 „	3	3	3
11	8	2—4 „	2	4	2
Sa.	81		30	30	21
Mittlere Kr.-Stärke 17,75°				0°	14,65°

Wäre die Lichtabfallstheorie richtig, so sollte ich eine weit überwiegende Reaktion nach der belichteten Seite bekommen haben. Denn die benutzten Lichtmengen sind hinreichend, um eine ansehnliche Reaktion auszulösen, wenn nur die Lichtstrahlen wenige Grad schräg einfallen (in drei Versuchen mit zusammen 21 Pflanzen reagierten bei 12° von vorn einfallendem Licht und 2—6 Sek. Reizung 16 positiv mit einer Krümmung von  $M. = 28,1^\circ$ ). Eine beträchtliche Anzahl bleiben jedoch ungekrümmt (37 pCt.) und von den beobachteten Krümmungen beruht die Mehrzahl sicher auf Nutationen, sonst wäre es unverständlich, daß 40 pCt. der Krümmungen auf die Schattenseite fallen (die gewählten Lichtmengen fallen ins Gebiet der positiven Reaktion). Das geringe Übergewicht der Krümmungen nach der Lichtseite hin in Zahl und Stärke erklärt sich wiederum aus der Lichtbrechung. Ein senkrecht von oben einfallender Strahl trifft die parabolische Spitze unter teilweise sehr großen Winkeln, was eine Ablenkung zur Folge haben muß. Die Koleoptile „sieht“ die Lichtquelle nicht im Zenith,

sondern etwas nach der Lichtseite hin verschoben, die Strahlen im Innern schneiden also die Längsachse, was eine Perzeption zur Folge hat (siehe das Diagramm in Abb. 2).

Die hier mitgeteilten Versuche mit halbseitiger Beleuchtung von oben her bestätigen meine früheren Versuche (1919, S. 234). Inzwischen ist BUDER (1920, S. 15) mit ähnlicher Methodik zu ganz entgegengesetzten Resultaten gekommen. Leider sind seine Angaben auch betreffs dieser Versuche sehr unvollständig, er scheint jedoch hier wiederum Dauerbeleuchtung benutzt zu haben.

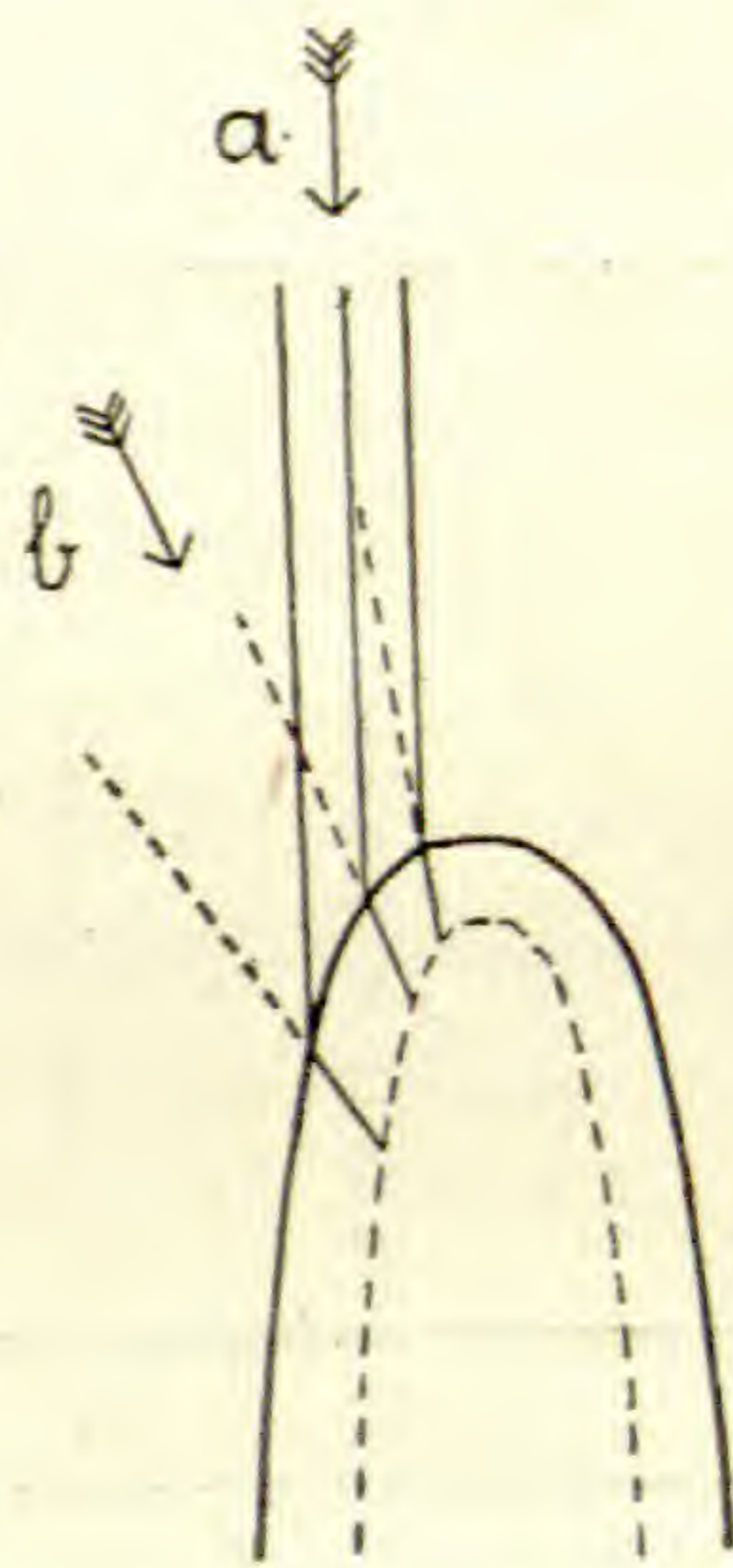


Abb. 2.

Aus diesem Umstand, und da er die durch Lichtbrechung verursachte Ablenkung der einfallenden Strahlen nicht berücksichtigt, kann ich seinen Versuchen keine Beweiskraft beilegen.

3. Die im vorstehenden geschilderten Versuche lassen sich vom Standpunkt der Theorie von der Lichtrichtung als Reizmoment restlos erklären. Die Versuche zeigen, daß die Perzeption nicht auf bloßen Helligkeitsdifferenzen beruhen kann: Strahlen müssen die Koleoptilachse schneiden und die Richtung der Strahlen ist für die Perzeption maßgebend. Wenn nur diese Forderung erfüllt ist, bleibt es ohne Belang, ob die Strahlung von einer äußeren Lichtquelle oder von einem sekundär leuchtenden Teil des Organs selbst ausgeht.

Die bisher vorgebrachten „Beweise“ für die Theorie der bloßen Helligkeitsdifferenzen lassen sich, wenn man die Brechung und Reflektion des Lichts im Organinneren gebührend berück-

sichtigt, in Beweise für die Lichtrichtungstheorie verwandeln<sup>1)</sup>. Dagegen können solche Versuche wie die von mir geschilderten niemals durch die Theorie der Helligkeitsdifferenzen erklärt werden.

Gegenwärtig ist die letztere Theorie eng mit der von BLAAUW u. a. entwickelten Vorstellung verknüpft, daß an den Licht- und Schattenseiten verschiedene „Lichtwachstumsreaktionen“ entständen, was eine Krümmung zur Folge hätte. In dem vorhergehenden Aufsatz habe ich festgestellt, daß die Lichtwachstumsreaktion nicht Ursache der Krümmung ist. BLAAUWs Theorie hält nicht stand vor den Tatsachen, und sie kann nicht als Stütze der mehrerwähnten Perzeptionstheorie (mit der sie übrigens nicht unbedingt zusammenhängen muß) vorgeführt werden.

Für das von mir benutzte Objekt (*Avena*) ist also sowohl die Lichtabfalltheorie als auch die Theorie BLAAUWs abzulehnen. Wie sich andere Objekte verhalten, bleibt zu untersuchen. Die vorstehenden Ausführungen dürften gezeigt haben, wie notwendig es ist, die Reaktionsweise des Objekts genau (quantitativ) zu kennen, ehe man weittragende Schlüsse aus seinen Versuchen zieht.

---

1) Betreffs BUDERS „Inversionsversuch“ (diese Berichte 1918, S. 103) muß man u. a. verlangen, daß der Einfluß des fremden Mediums auf die Reaktionsart untersucht wird. Es ist sehr wünschenswert, daß dieser interessante Versuch unter Vermeidung aller Fehlerquellen wiederholt wird.

---

# 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: 1921

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Lundegardh Henrik Gunnar

Artikel/Article: [Zur Theorie der phototropischen Perzeption 223-229](#)