

X.

## Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen.

Von

Dr. Hugo de Vries.

In der botanischen Literatur stehen sich über die Ursache des Windens der Schlingpflanzen zwei Meinungen gegenüber: die eine, von MOHL<sup>1)</sup> begründete und am Allgemeinsten verbreitete nimmt eine Reizbarkeit in den Stengeln dieser Pflanzen an, welche der Reizbarkeit der Ranken analog sein soll; die andere, von PALM<sup>2)</sup> zuerst aufgestellte, später von DARWIN<sup>3)</sup> in etwas abweichen- der Art vertretene, glaubt das Winden ohne die Annahme einer solchen Reizbarkeit erklären zu können. PALM's Ansichten wurden durch die Kritik MOHL's scheinbar endgültig widerlegt, und die von DARWIN angestellten Experimente richteten sich nicht gegen den Schwerpunkt der MOHL'schen Theorie, die Reizbarkeit durch dauernde Berührung, und so gelang es diesem Forscher nicht seine Auffassung zur allgemeinen Anerkennung zu bringen.

Bei diesem Stand der Sache erschien eine neue Untersuchung über dieses Thema erwünscht, um, wenn möglich, eine endgültige Entscheidung der Frage zu erreichen. Diesen Zweck habe ich in der vorliegenden Ab- handlung angestrebt, und zugleich wenigstens eine Andeutung für eine spätere mechanische Erklärung zu geben versucht. Leider fehlte mir die Zeit, diejenigen beabsichtigten Versuche anzustellen, welche zu dieser Er- klärung führen sollten. Ich habe in dieser Arbeit ausschliesslich die mecha- nische Seite der Frage berticksichtigt; für eine Beschreibung der bei ver-

<sup>1)</sup> MOHL, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. 1827. 40.

<sup>2)</sup> PALM, Ueber das Winden der Pflanzen 1827. Vergl. auch die ausführliche Kritik MOHL's; I. c. S. 445—452. Die Arbeit selbst ist erst während des Druckes in meine Hände gekommen.

<sup>3)</sup> DARWIN, On the movements and habits of climbing plants 1865 (Separatabdr. aus dem Journ. of the Linn. Soc. Vol. IX. p. 4—48).

schiedenen Arten beobachteten Einzelheiten, sowie für die Darstellung der Beziehung des Windens zu dem Leben der Pflanze muss ich auf die beiden vorzüglichsten, bereits citirten Abhandlungen MOHL's und DARWIN's verweisen.

In dem ersten Theile dieser Abhandlung habe ich, nebst einer geschichtlichen Einleitung, in einzelnen kleinen Abschnitten meine Versuche beschrieben; jeder dieser Abschnitte bezweckt die Beantwortung einer ganz speciellen Frage. Im zweiten Theile habe ich es dann versucht, die erhaltenen Resultate zu einer übersichtlichen Darstellung der bei den Schlingpflanzen beobachteten Wachstumsbewegung zusammen zu fassen.

Für das Verständniss des Folgenden wird es vielleicht von Nutzen sein, schon von vornherein zu bemerken, dass meine Untersuchungen mich zu der Ueberzeugung der Richtigkeit der PALM'schen Ansicht, also der Nichtexistenz einer Reizbarkeit geführt haben.

### I. Experimenteller Theil.

#### Geschichtliches und Versuche über Reizbarkeit.

Ein Hauptsatz bei jeder Untersuchung über die Ursache des Windens, welcher als solcher von sämmtlichen Forschern mehr oder weniger klar ausgesprochen und hervorgehoben wurde, ist, dass die kreisförmige Bewegung der Sprossgipfel und die Windungen gleichgerichtet sind. Die kreisförmige Bewegung der Gipfel entsteht bekanntlich aus dem Zusammenwirken der Nutation der jüngeren, und der Torsion der älteren Theile; beide führen den überhängenden Gipfel in der nämlichen Richtung im Kreise herum; erstere aber viel rascher als letztere. PALM (I. c. S. 18, vergl. MOHL, I. c. S. 446) hat diese beiden Ursachen der kreisförmigen Bewegung bereits richtig unterschieden, und die Nutation als die Ursache des Windens, die Torsion als eine von beiden unabhängige Erscheinung betrachtet. MOHL hingegen kannte die Nutation nicht und betrachtete deshalb fälschlich die Torsion als die einzige Ursache der kreisförmigen Bewegung; diese konnte selbstverständlich das Winden nicht verursachen, und so wurde MOHL (S. 442) zu der Annahme geführt, dass die Stengel der Schlingpflanzen eine Reizbarkeit besäßen. Dieser Reizbarkeit zu Folge sollte das Wachsthum auf der berührten Seite geringer werden als auf der entgegengesetzten.

DUTROCHET<sup>1)</sup>), der, anscheinend ohne die Arbeiten von PALM und MOHL zu kennen, die Thatsache, dass die Nutation, das Winden und gewöhnlich auch die Torsion bei jeder Art die nämliche Richtung haben an einer Anzahl von Arten beobachtete, zeigte zugleich, dass diese Richtung auch mit der der Blattstellungsspirale, wo eine solche gefunden wird, übereinstimmt. Er machte weiter die Beobachtung, dass bei *Solanum Dulcamara* an ver-

1) DUTROCHET, Comptes rendus 1844 XIX. p. 295; Ann. Sc. nat. 3. Serie II. p. 463.

lung der  
e beiden  
rweisen.  
iner ge-  
Versuche  
ner ganz  
die er-  
Schling-  
Nutzen  
en mich  
also der  
Vindens,  
ger klar  
ige Be-  
d. Die  
ammen-  
Theile;  
ung im  
S. 48,  
örmingen  
Ursache  
cheinung  
ete des-  
gen Be-  
rsachen,  
Stengel  
zu Folge  
auf der  
d. MOHL  
vöhnlich  
er An-  
uch mit  
stimmt.  
an ver-  
p. 463.

schiedenen Stengeln eine verschiedene Richtung der Windungen auftritt, dass aber dennoch an jedem einzelnen Sprosse die Richtung der Nutation, der Windung, der Torsion und der Blattstellungsspirale die nämliche ist.

Die constante Gleichheit dieser vier Richtungen beweist, nach ihm, dass sie von der nämlichen Ursache abhängen (Cpts. rendus, l. c. S. 302): «qu'ils sont produits par la même force intérieure et vitale, dont l'action est révolutionne autour de l'axe de la plante». Die Neigung, sich zu winden, sei von vornherein in der Pflanze gegeben; in den meisten Fällen aber ist die Berührung mit einer Stütze nötig, um das Winden selbst auszulösen.<sup>1)</sup>

Als später von LÉON<sup>2)</sup> eine Varietät von *Phaseolus multiflorus* entdeckt wurde, in der die Richtung der Torsion constant derjenigen der Windungen entgegengesetzt ist, und die von PALM gefundenen Ausnahmen von der constanten Richtung der Torsion in gewundenen Stengeln bestätigt wurden, verlor das Zusammenfallen der Torsionsrichtung mit der Richtung der Nutation und der Windungen einen grossen Theil ihrer Wichtigkeit.

Die falsche Ansicht MOHL's über die Ursache der kreisförmigen Bewegungen wurde zuerst von DARWIN (l. c. S. 5.) widerlegt, und dadurch seine Annahme eines Reizes ihrer Nothwendigkeit beraubt. Durch Eingriffe, welche bei den Ranken als Reiz aufraten, gewann DARWIN für sich die Ueberzeugung, dass den Schlingpflanzen keine Reizbarkeit zukomme, schloss aber dadurch die Möglichkeit einer Reizwirkung durch dauernde Berührung nicht aus. Er betrachtete die Windungen als die directe Folge der Nutation, in dem er die Schlingpflanzen mit einem Tau verglich, das rasch in einem Kreise umhergeschwungen plötzlich durch eine Stütze zurückgehalten wird und sich dadurch um diese schlingt.<sup>3)</sup> Dieser Vergleich war aber nicht im Stande, eine deutliche Erklärung von dem Winden zu geben, und da die MOHL'sche Annahme einer Reizbarkeit, wenn sie auch den Beweis ihrer Nothwendigkeit durch die Erkenntniss der Nutation verloren hatte, doch nicht von DARWIN als unmöglich dargethan, oder durch directe Versuche widerlegt worden war, blieb diese bis jetzt die herrschende, und

1) l. c. S. 202. «La disposition à l'enroulement spirale existait dans la tige voluble, avant que cet enroulement existât» und S. 303: «On ne peut nier que le contact des supports n'ait de l'influence pour déterminer les tiges volubiles à s'enrouler sur eux en spirale».

2) LÉON, Bull. Bot. Soc. d. France T. V. 1858 p. 356; citirt bei DARWIN, l. c. S. 5.

3) S. 9: «If a man swings a rope round his head, and the end hits a stick, it will coil round the stick, according to the direction of the swinging rope: so it is with twining plants, . . . .».

wurde sie auch in der 1. und 2. Auflage des Lehrbuchs der Botanik von SACHS vertreten.<sup>1)</sup>

Ausser seinen Hauptbeweis führt MOHL hauptsächlich noch zwei Thatsachen als Stützen für seine Theorie der Reizbarkeit an. Erstens weist er darauf hin, dass die kreisförmige Bewegung (Nutation) der Sprossgipfel auch bei nicht schlingenden Arten beobachtet wird (*Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Passiflora*) wenn auch nicht in einem so hohen Grade wie bei den Schlingpflanzen. Wenn nun diese Betrachtung auch zeigt, dass sich das Wenden aus der Nutation nicht im Allgemeinen, sondern nur unter bestimmten Bedingungen erklären lassen wird, so reicht sie doch zum Beweis der Reizbarkeit nicht hin. Zweitens hebt MOHL hervor, dass den gewundenen Stengeln der Schlingpflanzen die starken Torsionen der nicht windenden, grade aufwärts wachsenden Sprosse fehlen. Diese Thatsache lässt sich aber viel einfacher durch die mechanische Verhinderung erklären, welche der gewundene Zustand des Stengels auf die Ausbildung dieser Torsion ausübt. In den jüngeren, weicheren Theilen des Stengels sind die inneren Ursachen der Torsion immer nur wenig stark entwickelt, und werden in den meisten Fällen von äusseren Torsionsursachen überwunden, in den älteren sich selbstthätig und kräftig tordirenden Stengeltheilen kann aber die schon weiter vorgesetzte Ausbildung des Holzkörpers in dem gewundenen Zustand die Entstehung von Torsionen bedeutend erschweren oder gänzlich verhindern. In wie weit diese Betrachtung zu einer Erklärung der MOHL'schen Beobachtung führt, mag einstweilen unentschieden bleiben; sie zeigt aber, dass die Annahme einer Reizbarkeit zu der Erklärung vorläufig noch ganz unnötig ist.

Die Versuche, welche von DARWIN über die Reizbarkeit angestellt wurden, und welche diesen Forscher zu der Ueberzeugung der Nicht-Existenz dieser Reizbarkeit führten, waren hauptsächlich die folgenden: DARWIN (l. c. S. 40) rieb die nutirenden Sprossgipfel mehrerer Schlingpflanzen stärker als zum Auslösen einer Reizbewegung bei den Ranken nötig ist, und band einen leichten gabelig verzweigten Holzzweig an solche Gipfel, so dass dieser mit ihnen im Kreise herumgeführt wurde, aber ohne dadurch Windungen zu bekommen. Diese Versuche zeigen zwar, dass solche Ursachen nicht im Stande sind als Reiz zu wirken; aber nicht, dass andere Ursachen, zumal dauernde einseitige Berührungen nicht als Reiz wirken können. Ebenso wenig würde die schon von MOHL (l. c. S. 426) gemachte Beobachtung, dass Schlingpflanzen, welche in der falschen Richtung künst-

1) Man sehe auch: SACHS, Handbuch d. Exp. Phys. 1865 S. 540. und HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle S. 309. Die von HOFMEISTER betonte Angabe, dass die Nutation in den windenden Theilen vernichtet sei, ist nicht zutreffend, wie in dem Abschnitte über die Nutation der Spitze schlingender Sprosse näher ausgeführt werden soll.

lich um Stützen gewunden und festgebunden worden sind, oberhalb der Ligatur wieder ihre normale Windungsrichtung annehmen, etwas beweisen, da ja beim Anbinden ein Druck auf zwei gegenüberliegende Seiten stattfindet. Wenn es sich darum handelt, durch directe Versuche über die Existenz oder Nicht-Existenz einer Reizbarkeit zu entscheiden, so ist es Aufgabe solcher Versuche, eine dauernde einseitige Berührung, mit oder ohne Druck der Pflanze gegen die sie berührende Stütze herzustellen; mit andern Worten, man muss erstens die bei der Nutation vorangehende Seite dauernd eine Stütze berühren und sich an diese andrücken lassen, ohne dabei die Nutation selbst durch die Unbeweglichkeit der Stütze aufhören zu machen, und zweitens muss man eine Stütze dauernd gegen die bei der Nutation hintere Seite drücken lassen. Zumal der letztere Versuch ist, meiner Meinung nach, entscheidend: krümmt sich der Stengel nicht gegen diese Stütze concav, und windet er sich nicht um sie (was selbstverständlich in der falschen Richtung geschehen müsste), so beweist der Versuch, dass nicht eine dauernde Berührung oder ein dauernder einseitiger Druck die berührte Seite zu langsamem, die gegenüberliegende zu stärkerem Wachsthum reizt, sondern dass die Krümmung von ganz anderen Ursachen abhängt.

Es lässt sich gegen diese Folgerung nicht einwenden, dass vielleicht nur eine einseitige Reizbarkeit vorhanden sein könnte, indem nur die bei der kreisförmigen Bewegung vordere Seite die reizbare wäre. Die kreisförmige Bewegung ist eine rotirende Nutation, es geht also in jedem Augenblick eine andere Seitenlinie des betreffenden Internodiums voran; es hängt nur von der Stellung der Stütze ab, mit welcher Seitenlinie des Sprosses sie in Berührung kommt. Auch der Einwand, dass die bei diesem Versuche berührte Seite nicht dauernd die nämliche ist, hat keine Bedeutung, da dieses auch dann nicht der Fall zu sein braucht, wenn die Stütze die Nutationsbewegung des Gipfels verhindert, und von ihm umschlungen wird. Ausführlicheres hierüber wird man in den betreffenden Abschnitten finden.

Die einfachste Art, diese Versuche anzustellen ist diese, dass man die Stütze an den einen Arm einer Drehwaage befestigt, deren Rotationsachse mit der Verlängerung der vertikalen Achse der Nutationsbewegung zusammenfällt. Ein kleines Gewicht am unteren Ende der Stütze vermindert ihre Beweglichkeit, an den andern Arm bringt man ein Gegengewicht an. Bei hinreichend langem Aufhängefaden (ich benutzte einen von 80 Cm. Länge) kann der durch die Torsion dieses Fadens ausgeübte Druck der Stütze gegen den nutirenden Gipfel längere Zeit hindurch sehr constant sein. Ich habe eine Anzahl dergleichen Versuche mit *Phaseolus multiflorus* gemacht; die Pflanze und der ganze Apparat standen in einem geeigneten Glaskasten, um jeder Bewegung der Waage durch Luftströme vorzubeugen. Ich will die betreffenden Versuche nicht ausführlich beschrei-

ben, da ich sie nur zur weitern Bestätigung einer sonst begründeten Ueberzeugung gemacht habe, sondern nur ihre Resultate kurz mittheilen. Drückte die Stütze (ein Eisendraht von 1.5 Mm. Dicke) auf die Vorderseite des nutirenden Gipfels, so geht bei geringem Drucke die Nutation Tage lang ungestört vor sich; der Gipfel schiebt also die Stütze immer vor sich her; bei grösserem und rascher steigendem Drucke macht der Gipfel nur  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$  Umkreis und wand sich dann um die Stütze. Drückte die Stütze hingegen auf die Hinterseite des nutirenden Gipfels, so geht auch hier bei geringem Drucke die Nutation ungestört vor sich; die Stütze folgt also hier der kreisförmigen Bewegung des Gipfels; bei grösserem Drucke aber (wenn der Gipfel z. B. anfangs um  $180^{\circ}$  durch die Stütze fortbewegt war), findet keine Nutation statt, sondern streckt sich der Gipfel grade, wobei er sich von der Stütze befreit. Lässt man einen solchen Gipfel unbelästigt, so senkt er sich nach einigen Stunden und fängt seine gewöhnlichen Nutationen wieder an.

Es folgt aus dieser Discussion, dass die von MOHL und Andern beigebrachten Argumente die Nothwendigkeit der Annahme einer Reizbarkeit bei den Schlingpflanzen nicht erwiesen haben, dass hingegen die directen Versuche eine solche Reizbarkeit wenigstens sehr unwahrscheinlich machen.

Die Arten der Gattung *Cuscuta* verhalten sich ganz anders als gewöhnliche Schlingpflanzen, indem sie eine ausgesprochene Reizbarkeit haben, welche nicht nur Krümmungen um die Stütze herum veranlasst, sondern auch das Dickenwachsthum und die Entstehung der Haftwurzeln beeinflusst, und indem sie nicht nur um vertikale oder fast vertikale, sondern um Stützen jeder beliebigen Richtung winden können, und in ihren nicht-windenden Stengeln keine Torsion entsteht.<sup>1)</sup> Nach diesen Thatsachen verhalten sich die Stengel der *Cuscuta*-Arten physiologisch mehr den Ranken als den Schlingpflanzen ähnlich<sup>2)</sup>; sie werden deshalb in der vorliegenden Arbeit nicht weiter berücksichtigt.

#### Verhinderung der Nutation als Ursache der Entstehung der Schraubenwindungen.

Wenn also, nach dem Vorhergehenden, das Winden ohne Reizung entstehen soll, so ist die erste zu beantwortende Frage die nach der wirklichen Ursache dieser Erscheinung. Die Versuche zur Beantwortung dieser Frage habe ich hauptsächlich mit *Phaseolus multiflorus* gemacht, und ich will daher, zum besseren Verständniss, die Entstehung der ersten Windungen junger Pflanzen oder sonst ohne Stützen wachsender Sprosse dieser Art genauer beschreiben.

1) DUTROCHET, Comptes rendus 1844, p. 298.

2) Siehe auch SACHS, Lehrbuch, 2. Aufl. S. 195, und PALM, das Winden der Pflanzen, 1827, S. 45—51.

*Phaseolus multiflorus* nutirt<sup>1)</sup> bekanntlich nach links; ihre Windungen sind dem entsprechend linksläufig, d. h. machen eine der Bewegung eines Uhrzeigers entgegengesetzte Bewegung und steigen gleichzeitig aufwärts. Wenn man neben einem nutirenden Gipfel einer solchen Pflanze eine dünne Stütze stellt, hört die Nutation selbstverständlich auf, sobald er die Stütze erreicht hat.<sup>2)</sup> Die äusserste Spitze hebt sich jetzt auf der Seite der Stütze, wodurch ihre Krümmungsebene schief gestellt und der Stengeltheil mit seiner concaven Seite der Stütze angedrückt wird. Die Krümmungsebene nähert sich immer mehr einer horizontalen Lage, und indem die äusserste Spitze sich weiter erhebt, wird die Krümmungsebene wieder schief; jetzt aber ist die concave Seite der Krümmung nach oben gerichtet. Inzwischen ist die Krümmung immer stärker, d. h. der Krümmungsradius immer kleiner geworden. Es bildet also der Stengeltheil von der berührten Stelle an bis zur äussersten Spitze einen Theil eines links aufwärts steigenden Schraubenumganges, dessen Radius (bei nicht zu dicker Stütze) grösser ist als der der Stütze; der Stengeltheil ist desto weiter von der Stütze entfernt, je dünner diese ist. Weder der an die Stütze angedrückte Theil, noch die an diesen grenzende jüngere Strecke können ihre normalen, nutirenden Nutationsbewegungen machen, nur die äusserste Spitze bewegt sich anscheinend unregelmässig hin und her, und drückt sich dadurch einmal an die Stütze an, ein andermal entfernt sie sich wieder von dieser. Als ich vertikal gespannte dünne Bindfäden, oder Eisendrähte von 0,5—2 Mn. Dicke als Stützen benutzte, sah ich diese Erscheinungen am deutlichsten; in vielen Fällen machte der jüngste, der Stütze nicht angedrückte Theil eine halbe oder eine ganze Schraubenwindung von 1 bis 1,5 Cm. Durchmesser. Diese Windung war meist nur wenig aufsteigend; später wurde sie steiler und dabei enger, bis sie sich von unten ab, allmäthig der Stütze anlag.

Ich wählte von einer Anzahl in Töpfen gezogener junger Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* vier Exemplare aus, mit kräftigen, nutirenden Gipfeln, und welche einander möglichst ähnlich waren. Ich befestigte die Pflanzen in der Weise an vertikale Stützen, dass die untere Grenze des nutirenden Theiles genau an das obere Ende der Stütze gebunden wurde. Die Gipfel konnten also ungehindert ihre Nutationsbewegungen machen. Jetzt stellte ich Eisendrähte von 1,5 Mn. Durchmesser neben zweien dieser Gipfel; bei dem Einen auf der vordern Seite, bei dem Andern auf der

<sup>1)</sup> Eine ausführliche Beschreibung der von SACHS als rotirende Nutation bezeichneten Bewegung befindet sich im Anfang des zweiten Theils.

<sup>2)</sup> Bei solchen Versuchen thut man am Besten, nur solche Sprossgipfel auszuwählen, deren Krümmung in einer vertikalen Ebene liegt, und die complicerter gekrümmten Gipfel nicht zu benutzen; bei dem hier beschriebenen und sämtlichen übrigen Versuchen habe ich immer diese Vorsicht angewendet.

bei der Nutation hinteren Seite, senkrecht auf. Beide berührten die Stengel leise, ungefähr im oberen Theil der Krümmung; der erstere Gipfel drückte sich durch die Nutation an diese Stütze an; der zweite würde sich von ihr entfernt haben, wurde aber mit ein wenig Gummi (welches nur seine Hinterseite berührte) an den Eisendraht angeklebt. Den zwei anderen Gipfeln gab ich horizontale gleich dicke Eisendrähte als Stützen, welche in Bezug auf den bei der Nutation beschriebenen Kreis tangential standen und den oberen Theil der Krümmung bei dem Einen von oben, bei dem Andern von unten berührten. An beide wurden die Stengel wieder mit Gummi angeklebt und Sorge getragen, dass auch hier nur die eine Seite mit diesem in Berührung kam.

Ich hatte also vier ziemlich gleiche Gipfel, alle an der nämlichen Stelle ihrer Krümmung festgehalten, in ihrer Nutation verhindert; bei jedem wurde ausschliesslich eine der vier Hauptseiten berührt; die berührte Seite war aber bei jedem eine Andere. Ich überliess nun die Pflanzen sich selber, sie standen neben einander unter gleichen Umständen in einem Zimmer bei ungefähr  $20^{\circ}$  C. und im diffusen Licht. Alle vier hoben ihre freien Spitzen auf der bei der Nutation vorderen Seite, diese krümmten sich stärker, indem die Krümmungsebene sich erst horizontal und dann schief mit der concaven Krümmungsseite nach oben stellte, und bildeten dann je eine links aufsteigende Schraubenwindung von einem halben bis einem ganzen Schraubenumgang. Irgend eine wesentliche Verschiedenheit war bis dahin in dem Verhalten dieser vier Spitzen nicht zu erkennen.

Ich habe diesen Versuch in gleicher Weise und mit gleichem Resultat mit Hopfen, also einer rechtswindenden Pflanze wiederholt. Bei *Mucuna mollissima*, *Convolvulus italicus*, *Thunbergia alata* und *Pharbitis hispida* habe ich auf der bei der Nutation hinteren Seite senkrechte Eisendrähte in der oberen Krümmungsstelle in gleicher Weise angeklebt, und ähnliche Schraubenwindungen bekommen, wie wenn die Stütze auf der Vorderseite stand, nur dass die Windungen hier nicht um, sondern neben der Stütze gebildet wurden. *Thunbergia* und *Pharbitis* bildeten in dieser Weise fast einen halben Schraubenumgang, *Mucuna* und *Convolvulus* mehr als  $1\frac{1}{2}$  Windung.

Ferner habe ich die bei der Nutation obere Krümmungsstelle bei *Phaseolus multiflorus* zwischen zwei parallele, auf die Achse des Stengels senkrechte Eisendrähte, welche mittelst einer Feder aneinander gedrückt wurden, geklemmt, und zwar so, dass nur die in jenem Augenblick convexen und concaven Seiten; nicht die beiden übrigen Seiten die Drähte berührten. Ich habe diese Stelle des Stengels in einem Versuche horizontal gelassen, in einem andern vertikal gestellt und in beiden Fällen ganz ähnliche Schraubenwindungen erhalten, wie sie um eine dünne Stütze entstehen.

Aus diesen Versuchen folgt, dass weder ein Druck auf die Vorderseite, noch überhaupt ein einseitiger Druck für das Entstehen dieser ersten

Schraubenwindung erforderlich ist; dass vielmehr die Verhinderung der Nutation als die Ursache der Entstehung dieser Windung betrachtet werden muss.

An die äussersten Spitzen nutirender Sprossgipfel von *Phaseolus multiflorus*, *P. vulgaris*, *Pharbitis hederacea*, *Quamoclit luteola* befestigte ich einen dünnen Faden, den ich mittelst eines kleinen Gewichtes (2,5 Gramm) über einer Rolle senkrecht aufwärts spannte. Das Gewicht reichte grade hin, um die sichtbaren Nutationsbewegungen aufzuheben. Im Verlaufe einiger Tage bildeten diese Stengel linksläufige Schraubenwindungen, welche theilweise in Torsionen übergingen, theilweise aber auch nach vollendetem Wachsthum noch als Schraubenwindungen geblieben waren. Nachdem die Versuchsstrecke, welche vor Anfang des Versuchs weder Windung noch Torsion hatte, völlig ausgewachsen war, beobachtete ich in ihr bei *Phaseolus multiflorus* eine Schraubenwindung und 6 Torsionsumgänge; bei *Ph. vulgaris* 9 Schraubenw. (bei einem anderen Exemplare 4 Schraubenw. und 7 Torsionsumg.); bei *Pharbitis* 5 Schr. und 8 Tors., bei *Quamoclit* 4 Wind. und 7 Torsionen. Bei einer Wiederholung dieses Versuchs mit fünf Exemplaren von *Phaseolus multiflorus* erhielt ich in allen zwar sehr starke Torsionen, aber nur in zwei Exemplaren deutlich gewundene Strecken (von bis  $\frac{1}{2}$  Windung). Auch hier hatte also die Verhinderung der Nutation die Entstehung von Schraubenwindungen zur Folge.

Noch auf verschiedenen anderen Weisen habe ich durch Verhinderung der Nutation Schraubenwindungen bekommen, deren Richtung immer die nämliche war, wie die der Nutation.

Freie, nach dem Aufhören des Wachsthums bleibende Schraubenwindungen werden in der Natur nicht selten beobachtet. Sehr in die Länge gezogene Windungen an kräftigen Sprossen, welche keine Stütze gefunden hatten, sah schon MOHL (S. 405) z. B. an *Aristolochia Sipho*, niedrige Windungen an krankhaften Sprossen oder an Sprossen, welche aufhörten sich zu verlängern, beschrieb DARWIN (S. 10) bei *Akebia* und *Stauntonia*; schöne Beispiele dazu liefern auch *Menispermum* und *Dioscorea*. Dass in diesen letzteren Fällen wirklich, wie DARWIN meint, eine Verminderung des Wachsthums zu der Bildung dieser eigentümlichen Windungen Veranlassung giebt, kann man aus dem ähnlichen Verhalten abgeschnittener nutirender Sprossgipfel schliessen. Solche Sprossgipfel machen unter günstigen Umständen ihre Nutationen 1—2 Tage lang in normaler Weise, obgleich langsamer als sonst, dann aber fangen sie an sich schraubig aufzurollen, und wachsen dann so fort, bis das Wachsthum in ihnen überhaupt erlischt. Ein abgeschnittener Sprossgipfel von *Quamoclit luteola* bildete z. B.  $2\frac{1}{2}$  freie Schraubenumgänge, deren innerer Durchmesser etwa 6 Mm. betrug; auch bei anderen Arten habe ich die nämliche Erscheinung mehrfach beobachtet. Ob die Erklärung, welche DARWIN von diesem Einflusse der Wachsthumsverminderung giebt, die richtige ist, möchte ich vorläufig noch nicht entscheiden.

### Strecken der Windungen und Druck auf die Stütze.

Es ist eine allgemeine Erscheinung bei Schlingpflanzen, dass sie nicht bis zu ihrer Spitze der Stütze angedrückt sind, wenigstens nicht wenn die Dicke der Stütze eine gewisse Grösse nicht überschreitet. Lässt man Schlingpflanzen der verschiedensten Arten sich um senkrecht gespannte Bindfäden winden, so findet man fast immer die Spitze von der Stütze entfernt und zwar entweder in grader Linie abstehend, oder in einem grösseren oder kleineren Bogen, dessen Concavität der Stütze zugekehrt ist. Bei *Calystegia Sepium* beobachtete ich Spitzen solcher sich an dünnem Bindfaden binauschlingender Stengel, welche etwas mehr als einen Schraubenumgang mit 4—4,5 Cm. Durchmesser bildeten, dessen Höhe fast = 0 war. Beim weiteren Wachsthum wurde der Durchmesser kleiner und nahm die Höhe des Umganges zu, wodurch der Stengel sich der Stütze andrückte. So z. B. auch bei *Quamoclit luteola*, *Phaseolus multiflorus*, *Pharbitis hispida*, *Convolvulus Scammonia*.

Zwischen diesen freien Windungen der jüngsten Theile schlingender Stengel und den freien Schraubenwindungen in ihrer Nutation verhinderter Spitzen war es mir nicht möglich einen wesentlichen Unterschied aufzufinden. Bei dickeren Stützen ist das freie Ende schlingender Stengel kleiner als bei dünneren, ja sie können bis zur äussersten Spitze der Stütze angedrückt sein. Dieses röhrt einfach davon her, dass die Stütze ein Hinderniss für die völlige Ausbildung der freien Windungen bildet; indem diese ihren Durchmesser kleiner zu machen suchen, drücken sie sich der Stütze an. Diese jüngsten Windungen unterscheiden sich, wie von DARWIN (l. c. S. 44) bemerkt wurde, von der älteren dadurch, dass sie sehr niedrig sind; bei dem weiteren Längenwachsthum strecken sich die Windungen und entfernen sich dadurch mehr von einander.

Schon MOHL fand, dass Schlingpflanzen einen Druck auf die Stütze ausüben; er schloss dieses daraus, dass die Stengel, wenn man als Stütze einen senkrecht gespannten Bindfaden anwendet, die gräde Richtung des Bindfadens durch den Druck, den sie auf ihn ausüben, verändern, so dass er ebenfalls, wie der um ihn geschlungene Stengel die Richtung einer Schraubenlinie annimmt (Mont, l. c. S. 443). Auch bei dickeren Stützen kann man diesen Druck leicht beobachten. Von Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*, welche sich um cylindrische 9 Mm. dicke Holzstäbe gewunden hatten, entfernte ich vorsichtig den noch wachsenden Theil von dieser Stütze und führte ähnliche, aber nur 5 Mm. dicke Stäbe als Achse in ihre Windungen; die Windungen schlossen sich diesen dünneren Stützen sogleich eng an. Sie hatten also vorher auf die dickeren Stützen einen entsprechenden Druck ausgeübt.

Bringt man in die Achse von Windungen, welche um eine dicke Stütze gemacht wurden, nach Entfernung dieser, einen dünnen gespannten Bindfaden, so schliessen sich die Windungen nicht sogleich dieser neuen

Stütze an. Bei ihrem weiteren Längenwachsthum strecken sie sich aber und drücken sich der neuen Stütze an. Hätte man die Stütze entfernt, ohne eine dünnerne an ihre Stelle zu bringen, so würde der betreffende Theil des Stengels sich ganz grade gestreckt haben, indem die Windung sich in eine Torsion veränderte (DARWIN S. 12). Zum grossen Theil wenigstens wird diese Erscheinung selbstverständlich durch den Geotropismus verursacht.

Das Strecken der jüngsten, ihrer dünnen Stütze noch nicht anliegenden Spitzen schlingender Stengel geschieht in ganz gleicher Weise. Auch hier kann man durch Entfernung der Stütze den betreffenden Theil wieder ganz grade werden lassen, nur ist zu bemerken, dass er seinem Alter entsprechend sogleich anfängt rotirende Nutationsbewegungen zu machen.

In ähnlicher Weise geschah auch das Strecken derjenigen Schraubenwindungen, welche sich in den Seite 324 beschriebenen Versuchen gebildet hatten, nachdem auf irgend eine Weise die Nutationsbewegung verhindert worden war. Ich machte mit Tusche auf der Aussenseite dieser Windungen vor dem Strecken eine schwarze Linie, wodurch es gelang, den Uebergang der Windung in eine Torsion zu beobachten (*Phaseolus multiflorus*, *Humulus Lupulus*). Da es aber noch verschiedene andere Ursachen giebt, welche ebenfalls Torsionen herbeizuführen suchen, entspricht die Torsion nach beendigtem Strecken nicht immer genau den früheren Windungen. Ich liess ferner solche Sprossgipfel sich grade strecken, nachdem ich einen dünnen Eisendraht senkrecht in die Mitte der Windungen gestellt hatte; indem die Windungen steiler und enger wurden, legten sie sich der Stütze an. So z. B. *Convolvulus italicus* in zwei Windungen, *Mucuna mollissima* in einer halben und *Phaseolus multiflorus* in einer ganzen Windung. Auch einer Windung, welche in dem S. 325 mitgetheilten Versuch mit *Phaseolus multiflorus* dadurch entstanden war, dass ich die Nutation durch einen über einer Rolle geführten, mittelst Gewicht gespannten Faden verhinderte, gab ich einen dünnen Eisendraht als Stütze, sie legte sich in einiger Zeit dieser dicht an, und die vom Faden befreite Pflanze schlang sich weiter an diese Stütze hinauf.

Es ist also eine allgemeine Erscheinung der Windungen kräftig vegetirender Sprosse, dass sie zuerst wenig steil sind, dann sich strecken und je nachdem sie dabei eine Stütze finden oder nicht, ganz grade werden, oder sich dieser Stütze fest andrücken.

Die in diesem und dem vorhergehenden Abschnitte angeführten That-sachen beweisen, dass es zwischen den normalen, um Stützen sich bildenden Windungen und denjenigen, welche bei künstlicher Verhinderung der Nutationsbewegung entstehen, im Allgemeinen keinen wesentlichen Unterschied giebt. Sowohl bei ihrer Entstehung als bei ihrem weiteren Wachsthum verhalten sie sich unter gleichen Umständen gleich.

#### Verhalten etiolirter Stengel von *Dioscorea Batatas*.

Es wird hier vielleicht der beste Ort sein eine Beobachtung einzuführen.

sehalten, welche auch auf eine Beziehung zwischen der Nutation und dem Winden hinweist.

Bekanntlich wurde von DUCHARTRE in den Comptes rendus (T. LXI. 1865 p. 1142) die Beobachtung mitgetheilt, dass *Dioscorea Batatas*<sup>1)</sup> und *Mandevillea suaveolens* im Dunklen nicht winden. Demzufolge wären diese beiden Arten die einzigen, bis jetzt bekannten, welche das Licht für das Winden bedürfen. Bei der Beschreibung der Versuche sagte aber DUCHARTRE, dass Pflanzen, welche aus dem Licht in's Dunkle gebracht wurden, dort noch einige Zeit zu winden fortfuhren und erst später senkrecht neben den ihnen gegebenen Stützen aufwärts wuchsen. Ich habe mit *Dioscorea Batatas* diese Versuche DUCHARTRE's wiederholt. In fortwährender Dunkelheit gezogene Pflanzen wuchsen neben den Stützen, an welche sie von Zeit zu Zeit angebunden wurden, bis zu einer Länge von 1,3 resp. 1,5 M. senkrecht aufwärts, und zeigten keine Spur von spiraligen Windungen. Im Licht gezogene und um Stützen schlingende Pflanzen brachte ich in einen völlig dunklen Raum; sie machten noch eine bis zwei Windungen um ihre Stütze; andere beim Verfinstern noch nicht gewundene Pflanzen umschlangen die ihnen gegebenen Stützen in der Dunkelheit; nachher aber wuchsen sie senkrecht neben diesen aufwärts. DUCHARTRE's Beobachtungen bestätigten sich also völlig. Bei dem Herausnehmen der vorher im Licht gezogenen Exemplare aus dem dunklen Raum sah ich, dass die Stengel, so weit sie sich noch gewunden hatten, deutlich, wenn auch blass-grün waren, oberhalb der Stelle aber, von welcher ab sie senkrecht aufwärts gewachsen waren, war keine Spur von grüner Farbe zu erkennen. Dem entsprechend muss ich der DUCHARTRE'schen Beobachtung eine andere Deutung geben: *Dioscorea Batatas* macht keine Ausnahme von der Regel, dass Schlingpflanzen auch im Dunklen schlingen können; etiolirte, in fortwährender Dunkelheit gezogene Exemplare und Sprosse von *Dioscorea* entbehren aber das Vermögen zu Winden gänzlich.

Wahrscheinlich verhält sich *Mandevillea suaveolens* in ähnlicher Weise. Da, wie von SACHS (Bot. Ztg. 1865, S. 119) gefunden wurde, andere Schlingpflanzen auch im völlig etiolirten Zustand schlingen können (*Phascolus multiflorus*, *Ipomaea purpurea*) ist hier allerdings ein Unterschied zwischen den verschiedenen Arten von Schlingpflanzen vorhanden.

Für meinen Zweck war es nun eine wichtige Frage zu entscheiden, ob der Gipfel dieser Sprosse, in denen durch Etiolament und fortwährende

1) *Dioscorea Batatas* windet nach links; die übrigen Arten dieser Gattung aber, welche ich die Gelegenheit hatte zu untersuchen (*D. sativa*, *D. villosa*, *D. discolor* und *D. versicolor*) nach rechts; diese Beobachtung füllt die Lücke aus, auf welche DARWIN (l. c. S. 20) aufmerksam machte, dass zwar Familien mit in verschiedener Richtung windenden Gattungen, und Arten mit in verschiedener Richtung windenden Individuen, aber keine Gattungen mit in verschiedener Richtung windenden Arten bekannt seien.

Verdunkelung das Vermögen zu schlingen sich nicht entwickelt hat, unter diesen Umständen Nutationsbewegungen zeigen oder nicht. Ich beobachtete deshalb drei kräftig entwickelte, in Töpfen gezogene, völlig etiolirte Sprosse während zweier Tage bei einer Temperatur von 25—27° C. und während mehrerer Tage bei einer Temperatur von 20—25° C. Durch einen an einem Holzstabe befestigten Zeiger wurde der Stand der äussersten Spitze im Raume genau angegeben; und obgleich die Sprosse während der Zeit um mehrere Mm. wuchsen, war es nicht möglich irgend eine rotirende Nutationsbewegung zu beobachten. Längere Zeit hindurch zeigte sich gar keine Bewegung der Gipfel, dann zeigte sich wieder eine ausserordentlich langsame unregelmässige Nutationsbewegung. Grüne Sprossgipfel von *b. Batatas* nutiren hingegen sowohl im Lichte als auch in der Finsterniss, und zwar genau rotirend. Ausgewachsene grüne, nicht gewundene Stengel sind stark torquirt, die völlig etiolirten zeigen aber keine oder nur geringe Spuren von Torsion.

Dieser Mangel der rotirenden Nutationsbewegung und der Torsion in den etiolirten *Dioscoreen* ist um so auffallender, als bekanntlich im Allgemeinen sonst gerade bei etiolirten Pflanzen die Nutations- und Torsionsbewegungen am stärksten hervortreten.

Der etiolirte Zustand erlaubt den Sprossen von *Dioscorea Batatas* also weder rotirende Nutationsbewegung, noch Winden, noch Torsion.

#### Welche Seite wird zur Innenseite bei der ersten Windung?

Nach der MoHL'schen Auffassung der kreisförmigen Bewegung der freien Gipfel der Schlingpflanzen, wäre immer dieselbe Seite die bei dieser Bewegung vorangehende. Nur diese könnte normaler Weise mit einer Stütze in Berührung kommen, nur sie brauchte also reizbar zu sein. Bei der MoHL'schen Ansicht genügt also die Annahme einer einseitigen Reizbarkeit. Nachdem nun DARWIN nachgewiesen hat, dass die kreisförmige Bewegung eine Nutationsbewegung ist, dass also immer eine andere Seitenlinie vorausgeht, entsteht die Frage, ob nun auch jede Seitenlinie zur Innenseite der Schraubenwindungen werden kann. Die Beantwortung dieser Frage entscheidet bei der Discussion über die Reizbarkeit zwischen der Zulässigkeit der Annahme einer einseitigen oder einer allseitigen Reizbarkeit. Ich habe hierüber die folgenden Versuche angestellt.

Eine junge im Topfe erwachsene Pflanze von *Wisteria frutescens* wurde so an eine senkrechte Stütze gebunden, dass der obere, im Kreise nutirende Theil über das Ende der Stütze frei hinausragte. Einige Zeit hindurch beobachtete ich die nach links gehenden rotirenden Nutationsbewegungen, indem am Anfang des Versuchs eine schwarze Längslinie mit Tusche auf die dermalige convexe Seite aufgetragen war. Diese Seite wurde bald zur vorderen, dann zur unteren, dann zur hinteren und nach einem Nutationsumgange wieder zur oberen. Für jeden Umgang brauchte der Gipfel im Mittel fünf Stunden. Die Krümmung lag fast immer genau in einer ver-

tikalen Ebene. Nach einiger Zeit wurde eine zweite Stütze neben der Pflanze aufgestellt, der Gipfel umschlang diese in ungefähr einer Windung; jetzt wurde eine neue schwarze Längslinie auf der Aussenseite dieser Windung aufgetragen, die beiden Grenzen der Windung markirt und die Stütze entfernt. Die Windung glich sich aus, und der noch wachsende Theil fing seine normalen Nutationen wieder an. Die Stütze wurde nun an einer Seite des Stengels gestellt, wo eine andere Seitenlinie bei der Nutation voranging als im ersten Falle; die Pflanze umschlang die Stütze und dabei bildete jetzt die vorher äussere, durch die letzte schwarze Linie bezeichnete Seite die Innenseite der neuen Windung an der Stelle, wo die Pflanze die Stütze zuerst berührte. Wäre von einem Reize die Rede, so wäre also hier auf dem nämlichen Querschnitt die vorher äussere Seite bei dem zweiten Versuche die gereizte.

An in Töpfen erzogenen, fast bis zu der Spitze ihren Stützen angedrückten Exemplaren von *Convolvulus italicus* und *Ipomoea bona nox* wurde die Aussenseite der Windungen des noch wachsenden Stengeltheils durch eine schwarze Längslinie bezeichnet und dann die Pflanze sammt den Töpfen in umgekehrter Lage aufgestellt. Der wachsende Gipfeltheil entwand und streckte sich, bog sich geotropisch aufwärts, und indem seine Spitze wieder ihre gewöhnliche rotirende Nutation machte, kam sie mit ihrer Stütze in Berührung und schlang sich an ihr aufwärts. An der Stelle der ersten Berührung wurde die durch die schwarze Linie bezeichnete Seite in zwei Versuchen zur Innenseite, in einem dritten (*C. italicus*) zur Unterseite der ersten Windung.

Man sieht, dass es nur davon abhängt, welche Seite zufällig, bei der ersten Berührung, die vordere bei der Nutation ist, ob eine bestimmte Seite zur äusseren oder inneren, oder zur oberen oder unteren Seite der Windung werden wird.

#### Entstehung von Torsionen in schon gewundenen Stengeln.

MOHL (l. c. S. 444), der die schiefe Richtung der Fasern, die Torsion, bei nichtschlingenden Stengeln genau beobachtete, giebt an, dass diese Veränderung der Richtung der Fasern nicht erfolgt, wenn sich die Schlingpflanze um eine runde Stütze (der gewöhnliche Fall) schlingt. PALM (l. c. S. 35, vergl. MOHL l. c. S. 149) dagegen behauptet, »dass in dem Verhältniss, als die Pflanze um die Stütze sich windet, sie sich auch um sich selbst windet.« Auch hob PALM (S. 19) den Umstand, dass an einzelnen Internodien die Fasern in der falschen Richtung gewunden sind, hervor; MOHL gab ihm in seiner Kritik diese Behauptung nach eigener Beobachtung zu, betrachtete diesen Fall aber als eine seltene Ausnahme (S. 149). DARWIN bestätigte die Angabe MOHL's. (DARWIN, l. c. S. 6). Um nicht-runde Stützen fand MOHL, um nicht-glatte Stützen fand DARWIN aber, dass Torsionen im Stengel gebildet werden. PALM betrachtete die Form der Stütze nicht als entscheidend, wenigstens nicht als wichtig genug, um ihrer zu erwähnen. Ich habe diese Beobach-

tungen an einer ziemlich grossen Anzahl von Stengeln von Schlingpflanzen, denen ich Gläsröhren, gespannte Bindfäden oder cylindrische Holzstäbe verschiedener Dicke als Stützen gegeben hatte, wiederholt und dabei gefunden, dass zwar, wenn man nur kurze Strecken, einzelne oder nur wenige Internodien beachtet, in diesen meist kaum eine Torsion zu bemerken ist, dass aber bei der Untersuchung längerer Strecken fast überall Torsionen vorhanden sind, auch wenn die Stengel ihren Stützen an allen Punkten angedrückt sind; und zwar kommen fast überall sowohl rechtsläufige als linksläufige Torsionen vor. Wie MOHL und DARWIN benutzte ich entweder die natürlichen Längslinien der Internodien oder künstliche, mit Tusche gemachte Längslinien (so z. B. bei *Humulus Lupulus*, *Convolvulus arvensis*, *Calystegia Sepium*, *Quamoclit luteola* u. v. A.). Ich beobachtete diese Torsion nicht nur in den ersten Windungen, welche die Pflanzen um die ihnen gegebenen Stützen machten, sondern auch nachdem sie schon eine ganze Reihe von Windungen gebildet hatten.

Allerdings fehlen bei Pflanzen, deren nicht schlingende Stengel sich sehr stark tordiren (z. B. *Humulus*, *Calystegia*, *Quamoclit*), diese starken Torsionen in den windenden Theilen, wodurch man bei einer Betrachtung der Grenze von windenden und nicht windenden Stengeltheilen solcher Arten leicht zu der Meinung gelangen würde, dass der gewundene Theil gar nicht tordirt sei. Die Torsionen der gewundenen Stengeltheile sind schwach gegenüber den nicht gewundenen, fehlen aber nicht.

Diese Torsionen können im Allgemeinen entweder in der freien, von der Stütze abstehenden Spalte entstehen, oder in den schon gewundenen Theilen des Stengels. Dass das erstere nicht der Fall ist, ergiebt sich daraus, dass immer die freie Spalte, und meist eine mehr oder weniger lange, schon gewundene Strecke keine Torsion zeigt. Es muss demnach die Torsion in dem schon gewundenen noch wachsenden Theile des Stengels stattfinden. Die directe Beobachtung bestätigt dieses: An Stengeln, welche sich um cylindrische, 1 Cm. dicke Holzstäbe wanden, mache ich im wachsenden Theil eine schwarze Linie mit Tusche auf der dermaligen Aussenseite der Windungen; nach einem oder mehreren Tagen lag die Linie an dem ältesten Theile meist noch aussen, an den jüngeren bildete sie aber eine Spirale um die Achse des Stengels, stellenweise auf der Innenseite oder auf der Ober- oder Unterseite der Schraubenwindungen liegend.

In den meisten, nicht in allen Fällen ist diese entstehende Torsion in ihrer Richtung den Windungen entgegengesetzt, bei linkswindenden Arten ist sie also meist eine rechtsläufige. So z. B. bei *Quamoclit coccinea*, *Q. luteola*, *Pharbitis hispida*, *P. hederacea*, *Calystegia dahurica*, *Phaseolus multiflorus*. Um eine Vorstellung von der Grösse dieser Torsion zu geben, theile ich mit, dass in einem Versuche mit *Quamoclit coccinea* die zuerst überall aussen liegende schwarze Linie nach einigen Tagen in zwei Win-

dungen von dem älteren Theilen aufwärts betrachtet von der Aussenseite der Windung auf die Oberseite, von dieser auf die Innenseite und durch die Unterseite wieder auf die Aussenseite kam, also etwas mehr als einen Torsionsumgang machte; bei *Q. luteola* sah ich auf diese Weise einen Torsionsumgang auf einem Windungsumgang gebildet werden.

Wie die directen Versuche mit *Wisteria*, *Ipomaea* und *Convolvulus* beweisen auch diese Thatsachen, dass die Innenseite der Windungen nicht ein morphologisch bestimmte, sondern eine wechselnde, und von zufälligen Umständen abhängende ist. Es besteht daher auch der angebliche wesentliche Unterschied zwischen runden und eckigen Stützen nicht, sondern die Sachen verhalten sich, wie es schon von PALM angegeben wurde.

#### Aus inneren Ursachen entstehende Torsion.

Die Ursachen der in den Stengeln der Schlingpflanzen auftretenden Torsionen sind zweierlei Art. Gewisse Torsionen sind von äusseren Einflüssen unabhängig und werden also durch innere Wachstumsursachen bedingt; bei anderen gelingt es aber äussere Ursachen nachzuweisen. Die Torsion aus innerer Ursache entwickelt sich am einfachsten und klarsten bei den nicht windenden Sprossen, wo sie an den meisten Arten leicht zu beobachten ist und schon von MOHL und PALM beschrieben wurde.

Wie von DARWIN (l. c. S. 5) angegeben wurde, fängt die Torsion in den ältesten noch nutirenden Theilen des Stengels an; sie setzt sich nach dem Aufhören der Nutation in dem betreffenden Theile fort. Die Unabhängigkeit der Torsion und der Nutation von einander wurde von PALM (S. 48, vergl. MOHL, l. c. S. 446) und DARWIN (l. c. S. 5) aus ihren Beobachtungen abgeleitet; directe Versuche, welche ich hierüber angestellt habe, haben diesen Schluss vollkommen bestätigt.

An abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossgipfeln von *Phaseolus multiflorus*, *Aplos tuberosa*, *Calystegia dahurica* und *Convolvulus Scammonia* wurde der Stengel an der Grenze des älteren tordirten und des torsionsfreien, jüngeren Theiles zwischen den beiden, 2 Cm. breiten Korkplatten eines Halters festgeschraubt und vertikal gestellt. Die oberhalb dieser Stelle befindlichen Gipfel machten ihre gewöhnlichen Nutationen, deren Beobachtung durch einen beim Anfang des Versuches auf der convexen Seite gemachte schwarze Längslinie erleichtert wurde. Alle hatten schon mehrere Male den ganzen Kreis durchlaufen, oder doch (*Aplos*, *Calystegia*) einen grossen Theil des Kreises beschrieben, ehe eine Spur von Torsion oberhalb des in den Korkplatten festgeklammerten Theiles sichtbar wurde. Später fing der unterste Theil der freien Strecke an sich zu tordiren, doch nur in sehr geringem Maasse; ein solcher Sprossgipfel von *Phaseolus* hatte z. B. in 24 Stunden acht Male den ganzen Kreis beschrieben, sich dabei aber nur um  $480^\circ$  tordirt. In Uebereinstimmung mit DARWIN's Beobachtungen beweisen diese Versuche die Unabhängigkeit der Nutation von der Torsion.

Dass auch umgekehrt die Torsion von der Nutation unabhängig ist, geht aus folgenden Versuchen hervor. An längeren abgeschnittenen Sprossen von *Calystegia Sepium* und *Phaseolus multiflorus*, welche in Wasser gestellt waren, wurden sämmtliche noch nutirende Theile entfernt, der übrig bleibende Theil aber unten befestigt und senkrecht aufwärts gestellt, während das obere Ende einen kleinen Zeiger trug, welcher senkrecht auf der Achse des Stengels stand. Die kreisförmige Bewegung dieses Zeigers zeigte selbstverständlich eine Vermehrung der Torsion an; sie betrug in einem Versuche bei *Calystegia*  $420^\circ$ , bei *Phaseolus*  $290^\circ$  in den ersten 24 Stunden. Diese Torsionsvermehrung erstreckte sich über eine 20 resp. 30 Cm. lange Strecke, welche zu Anfang des Versuchs schon 3 resp.  $4\frac{1}{2}$  Torsionsumgänge zeigte. Auch habe ich diesen Versuch in der Weise wiederholt, dass ich den unteren Theil des nutirenden Gipfels, statt diesen zu entfernen, zwischen den Korkplatten eines Halters festklemmte und den unterhalb dieser Stelle befindlichen Theil, deren unteres Ende in Wasser tauchte, sonst nicht befestigte. Ein am unteren Ende befestigter Zeiger zeigte bei beiden Arten während 24 Stunden eine bedeutende Torsionsvermehrung, und zwar von  $240^\circ$  auf einer 9 Cm. langen Strecke bei *Calystegia* (Anfangstorsion dieser Strecke:  $4\frac{1}{4}$  Umgang), von  $70^\circ$  bei *Phaseolus* (Länge der Strecke: 8 Cm., Anfangstorsion: 4 Umgang).

Diese Versuche beweisen zugleich die Unabhängigkeit dieser Torsion von äusseren Ursachen. Wie schon Anfangs erwähnt wurde, ist die Richtung dieser Torsion mit Ausnahme von einer Varietät von *Phaseolus multiflorus* (nach LÉON, citirt bei DARWIN, l. c. S. 5) immer die nämliche wie die Nutationsrichtung. (DARWIN, S. 9; MOHL, l. c. S. 106.) Bei verschiedenen Pflanzen ist sie aber sehr ungleich stark; Arten, bei denen sie gänzlich fehlt, sind aber bis jetzt mit Sicherheit noch nicht bekannt geworden.

#### Durch das Gewicht der Endknospe entstehende Torsion.

Als eine äussere Torsionsursache habe ich bei der Aenderung der dicensirten Blattstellung in die zweireihige bei den horizontalen Aesten mancher Sträucher und bei geotropischen Bewegungen im Allgemeinen die einseitige Ueberbelastung nachgewiesen.<sup>1)</sup> Es liess sich daher erwarten, dass die oft in einem grossen und weiten, oft nahezu horizontalen Bogen von der Stütze abstehende Spitze, welche in Bezug auf den höchsten der Stütze noch angedrückten Theil des Stengels als eine einseitige Last wirkt, Torsionen verursachen könnte. Der Versuch bestätigte diese Voraussetzung. Vier Sprosse von *Calystegia Sepium* waren an senkrechte Stützen gebunden; ihr  $\pm 8$  Cm. langer Gipfeltheil ragte über das obere Ende der Stützen hinaus und machte seine kreisförmigen Nutationsbewegungen; ihre Krümmung lag fortwährend in einer ihre Richtung wechselnden vertikalen

<sup>1)</sup> Im II. Hefte dieser Arbeiten S. 267, 272, 273.

Ebene. Als ich diese Bewegungen einige Zeit beobachtet hatte, zog ich auf der convexen Seite eine Längsline mit Tusche, entfernte bei zwei Exemplaren das Blatt des ältesten nutirenden Internodiums und sämmtliche jüngere Theile und gab allen vier Exemplaren senkrechte cylindrische Holzstäbe als Stützen zum Umschlingen, indem ich diese leise an die bei der Nutation vorangehende Seite andrückte. In den vier Gipfeln berührte eine ähnliche Stelle des ältesten nutirenden Internodiums die Stütze. Nach einem halben Tag hatten sich alle dicht den 1 Cm. dicken Stützen angeschmiegt; bei den nicht verwundeten stand die Endknospe in einem freien Bogen von der Stütze ab. Bei den beiden von jeder Last befreiten Internodien war die schwarze Linie jetzt die Oberseite der Windung; bei den nicht verwundeten Exemplaren, wo die Knospenlast auf die älteren Internodien eingewirkt hatte, war die Linie zur Innenseite der Windung geworden. Es hatte also an dieser Stelle eine Drehung von  $90^\circ$  stattgefunden, welche selbstverständlich eine entsprechende Torsion des nächstältesten Theiles verursacht hatte.

Da das Gewicht der Endknospe immer auf die beim Winden innere Seite drückt, muss die Richtung dieser durch einseitige Ueberbelastung entstandene Torsion bei in verschiedener Richtung schlingenden Pflanzen eine verschiedene sein, und zwar wird sie immer den Windungen, also auch der normalen, bei nicht windenden Stengeln auftretenden Torsion entgegengesetzt gerichtet sein. Es lässt sich dies leicht geometrisch und auch ebenso leicht experimentell beweisen. Betrachtet man die Tangente zur Stütze durch die letzte Stelle, wo der Stengel die Stütze noch berührt, als die Achse, welche durch die einseitige Belastung gedreht wird, so sucht in dem Versuch mit *Calystegia* die Knospe, da sie auf der rechten Seite dieser Achse liegt, und durch die Schwere hinuntergezogen wird, sich in der nämlichen Richtung wie die Zeiger einer Uhr zu bewegen. Da nun selbstverständlich die dadurch entstehende Torsion beim Wachsthum allmälig an den Stengel hinaufrückt, geht die Torsion nach rechts und zugleich am Stengel aufwärts, ist also rechtsläufig. Eine Längsline, welche Anfangs überall oben war, muss nach einiger Zeit in ihrem oberen Theil auf der Innenseite liegen, wie es der Versuch zeigte.

Es lassen sich die schon von *PALM* (S. 49; vergl. *MOHL*, I. c. S. 149) beobachteten Torsionen in der falschen Richtung, welche nach meinen Untersuchungen viel häufiger sind als *PALM* und *MOHL* (I. c. S. 149) glaubten, vor Allem aber auch die S. 331 beschriebenen, in schon gewundenen Stengeln entstehenden Torsionen, zum grössten Theil aus dieser Ursache erklären.

#### Andere äussere Torsionsursachen.

Eine zweite Ursache, welche in der Natur und in den Versuchen sehr häufig Torsionen, und zwar in beiden Richtungen verursacht, ist durch die Blattstellung gegeben. Es ist eine allgemeine Beobachtung, dass bei

den Schlingpflanzen die Blätter fast niemals auf der Innenseite der Spirale stehen. Wäre eine morphologische Seite überall die innere, so müsste wenigstens bei spiraliger Blattstellung von Zeit zu Zeit ein Blatt auf der Innenseite stehen, und da dieses nicht stattfindet, so muss es dafür eine bestimmte Ursache geben.<sup>4)</sup> Bei älteren Stengeln ist es nicht mehr möglich diese Ursache zu entdecken, in den noch wachsenden sich schlingenden Sprossgipfeln gelingt dieses aber leicht. In diesen kommt es gar nicht selten vor, dass ein Blatt genau auf der Innenseite der Spirale steht; es verhindert dadurch die betreffende Windung sich bei ihrem Strecken ohne Weiteres der Stütze anzulegen. Dieses hat zur Folge, dass das Blatt gegen die Stütze gedrückt wird. Ist nun das Blatt nicht genau gegen die Achse der Stütze gerichtet, oder wird es durch irgend eine geringe Ursache nur etwas aus dieser Richtung heraus bewegt, so muss es durch den genannten Druck neben der Stütze hin, entweder nach rechts oder nach links, seitwärts gleiten, was nur geschehen kann, wenn der obere Theil seines Internodiums eine entsprechende Torsion erfährt. An im Zimmer in Töpfen gezogenen Pflanzen, zumal beim Hopfen, hatte ich vielfach Gelegenheit, diesen Vorgang genau zu verfolgen; einige Male schnitt ich das betreffende Blatt, sobald es dem Anschliessen der Windung hinderlich wurde, mit der Scheere dicht am Stengel ab; in solchen Fällen legte sich der betreffende Theil des Stengels ohne Torsion, oder doch ohne stärkere Torsion als die über und unter ihm befindlichen, der Stütze an.

Noch durch andere Ursachen können zufällig oder absichtlich Torsionen in der falschen Richtung erhalten werden. Wenn ein nicht-windender Spross an eine Stütze angebunden wird, die Ligatur aber ziemlich nahe an der Endknospe gemacht wird, strebt der jüngste, schon tordirte Theil des Sprosses seine Torsion zu vergrössern. Wäre die Knospe frei, so würde er diese um ihre Achse drehen, jetzt aber kann dieses nicht stattfinden. Entweder wird die Vermehrung der Torsion dadurch unmöglich (so in mehreren Versuchen mit *Phaseolus multiflorus*), oder der jüngste noch weiche Stengeltheil unterhalb der Ligatur wird durch die unteren Theile gezwungen, sich in einer der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung zu tordiren. Eine solche Torsion ist, wie die Einrichtung der Versuche zeigt, immer auf eine kleine Strecke beschränkt. Mehrere gewöhnlich stark nach links drehende Arten von *Convolvulaceen* zeigten mir diese Erscheinung; bei *Calystegia Sepium*, z. B. erhielt ich in einem Falle eine rechtsläufige Torsion von  $4\frac{3}{4}$  Windung auf einer 3, 5 Cm. langen Strecke,

<sup>4)</sup> DUTROCHET, Compt. rendus 1844, p. 304, der diese Erscheinung und die durch entstandene Torsion beobachtete, erklärt sie folgendermaassèn: »Chez une tige enroulée en spirale sur un support, les feuilles, en se portant toutes du côté le plus éclairé, produisent par ce mouvement, dans la tige qui les porte, une torsion qui est quelquefois en sens inverse de celui de sa torsion normale.«

bei *Quamoclit luteola* in einem Versuche eine rechtläufige Torsion von  $360^{\circ}$ , in einer 2 Cm. langen Strecke. Oberhalb der Ligatur war die später eintretende Torsion wieder linksläufig.

Bei *Calystegia Sepium* gelang es mir bei Sprossen, welche ich oberhalb des schon tordirten Theiles fest an ihre Stütze gebunden hatte, durch mechanische rechtläufige Torsion der jüngeren Theile eine bleibende rechtläufige Torsion zu verursachen, indem ich jedesmal die Endknospe an die Stütze befestigte, um sie am Detordiren zu verhindern. Oberhalb der so erhaltenen abnormalen Torsion stellte sich aber die normale linksläufige wieder ein.

Aus diesem und dem vorhergehenden Abschnitte ergibt sich also, dass ausser der normalen aus innerer Ursache entstehenden Torsion noch vielfach, zumal in windenden Stengeln, durch äussere Ursachen Torsionen entstehen können. Die Richtung dieser ist entweder der der normalen Torsion entgegengesetzt, oder mit ihr gleichläufig.

#### Nutation der Spitze schlingender Sprosse.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde mitgetheilt, dass die Spitze von um hinreichend dünne Stützen sich windenden Schlingpflanzen immer in einem nach der Stütze concaven, meist fast horizontalen Bogen abstieht (S. 326) und dass in den höchsten, schon geschlungenen Theilen der Pflanze eine Torsion stattfindet, welche der normalen, aus inneren Ursachen entstehenden Torsion entgegengesetzt gerichtet ist, und als äussere Ursache die einseitige Last der Endknospe auf die jungen torsionsfähigen Theile erkennen lässt. (S. 334) Die Combination dieser beiden Ergebnisse führt zu einem neuen Resultate.

Der Torsion der jüngsten geschlungenen Theile zufolge müsste die gebogene Spitze im Kreise herumgeführt werden, und zwar rechtläufig, weil die Torsion selbst rechtläufig ist. Sie müsste sich also senken, und sobald die Bewegung etwa  $90^{\circ}$  erreicht haben würde, würde die Ursache einer weiteren Torsion aufgehört haben. Da nun aber, wie die Beobachtung zeigt, die Endknospe nicht abwärts, sondern fortwährend nach innen, nach der Stütze gebogen ist, muss in der Spitze selbst eine Bewegung stattfinden, welche fortwährend der Torsion entgegenwirkt. Wie leicht einzusehen, kann diese Ursache nur eine Nutation sein, und zwar nur eine linksläufige, also der gewöhnlichen Nutation der Gipfel nicht windender Sprosse gleichgerichtete. Es ist leicht, sich von dem Vorhandensein dieser Nutation durch die Beobachtung zu überzeugen.<sup>1)</sup> Die Geschwin-

1) Hiermit erledigt sich auch der Einwurf HOFMEISTER's (Pflanzenzelle S. 309) gegen die Ansicht DARWIN's, dass nur die Annahme einer Reizbarkeit das Erlöschen des Vermögens die Nutation fortzusetzen an den Contactstellen erklären kann. Es erlischt dieses Vermögen an diesen Stellen eben nicht, sondern die Wirkung der Nutation wird scheinbar durch die Torsion aufgehoben.

360°, in  
ter ein-  
h ober-  
e, durch  
rechts-  
an die  
der so  
släufig  
so, dass  
ch viel-  
nen ent-  
en Tor-  
e Spitz  
immer  
absteht  
en der  
rsachen  
Ursache  
Theile  
se führt  
die ge-  
tsläufig,  
en, und  
Ursache  
beobach-  
n innen,  
wegung  
e leicht  
ar nur  
winden-  
handen-  
chwin-  
9) gegen  
des Ver-  
erlisch  
ion wird

digkeit dieser Nutationsbewegung ist viel geringer als die der gleichen Bewegung der Gipfel nicht schlingender Sprosse; hierbei ist aber an die von DARWIN (l. c. S. 8) beobachtete Thatsache zu erinnern, dass die äusserste Spitze nutirender Sprossgipfel oft eine viel langsamere Bewegung zeigt, als die älteren, noch nutirenden Internodien.

Wie leicht einzusehen ist, hängt die wirkliche Richtung der äussersten gebogenen Spitze des windenden Sprosses von dem Verhältnisse der Torsionsgeschwindigkeit und der Nutationsgeschwindigkeit ab; nur wenn diese beide gleich sind, kann die Knospe fortwährend die nämliche Lage behalten. Die Torsionsgeschwindigkeit hängt nun offenbar von dem mechanischen Moment der Endknospe, und diese von der Krümmung der Spitze ab. Die Krümmung der Spitze ist aber die Nutationskrümmung, und man sieht, dass in den betrachteten Fällen für die constante nach der Stütze concave Biegung der Spitze ein bestimmtes Verhältniss zwischen der Grösse der Nutationskrümmung und der Nutationsgeschwindigkeit erforderlich ist.

Das Winden hängt aber auf's Innigste mit dieser constanten Richtung der Spitze zusammen. Weitere Untersuchungen auf dem hier angedeuteten Weg werden wahrscheinlich zu der Entdeckung wichtiger Thatsachen für eine Theorie des Schlingens führen.

## II. Allgemeiner Theil.

Die Schlingpflanzen zeichnen sich durch bestimmte, vom Wachsthum verursachte Bewegungen aus, welche bei anderen Pflanzen entweder nur in geringerem Maasse vorhanden sind, oder gänzlich fehlen. Es sind dies die rotirende Nutation, das Schlingen und die Torsion.

Der Gipfeltheil nicht windender Stengel von Schlingpflanzen, oder auch derjenige windender Stengel, nachdem sie das Ende ihrer Stütze erreicht haben, hängt in einem meist ziemlich weiten Bogen über: das Wachsthum auf der convexen Seite ist aus inneren Ursachen in jedem Augenblicke stärker, als das der concaven, sonst würde der Gipfel sich geotropisch senkrecht stellen müssen. Beobachtet man einen solchen Gipfel einige Stunden hindurch, so sieht man, dass er nicht immer nach der nämlichen Seite überhängt, sondern sich nach und nach, nach allen Seiten richtet, und dabei seine jüngsten Theile in einem Kreise herumführt. In vielen Fällen liegt die ganze Krümmung fortwährend in einer, ihre Richtung wechselnden vertikalen Ebene, und ist die von der Spitze beschriebene Linie einem Kreise sehr ähnlich; in anderen Fällen bildet der überhängende Gipfel eine mehr complicirte Curve, und weicht die beschriebene Linie mehr oder weniger von einem Kreise ab. Die Richtung dieser kreisförmigen Bewegung ist für jede Art eine constante, die meisten Schlingpflanzen bewegen ihre Gipfel nach links, der Bewegung eines Uhrzeigers entgegengesetzt.

Zieht man, während der Gipfel z. B. nach Norden überhängt, eine Längslinie mit Tusche auf der convexen Seite, so beobachtet man Folgendes. Zur Vereinfachung denke ich mir eine Art, deren kreisförmige Bewegung nach links gerichtet ist. Die Spitze geht also von Norden nach Westen. Dabei bleibt aber die schwarze Linie nicht auf der convexen Seite, sondern sie rückt allmählig seitwärts von der Krümmung, und wenn der Gipfel nach Westen gerichtet ist, liegt die Linie nach der Seite, welche im Augenblick bei der Bewegung voran geht. Nach einer weiteren Bewegung von  $90^\circ$ , wenn also der Gipfel nach Süden schaut, liegt die Linie auf der concaven Seite; bei einer Richtung des Gipfels nach Osten liegt sie auf der Hinterseite des sich bewegenden Gipfels, und wenn der Gipfel wieder seine ursprüngliche Stelle eingenommen hat, ist auch die bezeichnete Linie wieder zur convexen geworden. Schaut man nicht von oben, sondern von der Seite, z. B. von Süden her nach einem solchen Gipfel während einer ganzen Umdrehung, so bleibt die bezeichnete Linie immer dem Beobachter zugewendet. Es geht aus dieser Darstellung hervor, dass in jedem Augenblick eine andere Seitenlinie convex ist, also in ihrem Längenwachsthum die übrigen Seiten überwiegt. Es ist daher diese Bewegung eine Nutation. Das stärkste Längenwachsthum geht immer von einer Seitenlinie auf die nächstfolgende über, schreitet regelmässig um den Stengel herum, dadurch entsteht die kreisförmige Bewegung, die also mit dem Namen rotirende Nutation zu belegen ist.

Nicht immer ist die rotirende Nutation so einfach wie hier beschrieben. Denkt man sich, dass in verschiedenen Querschnitten des Stengels das stärkste Längenwachsthum einer Seitenlinie sich nicht mit gleicher Geschwindigkeit um den Stengel herum bewegt, so entsteht natürlich eine in verschiedenen Punkten nach verschiedenen Richtungen gebogene Linie, deren Form sich fortwährend verändert. In der Natur tritt eine solche mehr complicirte Curve sehr oft dadurch auf, dass die Geschwindigkeit der genannten Bewegung desto kleiner wird, je näher der betrachtete Querschnitt der Spitze des Sprosses liegt. Dadurch ist an den jüngeren Theilen die im Ganzen vorangehende Seite einmal concav, ein andermal wieder convex.

Bisweilen kommt es auch vor, dass der nutirende Gipfel sich grade streckt und sich nach der gegenüberliegenden Seite hinüberbiegt.

Wird an einem rotirend nutirenden Sprossgipfel einer Schlingpflanze eine Stelle des überhängenden Theils, z. B. der höchste Punkt des Bogens, durch irgend welche Ursache festgehalten, so hört selbstverständlich die normale Nutationsbewegung auf. Die freigebliebene Spitze müsste jetzt um eine durch die Achse des Stengels an der festgehaltenen Stelle gezogene grade Linie als Achse weiter nutiren, und anfänglich findet dieses auch statt: die Spitze erhebt sich auf derjenigen Seite, welche bei der Nutation voranging, bis ihre Krümmungsebene etwas über die hori-

zontale hinausgekommen ist, bis ihre Krümmung also vom Befestigungspunkte nach der Spitze zu schief aufsteigt. Man kann die von ihr gebildete Curve in diesem Augenblick als den Theil einer Schraubenwindung betrachten, deren Achse vertikal steht. Aus einer einfachen geometrischen Betrachtung zeigt sich leicht, dass diese Schraubenlinie in der nämlichen Richtung aufsteigt, in der die rotirende Nutation stattfindet. Bei den meisten Arten von Schlingpflanzen wird also diese Schraubenlinie sich zugleich im Kreise nach links und aufsteigend bewegen; eine solche Linie bezeichnet man als eine linksgerichtete oder linksläufige.

Nachdem die frei gebliebene Spitze bei ihrer rotirenden Nutation eine solche Stelle erreicht hat, dass die Linie ohne merklichen Fehler als ein Theil einer mit der Nutation gleichläufigen Schraubenlinie betrachtet werden darf, hört die normale, rotirende Nutationsbewegung dieser Spitze auf, und wächst sie in dieser Schraubenlinie weiter, und bildet, wenn keine weiteren äusseren Umstände sie beeinflussen, einen grösseren Theil einer Windung, oder sogar eine bis mehrere ganze Windungen.

Die Entstehung dieser Windungen ist unabhängig von der Weise, auf welche die Verhinderung der Nutation stattfindet. In der Natur findet diese gewöhnlich dadurch statt, dass der Gipfel eben durch seine Nutationsbewegung mit einer Stütze in Berührung gebracht wird. Da selbstverständlich die Stütze sich dabei auf der Vorderseite der Nutation befindet, werden sich die Schraubenwindungen, falls die Stütze dünn ist, um diese herum, aber zunächst in einiger Entfernung von ihr bilden; ist die Stütze dicker, so müssen sie sich ihr sogleich anlegen. Ueberschreitet die Dicke der Stütze aber eine gewisse Grösse, so kann die entstehende Windung sich ihr nicht mehr anschmiegen, sondern sie wird sich neben ihr entwickeln. Künstlich kann man irgend einen Punkt des nutirenden Gipfels auf jede Art festhalten: immer bekommt man die nämliche Schraubenwindung. Am lehrreichsten ist aber folgender Versuch. Man stellt einen graden, dünnen Eisendraht senkrecht neben der Pflanze auf und drückt ihn leise an die Hinterseite des nutirenden Gipfels. Damit dieser sich nicht von ihm weg bewege, klebt man ihn vorsichtig mit ein wenig Gummi an. Denuzufolge entstehen die Windungen, die aber jetzt nicht um die Stütze herum, sondern neben ihr liegen. (Siehe Seite 324).

Diese zuerst entstehenden Windungen sind, gleichgültig ob sich eine Stütze in ihrer Mitte befindet oder nicht, wenig steil und sind darin den jüngsten Windungen um Stützen schlingender Stengel ähnlich, welche auch, wenn die Stütze hinreichend dünn ist, dieser nicht anliegen, wie die älteren Windungen es thun (S. 326 und 327).

Ich betrachte jetzt das weitere Wachsthum der gewundenen Stellen, und zwar zunächst in dem einfachsten, seltenen Fall, dass sich keine Stütze in ihrer Mitte befindet (Seite 326 und 327). In diesem Falle sieht

man, während die gewundene Strecke selbst bedeutend in die Länge wächst, die Windung steiler werden, und dabei ihren Radius verkleinern. Die Windung streckt sich, und wenn der Radius Null geworden ist, ist der Schraubenumgang in einen Torsionsumgang verändert. Der betreffende Stengeltheil steht dabei durch seinen Geotropismus senkrecht und trägt die jüngeren Theile auf seinem oberen Ende. Da für diese jetzt jede Störung der Nutation aufgehört hat, verliert sich auch in den jüngeren Theilen die Schraubenlinie und die rotirende Nutation findet wieder in normaler Weise statt.

Anders verhält sich die Sache wenn sich ein fester Körper, eine Stütze in der Achse der Windungen befindet. Da man meist nur bei Benutzung von dünnen (1—2 Mm. dicken) Stützen zu einer klaren Einsicht gelangen kann, denke ich mir eine solche in der Achse der Schraubenlinie. Zunächst hat diese noch keinen Einfluss: die betrachtete Windung wird steiler und enger, bis sie die Stütze berührt. Indem sie jetzt strebt sich weiter zu strecken, drückt sie sich der Stütze eng und fest an und schiebt sich in ihrem höheren Theil etwas an diese hinauf. Auf diese Weise legen sich immer höhere und höhere Windungen an die Stütze an; dadurch wird fortwährend die rotirende Nutation der neu sich entwickelnden jüngsten Theile verhindert, und diese bilden also fortwährend einen Theil einer Schraubenwindung mit grösserem Durchmesser als der der Stütze, also frei von dieser abstehend. So schlingt sich der Stengel immer weiter an die Stütze aufwärts, indem er durch die älteren Windungen kräftig an diese befestigt wird, bis er das Ende der Stütze erreicht. Die erste über das Ende hervorragende Windung kann sich wieder gänzlich strecken, und es fängt also wie bei Windungen, welche gänzlich ohne Stütze gebildet worden sind, bald die normale, rotirende Nutation wieder an. Es sucht, so zu sagen, die Pflanze eine neue Stütze auf.

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass Schlingpflanzen sich nur um senkrechte oder wenig von der Vertikalen abweichende Stützen winden können.

Die dritte oben erwähnte, allgemeine Eigenschaft der Schlingpflanzen ist die Torsion oder Drehung des Stengels um seine Achse. Diese Torsion ist bei vielen Arten von Schlingpflanzen sehr leicht an der Richtung der Leisten, Haarstreifen u. s. w. auf der Oberfläche des Stengels zu erkennen: In den jüngsten Internodien laufen diese mit der Achse des Stengels parallel, in den älteren beschreiben sie mehr oder weniger steile Schraubenlinien um diese herum. In nicht windenden Sprossen ist die Torsion gewöhnlich stärker entwickelt als in windenden.

In einem ausgewachsenen tordirten Internodium ist eine solche Leiste oder Haarstreif selbstverständlich länger als die grade gebliebene Achse des Stengels, und da sie im jungen Internodium mit der Achse parallel lief, hat ihr Längenwachsthum zu irgend einer Zeit das der Achse übertrffen.

Die Fähigkeit zur Torsion entsteht also dadurch, dass eine äussere Cylinderschicht die Fähigkeit hat, aus inneren oder äusseren Ursachen (zu Ende des Längenwachsthums des betreffenden Querschnitts) stärker in die Länge zu wachsen als die inneren Theile. Je grösser diese Fähigkeit zur Torsion, je mehr Torsionswindungen unter gleichen Umständen in einer gleichlangen Strecke des Stengels entstehen werden. Diese Torsionsfähigkeit ist aber bei den verschiedenen Arten von Schlingpflanzen äusserst verschieden, und zwar zeigen im Allgemeinen die am besten windenden Arten auch die stärkste Torsion in ihren nicht windenden Sprossen.

Von dieser Torsionsfähigkeit ist die Richtung der wirklich eintretenden Torsion genau zu unterscheiden. Ist die entstehende Torsion von äusseren Ursachen bedingt, so hängt ihre Richtung selbstverständlich von diesen ab; entsteht aber eine Torsion aus inneren Wachsthumsursachen, so ist ihre Richtung eine für jede Art constante und fällt mit einer einzigen Ausnahme immer mit der der Nutation und des Windens zusammen. Diese durch innere Ursachen bedingte Torsion ist eine an nicht-windenden Sprossen klar hervortretende allgemeine Erscheinung bei den Schlingpflanzen (Seite 332). An windenden Stengeln ist die Torsion zwar eine ebenso allgemeine, wenn auch nicht so ausgeprägte Erscheinung; da sich hier mit der inneren Ursache vielfache äussere, ihr theilweise entgegenwirkende, theilweise unterstützende Ursachen combiniren, sind die Verhältnisse hier oft viel complicirter.

Eine sehr oft, vielleicht allgemein vorkommende äussere Torsionsursache ist das Gewicht der Endknospe. Die äusserste Spitze schlingender Sprosse steht, wenigstens bei dünnen Stützen, in einem grösseren oder kleineren, nach der Stütze hin concaven Bogen von der Stütze ab, dadurch wirkt das Gewicht der Endknospe als eine einseitige Belastung auf die höchsten gewundenen Theile, wodurch in diesen eine Torsion entsteht, welche immer der normalen entgestellt ist (Seite 333).

Zum Schlusse habe ich noch das Zusammenwirken der Nutation und der Torsion, sowohl bei windenden als bei nicht-windenden Stengeln von Schlingpflanzen zu besprechen. Beide Ursachen führen die übergebogene Spitze im Kreise herum. Bei nicht-windenden Stengeln wirken beide in der nämlichen Richtung, die Nutation führt die Spitze aber in demselben Zeitraume mehrere Male herum, in welchem die Torsion der älteren Theile, welche hier aus inneren Wachsthumsursachen entsteht, sie nur einen ganzen oder einen halben Kreis bewegt. Es erhöht die Torsion also die Geschwindigkeit der durch die Nutation entstehenden kreisförmigen Bewegungen der Spitze um ein Geringes (Seite 332). Bei schlingenden Stengeln wird oft die aus inneren Ursachen entstehende Torsion von der durch die einseitige Last der Endknospe verursachten gänzlich überwunden. Diese Torsion würde die gebogene Spitze in einer der Nutation entgegengesetzten Richtung herumführen; soweit meine Beobachtung reicht, halten die Nutation

und die Torsion sich aber nahezu das Gleichgewicht, so dass die Spitze mit geringen hin- und hergehenden Bewegungen, doch immer ihre concave Seite der Stütze zukehrt. Auf den ersten Blick würde man hier weder Nutation noch Torsion vermuten, eine auf den Gipfel gemachte Längsline läuft aber um die Achse des Stengels herum und zeigt dadurch die Existenz beider Erscheinungen leicht und deutlich an (S. 336).

Es sei mir erlaubt, die Hauptsätze, welche ich als das Ergebniss meiner Arbeit betrachte, nochmals kurz zu wiederholen:

Die Schlingpflanzen besitzen keine Reizbarkeit. Jede Längskante des Stengels kann beim Schlingen zur concavem Seite werden; im noch wachsenden Theil des windenden Stengels finden sogar sehr gewöhnlich Torsionen statt, denen zufolge auf einer bestimmten Strecke die verschiedenen Seitenlinien des Stengels successive zur concavem, die Stütze berührenden Seite werden. Die Verhinderung der rotirenden Nutation verursacht die Entstehung von Schraubenwindungen. Die Schraubenwindungen strecken sich bei ihrem weiteren Wachsthum und drücken sich dadurch einer in ihrer Mitte befindlichen Stütze an; fehlt die Stütze, so streckt der betreffende Theil sich grade. In windenden Stengeln combiniren sich mit der aus innerer Wachsthumursache entstehenden Torsion, vielfache, von äusseren Ursachen bedingte, ihr gleich oder entgegengesetzt gerichtete Torsionen.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: [Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen 317-342](#)