

Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit.

Von

Frederick C. Newcombe.

University of Michigan.

Einleitung.

Die Untersuchung, welche in dieser Abhandlung beschrieben wird, beschäftigt sich nicht mit den Ursachen von dem Winden der Pflanzen, sondern vielmehr mit den Tatsachen ihres Verhaltens in der Dunkelheit und des Verhaltens derselben Pflanzen, nachdem sie wieder dem Lichte ausgesetzt worden waren.

Der Literatur nach war Palm¹⁾ der erste, der den Effekt der Entfernung des Lichtes auf das Winden der Pflanzen untersuchte. Er zog den Schluß, daß die Pflanzen ohne Licht nicht winden können.

In demselben Jahre gab Mohl²⁾ eine Untersuchung heraus, in welcher er Überzeugungen aussprach, die sich wesentlich von denen Palms unterschieden. Er benutzte *Ipomoea purpurea*, *Pharbitis hispida* und *Phaseolus vulgaris* und behauptete, daß diese winden würden, bis sie im Dunkeln einen Zustand des Verhungerns erreichten. Er meinte, daß sie aufhörten zu winden, weil sie zu wachsen aufgehört hätten.

Nach Verlauf von beinahe vierzig Jahren wandte sich Duchartre³⁾ dieser Frage zu. Er trug Windepflanzen der *Dioscorea*

1) Ludwig H. Palm, Über das Winden der Pflanzen, 1827. Preisschrift, Stuttgart. Leider habe ich das Original nicht zu Gesicht bekommen. auch habe ich nicht die Namen der Pflanzen, deren sich Palm bediente, finden können.

2) Hugo von Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. 1827, Tübingen.

3) P. Duchartre, Expériences relatives à l'influence de la lumière sur l'enroulement des tiges. Comp. rend. Acad. Sc. Paris, Vol. CXI, p. 1142, 1865.

batatas vom offenen Garten in einen dunkeln Keller, hin und her, und fand, daß sich diese Pflanze, nachdem sie einige Tage im Keller geblieben war, senkrecht neben der Stütze erhob und so aufhörte, zu winden. Es wurden mehrere Pflanzen dieser Art benutzt, und stets ergab der Versuch dasselbe Resultat. Da *Dioscorea batatas* einen großen Vorrat an Nahrung in ihrer knolligen Wurzel hat, so konnte sie viele Tage lang in Duchartres Keller wachsen; aber als derselbe Versuch an der *Mandevilla suaveolens* angestellt wurde, starben die Pflanzen bald in der Dunkelheit. Diese Schwierigkeit wurde jedoch beseitigt, indem man nur den oberen Teil der Pflanze in einen Zylinder von Zink einschloß und den untern Teil zur Bildung des Nahrungsvorrates dem Lichte ausgesetzt ließ. Bei dieser Behandlung starb die Spitze des bedeckten Stammes ab, nachdem er ein Wachstum von 10 cm in der Dunkelheit erzielt hatte, aber der Stamm brachte einen Zweig hervor, der in der Dunkelheit nicht wand, jedoch schnell die Fähigkeit zu winden erlangte, nachdem der bedeckende Zylinder entfernt wurde.

Mit *Ipomoea purpurea* gelangte Duchartre zu demselben Resultat wie Mohl; er fand, daß diese Pflanze bis zu ihrem Absterben wand, zwei Wochen, nachdem man sie der Dunkelheit übergeben hatte.

Im Jahre 1865 stellte Sachs¹⁾, ohne sich auf irgendwelchen näheren Aufschluß einzulassen, die bloße Behauptung auf, daß *Phaseolus multiflorus* und *Ipomoea purpurea* sich an gänzlich etiolierten Internodien gerade so um die Stützen in der Dunkelheit wanden, wie ähnliche Pflanzen im Lichte.

Mehrere Jahre später, nachdem de Vries²⁾ in Sachs' Laboratorium eine Untersuchung über Windepflanzen zu Ende geführt hatte, mäßigte Sachs³⁾ in seinem Lehrbuch seine frühere Äußerung, indem er nun die endgültige Meinung aussprach, daß grüne Pflanzen in normalem Zustande fortfahren, in der Dunkelheit zu winden, aber das Rotieren und Klettern einstellen, sobald sie etioliert werden.

De Vries experimentierte ausschließlich mit *Dioscorea bata-*

1) Julius Sachs, Wirkung des Lichtes auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Bot. Zeit., Bd. 23, S. 119, 1865.

2) Hugo de Vries, Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg. Bd. 1, S. 327, 1873.

3) Julius Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1874.

tas, und bestätigte die Ergebnisse Duchartres, denn er fand, daß diese Pflanze wand, solange der Sproß grün blieb, aber weder Zirkumnutation noch Torsion noch Winden zeigte, nachdem der Sproß etioliert worden war.

In meiner eigenen Untersuchung¹⁾ wurde dargelegt, daß die windenden Stämme des *Asparagus plumosus*, nach der Ausschließung des Lichtes, einige Tage fortfahren zu winden, allmählich aber den Radius ihres Umlaufes verkürzen, und endlich das Winden völlig einstellen, indem die Sprosse ihre Aufwärtsbewegung als orthotrope Glieder fortsetzen.

Nach dem Bestand des gegenwärtigen Beweismaterials zu urteilen, fahren alle Pflanzen, mit denen Untersuchungen angestellt worden sind, fort, einen Tag oder ein paar Tage zu winden, nachdem das Licht ausgeschlossen worden ist. *Ipomoea purpurea*, *Pharbitis hispida* und *Phaseolus vulgaris* setzen das Winden fort, bis das Verhungern sie vermutlich nötigt, das Wachsen einzustellen. *Ipomoea batatas* und *Asparagus plumosus* hören auf, in der Dunkelheit zu winden, während sie noch kräftig wachsen.

Das Verhalten der *Mandevillea suaveolens* wurde durch das einzelne Experiment Duchartres nicht sicher festgestellt, aber die eine dazu benutzte Pflanze wand in der Dunkelheit nicht.

Versuche.

Die in allen folgenden Versuchen befolgte Methode war diese, außer wo sie anders angegeben wird: Die Pflanzen, welche der Untersuchung dienen sollten, wuchsen kräftig, entweder in großen Töpfen oder in Beeten. Die unteren Teile der Pflanzen wurden bis zu einer Höhe von 20 cm bis 40 cm im Lichte gelassen, und nur der obere, fadenförmige Teil des Sprosses wurde in eine lichtdichte Bedeckung eingehüllt. Diese Bedeckung war gewöhnlich ein Zylinder aus schwarzer Pappe, ungefähr 15 cm im Durchmesser, in welchen in verschiedenen Höhen Fenster geschnitten waren, durch welche man Beobachtungen anstellen konnte. Diese Fenster waren, außer während der Zeit der Beobachtungen, durch größere Blätter schwarzen Pappdeckels verschlossen. Um diesen Zylinder am unteren Ende lichtdicht zu machen, wurde er in einen

1) F. C. Newcombe, Sensitive Life of *Asparagus plumosus*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 31, S. 13, 1913.

Blumentopf gestellt, welcher auf einem großen Ring eines Stativs ruhte. Das Loch im Boden des Blumentopfes wurde bis zu etwa 3 cm Durchmesser vergrößert, und durch dieses Loch ließ man den Stamm der Pflanze gehen. Das Loch um den Stamm der Pflanze und die Rinne zwischen dem Pappzylinder und dem Topfe wurden mit schwarzer Watte verstopft. Als eine weitere Vorsichtsmaßregel bedeckten 3—5 cm Erde den Boden des Topfes inwendig, und der schwarze Pappzylinder wurde in diese Erde hineingedrückt. Um die Überheizung im Sonnenlicht zu verhindern, wurde der schwarze Zylinder mit großen Blättern weißer Pappe bedeckt, wobei man jedoch einen Luftraum zwischen den beiden Zylindern ließ.

Asparagus plumosus Baker var. *nanus*. Da das Verhalten dieser Pflanze in einer früheren Schrift¹⁾ erwähnt worden ist, soll hier nur das allgemeine Ergebnis berücksichtigt werden: Die Pflanze bildet, nachdem sie ein oder mehrere Jahre alt ist, lange kletternde Sprosse, welche keine Zweige oder assimilierende Nadeln entwickeln, bis der Sproß sich dem Ende seiner Verlängerung nähert. Das Winden kann entweder links- oder rechtsdrehend sein. Die Enden von vier solcher Sprosse wurden in Zylinder aus schwarzer Pappe eingehüllt; die Zylinder waren unten mit schwarzem Tuche verschlossen, welches an das untere Ende des Zylinders und an den Sproß gebunden war, um das Licht ganz auszuschließen. Oben waren sie mit schwarzen Pappdeckeln verschlossen. Die ersten Stützen waren Bambus-Stengel von 5 mm bis 10 mm im Durchmesser; sobald sich die Pflanzen über die Stützen erhoben, wurden ihnen Schnüre, 2 mm im Durchmesser, zum Klettern angeboten.

Der erste Sproß war beinahe bereit zum Winden, als er bedeckt wurde. Er wurde 20 Tage lang im Dunkelzylinder gehalten während er sich verlängerte. Seine Gesamtverlängerung während dieses Zeitraums betrug 108,5 cm. Er kletterte gar nicht die Stütze hinauf, sondern erhob sich in ziemlich gerader Richtung parallel mit der angebotenen Stütze. Die Versuche wurden im August im Gewächshause angestellt, bei einer Temperatur, die öfters bis auf 30° C stieg. Die Pflanze wuchs kräftig, als der Deckel entfernt wurde; und, nachdem man sie 4 Tage lang dem Lichte ausgesetzt hatte, begann sie das normale Winden.

1) F. C. Newcombe, Sensitive Life of *Asparagus plumosus*. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 31, S. 13, 1913.

Die zweite Pflanze war im Winden begriffen, als man sie in einen Zylinder einschloß, setzte das Winden 3 Tage lang in der Dunkelheit fort, und erhob sich dann weitere vier Tage senkrecht neben ihrer Stütze, als ein Zufall dem Versuch ein Ende machte. Der eingeschlossene Sproß verlängerte sich 9 cm während der letzten 4 Tage im Zylinder.

Der dritte Sproß war am Winden, als er eingeschlossen wurde, wand sich dann während 4 Tage, erhob sich 53 cm während dieses Zeitraums, und erhob sich dann noch weitere 35 cm senkrecht neben seiner Stütze. Der Versuch war am zwanzigsten Tage nach dem Bedecken bei gutem Wachstum des Sprosses beendet. Das Winden stellte sich ungefähr 72 Stunden nach der Entfernung des Zylinders wieder ein.

Myrsiphyllum asparagoides, Willd. Diese gewöhnliche Gewächshauspflanze ist, wie ihre schon berücksichtigte Verwandte, sowohl rechtswindend wie auch linkswindend. Der Durchmesser ihres Kreislaufs beträgt gewöhnlich 1 bis 3 cm. Ihre assimilierenden Phyllocladien bleiben unentfaltet über eine gipfelständige Strecke von einigen Zentimetern.

Alle Versuche an diesen Pflanzen wurden in Februar und März veranstaltet, daher war die Temperatur des Gewächshauses im Durchschnitt 7°C oder 8°C niedriger als bei den Versuchen mit *Asparagus*.

Fünf Pflanzen, welche sich um Stützen von 5 mm bis 7 mm Durchmesser wanden, wurden mit Dunkelzylindern bedeckt: nach 24 Stunden waren alle noch im Winden begriffen: aber 55 Stunden nachdem sie bedeckt worden waren, hatten alle aufgehört zu winden. Vier zeigten senkrechte Richtungen von 5 bis 10 cm Höhe, und die fünfte zeigte eine gerade Richtung von 10 cm, in einem Winkel von 30°C von der Senkrechten. Die Deckel wurden von allen Pflanzen um 5 Uhr nachmittags entfernt, und am nächsten Tage um $\frac{1}{2}12$ Uhr vormittags hatten zwei Sprosse das Winden wieder begonnen, einer war noch in die Höhe gerichtet, und die zwei andern waren in dem warmen Sonnenschein verwelkt. Alle Pflanzen wuchsen kräftig, als die Deckel entfernt wurden, wie die täglichen Beobachtungen bewiesen.

Drei andere Pflanzen dieser Art wurden ein Jahr später als die fünf vorhergehenden benutzt. Alle drei waren im Winden begriffen als sie bedeckt wurden. Die erste Pflanze stellte das Winden 48 Stunden nach dem Bedecken ein, und wand während der

nächsten 4 Tage im Dunkeln gar nicht mehr. Drei Tage lang nach der Entfernung des Deckels fuhr der Sproß fort, aufrecht zu wachsen, fing aber am vierten Tage an zu winden. Was diese Pflanze und die zwei folgenden betrifft, so ist die langsame Wiederaufnahme des Windens wahrscheinlich dem Wolkenwetter während jener Zeit zuzuschreiben.

Die zweite Pflanze stellte das Winden einen Tag nach dem Bedecken ein, und wuchs 33 cm aufrecht bis zum 9. Tage, an welchem der Deckel entfernt wurde. Nachdem der Sproß 3 Tage lang dem Lichte ausgesetzt worden war, nahm er das Winden wieder auf, aber am nächsten Tage bei Wolkenwetter wuchs er wieder aufrecht, und setzte das Winden erst 3 Tage später wieder fort.

Die dritte Pflanze stellte das Winden 2 Tage nach dem Bedecken ein, wuchs dann während der folgenden 9 Tage 15 cm in wellenförmiger Richtung in die Höhe. Spätere Wiederaufnahme des Windens wurde nicht probiert.

Phaseolus vulgaris Linn. Diese Pflanze erzeugt bekanntlich, wenn sie sich der Windezeit nähert, einen fadenförmigen Stamm von 15 bis 20 cm Länge, an welchem sich die Blätter erst spät entfalten. Sie klettert linkswindend.

Es wurden nur drei dieser Pflanzen benutzt, und zwar im Dezember, wo es sehr wenig Sonnenschein gibt. Die Ergebnisse sind also nicht so gut, wie man es erwarten könnte.

Sechs Tage lang nach dem Bedecken setzten die 3 Stämme ihr Winden um die Draht-Stützen, 4 mm im Durchmesser, fort. Das Winden hörte am siebenten oder achten Tag auf, und wurde während der 5 folgenden Tage, währenddessen der Deckel benutzt wurde, nicht erneuert. Das Wachstum im Dunkeln, nachdem das Winden aufgehört hatte, betrug 6 bis 8 cm. Eine Pflanze zeigte eine senkrechte Strecke von 6 cm, eine andere eine senkrechte Strecke von 8 cm, und die dritte eine gerade Strecke von 4 cm, über welcher die Spitze in einer Länge von 2,5 cm sich von der Senkrechten um 20° neigte.

Diese 3 Pflanzen wurden 10 Tage lang nach der Entfernung des Deckels beobachtet, aber, trotzdem die etiolierten Stämme in ein dunkles Grün übergingen, war sehr wenig Verlängerung und gar kein Winden bemerkbar.

Phaseolus multiflorus, Willd. Diese Art windet nach links, die apikale Strecke von 10 bis 12 cm ist fadenförmig und entfaltet

ihre Blätter nicht. Es wurde nur dieser fadenförmige Teil in den Zylinder eingeschlossen, während eine beträchtliche Masse des ausgebreiteten Laubes im Lichte unter dem Zylinder gelassen wurde.

Pflanze 1, im Winden begriffen als sie bedeckt wurde, begann, nach 24stündigem Aufenthalt im Dunkeln, ihre letzte Windung gerade zu machen. Diese Pflanze wurde 16 Tage lang im Dunkeln behalten und machte nach dem Bedecken nur eine ganze Windung. Sie gab alle Versuche zu klettern auf, nachdem sie 3 Tage lang im Dunkeln gewesen war. Ihre ganze Verlängerung im Dunkeln betrug 135 cm. Größtenteils wuchs sie parallel mit der Drahtstütze, welche 2 mm im Durchmesser hatte. Ihre Spitze war für den größten Teil der letzten 10 Tage gänzlich aufrecht. Wenn sie nicht aufrecht war, waren die gipfelständigen 15 mm in einem Winkel von 30° bis 60° mit der senkrechten Strecke nach unten geneigt. Um zu verhindern, daß diese große Länge des Stammes von dem senkrechten Draht wegfiel, wurde der Stamm an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten an dem Drahte festgebunden.

Pflanze 2, im Winden begriffen als sie an demselben Tage wie Pflanze 1 bedeckt wurde, verhielt sich ähnlich, verlängerte sich 123 cm in dem Zylinder innerhalb der 16 Tage, die sie bedeckt war, und machte nur eine ganze Windung gleich nachdem sie der Dunkelheit ausgesetzt worden war. Diese eine Windung war eine lange Spirale, nicht weniger als 30 cm in vertikaler Höhe. Auf 50 cm oberhalb dieser letzten Strecke war der Lauf wellenförmig, nicht windend, und für die letzten 43 cm war der Stamm vertikal und gerade, indem die apikalen 15 mm meistens aufrecht waren, aber sich zuweilen sogar 60° von der Senkrechten wegneigten. Wie die vorhergehende Pflanze wand sie mit Unterbrechungen, nachdem sie bedeckt worden war, stellte aber nach 3 Tagen in der Dunkelheit jegliches Winden ein.

Pflanze 3 wurde wie Nr. 1 und 2 behandelt, wurde aber nur 10 Tage lang im Dunkeln behalten. Sie machte eine senkrechte Verlängerung von 70 cm nach dem Bedecken, begann unregelmäßige Nutation 3 Tage nach dem Bedecken, machte in den ersten 3 Tagen dreieinhalb Windungen um die Drahtstütze, verfolgte sodann einen wellenförmigen Lauf ohne zu winden, und wuchs endlich die letzten 34 cm parallel mit dem Drahte, mit meistens aufrechter Spitze.

Pflanze 4 war zu derselben Zeit und während desselben Zeitraums in der Dunkelheit. Sie machte 4 lange spiralförmige Windungen während der ersten 3 Tage nach dem Bedecken; schwankte einige Tage lang hin und her an dem Drahte vorbei, ohne zu winden, und wuchs die letzten 33 cm parallel mit dem Drahte, indem sie für 15 mm ihre Spitze 45° von der vertikalen Richtung wegneigte, als der Deckel endlich entfernt wurde. Ihr ganzes Wachstum in dem Zylinder betrug 83 cm.

Die zwei letzten Pflanzen erneuerten das Winden 24 Stunden nach der Versetzung in das Licht.

Senecio scandens Buch-Ham. Diese Art bringt sowohl windende wie nichtwindende Sprosse hervor. Die windenden Sprosse klettern linkswindend: nachdem sie unter Gewächshausbehandlung eine Höhe von 40 cm bis 100 cm, oder mehr, erreicht haben, stellen sie die Verlängerung ein und beenden ihr Wachstum in einem Büschel von Infloreszenzen.

Bei zwei Pflanzen wurden die oberen windenden Teile in Dunkelzylindern eingeschlossen im März, als die Temperatur im Gewächshause zwischen 12°C nachts und 28°C bei Sonnenschein wechselte. Nach 3 Tagen in der Dunkelheit wurde das Winden unregelmäßig. Die eine Pflanze stellte endlich das Winden nach 9 Tagen im Dunkeln ein, die andere nach 15 Tagen. Da die Pflanzen über die stützenden Drähte hinauswuchsen, wurden die Drähte 1,5 mm im Durchmesser verlängert. Die Pflanzen fuhren fort kräftig zu wachsen, wunden aber nicht, und die Deckel wurden 24 Tage, nachdem sie über die Pflanzen gebracht worden waren, entfernt. Eine Pflanze wuchs 49,5 cm in der Dunkelheit, wovon die letzten 15 cm parallel mit dem Drahte liefen. Die zweite Pflanze wuchs 40 cm nach dem Bedecken, wobei die letzten 11 cm gerade waren. Die dritte Pflanze, welche 13 Tage nach dem Bedecken ihre erste Windung machte, wuchs 12 cm aufrecht in den letzten 11 Tagen ihres Aufenthaltes in der Dunkelheit. Keine Pflanze hatte ihr Wachstum im Dunkeln eingestellt.

Eine der vorhergehenden Pflanzen erneuerte ihr Winden nach 3 Tagen im Lichte, die andere nach 4 Tagen im Lichte. Beide Pflanzen entwickelten Blätter und Blumenknospen nach 7 Tagen im Lichte und beendigten so ihre Verlängerung.

Zwei andere *Senecio*-Pflanzen wurden im Dezember bedeckt. In 3 Tagen hatten beide das Winden eingestellt. Nach weiteren

2 Tagen im Dunkeln hatte sich keine von beiden um den Draht, 4 mm im Durchmesser, gewunden. Eine Pflanze hatte einen geraden distalen Teil, 82 mm lang, welcher sich in einem Winkel von 30° von dem Drahte wegneigte. Die andere hatte eine aufrechte Strecke von 60 mm.

Die Deckel wurden 5 Tage nach der Anwendung entfernt, und die Pflanzen fingen wieder an zu winden 3 Tage nachdem sie dem Lichte wiedergegeben worden waren.

Drei andere Pflanzen wurden am 31. Januar mit den Dunkelzylindern bedeckt. Nach 4 Tagen war die Zirkumnutation in zwei unregelmäßig geworden, und 6 Tage nach dem Bedecken zeigten alle 3 Pflanzen, daß sie, schon geraume Zeit vorher, das Winden eingestellt hatten. Zwei dieser Pflanzen fuhren langsam zu wachsen fort (die Temperatur war fortwährend niedrig, von 10° bis 15° schwankend), 13 Tage nach dem Bedecken, als die Deckel entfernt wurden. Nach 10 Tagen im Lichte erneuerten sie das Winden, aber zögernd, indem sie bald den Draht völlig oder teilweise umschlangen, bald sich zu einem Wachstum von einigen Zentimetern parallel mit dem Drahte aufrichteten. Die dritte Pflanze wurde 23 Tage lang im Dunkeln aufbewahrt und wuchs kräftig während dieser ganzen Zeit, indem sie 74 cm an Länge zunahm. Sie nutierte unregelmäßig in den 15 mm ihrer Spitze, wand aber nicht in der Dunkelheit während der letzten 19 Tage. Sie wuchs noch kräftig, als der Deckel entfernt wurde. Sieben Tage nach Entfernung des Deckels erneuerte der Stengel das regelmäßige Winden um den Draht.

Ipomoea-bona-nox Linn. Diese Pflanzen haben die allgemeine Gewohnheit des Wachsens ihrer besser bekannten Verwandten, *Ipomoea purpurea*. Von drei windenden Pflanzen bei einer Temperatur von 15° bis 26° , wurden die oberen 15 bis 20 cm in Dunkelzylindern eingeschlossen. Eine Pflanze wurde nach dem Bedecken täglich beobachtet. Sie wand 5 Tage lang im Dunkeln, und machte am letzten Tage, im Vergleich mit den älteren, eine sehr lange und steile Windung. Darauf erhob sich die Spitze aufrecht am Drahte entlang.

Die anderen zwei Pflanzen wurden 10 Tage lang nach dem Bedecken nicht beobachtet. Sie hatten sich während dieses Zeitraums ungefähr einen Meter verlängert, und über die Hälfte dieses Wachstums war aufrecht und parallel mit dem Drahte. Man darf also annehmen, daß das Winden 4 oder 5 Tage nach dem Be-

decken eingestellt wurde. Alle drei Sprosse waren in kräftigem Wachstum begriffen, als die Deckel entfernt wurden.

Ipomoea purpurea Roth. Bei drei Pflanzen der *Ipomoea purpurea* wurden die oberen Teile in Dunkelzylindern eingeschlossen und durften so wachsen und sich um senkrechte eiserne Drähte, 2 mm im Durchmesser, winden. Dieser Versuch wurde im Mai und Juni im Gewächshause ausgeführt, wo die Temperatur zwischen 15° und 30° schwankte. Man ließ die windenden Stengel 17 Tage im Dunkeln wachsen, in welcher Zeit sie um 120 cm bis 135 cm zunahmen. Drei andere Pflanzen unter denselben Umständen ebenso behandelt wuchsen 28 Tage lang in den Zylindern und fügten ihren ursprünglichen Windungen 180 bis 210 cm zu. Als der Versuch beendet wurde, waren die sechs Pflanzen noch im Wachsen begriffen, und hatten das Winden noch nicht völlig eingestellt, obgleich gute Anzeichen vorhanden waren, daß das Winden aufgehört haben würde, falls man den Versuch lange genug fortgesetzt hätte. Auch ist noch zu bemerken, daß die Beobachtungen der letzten 3 Wochen, gewisser Umstände halber, nur unvollständig gemacht werden konnten.

Am 7. und 8. Tage, nachdem man die Sprosse in die Zylinder getan hatte, zeigten drei der sechs Pflanzen die Schraube steiler als vorher, die Spitzen hatten ihren charakteristischen, zurückgebogenen Haken verloren und an Stelle desselben war ein aufrechter Teil des Stammes für 3—4 cm mit dem Drahte parallel aufgetreten; diese senkrechte Strecke, welche in eine 1,5 bis 2 cm lange Spitze auslief, neigte sich ungefähr 45 % von der vertikalen Richtung. Mit einem so beschaffenen Stamm wie dieser ist das Klettern unmöglich, und die drei Sprosse stellten einstweilen das Winden ein, erneuerten es aber bald wieder.

Verteilung des Wachstums im verdunkelten und im beleuchteten Stamm.

Der End-Haken. Wie allen Beobachtern bekannt ist, läuft die Spitze einer Pflanze, welche sich um eine geeignete Stütze windet, in einen Haken aus, welcher ein Segment eines Kreises oder einer Schraube ist. Seine Länge kann sich im Umkreis auf 5 mm bis mehrere Zentimeter belaufen, je nach der Art der Pflanze: und an derselben Pflanze kann die Länge zu verschiedenen Zeiten bedeutend schwanken. Ich habe die Länge des Hakens

im Umfang schon so gering wie 5 mm bei *Myrsiphyllum* wahrgenommen und andererseits so groß wie 4 cm bei *Phaseolus multiflorus*. Die Ebene dieses Hakens ist bald horizontal, bald aber auch an derselben Pflanze irgendwie unter der Horizontalen oder über derselben. Dieser Endteil kann außer dem Haken noch andere Gestalten annehmen; er kann ganz gerade werden, indem er sich in irgend welche Richtung von der horizontalen zu der vertikalen gerade ausstreckt. Besonders bei *Myrsiphyllum asparagoides*, *Senecio scandens* und *Phaseolus multiflorus* habe ich bemerkt, daß dieses terminale Segment 5—15 mm aufrécht stand, während der Stamm normal um den stützenden Draht kletterte.

Die vorhergehenden Beobachtungen, welche sich leicht bestätigen lassen, beweisen, daß dieser Haken oder dieses terminale Segment sehr wenig mit dem Klettern des Stammes zu tun hat. Es ist wahr, daß man oft diesem terminalen Segment als einer Fortsetzung der Schraube weiter unten am Stengel begegnet: man könnte auch bei dieser Wahrnehmung geneigt sein, diesen terminalen Teil für ein wesentliches Stück des Mechanismus des Kletterns zu halten. Aber wenn man den Stamm beobachtet, so wird man früher oder später die Wahrnehmung machen, daß der apikale Teil die gewöhnliche Schraube verläßt und seine relative Richtung und Lage radikal ändert.

Die Form, welche die herabhängende Sproßspitze annimmt, wenn sie über die Stütze hinausgewachsen ist, dient dazu die Ansicht zu bestärken, daß das apikale Segment an dem Klettern keinen Anteil nimmt. Wenn man die Sproßspitze des *Phaseolus multiflorus* oder der *Ipomoea purpurea* sich über die Stütze erheben läßt, so fährt der Stamm weiter unten fort sich um die Stütze zu winden, obgleich etwa 4 oder 5 cm der Spitze über die Stütze hinaus sind. Nur wenn etwa 6—10 cm der Spitze über die Stütze hinausgestiegen sind, wird dem Klettern dadurch Einhalt getan, daß der Sproß sich in seiner Zirkumnutation über dem Ende der Stütze bewegt. Das freie Ende des Sprosses nimmt gewöhnlich die Form eines S an, wie es Sachs¹⁾ beschreibt. Sachs nahm mit Recht an, daß dieser freie S-förmige Teil in Wirklichkeit eine Schraube sei. Man braucht nur ein Stäbchen durch die Schlingen einer solchen freien Stammspitze zu stecken, um die-

1) Julius Sachs, Notiz über Schlingpflanzen. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 2, S. 719, 1882.

selbe in eine solche Schraube zu verwandeln, wie man sie beim normalen Klettern wahrnimmt. Bei seiner Zirkumnutation fährt der freie Stamm fort sich im Kreise zu drehen mit der Stütze als Zentrum; und wenn die Ebene des S horizontal ist, so bemerkt man, daß die äußere Schlinge des S herumgetragen wird mit ihrer konvexen Seite nach vorne. Diese Erscheinung demonstriert wieder, daß die Wachstumsbeziehungen des ältern Teiles des windenden Stammes allein genügen, um das Winden des Stammes herbeizuführen ohne Hilfe des Endhakens.

Wenn die Stammspitze frei von der Stütze schwingt, so stimmt die Ebene des obersten Stückes von 1—3 cm nicht immer mit der Ebene der Krümmung näher an der Stütze überein. In einem solchen Falle liegen die Schlingen des S in Ebenen, die einen größeren oder kleineren Winkel miteinander machen, sogar mit einer Divergenz von 90°. Bei einem solchen Verhältnis, wenn die proximale Krümmung horizontal ist, ist die Gipfelkrümmung vertikal. Diese Tatsachen zeigen, daß das oberste Segment eines windenden Stammes mehr oder weniger unabhängig von dem mehr proximalen Teil des Stammes nutiert.

Der Verlust der Fähigkeit zum Klettern in der Dunkelheit. Wenn ein windender Sproß von dem Lichte entfernt wird, bemerkt man bei den meisten hier beobachteten Arten eine Störung des Windens innerhalb 48 Stunden, und bei *Myrsiphyllum* innerhalb 24 Stunden. Diese Störung tut sich kund durch das steilere Neigen der Windungen der Schraube, durch die Verkleinerung des Umkreises der Nutation, und dadurch, daß die Spitze immer weniger häufig die Stütze umschlingt. Bei den meisten Individuen aller 7 beobachteten Arten, außer bei der Art *Ipomoea purpurea*, hörte das regelmäßige Winden schon innerhalb 4 Tage nach der Entfernung vom Lichte auf. 6 bis 7 Tage genügen bei der Sommerhitze, um eine völlige Vergeilung zu bewirken; jedoch genügen nicht ein Tag für *Myrsiphyllum* und 2 bis 3 Tage für *Senecio* und *Phaseolus multiflorus*, um völlige Vergeilung herbeizuführen, obgleich sie hinreichen, um das Einstellen des Windens zu verursachen. Beachtenswert ist auch, daß in keinem Falle eine Pflanze das Wachsen einstellte mit dem Aufhören des Windens. Also ist die Bemerkung von de Vries und Sachs, daß das Aufhören des Windens mit der Vergeilung zusammenfalle, nicht allgemein wahr und ist ohne große Bedeutung.

In der obigen Erklärung wird die Zeit des Aufhörens des Windens mit wenig Bestimmtheit angegeben. Wie gesagt, stellt sich das regelmäßige Winden in 1 bis 3 Tagen bei 6 von den 7 beobachteten Arten ein. Nach dem Aufhören des regelmäßigen Windens verhält sich der Stamm sehr unregelmäßig. Bei *Asparagus plumosus* und *Myrsiphyllum asparagoides* gibt es selten ein Fortsetzen des Windens in der Dunkelheit. Bei *Senecio scandens*, *Phaseolus multiflorus* und *Ipomoea purpurea* hingegen erhebt sich der Stamm, nachdem er das regelmäßige Winden eingestellt hat, senkrecht neben seiner Stütze einige Stunden oder einen Tag lang, windet sich dann einmal oder weniger als einmal um die Stütze, schiebt noch eine senkrechte Strecke ein und dreht sich dann vielleicht noch einmal um die Stütze. Alle diese späteren Drehungen um die Stütze sind jedoch sehr lose, sehr steil und in der Regel unvollständig. Früher oder später, das heißt innerhalb 2 bis 8 Tagen, hört der Stamm, außer bei *Ipomoea purpurea*, auf, sich um die Stütze zu drehen, während er noch kräftig wächst; später erhebt er sich parallel mit der Stütze oder schwankt ein paar Grade von einer Seite zur andern. Dieser Verlust des Windens ist nicht der Einengung des Kreislaufes der Zirkummutation zuzuschreiben, da diese Stämme sich an Drähten, 0,5 mm im Durchmesser, nicht anders verhalten.

Die unmittelbare Ursache des Verlustes des Windens ist der Verlust des einseitigen Wachstums im Stamme eine beträchtliche Entfernung rückwärts von der Spitze — bei den meisten der beobachteten Pflanzen mehrere Zentimeter rückwärts von der Spitze. Oben ist gesagt worden, daß es eine apikale Strecke des Stammes, 5 mm bis einige Zentimeter lang, gibt, welche mehr oder weniger unabhängig von dem mehr proximalen Teil zirkumnutiert. Deshalb sieht man oft auf einem Stamm, der vor kurzem das Winden im Dunkeln eingestellt hat, die apikalen 1—2 cm in einem scharfen Winkel mit dem aufrechten Teil des Stammes nach unten gebogen. Dieses apikale Segment zeigt gewöhnlich irgend eine Richtung zwischen der aufrechten und der horizontalen Lage.

Auf *Senecio scandens* und *Myrsiphyllum asparagoides* habe ich ganze Tage verwandt, indem ich alle 15 bis 30 Minuten das Verhalten dieses gipfelständigen Abschnitts in der Dunkelheit und im Lichte beobachtete. Ich bin zu der Überzeugung gekommen, daß sein Verhalten völlig unabhängig ist von dem übrigen Teil des Stammes.

Es mag diese Spitze bei diesen zwei Arten, nachdem der Stamm das Winden im Dunkeln eingestellt hat, stundenlang alle Nutation aufgeben; aber wenn sie sich bewegt, bewegt sie sich fast immer in einer mehr oder weniger regelmäßigen Ellipse. Die allgemeine Richtung ist dieselbe wie die des sich windenden Stammes, d. h. rechts- oder linkswindend. Aber die Ebene ihres Umlaufes kann vertikal sein, horizontal oder in irgend einem Winkel zwischen den beiden, und sie ändert auch diese Ebene öfters. Überdies ist ihr Fortschritt durch manche Unregelmäßigkeiten solcher Art gekennzeichnet, daß man sie kaum zwingen kann, eine Schnur oder einen Draht zu umschlingen, die auf ihren Pfad gespannt werden. Ihr Pfad ist vielleicht nicht regelmäßiger als derjenige vieler Sämlinge und anderer nicht windender Pflanzen, die von verschiedenen Autoren beschrieben worden sind.

Diese nutierende gipfelständige Strecke des Stammes gibt allmählich allem Anschein nach die Zirkumnutation auf und erhebt sich zur Senkrechten, aus welcher Lage sie sich auf kurze Zwischenräume wieder biegen mag. Der ganze Stamm hat jetzt sein einseitiges Wachstum verloren und ist ein orthotropes, negativgeotropisches Glied geworden.

Der Verlust dieses schraubig fortschreitenden, einseitigen Wachstums kann der Dunkelstarre nicht zugeschrieben werden; denn die Stammspitze ist noch für die Schwere empfindlich. Wenn ein solcher orthotroper Stamm gewaltsam zur Seite gebogen und in dieser Lage befestigt wird, so kehrt er in der Dunkelheit zu der senkrechten Richtung zurück. Es geschieht öfters, wenn ein Stamm in der Dunkelheit die Fähigkeit des Windens verliert, daß er eine plagiotrope Lage einnimmt, 10° bis 30° von der Senkrechten und in dieser Richtung tagelang weiter wächst und endlich vielleicht eine völlig aufrechte Lage einnimmt. Diese plagiotrope Richtung ist bei Individuen einiger Arten, die bei dieser Untersuchung benutzt wurden, vorgekommen. Solche schräg wachsenden Stämme wurden aufrecht an Stützen gebunden, aber durch nachheriges Wachstum kehrten sie zu ihrer schrägen Lage zurück und bewiesen dadurch, daß die Lage plagiotrop ist. In einem solchen Falle wurde das schraubig fortschreitende, einseitige Wachstum des windenden Stammes so verändert, daß der Stamm die Lage des Gleichgewichtes im Dunkeln in einer plagiotropen Richtung fand.

Dieses Verhalten der windenden Stämme, wobei sie ihr schraubig fortschreitendes, einseitiges Wachstum in gleichmäßig verteiltes,

allseitiges Wachstum verwandeln, den Orthotropismus an Stelle des schraubigen Wachstums, oder plagiotropes Wachstum an Stelle des schraubigen Wachstums setzen, kann man einreihen unter die Erscheinungen der Umstimmung, die von einem Wechsel der Umgebung abhängig sind. Wie das Alter die geotropische Stimmung des Blumenstengels des *Papaver* verändert, wie das bloße Vorhandensein von Licht die geotropische Stimmung des Rhizoms der *Circaea* verändert, damit der Diageotropismus sich in positiven Geotropismus umwandelt, so dürfen wir annehmen, daß der windende Sproß im Lichte auf die Schwere durch Zirkumnutation reagiert, welche veranlaßt wurde durch schraubiges einseitiges Wachstum, während bei der Abwesenheit des Lichtes seine Reaktion sich in Form eines negativen Geotropismus zeigt, veranlaßt durch gleichmäßig verteiltes, allseitiges Wachstum.

Die Beweisführung ist klar, daß dieses einseitige Wachstum einige Zentimeter unterhalb der Spitze bei den meisten Pflanzen das Winden verursacht, und daß die Pflanze in der Dunkelheit dieses einseitige Wachstum aufgibt. Es ist der unterste Teil des Stammes mit dem einseitigen Wachstum, welcher dieses Wachstum zuerst aufgibt und die Veränderung schreitet stets fort, bis die Spitze selbst orthotrop wird. Tagelang ehe die Spitze selbst orthotrop wird, hört das Winden auf durch den Verlust des schraubig fortlaufenden Wachstums in einiger Entfernung unterhalb der Spitze.

Wiederaufnahme des Windens nach der Beleuchtung. Die Erscheinungen, welche mit der Wiederaufnahme des Windens verbunden sind, nachdem die Pflanze wieder dem Lichte ausgesetzt ist, sind nicht ohne Interesse. Dies ist bei vier der sieben Arten genau beobachtet worden. In allen Fällen war der Sproß aufrecht oder beinahe aufrecht, als die Dunkelbedeckung entfernt wurde, und alle Pflanzen gingen durch dieselben Stufen: nachdem sie dem Lichte mehrere Stunden oder einen bis zwei Tage lang wiedergegeben worden war, bewegte sich die Spitze des Stammes langsam von der senkrechten Lage, und es griff das einseitige Wachstum weiter unten am Stamme um sich, so daß bald eine Strecke von mehreren Zentimetern einen Winkel mit der Senkrechten zeigte. Die gipfelständigen 1 bis 2 cm krümmten sich oft in einem andern Winkel als die 2 oder 3 cm die ihnen zunächst lagen. Das Winden wurde nicht wieder aufgenommen, bis die untere Krümmung im Stamm sich gebildet hatte, deren Fortschritt nach oben die Spitze um die Stütze bewegt. Während diese niedere Krümmung sich gebildet hatte, nutierte der Gipfel des

Stammes mehr oder weniger unregelmäßig und völlig unabhängig von der unteren Krümmung oder dem unteren Winkel. Selbst wenn sich die Bewegung des Gipfels 1—2 cm in Zirkumnutation befinden sollte, so würde doch die Ebene seiner Bahn zu schräg und der Durchmesser seines Umlaufes zu kurz sein, um die Spitze auch um den feinsten Draht zu bringen. In der Tat, wenn diese kurze gebogene Spitze sich auf ihrem untern Teil, während der Draht senkrecht war, zu drehen versuchte, wurde ihre Bewegung stets von dem Draht verhindert, welcher die Spitze bewegungslos hielt bis die zunehmende Spannung genügte, um die Spitze an dem Draht vorbei zu ziehen, aber nicht um den Draht herum zu schlingen. Um die ganze Erscheinung in einem Satz zu beschreiben, kann man sagen, daß der Wiedergewinn des Windens genau die Umkehrung des Prozesses seines Verlustes ist.

Es ergab sich, daß die für den Wiederbeginn der Fähigkeit des Windens nötige Zeit, nachdem die Pflanze dem Lichte wiedergegeben worden war, mit der Temperatur, dem Zustande der Pflanze, und mit anderen unbestimmten Bedingungen wechselte. 7 Pflanzen des *Senecio scandens* nahmen das Winden wieder auf, 3 in 3 Tagen, 1 in 4 Tagen, 1 in 7 Tagen und 2 in 10 Tagen. Bei diesen Versuchen schwankte die Temperatur zwischen 12° und 20° . Zwei Pflanzen des *Asparagus plumosus* nahmen in der Sommerhitze nach ungefähr 72 Stunden nach der Entfernung der Bedeckung das Winden wieder auf. Von den Individuen des *Myrsiphyllum* nahm eines in $4\frac{1}{2}$ Tagen das Winden wieder auf, das andere in 8 Tagen; man darf aber dieser ungemein langsamen Wiederaufnahme des Windens keine große Bedeutung beilegen, da das Wetter zu dieser Zeit kalt war, und es wenig Sonnenschein gab. Zwei andere Pflanzen dieser Art nahmen bei wärmerem Wetter innerhalb $18\frac{1}{2}$ Stunden nach der Entfernung der Bedeckung das Winden wieder auf. Zwei Pflanzen des *Phaseolus multiflorus* waren bei einer Temperatur, die von 20° bis 30° schwankte, entschieden im Winden begriffen 24 Stunden nach der Entfernung der Bedeckung, wanden sich aber noch nicht $1\frac{1}{2}$ Stunde früher.

Zusammenfassung.

Die vorhergehende Untersuchung liefert das Beweismaterial, um zu zeigen, daß 6 unter den 7 benutzten Arten der Pflanzen die Fähigkeit des Windens verlieren, nachdem sie einen Tag lang bis

15 Tage lang in der Dunkelheit gehalten worden sind, die meisten schon innerhalb 4 Tage. Dieser Verlust des Windens ist nicht dem Aufhören des Wachsens zuzuschreiben, denn alle Individuen fahren fort tagelang im Dunkeln zu wachsen, nachdem sie das Winden eingestellt hatten. Die Fähigkeit, nach einem fortgesetzten Aufenthalt in der Dunkelheit zu wachsen, ist der dazu benutzten Methode zuzuschreiben, nach welcher man den größten Teil der Pflanze im Lichte bleiben ließ, während nur der Gipfel des Sprosses bedeckt wurde.

Die dazu benutzten Pflanzen zeigten einen spezifischen Unterschied in der Bereitwilligkeit, mit welcher sie das Winden einstellten. Dieser Punkt ist nicht genau festgestellt worden, da ja die Versuche bei verschiedenen Temperaturen durchgeführt wurden: aber das Beweismaterial zeigt, daß bei einer Temperatur von 18° bis 24° *Myrsiphyllum asparagoides* im Dunkeln in 1 bis 2 Tagen das Winden einstellt, *Asparagus plumosus* in 3 bis 4 Tagen, *Phaseolus multiflorus* in 3 Tagen, *Senecio scandens* in 4 Tagen, *Ipomoea bona-nox* in 5 Tagen und *Phaseolus vulgaris* in 6 Tagen. *Ipomoea purpurea* setzte das Winden in meinen Versuchen fort während ihres ganzen Aufenthaltes im Dunkeln — 28 Tage. Das Verhalten der letztgenannten Pflanze stimmt mit den Aufzeichnungen Mohls und Duchartres überein.

Manche der Erscheinungen des Verlustes der Fähigkeit des Windens sind mit denen der Vergeilung verwandt: es werden die Internodien länger, und es wird die Schraube steiler. Die windende Stammspitze hat zwei Strecken der Nutation, eine terminale Strecke von 5 mm bis auf ein paar Zentimeter Länge, und eine mehr proximale Strecke, welche von der ersteren nach unten einige Zentimeter am Stamme reicht. Es ist das einseitige, schraubig fortschreitende Wachstum der proximalen Strecke, welche den Gipfel des Stammes um die Stütze herumführt und dadurch das Winden herbeiführt. Der mehr distale, kurze terminale Teil des Stammes wird durch Zirkumnutation des unteren Teiles herumgetragen, und dieser distale Teil nüttert unabhängig von dem unteren Teile und hat in der Regel keinen Anteil an dem Akte des Windens.

Wenn als Folge von der Entfernung des Lichtes das Winden unregelmäßig wird und endlich aufhört, so ist die Wirkung dem Umstande zuzuschreiben, daß der untere der beiden nützierenden Teile des Stammes allmählich das schraubig fortschreitende Wachstum verliert. Dieser untere Teil wird dann gerade, entweder in

der senkrechten oder in der schrägen Lage, gewöhnlich in der senkrechten. Diese Annahme der orthotropen oder plagiotropen Lage des Stammes ist nicht die Folge der Dunkelstarre, da der Stamm bereitwillig auf die Schwere reagiert, wenn er aus der Lage versetzt wird, die er eingenommen hat.

Der terminale Teil des Stammes, 5 mm bis 4 cm lang, behält gewöhnlich seine Nutation oder Zirkumnutation eine längere Zeit bei als der untere Teil und kann unterbrochene Nutation viele Tage lang, nachdem jegliches Winden aufgehört hat, zeigen.

Ein Sproß, der die Fähigkeit des Windens durch einen Aufenthalt im Dunkeln verloren hat, gewinnt gewöhnlich diese Fähigkeit wieder in 1 bis 4 Tagen, nachdem er bei günstiger Temperatur dem Lichte wiedergegeben worden ist. Das Fortschreiten der Erscheinungen ist das Gegenteil von denjenigen, welche den Verlust des Windens begleiteten: die terminalen 5 mm bis 40 mm fangen an stärker zu nutieren, später beginnt der Teil weiter unten am Stamm unregelmäßige Nutation zu zeigen, und diese unregelmäßige Nutation geht allmählich in Zirkumnutation über, mit einem Radius, welcher groß genug ist, um die Spitze um die Stütze herumzuführen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Newcombe F. C.

Artikel/Article: [Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit. 511-528](#)