

Beiträge zum Windeproblem.

Von

Hugo Miede.

Mit Tafel X und 5 Textfiguren.

I. Einleitung.

Das Winden gehört zu den am wenigsten befriedigenden Kapiteln der Reizphysiologie der Pflanzen. Trotz zahlreicher Untersuchungen und vieler wichtiger Einzelbeobachtungen gibt es heute keine allgemein anerkannte Theorie des Windens und eine Darstellung des Windens, die sich nicht auf eine der vorhandenen Hypothesen festlegen will, muß sich etwa mit dem nackten Satze bescheiden: die Windepflanze legt sich in spiraligen Windungen um die Stütze. Gleichwohl gibt es einige ganz allgemein wiederholte Behauptungen, die als feststehend angesehen und auch vielfach als die Grundlage für theoretische Vorstellungen gewählt worden sind, wie z. B. der fast zu einem Dogma gewordene Satz, daß die Windepflanzen nicht an wagerechten Stützen zu winden vermöchten, daß am Klinostaten das Winden unmöglich sei usw.

Es war gerade die Ansicht von der Unmöglichkeit des Umwindens wagerechter Stützen, die mir nicht allgemein genug begründet zu sein schien. Ich wurde in diesem Zweifel durch manche Beobachtungen bestärkt, die ich in Java machte. Ich bemerkte oft, daß Lianen an ziemlich stark geneigten Stützen entlang wanden und eine von der ökologischen Seite ausgehende Überlegung schien jener Beobachtung entgegen zu kommen. Keimpflanzen, Einjährige und Stauden müssen möglichst rasch in die Höhe steigen, jeder andere Weg als der senkrechte ist ein Umweg für sie. Holzige Lianen hingegen breiten sich in dem Buschwerke und den Baumkronen nach allen Seiten aus und müssen es.

Da man bisher als Versuchspflanzen überwiegend Keimpflanzen bevorzugt hatte, schien es mir aussichtsreich, einmal holzige Lianen

zu untersuchen. Ich habe somit in erster Linie die mir im Botanischen Garten zu Leipzig erreichbaren holzigen Windepflanzen auf die einfache Frage hin geprüft: gibt es unter ihnen solche, die an wagerechter Stütze entlang winden können?

Die einfache Beobachtung natürlicher Situationen, wie sie die Windepflanzen im Garten darbieten, ist, wie bereits H. v. Mohl¹⁾ betont, trügerisch, da durch Wind, Regen, Schwere die ursprüngliche Lage von Stütze und Pflanze verändert werden kann. Man muß also die Sprosse gesondert zu passend und dauerhaft eingerichteten Stützen führen. Das geschah einfach in der Weise, daß in der Nähe der Stützen, Spaliere usw., an denen die Lianen wuchsen, Pfähle eingeschlagen und an ihnen und den betreffenden Gerüsten lange Blumenstöcke in bestimmten Lagen angenagelt oder festgebunden wurden. Neben der vorwiegend gewählten wagerechten Lage habe ich, wenn auch nicht systematisch, andere Lagen geprüft. Lebhaft wachsende Sprosse wurden dann aus dem Wirrsal des Lianendickichtes vorsichtig herausgezogen und so an den Stäben mit Bast befestigt, daß der Spitzenteil frei blieb. Die Pflanzen wurden dann sich selber überlassen und mehrere Male täglich kontrolliert.

Es war ein glücklicher Umstand, daß gleich unter den ersten Versuchspflanzen sich eine und zwar die einzige befand, welche wirklich an horizontaler Stütze sicher und dauernd zu winden vermochte. Es war *Akebia quinata*. Ich habe mich dann hauptsächlich mit diesem Objekt befaßt und werde dementsprechend mit der Mitteilung der an dieser Pflanze gewonnenen Versuchsergebnisse beginnen, indem ich die übrigen Beobachtungen später in einer mehr summarischen Form erwähnen werde.

II. Beobachtungen an *Akebia quinata*.

1. Das Winden an horizontaler Stütze.

Das Exemplar von *Akebia quinata* im Leipziger Botanischen Garten bekleidet, an einem Spalier gezogen, eine nach Westen gewandte, etwa 3 m hohe Wand. Junge, üppig wachsende Triebe wurden vom Juni bis in den August hinein an horizontale Stützen

1) H. v. Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

geleitet und etwa an der Grenze der Wachstumszone mit Bast befestigt. In allen diesen ziemlich zahlreichen Versuchen war das Ergebnis das gleiche:

Die Triebe wanden sich ganz regelmäßig und stetig um die Stäbe bis zum Ende und schritten so je nach ihrer Länge bis zu 2 m in horizontaler Richtung vor. Sie verloren die Stütze nie. Die einzige Unregelmäßigkeit, die gelegentlich, aber selten, beobachtet wurde, war die, daß der Trieb umkehrte und sich in entgegengesetzter Richtung um den Stab samt den um ihn geschlungenen unteren Teil des Sprosses wand. Doch geschah dies mit der gleichen Sicherheit wie vorher.

2. Einfluß des Lichtes.

Obwohl die Stäbe der ersten Versuchsreihe (je nach den örtlichen Verhältnissen) entweder senkrecht oder in anderen Richtungen von der Wand abgingen, die Triebe sich also unter etwas verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen befanden, so war doch während eines Teils des Tages, hauptsächlich vormittags, die Beleuchtung derart, daß sich die Windesprosse, indem sie von der Wand hinweg ins Freie wuchsen, einem Lichtgefälle entgegenbewegten. Es erhob sich somit die Frage, ob diese Lichtverhältnisse von Einfluß auf den Erfolg der Versuche wären, und damit die Notwendigkeit, die Richtung des Windens noch weiter zu variieren.

Ich ließ einen besonders langen, aus dem Spalier losgelösten Trieb so an einem Stabe wachsen, daß er von Westen her etwa auf eine Länge von 1,50 m nach dem Dunkel der Wandbekleidung fortschreiten mußte. Zwei andere wurden an Stäben befestigt, welche dicht vor der Wand parallel zu ihr gerichtet waren. Der eine Sproß mußte sich so von Süden nach Norden, der andere von Norden nach Süden bewegen. Schließlich wurde am Rande des ziemlich stumpfen Daches des Verbindungsganges, an dessen Wand unsere *Akebia* wuchs, ein Stab so angebracht, daß der an ihm befestigte Sproß von den Morgenstunden bis zum Abend von der Sonne beschienen wurde. Er wurde von Osten nach Westen orientiert.

Alle diese Versuche hatten das gleiche Ergebnis: das Winden ging in derselben Weise vonstatten, wie in den ersten Versuchen. Etwa das Winden begünstigende Beleuchtungsverhältnisse an dem

natürlichen Standorte konnten also nicht die Ursache des horizontalen Windens sein. An den Einfluß der Beleuchtung zu denken, wurde durch die Versuche von Voß¹⁾ nahe gelegt. Er beobachtete nämlich, daß *Bowiea volubilis* (aber nicht z. B. *Phaseolus multiflorus*, *Convolvulus sepium*) durch einseitige Beleuchtung dazu gebracht werden konnte, an einer um 25° über den Horizont gehobenen Stütze zu winden, was sie unter gewöhnlichen Lichtverhältnissen nicht vermochte. Wenn auch kein Versuch mit streng allseitiger Belenchtung angestellt wurde, so glaube ich doch auf Grund der oben angeführten Experimente mit ziemlicher Sicherheit den Einfluß des Lichtes aus dieser Diskussion ausschalten zu dürfen (siehe aber S. 683 u. 686).

Es lag in diesem Zusammenhange nahe, zu prüfen, wie die Pflanze in horizontaler Richtung bei vollständigem Lichtentzuge winden würde. Der einzige zu diesem Zwecke angestellte Versuch, in welchem ich einen Trieb in einer Tomröhre entlang wachsen ließ, verlief nicht ganz befriedigend, da sich die Dichtung später als nicht zureichend erwies. Ein Winden war nicht eingetreten; doch möchte ich auf diesen Versuch kein Gewicht legen.

3. Der Verlauf des horizontalen Windens im einzelnen.

Nachdem die Tatsache festgestellt war, daß ein dauerndes und normales Winden auch an horizontaler Achse möglich ist, schien es mir wichtig, die Einzelheiten dieses Vorganges so genau wie möglich zu verfolgen. Zu diesem Zwecke beobachtete ich dauernd die Bewegungen des Gipfelteiles sowie vermittels aufgetragener Tuschemarken die Drehung des Triebes.

Die fortlaufende Beobachtung der schlingenden Spitze wurde durch Reihenskizzen unterstützt, die über längere Zeiträume hin die einzelnen Phasen festhielten. Ich bediente mich dazu eines aus einer großen photographischen Kamera von Herrn Dr. Buder in sehr zweckmäßiger Weise hergerichteten Zeichenapparates. So ist unter anderen die Reihenskizze Fig. 1 entstanden. Außerdem habe ich eine Serie photographischer Aufnahmen hergestellt, die auf der Tafel X wiedergegeben sind. An der Hand dieser Tafel will ich eine kurze Beschreibung des Verlaufes des Windens geben.

1) W. Voß. Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Ztg., Bd. 60, 1902, S. 231.

indem ich in bezug auf feinere Einzelheiten auf das Studium der Bilder selber verweise.

In *I* liegt der Gipfel in Form eines mäßig gekrümmten Hakens über der Stütze, aber nicht locker, sondern er drückt leicht federnd gegen den Stab da, wo er ihm anliegt. Zwischen *II* und *III* ist die Spitze, die sich in *II* schon etwas gestreckt hatte, plötzlich über den Stab gegliitten und hat sich in die Höhe gedreht und zwar wie man z. B. durch Vergleich der Blättchen sehen kann, im Sinne einer Linksdrehung. Sie läßt sich durch die Annahme einer Rechtstorsion erklären, die infolge des Widerstandes des Stabes zu einer Spannung führte, die sich plötzlich durch das Abgleiten des Gipfels in einer entgegengesetzten Drehung ausglich. Nunmehr wendet sich der inzwischen halbkreisförmig gewordene Gipfel von *IV* bis *V* von links nach rechts, bis er bei *V* nach vorn und unten zeigt. Dann hebt sich die fast kreisförmige Schlinge, indem sie sich etwa um den Stab als Achse dreht, durchläuft bei *VI* die horizontale Ebene und wandert bei *VII* so über die Stütze, daß die Spitze dicht über den Stab streift. Sehr häufig, wie das z. B. in Fig. 1, Phase *5* u. *6* zu sehen ist, federt sie auch hier eine längere Zeit gegen den Stab, um schließlich mit einem plötzlichen Ruck darüber hinweg zu gleiten. Jetzt streckt sich, von unten her beginnend, der Gipfel mehr und mehr (*VIII* u. *IX*), bis er bei *X* in flacher Krümmung dem Stabe aufliegt, also in eine Stellung gelangt, die der anfänglichen bei *I* entspricht. Doch sieht man jetzt deutlich die Andeutung einer langen Schraubenwindung. Hier mußte wegen der einbrechenden Dunkelheit die Serie abgebrochen werden. Wie das folgende Bild zeigt, hat sich während der Nacht die eben erwähnte lockere Schraube um den Stab gelegt, während sich der Gipfel in Form eines Halbkreises wagerecht unter dem Stabe hervor nach vorn geschoben hat (*XI*). Dieser begann sich nun ganz ähnlich wie bei *VI* wieder hakenförmig zu heben (*XII*), bildete wieder die sehr charakteristische Schleife, die eine Weile mit zunehmender (absolut aber nicht sehr bedeutender) Kraft gegen den Stab federt (*XIII*), bis sie, sich weiter hebend, mit einem kleinen Ruck über ihn hinweggleitet (*XIV*). Dann gleicht sich die Krümmung zu einem flachen Bogen aus, der sich über den Stab zu legen strebt (*XV*, *XVI*). Doch mißlang dies, die Spitze ging über den Stab hinweg (*XVII*) und das Spiel mußte sich von neuem wiederholen, wie es die Stadien *XVIII*—*XX* zeigen. Ob in der folgenden Nacht abermals ein solches Abgleiten stattfand oder das

Stadium XXI die unmittelbare Fortsetzung des vorhergehenden ist, läßt sich nicht entscheiden; genug, bei XXI sehen wir den inzwischen stark verlängerten Gipfel auf einem Wege ähnlich dem bei VI—X und XIV—XVII zurückgelegten. Diesmal fällt er mit

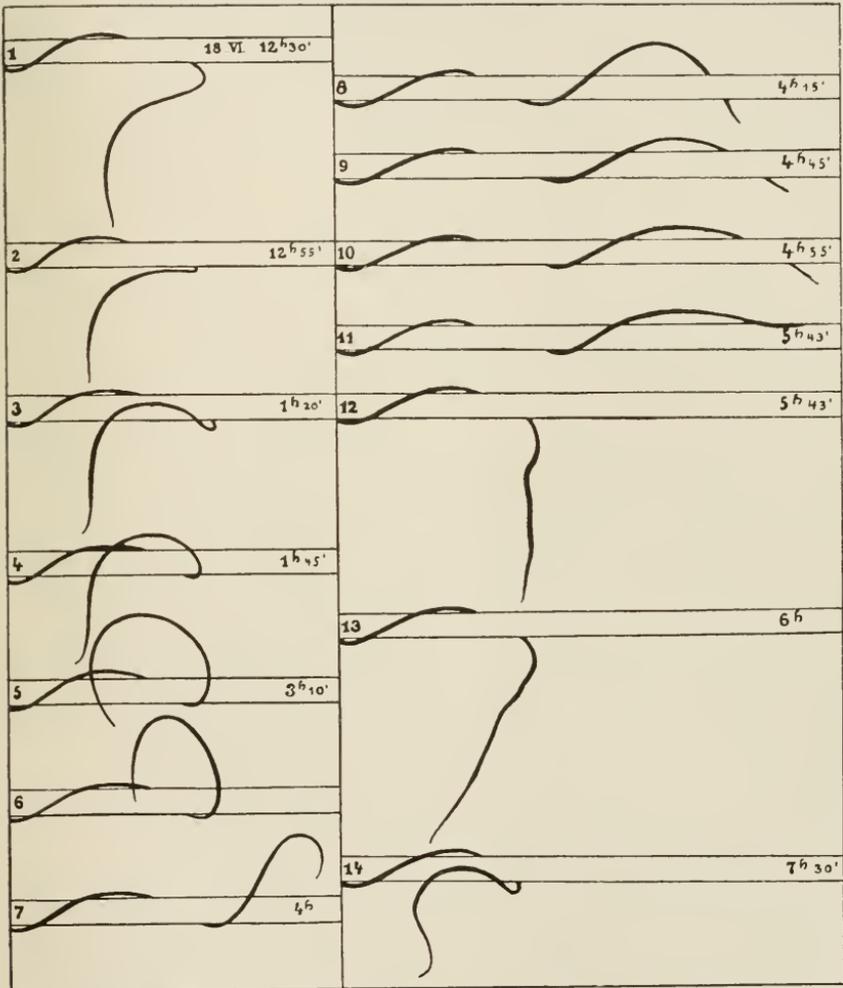


Fig. 1. *Akebia quinata*, an wagerechter Stütze windend; 14 aufeinander folgende Stadien. 5 Uhr 43 schnellert der vorher in flachem, fast horizontalem Bogen gegen den Stab federnde Gipfel über diesen hinweg.

einem ziemlich langen Bogen richtig über den Stab (XXIII), um dann bei XXIV sich wieder unterhalb hervorzuschieben, wobei wiederum eine, allerdings zum guten Teil durch den Stab verdeckte Andeutung der neuen Windung sichtbar wird.

In diesem Falle hatte also der Sproß etwa 2 Tage zur Herstellung eines festen Windeumganges gebraucht. Da ich bei anderen Exemplaren in 18 Tagen zehn, in 12 sechs, in 8 fünf Umläufe feststellte, scheint ein Zeitraum von etwas weniger als 2 Tagen das gewöhnliche zu sein. Natürlich wird dies von allgemeinen Wachstumsbedingungen abhängen.

Da die übrigen, mit der Zeichenkamera hergestellten Skizzenreihen nichts wesentlich Neues bieten, so kann ich hier mich damit begnügen, auf eine von ihnen hinzuweisen (Fig. 1).

4. Die Torsionen.

Das zweite wichtige Phänomen, dem ich besondere Aufmerksamkeit zuwandte, sind die, man kann fast sagen berüchtigten Torsionen. Sie sind oft in der Literatur erwähnt, ohne daß, wie ich glaube, ihnen die gebührende Bedeutung beigemessen wurde. Ich trug in kurzen Abständen auf der konvexen Seite der Windungen und auf dem ja meist bogig gekrümmten Endteil bis zur Spitze feine Tuschepunkte auf, legte also eine Linie, deren ursprünglicher Verlauf jederzeit ziemlich gut feststellbar war, fest und verfolgte dauernd während der Bewegungen die Verschiebung der Punkte. Ich habe solche Beobachtungen immer von neuem wiederholt und in manchen Fällen über viele Stunden ausgedehnt, so daß ich alle Phasen der oben an Hand der Skizzen erläuterten Bewegung studieren konnte. Das allgemeine Ergebnis läßt sich in wenige Worte zusammenfassen. Ich vermochte immer nur eine Drehung des Stammes im entgegengesetzten Sinne des Windens zu bemerken, d. h. also, da *Akebia* ein Linkswinder ist, eine im Sinne des Uhrzeigers verlaufende Torsion¹⁾.

Zur Veranschaulichung lasse ich an der Hand einiger (ohne Hilfe der Zeichenkamera entworfenen) Skizzen, die in Fig. 2 dargestellt sind, ein Protokoll folgen, das die Verschiebung der Marken in den einzelnen Internodien angibt. Die Internodien sind von der Basis her mit römischen Ziffern, die Knoten mit Buchstaben bezeichnet.

Beginn: 11 Uhr. Marken überall von *a* an auf der konvexen Flanke angebracht.

1) Die Ausdrücke links und rechts beziehen sich auf die Lage eines Beobachters, der von der Spitze der Pflanze nach der Basis schaut.

11 Uhr 30 Min. Die Marken sind in *III* am Überrücken auf die untere Flanke. Die Spitze ist schräg nach rückwärts gewandt.

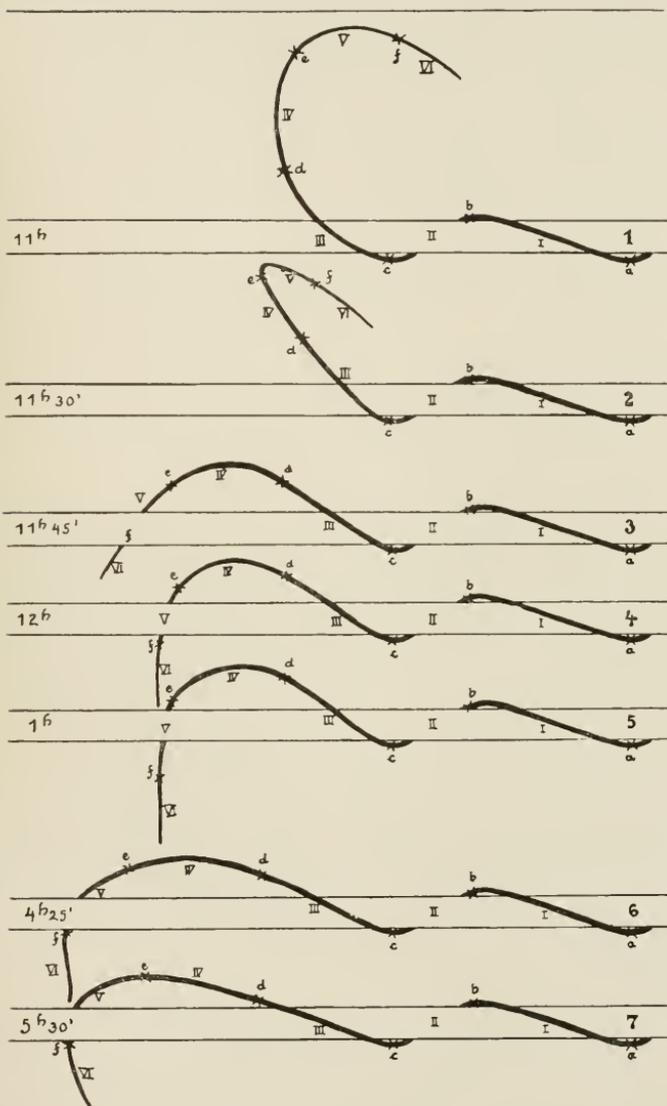


Fig. 2.

11 Uhr 45 Min. *IV—VI* folgen nach, die Marken sind im Sinne einer Rechtsdrehung weiter nach der unteren Flanke gerückt. Am stärksten in *V* und *VI*, die sich ganz einheit-

lich verhalten. *III* etwas weiter gedreht. Die Spitze schräg nach hinten.

12 Uhr 15 Min. In *IV—VI* sind die Marken auf der Seite angelangt. In *III* nimmt die Torsion gegen *c* allmählich ab. Spitze schräg nach hinten.

12 Uhr 45 Min. Nicht wesentlich verändert. In *V* und *VI* ist die Drehung etwas weiter gegangen.

4 Uhr 30 Min. *I* und *II* unverändert, wie auch vorher; *III* von *c* nach *d* zunehmend bis $\frac{1}{4}$ rechts gedreht; *IV* etwas mehr als $\frac{1}{4}$ rechts gedreht; *V* $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ rechts gedreht; *VI* desgl., an der Spitze fast $\frac{4}{4}$ 1). Die Spitze liegt locker an dem Stabe.

5 Uhr 30 Min. *I* und *II* unverändert. *III* etwas über $\frac{1}{4}$; *IV* bis $\frac{1}{2}$, *V* $\frac{3}{4}$, *VI* über $\frac{3}{4}$, oben fast $\frac{4}{4}$. Alles Rechtsdrehung. Die schräg nach hinten und abwärts gewandte Spitze liegt der Stütze federnd an.

8 Uhr. *I* und *II* unverändert. *III* $\frac{1}{4}$ bis fast $\frac{1}{2}$; *IV* $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$; *V* und *VI* $\frac{4}{4}$ bis $\frac{5}{4}$.

Aus diesen Aufzeichnungen geht hervor, daß die Internodien, die eben eine fertige Windung gemacht haben, d. h. also *I* und *II* eine merkbare Drehung nicht mehr zeigen. Ob bei noch genauerer Messung gegen *c* hin nicht noch eine gewisse Torsion nachweisbar ist, bleibe dahingestellt. Kräftiger werden sie in dem folgenden Internodium, *III*, d. h. in dem untersten des sich frei bewegenden Gipfels. Internodium *IV* ist noch stärker gedreht und in den beiden Spitzeninternodien sind die Marken während der 9 Stunden gar um den ganzen Stamm gewandert. Dabei zeigt sich aber ein auffallender Unterschied. Während in den unteren Internodien *III* und *IV* die Marken entsprechend einer allmählich zunehmenden Torsion eine spiralförmige Linie beschreiben, zeigt die Spitzenregion gewöhnlich eine im wesentlichen ziemlich gemeinsame Verschiebung der Marken.

5. Werden auch Stützen umwunden, die unter den Horizont geneigt sind?

Da *Akebia quinata* so sicher an wagerechter Stütze zu winden vermochte, erhob sich die Frage, ob und bis zu welchem Grade

1) Inwieweit immer eine wirkliche Drehung vorliegt, wollen wir hier unerörtert lassen. Hier ist nur der Kürze halber dieser Ausdruck für jede seitliche Verschiebung der Marken gebraucht.

auch unter den Horizont geneigte Stützen umwunden werden können. Ganz leichte Neigungen unter den Horizont, wie sie sich bei meinen Versuchen gelegentlich unabsichtlich herstellten, beeinträchtigten das Winden nicht. Als ich aber einen Stab, an dem ein Sproß bisher 6 normale Windungen ausgeführt hatte, aus seiner wagerechten Lage um etwa 15° senkte, vermochte der Trieb nicht mehr zu fassen, sondern entwickelte sich zu einer jener langen Peitschen, wie sie überall aus dem Spalier heraushängen. Dementsprechend wurden auch senkrecht nach abwärts gerichtete Stäbe nicht umwunden.

6. Sind die Triebe von *Akebia* durch Berührung reizbar?

Auch diese Frage läßt sich ganz kurz beantworten. Ich rieb freie aus dem Spalier hervorragende Triebe mit einem Hölzchen und wiederholte diese Behandlung in bestimmten Zeiträumen. Eine Krümmung im Sinne der Reizung war nie zu beobachten. Eben-
sowenig bemerkte ich einen Erfolg, als ich den Gipfel eines aufrecht windenden Sprosses so an seiner Stütze in die Höhe schob, daß die Spitze bis zur ersten sich anlegenden Windung über das Ende des Stabes hinausragte, und dann einen Stab von Zeit zu Zeit in die Spirale steckte und auf und ab bewegte. Das Ende streckte sich in der üblichen Weise gerade.

7. Winden an aufrechter Stütze.

Obgleich die Beobachtung des Windens an aufrechter Stütze nichts wesentlich Neues ergab, ist es doch vielleicht nicht überflüssig, zum Vergleich das Wesentliche hier mitzuteilen.

Die frei aus dem Spalier herausragenden Triebe sind ziemlich gerade bis zu dem Gipfel, der etwa halbkreisförmig gekrümmt ist. Wie die Fig. 3 zeigt, bleibt dieser Haken auch beim Winden erhalten. Dieses selbst stellt sich im wesentlichen als ein Umwandern des mit seinem gekrümmten Teil der Stütze fest anliegenden Hakens um die Stütze dar, wobei sich der Bogen kontinuierlich höher schiebt, aber als Bogen bestehen bleibt. Gelegentlich kann sich aber auch das Ende mehr oder weniger heben, so daß es zeitweilig wagerecht liegt oder sich sogar noch etwas höher aufrichten kann. Doch sind diese Streckungen nur selten und vorübergehend; vor allem erfolgen sie nicht in regelmäßigen Rhythmen oder überhaupt

notwendig nach einer gewissen Zeit. Bei vielen dauernd beobachteten windenden Sprossen traten sie während der Zeit der Beobachtung überhaupt nicht ein. *Akebia* „greift“ also sicher nicht im Schwendenerschen Sinne.

Tuschepunkte, die auch an den aufrecht windenden Sprossen angebracht wurden, ließen in ihren allmählichen Verschiebungen auch hier ausnahmslos erkennen, daß sich der Sproß nach rechts, d. h. also im entgegengesetzten Sinne der Windebewegung dreht.

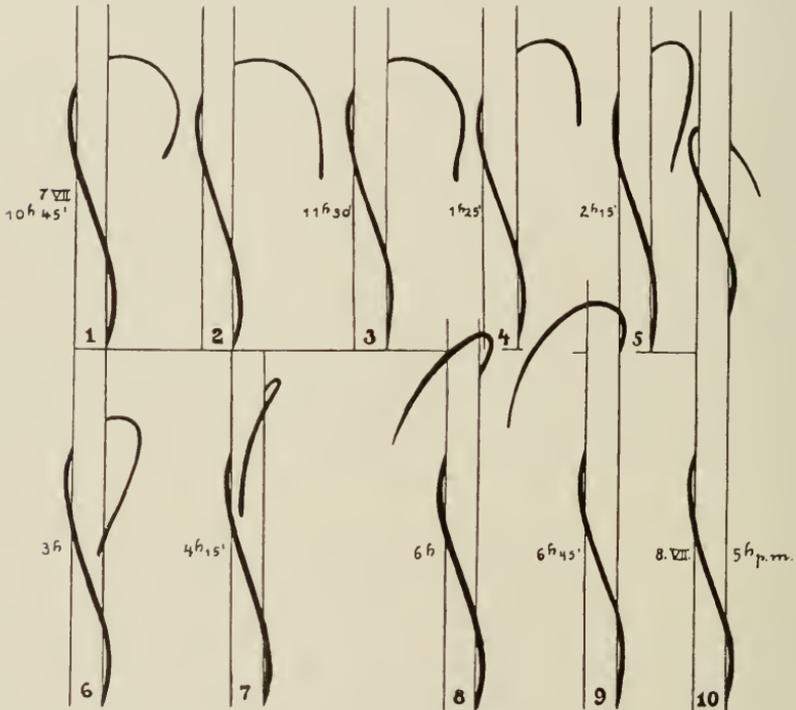


Fig. 3.

Akebia quinata, 10 aufeinander folgende Stadien des Windens an aufrechter Stütze.

Auch die Verteilung der Drehung entsprach ganz der bei den wagrecht windenden Exemplaren. Von der ersten fest angelegten Windung an wuchs die Torsion innerhalb 24 Stunden in allmählichem Maße bis etwa zu der dem Stabe anliegenden Zone auf $\frac{3}{4}$ an. Das äußerste Endstück war wieder einheitlich, und zwar auch um $\frac{3}{4}$, gedreht, doch begann hier wenigstens bei dem diesen Angaben zugrunde liegenden Protokoll die Drehung später als bei dem basalwärts anschließenden Stücke. Dieses, d. h. also

das der Stütze bogig anliegende Stück, zeigte am frühesten eine Verschiebung der Marken.

Schließlich muß ich hier noch auf eine Beobachtung aufmerksam machen, die nach der durch die Torsion bewirkten Spannung zu erwarten ist, die ich aber in der Literatur nirgend betont fand. Der überhängende Gipfelteil liegt nämlich mit seinem bogigen Teil der Stütze federnd an. Zieht man den Bogen in der Ebene seiner Krümmung zur Seite, so schnellt er in dem Augenblick, wo die Spitze von der Stütze abgleitet, wie ein Uhrzeiger herum, und zwar im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers, d. h. gleichsinnig mit der Windebewegung und gegenläufig gegen die Torsionsrichtung. Eine Drehung von etwa 45° kann so ganz leicht erreicht werden, gelegentlich sogar etwas mehr. Ich kann aber hier gleich einschalten, daß die ebenfalls hakig gebogenen Gipfel von *Dioscorea*-Arten, deren äußerst geschwind wachsende Triebe sich sehr kräftig auf ein der längeren Wachstumszone entsprechendes größeres Stück torquieren, sich sogar über 90° zurückdrehten, wenn sie in der oben angegebenen Weise von der Stütze losgelöst wurden.

Wenn wir die Fig. 1 und die Taf. X mit Fig. 3 vergleichen, so fällt sofort die viel größere Länge des in Bewegung befindlichen Gipfelteiles und sein viel lockerer Anschluß an die Stütze bei den wagrecht windenden Sprossen auf. Während an senkrechter Stütze sich der Sproß, ihr dicht anliegend, kontinuierlich emporschiebt, ist an der wagerechten Stütze zeitweilig der gesamte in Windebewegung begriffene Gipfelteil weit von ihr entfernt. Ferner ist die Kompliziertheit der Stadien auffallend gegenüber dem einförmigen Bilde, das sie am aufrechten Stabe bieten. Der Hakenkrümmung des Gipfels, die hier, von gelegentlichen Hebungen abgesehen, immer beibehalten wird, stehen dort viel mannigfaltigere Formen gegenüber. Bald ist der Gipfel in flachem Bogen gestreckt (Taf. X, X), bald in ziemlich scharfem Knick basalwärts gekrümmt (VII), bald in flacher Spirale gebogen (XVIII) usw. Auch verdient die regelmäßig auftretende vorbereitende flache Spiralkrümmung am Stabe, auf die ich bereits früher (S. 673) aufmerksam machte und die z. B. bei X gut zu sehen ist, Erwähnung. Schließlich ist das zum Teil mit den oben besprochenen Besonderheiten zusammenhängende häufige Abgleiten von der Stütze bemerkenswert, das beim aufrechten Winden nur ganz selten einmal (z. B. bei Wind und an zu dicken Stützen) eintritt. Trotzdem ist, wie noch einmal betont werden mag, das Ergebnis hier wie dort das gleiche: feste, straff anliegende

Windungen. Leider habe ich bisher versäumt, Angaben über die Zeitdauer der Windungen und ihre durchschnittliche Höhe beim aufrecht klimmenden Sproß zu sammeln und sie mit den entsprechenden Daten bei den wagerechten zu vergleichen. Auffallend ist aber ein etwa vorhandener Unterschied sicher nicht.

8. Klinostatenversuche.

Von besonderem Interesse ist die Frage, wie sich *Akebia* am Klinostaten verhält. Die Versuche machten insofern besondere Schwierigkeiten, als ich gezwungen war, an den Trieben des Freilandexemplars zu operieren.



Fig. 4.

Akebia quinata am Klinostaten. Der Pfeil bezeichnet den Beginn des Versuches.

Klinostatenversuch 1. Ich löste einen sehr kräftigen Trieb so weit wie möglich, etwa 3 m aus dem Spalier los, leitete seinen Gipfel an den Fuß eines langen, geraden und runden Holzstabes und ließ ihn zunächst ein Stück an ihm heraufklettern. Alsdann wurde von oben her ein Messingrohr von genügender Weite über den Stab und den Gipfel geschoben und etwa 50 cm unterhalb desselben mit Gips angefüllt. Auf diese Weise war der Sproß an dieser Stelle unverrückbar und ohne irgend welche Verletzung mit dem Stabe verbunden. Darauf wurde (vgl. Fig. 4) das obere Ende des Stabes in die Klemmschraube des Klinostaten eingeführt und befestigt, während das untere Ende an der Stelle des Messingrohr-Gipsverbandes auf ein Lager gelegt wurde. Dies bestand aus

einem gebogenen Stück dicken Glasstabes, das mit Siegellack auf einer hölzernen Unterlage befestigt war. Über den Klinostaten war ein mit einem Schlitz versehener hölzerner Kasten gestülpt, der noch mit einem großen Stück Wachstuch eingehüllt wurde. Dieser Schutz bewahrte trotz gelegentlicher heftiger Regengüsse das Uhrwerk vollkommen vor Rost. Die ganze Apparatur wurde auf einem langen Tische genau wagerecht aufgestellt. Der über 2 m lange untere Teil des Sprosses wurde wie ein Gewinde locker an einem Pfahle aufgehangen. Die Umdrehungszeit des Klinostaten wurde mit Hilfe eines Ansatzstückes auf 3 Stunden 20 Minuten eingestellt. Da durch die Drehung der Klinostatenachse der untere Teil des Triebes gezwirnt wurde, mußte sie von Zeit zu Zeit zurückgedreht werden, um eine Verletzung zu verhüten. Dies geschah anfänglich alle 6—10 Stunden, d. h. nachdem das Uhrwerk zwei bis drei Umdrehungen vollführt hatte. Da sich aber später herausstellte, daß der basale Sproßteil ganz gut eine größere Zahl von Drehungen aushalten konnte, brauchte die Rückdrehung erst in wesentlich längeren Intervallen vorgenommen zu werden (etwa alle 15 bis 20 Stunden). Zweckmäßig war es dann, den freien Teil jedesmal etwas im entgegengesetzten Sinne zu zwirnen. An der Stelle, wo die jüngste fertige Windung in den beweglichen Gipfelteil überging, wurde an dem Stabe eine Marke angebracht. Beginn des Versuches 13. Juli 1914, mittags 12 Uhr.

Schon einige Stunden nach Beginn des Versuches zeigte sich eine auffällige Erscheinung. Die hakenförmige Endkrümmung glich sich ganz allmählich zu einem ganz flachen Bogen aus. Diese Form wurde im großen und ganzen während der Dauer des Versuches beibehalten, doch war es merkwürdig, daß zeitweilig auch einmal eine stärkere Krümmung wieder eintrat. Die Folge der starken Verflachung der Endkrümmung war die, daß die Spitze häufig von dem Stabe abglitt und dann der ganze obere Sproßteil nach unten hing. Besonders geschah dies naturgemäß, wenn er durch die Klinostatendrehung nach abwärts schaute. Doch brachte ihn dann die weitere Drehung der Achse wieder nach oben und in näheren Kontakt mit dem Stabe, so daß nie eine dauernde Lösung statthatte.

Wie die Fig. 5 zeigt, kann auch unter Ausschaltung der einseitigen Schwerewirkung ein Winden zustande kommen. Der Sproß hatte bis zu dem am 20. Juli erfolgten Abbruch des Versuches zwei vollständige Windungen ausgeführt. Sie waren ganz eben-

mäßig und lagen dem Stabe dicht an, waren aber insofern abnorm, als sie ganz auffallend steil waren. Während die von dem Sprosse vorher angelegten Windungen etwa 10, 5, 12, 5, 12, 13 cm hoch waren, waren die beiden am Klinostaten vollendeten 18 und 19 cm hoch.

Auch während der Drehung wurden Marken am Sprosse angebracht. Dabei zeigte sich, daß die sonst ganz gesetzmäßige Rechtstorsion nicht immer scharf hervortrat, zeitweilig sogar ganz vermißt wurde. Ich bemerkte sogar zuweilen eine entgegengesetzte Torsion.

Nach dem Abbruch des Versuches wurde der Stab wieder aufrecht hingestellt. Die in den folgenden Tagen angelegten Windungen waren abnorm niedrig (2, 5, 2, 3 cm).

Klinostatenversuch 2 verlief ganz ähnlich wie der erste. Der Versuchssproß war diesmal vorher an wagerechter Stütze gezogen. Der Versuch lief vom 20. bis zum 27. Juli, während welcher Zeit wiederum zwei vollständige Windungen ausgeführt wurden. Die erste war sehr steil (19 cm hoch), die zweite mit 11 cm Umgangshöhe wesentlich kürzer. Die nach dem Versuch ausgeführten Windungen waren wiederum auffallend flach. Die Torsionen waren ebenso unregelmäßig wie oben. Desgleichen trat auch hier das öftere Loslassen ein. Dabei habe ich hier notiert, daß der abgeglittene Teil gelegentlich eine deutliche, wenn auch schwache, Schraubewindung zeigte.

Ganz kurz erwähnen will ich nur noch einen vom 27. Juli bis zum 19. August laufenden Klinostatenversuch mit einer Topfpflanze von *Akebia*. Abgesehen davon, daß die auch hier sehr langen Windungen etwas lockerer, „unordentlicher“ als bei den vorigen Versuchen waren, ist nichts Bemerkenswertes hinzuzufügen. Höchstens verdient die Beobachtung Erwähnung, daß die unter der Wirkung der Drehung bald senkrecht von der Achse abspreizenden Blättchen zuweilen das im übrigen auch hier oft eintretende Abgleiten erfolgreich verhinderten.

III. Beobachtungen an anderen Windepflanzen.

Außer *Akebia quinata* habe ich noch eine Reihe anderer z. T. holziger, z. T. einjähriger Pflanzen oder Stauden auf ihr Verhalten an wagerechten oder schrägen Stützen untersucht. Ich gebe die Resultate in aller Kürze wieder.

a) *Periploca graeca*. An 45° geneigten Stützen winden die Sprosse sicher und elegant, an wagerechten krümmen sich die Gipfel ziemlich kräftig in die Höhe, verlieren den Anschluß und krümmen sich halbkreisförmig nach rückwärts. Nachdem dann meist die Andeutung einer Spirale sichtbar geworden ist, findet eine Geradestreckung statt, so daß schließlich ein senkrecht vom Stabe in die Höhe strebendes und am Ende die übliche hakenförmige Krümmung der freien Triebe zeigendes sproßendes resultiert.

Ein langer, ziemlich weit unten aus dem Spalier hervorkommender Trieb wurde in eine seichte Erdgrube geleitet, hier in flachem Bogen aufwärts gebogen und an einem Stabe befestigt. Nachdem dann die Grube mit Erde gefüllt war, wurde ein aus zwei Stücken zusammengekittetes Kanalrohr über den Stab gestülpt, das unten durch Anhäufelung von Erde lichtdicht an den Boden und oben mittels eines verklebten Blumentopfes ebenfalls lichtdicht geschlossen wurde.

Nach 11 Tagen zeigte sich folgendes: Die erste seither gebildete Windung war fast normal, dann folgte eine sehr steile Windung. Die folgende war ebenso steil, lag aber oben nicht mehr an. Das ganze obere Ende einschließlich der Triebspitze war fast vollkommen gerade und lag parallel neben der Stütze. Der Trieb war vollständig etioliert. *Periploca* vermag also im Dunkeln nicht normal zu winden.

b) *Celastrum scandens* erwies sich als träger Klimmer. Ein Fassen erfolgte weder an wagerechter noch an geneigter Stütze.

c) *Menispermum canadense*, in zwei Exemplaren untersucht, vermochte an wagerechter Stütze nicht zu winden, die Sprosse krümmten sich rasch aufwärts. Dagegen kletterten die Pflanzen an Stützen, die 45° und sogar 30° über den Horizont gehoben waren, gut hinauf. Dabei war es sehr merkwürdig, daß bei dem einen Exemplar (einer erwachsen kahlen Sippe) die jüngste Spirale sehr häufig oberhalb des Stabes angelegt und erst nachher durch weitere Drehung der tieferen Partie um die Stütze geschoben wurde.

d) *Wistaria sinensis* sowie e) eine nicht näher bezeichnete *Aristolochia* des Gewächshauses stiegen sehr elegant noch an um 35° gehobenen Stützen hinauf, versagten jedoch ganz an wagerechten.

f) *Phaseolus multiflorus*, Freilandexemplar. Anfänglich überwand die Feuerbohne noch eine Neigung von etwa 35° gut, später jedoch, nach 8 Tagen, verlor der Trieb die Stütze und richtete sich

senkrecht auf. An wagerechtem Stabe sofort scharfe senkrechte Aufkrümmung.

g) *Apios tuberosa* verhielt sich an wagerechtem Stabe wie die Feuerbohne: 35° überwand von drei Trieben nur einer. Ob in diesem Falle die Orientierung nach Süden günstig war, lasse ich vorläufig dahingestellt.

h) *Humulus Lupulus* krümmte sich von wagerechter und um 45° gehobener Stütze sofort scharf nach oben.

i) *Dioscorea sativa*, Freilandexemplar.

Die starken Triebe kletterten an 45 Grad-Stützen leicht hinauf, vermochten jedoch horizontale Stangen dauernd nicht zu überwinden. Sie machten meist 2, einmal sogar 3 Windungen, verloren aber dann wieder die Stütze. Über die Torsionen, die hier sehr kräftig sind, habe ich folgendes notiert: Die Torsion wird zuerst sichtbar in der Zone des stärksten Wachstums, die mit der Stelle zusammenfällt, wo sich eine neue Windung vorbereitet. Sie setzt sich aber auch nach unten noch ziemlich weit fort. Nach 20 Stunden war die Verschiebung der Marken folgende: Spitze, aus den jüngsten Internodien bestehend, $\frac{1}{1}$; 2. Internodium $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$; 3. Internodium $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$; 4. Internodium $\frac{1}{4}$ —0. Alles Rechtstorsion entsprechend der linksläufigen Windebewegung. Die hakenförmige Spitze schnellte, losgelöst, sehr kräftig zurück (vgl. S. 679).

Die Höhe der Windungen erleidet keine auffällige nachträgliche Veränderung.

k) *Dioscorea discolor* wurde im Gewächshause an einen straff gespannten horizontalen Draht geleitet. Sie machte meist 2 Windungen und verlor dann den Draht. Die starke Torsion ist linksläufig, die Pflanze ist ein Rechtswinder. Zurückschnellen des Endhakens sehr kraftvoll.

l) *Dioscorea reticulata* (?), die am gleichen Orte ebenfalls an horizontalem Drahte gezogen wurde, verhielt sich sehr interessant (vgl. Fig. 5). Nach 5 schönen Windungen verlor sie den Draht. Der Sproß wurde jetzt wieder angelegt (nicht angebunden) mit dem Erfolge, daß er alsbald weitere 4 elegante Windungen ausführte. Jetzt verlor der Gipfel wieder die Stütze, streckte sich gerade und machte, inzwischen stark herangewachsen, unregelmäßige Schwingungen, in deren Verlauf er abermals, und zwar diesmal spontan, mit dem Draht in Berührung kam. Er kletterte nun wieder an ihm ein Stück entlang, worauf sich das Spiel von

früher wiederholte. Es dauerte aber jetzt länger, bis er wieder „faßte“. Es folgten dann 4 Windungen und nach einer geringen, sich durch ein kurzes, gerades Stück dokumentierenden Unterbrechung noch 4 weitere. Jetzt, d. h. nach 30 Tagen, wurde der Versuch abgebrochen.

m) *Hoya carnosa* machte im Gewächshause an wagerechter Stütze 2 sehr lange Windungen, worauf der Gipfel mit einer kräftigen Rechtsdrehung von der Stütze abschnehte. *Hoya* windet links. Nähere Untersuchung scheint erwünscht.

Die eben mitgeteilten Beobachtungen lassen sich dahin zusammenfassen, daß keine Pflanze wie *Akebia* imstande ist, dauernd wagerechte Stützen zu umschlingen, daß aber etliche insofern eine Art Übergang zu *Akebia* bilden, als sie 2, 3, sogar 4 bis 5 normale Windungen an horizontaler Achse ausführen können.

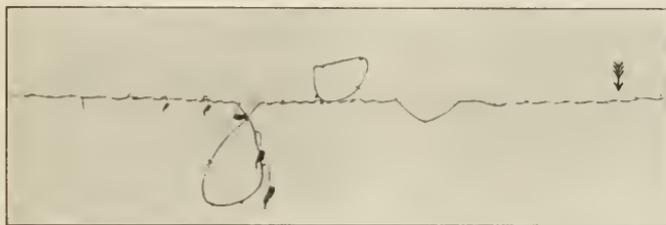


Fig. 5.

Dioscorea reticulata, nachdem sie 30 Tage an wagerechtem Draht geklettert war. Der Trieb ist abgeschnitten photographiert; die großen Blätter sind vorher entfernt. Der Pfeil bezeichnet den Versuchsbeginn.

Allgemeiner ist die Fähigkeit verbreitet, Neigungen von 45° zu überwinden. Mit Ausnahme des Hopfens, der ganz, und von *Phaseolus* und *Apios*, die teilweise versagten, erwiesen sich alle Versuchspflanzen als dazu befähigt.

IV. Kurze Zusammenfassung und Erörterung.

Eine an die Literatur anschließende, ausführliche theoretische Diskussion der oben mitgeteilten Beobachtungen wurde durch den Krieg vereitelt, der den Verf. bald zum Heeresdienste rief. Die folgenden Bemerkungen mögen daher als vorläufige Betrachtungen aufgefaßt werden, die durch weitere experimentelle und theoretische Studien Vertiefung, Erweiterung, wahrscheinlich sogar Korrektur erfahren müssen.

Das Problem ist: mit welchen Mitteln erreicht die Windepflanze die feste, pressende, schraubige Umschlingung der Stütze.

Daß es ein eigenartig gelenkter Wachstumsvorgang ist, ist allgemein anerkannt. Bei weiterer Analyse scheint man mir von zwei Seiten auszugehen. Die einen heften den Blick auf die merkwürdige kreisende Bewegung des freien Gipfels und fassen das Umschlingen als das direkte Resultat des Umstandes auf, daß diese Zirkumnutation an der Stütze einen Widerstand findet. Die anderen suchen die in fortschreitenden Spiralen erfolgende schlingende, würgende Bewegung zu verstehen und vernachlässigen das Kreisen der freien Peitschen entweder ganz oder betrachten es als eine abgeleitete, durch die besonderen Bedingungen des Nichtfassens gegebene Erscheinung.

Ich neige der letzten Auffassung zu. Beide Prozesse hängen natürlich zusammen, aber das Kreisen muß durch die Windebewegung aufgeklärt werden, nicht umgekehrt. Auch die für die letzte Auffassung ins Feld geführte biologische Funktion scheint mir sehr überschätzt zu werden. Eine direkte Folge des Kreisens kann jedenfalls das Schlingen nicht sein; das sieht man schon daran, daß ja viele freie Umläufe erst auf eine Windung kommen.

Was das Sichherumlegen der Sprosse angeht, so darf man wohl auf Grund unserer Versuche hinter die Theorie, daß dies ein geotropisch geleiteter Vorgang ist, ein Fragezeichen machen. Allerdings zunächst mit einiger Wahrscheinlichkeit nur bei *Akebia quinata*. Ob man die Theorie für die übrigen Pflanzen beibehalten will, ist eine Meinungsache. Man würde sie aber auch ebenso gut vom Standpunkte der *Akebia* aus in gleichem Sinne beurteilen können. Damit ist nicht gesagt, daß die Schwerkraft überhaupt nicht als wirkender Faktor in das Winden eintritt. Zur Vorsicht nötigt nämlich der Ausfall der Klinostatenversuche, die zwar eine Art Winden zeigten, jedoch ein abnormes. Ich suche den Grund dafür in der weitgehenden Geradestreckung des normal gekrümmten Gipfels, die das sichere Fassen vereitelt. Es muß aber nicht die ausgeschaltete einseitige Schwerewirkung sein, die diesen Erfolg hat. Auch die einseitige Lichtwirkung war in meinen Versuchen aufgehoben, und daß in der Dunkelheit Aufrichtung des Gipfels eintritt, lehrte ja das Verhalten von *Periploca*. Hier hätten erneute Versuche einzusetzen (einseitige Beleuchtung von der Spitze am Klinostaten¹).

1) Voss (a. a. O.) hat schon ähnliche Versuche gemacht. Wurde *Bowiea volubilis* an wägerechter Klinostatenachse von vorne her beleuchtet, so machte sie in 6 Tagen

Ich bin geneigt, der hakenförmigen Überkrümmung eine besondere Bedeutung zuzuschreiben, selbst dann, wenn sie nicht überall so ausgeprägt ist, wie bei *Akebia* und vielen anderen Objekten. Sie scheint mir mit dem zweiten Faktor zusammenzuwirken, der das Winden ermöglicht, nämlich der stark entwickelten Torsion, die die Schlingpflanze als eine besonders gesteigerte Eigenschaft auszeichnet. Die energische gegenläufige Torsion des Stammes kann nur dann zu einem, und zwar sehr straffen Umschlingen führen, wenn die Spitze gekrümmt oder wenigstens nicht vollkommen gerade ist. Man kann sich diesen Prozeß durch folgenden Versuch anschaulich machen, der natürlich nicht für den gesamten Vorgang des Windens ein Schema sein soll. Gibt man einem Gasschlauch dadurch, daß man in sein oberes Ende ein Stück Bleirohr einführt, ein Hakenende, so kann man ihn sofort in festen, bleibenden Windungen um einen Stab legen, wenn man ihn in der entgegengesetzten Richtung torquiert und um den Stab herumlegt. Das geht nicht ohne eine endständige Krümmung. Es geht auch nicht, wenn man etwa den Schlauch gleichläufig zwirnt. Löst man den Haken von dem Stabe, so schnellt er ebenso selbstverständlich zurück, wie es der Gipfel von *Akebia* oder *Dioscorea* tut und er liegt ebenso federnd vorher dem Stabe an, wie dieser. Man kann diesen Versuch mit dem gleichen Erfolge auch an einem freien Windesproß anstellen. Zwirnt man ihn in einer Richtung und legt ihn in entgegengesetzter um einen Stab, so bleiben die Windungen sofort liegen, sofern eine hakige Endkrümmung vorhanden ist. Beseitigt man diese oder zwirnt man gleichläufig mit der künstlichen Windung, so gleitet der Sproß sofort beim Loslassen ab.

Wenn man die Taf. X und die Fig. 1 betrachtet, so könnte man zu der Vorstellung kommen, daß das Erfassen der Stütze dann eintrete, wenn der inzwischen lang genug gewordene Endteil nach geotropischer Aufkrümmung mit Hilfe der jetzt ebenso wie in aufrechter Lage verlaufenden Kreisbewegung an den Stab stößt. Doch wird man bei näherer Überlegung und Berücksichtigung der sämtlichen Stadien bald finden, daß damit weder ohne weiteres das horizontale Winden auf das vertikale zurückgeführt worden ist, noch allein auf diesem Wege verständlich gemacht werden kann.

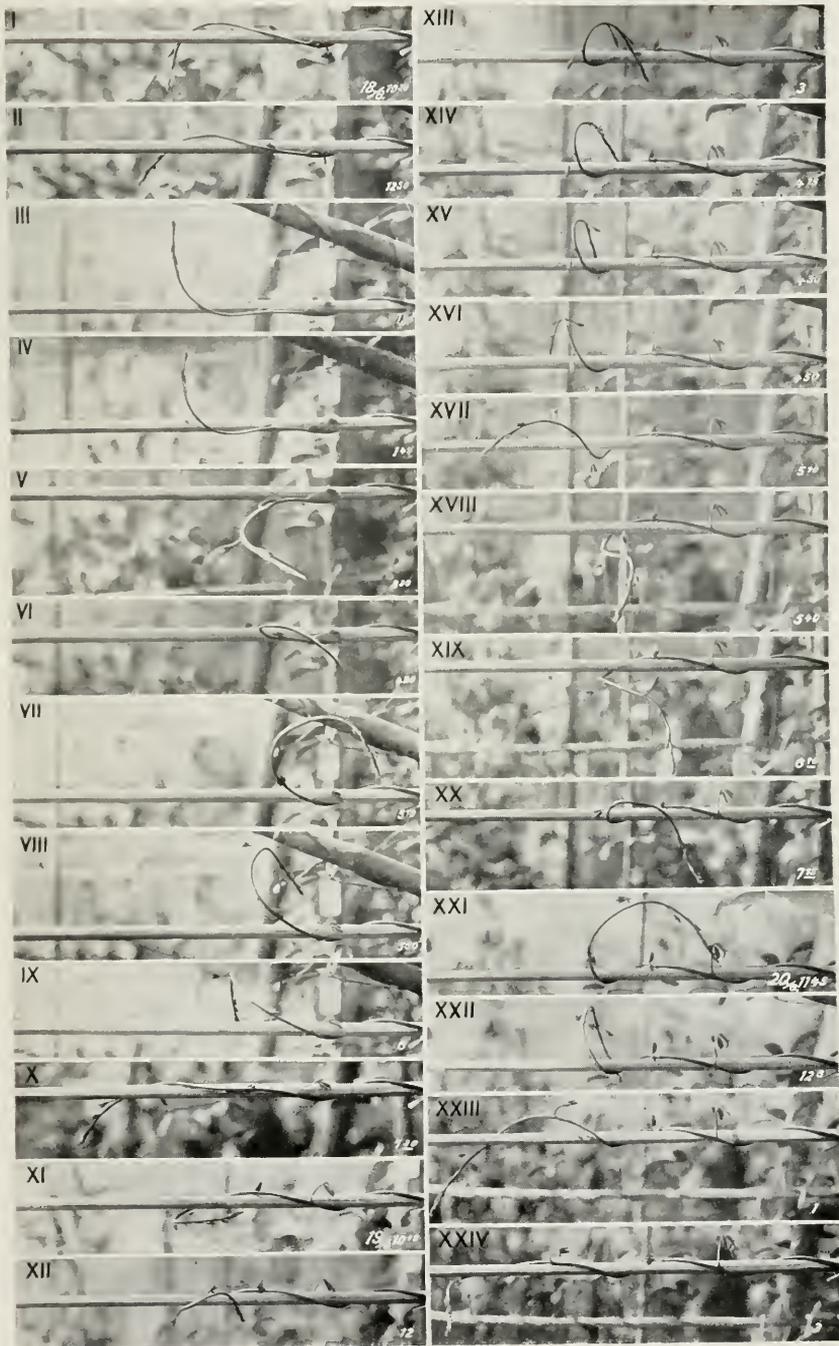
zwei volle, fest anliegende Windungen unter antidromer Torsion. Bei seitlicher Beleuchtung fand jedoch kein Winden statt.

Ich möchte also folgende Auffassung des Windevorganges zur Diskussion stellen: Der Gipfel ist, wahrscheinlich aitiogen, übergekrümmt und hält sich dauernd in dieser Form, indem stets die obere Flanke stärker wächst. Durch autonome Torsion des Stammes, die in der Zone des stärksten Wachstums am energischsten ist, entsteht eine Spannung, die das Hakenende federnd gegen die Stütze drückt und es an ihr beim Wachstum emporgleiten läßt. Durch den Widerstand des Hakenendes wird gleichzeitig die spiralgige Krümmung der nächst tieferen Partie eingeleitet, die sich dann an die Stütze anlegt und schließlich durch Wachstum fixiert wird.

Ein solches Winden würde an wagerechter Achse ebenso gut vonstatten gehen, wie an aufrechter, vorausgesetzt, daß zwei Umstände nicht hindernd eingreifen, nämlich eine länger dauernde Geradestreckung des Gipfels und zweitens starker negativer Geotropismus. Das erstere tritt nun tatsächlich bei *Akebia* nicht ein, obwohl zeitweilige Streckungen stattfinden und dann Abgleiten herbeiführen. Was das zweite Moment anlangt, so ist es meines Erachtens hauptsächlich dafür verantwortlich zu machen, daß bei den meisten Windepflanzen die wagerechte Stütze bald verlassen wird. Erfolgt die negativ-geotrope Aufrichtung rasch und energisch, so verliert die Pflanze die Stütze, ist die Reaktion träge und schwach, so geschieht dies nicht, oder wenigstens nur vorübergehend und unvollkommen, so daß der Fortgang des Windens nicht gestört wird¹⁾. Es ist sogar denkbar, daß bis zu einem gewissen Grade der negative Geotropismus günstig wirkt, indem er (indirekt durch Herstellung bestimmter Lichtrichtung oder direkt?) zeitweilige stärkere Einkrümmung des Endes bewirkt. Schließlich sei wieder betont, daß diese Überlegungen zunächst nur für *Akebia* gelten sollen. Es ist sehr wohl denkbar, daß sich verschiedene Pflanzen verschiedener Mittel beim Winden bedienen.

Es darf nicht verhehlt werden, daß manche Phasen des wagerechten Windens dieser Auffassung noch Schwierigkeiten bereiten. Vor allem würde es aber notwendig sein, von dem hier vorgetragenen Standpunkte aus das Herumschwingen des nicht fassenden Gipfels zu verstehen. Es ergeben sich da recht bedeutende Schwierigkeiten, die ich in vollem Umfange anerkenne und über die ich bisher nicht zu einer bestimmten Ansicht kommen konnte.

1) Auch die Torsion könnte modifizierend eingreifen, indem sie die Wirkung der Schwerkraft abschwächt.



Vom Verf. photographiert.

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): Mische Hugo

Artikel/Article: [Beiträge zum Windeproblem. 668-688](#)