©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zirkumnutationsbewegungen nach einigen neuen Arbeiten

Von

Lucien BAILLAUD

Institut Botanique de la Faculté des Sciences de Besançon

Eingelangt am 18. April 1956

Bei Kletterpflanzen können die mit der Fähigkeit zu Umlaufsbewegungen begabten Organe in zwei Klassen eingeteilt werden; bei der Gruppe a) ist der Drehsinn festgelegt (Rechts- oder Linkswinder); zu dieser Klasse gehören fast alle Windepflanzen; bei der Gruppe b) ist der Drehsinn nicht festgelegt, beide Drehrichtungen sind möglich; hierher gehören alle Rankenpflanzen und einige Windepflanzen. GRADMANN führt in seiner klassischen Überkrümmungstheorie die Suchbewegung der Ranken auf Pendelbewegungen zurück: eine bestimmte Biegung der Ranke würde eine Reaktionsbewegung in der entgegengesetzten Richtung hervorrufen; er unterscheidet zwei Komponenten der elliptischen Bewegung, die N.-S.- und die O.-W.-Komponente, zwei verschiedene Pendelbewegungen, die aufeinander senkrecht stehen und in der Phase gegeneinander verschoben sind; hat die Bahn eine bestimmte Richtung, so weisen die zwei Komponenten die gleiche Periode auf. Für Schlingpflanzen mit bestimmter Richtung hat man es sicher mit einer fortlaufenden Verschiebung des Wachstumsmaximums zu tun.

Beobachtungsmethoden

Verschiedene Autoren haben sich mit diesen Bewegungen beschäftigt; aber erst seit den Arbeiten von TRONCHET ist man imstande, die Verschiebung einer nutierenden Rankenspitze im Raum zu messen; er hat 1944 zwei neue Meßverfahren beschrieben. Diese sind auch auf die Stengelbewegungen anwendbar. Das erste besteht darin, in bestimmten Zeitabständen das Bild der zwei Projektionen des Organs auf den Ebenen zweier rechtwinklig stehender Zeichenspiegel zu notieren; dadurch kann man die Bewegung der ganzen Ranke in allen Einzelheiten darstellen. Methodisch einfacher ist die Verbesserung eines früher schon benutzten Verfahrens. Eine waagerechte Glasplatte wird über die Ranke gelegt; auf der Glasplatte steht ein Winkelmaß, dessen senkrechte graduierte Kante über der Rankenspitze steht; das ermöglicht die waagerechte Projektion der Rankenspitze auf die Glasplatte. Beobachtet man seitwärts, so legt man die Spitze und das Spiegelbild des Winkelmaßes übereinander. Die abgelesene Millimeter-Teilung auf diesem Spiegelbild

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ergibt die Höhe der Spitze, d. h. deren senkrechten Abstand von der Glasplatte. Es werden nicht nur die ganzen Pflanzen beobachtet (Keimlinge von *Cuscuta*, eingetopfte Cucurbitaceen, *Mandevillea suaveolens*, sondern auch abgeschnittene Sproßstücke. Vgl. TRONCHET 1949, 1944, COURTOT 1953.

Störungsursachen

Die Bewegung ist zu Versuchsbeginn während einer bis zwei Stunden gestört (BAILLAUD 1952). Beispielsweise ergaben Beobachtungen an *Lathyrus tingitanus* (QUANTIN 1950) umso gleichmäßigere Ergebnisse, je länger die Beobachtungszeit währte; die graphische Auswertung läßt jedoch vermuten, daß alle Bewegungen gleichmäßig verlaufen, ausgenommen in der ersten Beobachtungsstunde. Um diese im allgemeinen nur vorübergehenden Störungen zu reduzieren, sind verschiedene Vorsichtsmaßregeln angebracht; so ist es vorteilhaft, die Zweige im Wasser abzuschneiden, um das Eindringen von Luft in die Gefäße zu verhindern; doch nehmen in manchen Fällen sogar abgeschnittene verwelkte Sprosse ihren Turgor und ihre normale Bewegung wieder auf, wenn sie ins Wasser gestellt werden (TRONCHET 1953).

Bei einigen Arten aber ist es überhaupt unmöglich, mit abgeschnittenen Zweigen zu arbeiten: DUTROCHET zeigt zum Beispiel, daß Hopfenzweige, die im Wasser stehen, eine langsamere Bewegung haben als in der Natur (Periodenunterschied: 20 gegenüber 2 Stunden).

Damit der Einfluß der Schwerkraft nicht zu kompliziert ist, stellt man die Versuchspflanzen im allgemeinen so auf, daß der untere Teil der Ranke senkrecht festgehalten wird. Jedoch ist damit zu rechnen, daß die resultierende Lageänderung geotropische Reize zur Folge hat, die sich ebenfalls in einer anfänglichen Störung der Bewegung auswirken können.

Leichte Erschütterungen rufen bei Schlingpflanzen sofort eine Höhenverminderung der Spitze, sowie eine Verlangsamung der Bewegung hervor, die aber kaum eine Viertelstunde dauern (BAILLAUD 1952).

Definitionen

Es sei S die Spitze der Ranke und ω ihre festgehaltene Basis am Sproß; auf die waagerechte Glasplatte P wird die Ortsveränderung von S und die Lage von ω projiziert. Übertragen wir die Messungen auf die waagerechte Ebene P', die durch ω geht, so ist S' die orthogonale Projektion von S auf P'. Ist der Abstand von ω und S zu P bekannt, so erhält man SS' = h, den Abstand vom Gipfel zu P'; aus h = SS' und dem Abstand ΩS' kann ωs berechnet werden, der "rayon efficient" = R, welcher im umgekehrten Verhältnis zur Krümmung der Ranke steht. Kann man so die Ortsveränderung in der Horizontalen und Vertikalen registrieren, so läßt sich auch die Bewegung im Raum während

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

einer gewissen Zeitspanne berechnen, d. h. die lineare Bewegungsgeschwindigkeit der Spitze (V); gut bewährt hat sich eine Beobachtungsfrequenz von 5 Min., V wird daher in mm/5 min. angegeben.

Rankenbewegungen

TRONCHET und Mitarbeiter befassen sich mit der freien Suchbewegung, nicht aber mit der Berührungswirkung, sowie dem Winden um eine Stütze. Die Ranken von Cucurbitaceen, Passifloraceen und Leguminosen haben eine periodische, meistens elliptische Bewegung (TRONCHET & CRINQUAND 1952, QUANTIN 1948, QUANTIN 1950).

Während eines Umlaufes der Spitze durchlaufen die Werte V, h und R im allgemeinen je zwei Maxima und Minima, ein Umlauf läßt sich daher in vier Phasen einteilen (TRONCHET 1951):

	1	2	3	4
V = Geschwindigkeit	/ Maximum	\ Minimum	/ Maximum	\ Minimum
h = Höhe	/ Maximum	\ Minimum	/ Maximum	\ Minimum
R = „rayon efficient":	/ Maximum	\ Minimum	/ Maximum	\ Minimum
(Krümmung)	\ Minimum	/ Maximum	\ Minimum	/ Maximum

Oft fallen die Extremwerte der drei Größen zusammen, wie obiges Schema zeigt, sie können jedoch auch unabhängig voneinander sein. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Extremwerte gleichzeitig eintreten, ist von Art zu Art verschieden und beträgt in manchen Fällen 90% (TRONCHET & CRINQUAND 1952). Man findet eine entsprechende Gesetzmäßigkeit der Geschwindigkeitsänderung auch an anderen Organen mit dorsiventraler Struktur und Wechsel-Bewegung, wobei hier abgesehen sei von der Frage, inwieweit die Geschwindigkeitsänderungen innerhalb der verschiedenen Phasen mit den anatomischen Änderungen des Organs zusammenhängen. Die Schwankungen der Geschwindigkeit können sehr plötzlich und groß sein: *Bryonia*-Ranken, welche eine Periode von ungefähr einer Stunde aufweisen, zeigen Schwankungen zwischen 0 und 41, 3 und 162, 4 und 211 ... mm/5 min.

Die zwei Höhenminima sind verschieden; ist diese Differenz sehr groß, so kann im Extremfall das eine Minimum mit den beiden Maxima zusammenfallen und zum Maximum werden. Die Periode enthält dann nur je ein Maximum und ein Minimum, dagegen durchlaufen V und R auch in diesem Falle zweimal beide Extremwerte bei einem Umlauf. Man findet eine entsprechende Gesetzmäßigkeit der Geschwindigkeitsänderung auch an anderen Organen mit dorsiventraler Struktur und Wechselbewegung, wobei hier abgesehen sei von der Frage, inwieweit die Geschwindigkeitsänderungen innerhalb der verschiedenen Phasen mit den anatomischen Gegebenheiten des Organs zusammenhängen (siehe graphische Darstellungen von verschiedenen Autoren über die Bewegungen der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kronblätter von *Nymphaea lotus*, Gelenke von *Phaseolus*, Seitenblättchen von *Desmodium gyrans*, Koleoptilen, usw.); vgl. COURTOT 1956.

Abgesehen vielleicht von der Plötzlichkeit der Geschwindigkeitsänderungen entsprechen die Ergebnisse der Theorie der pendelartigen Prozesse von GRADMANN 1927.

Periode. Hat die Bahn eine gleichmäßige elliptische Form, so kann man die Periode einfach messen; andernfalls muß man sie an Hand der Veränderungen von h, R und V berechnen (QUANTIN 1950, 1951). Während eines Versuches ändert sie sich kaum. Einige graphische Darstellungen (QUANTIN 1950) weisen im Anfang eine langsame Frequenz auf, die später schneller wird, dann sich wieder verlangsamt (beim Altern der Ranke), bis zuletzt die Ranke unbeweglich wird und sich einrollt (TRONCHET & CRINQUAND 1951). Ein Stillstand kann auch dann eintreten, wenn die Ranke nach oben gestreckt wird.

Verzweigte Ranken. Die Bewegungen der verschiedenen Äste sind (nach GRADMANN) unabhängig. Manchmal sind sie jedoch auch eng miteinander verbunden (TRONCHET 1950), sogar wenn man die Ranke in ihrem Gabelungspunkt befestigt (BAILLAUD 1950).

Bewegungen windender Sprosse

Es wurde nicht das Winden um die Stütze verfolgt, sondern die freie Zirkumnutationsbewegung; übrigens wirkt die Stütze mehr durch eine Bremsung der Revolutionsbewegung, als durch haptotropische Reizung wie bei den Ranken, ausgenommen bei dem Fall von *Cuscuta* mit ihrer engen Windung und der Bildung von Haustorien.

Die Geschwindigkeitsmessungen wurden bei verschiedenen Arten mit nach einer Richtung polarisierter Bewegung ausgeführt: Cuscutaceen (TRONCHET 1949), Convolvulaceen (BAILLAUD 1952, TRONCHET 1946), Dioscoreaceen (BAILLAUD 1952), Apocynaceen (COURTOT 1953). Die Bahn einer Spitze ist beinahe kreisförmig. Wie bei den Ranken sind die Veränderungen von h und V oft parallel, aber sie weisen während einer Periode nur eine deutliche Schwankung auf, wobei allerdings das Minimum von V durch ein leichtes Zwischenmaximum unterbrochen werden kann (BAILLAUD 1952).

Die Geschwindigkeit ist weniger veränderlich als bei den Ranken. Nach BAILLAUD 1952 zeigte ein Stengel von *Dioscorea batatas*, der in 110 Min. eine Bahn von 25 bis 30 cm Durchmesser durchlief, nur eine Änderung von V von 20 bis 80 mm/5 min. Während des aktiven Wachstums der Stengel bleibt die Drehperiode ziemlich gleich, unabhängig von den augenblicklichen Schwankungen von V. Bei einer *Cuscuta*-Art haben TRONCHET A. & J. 1949 drei verschiedene Bewegungstypen unterschieden: Die Veränderungen von R werden hervorgerufen 1. von den Veränderungen der waagerechten Komponente, 2. von denen der senk-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

rechten Komponente, 3. von denen beider Komponenten. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß bei windenden Sprossen die Wahl des Bezugspunktes ω willkürlich ist im Gegensatz zu den Ranken, bei denen man zweckmäßig stets die Basis derselben am Sproß als ω wählt. Da R von der Lage von ω abhängt, können Ergebnisse nur dann verglichen werden, wenn die windenden Sprosse an einander entsprechenden Stellen festgehalten werden.

Man hat versucht, die Bewegung geometrisch zu analysieren (BAILLAUD 1952). Aus den Änderungen von V und R während einer Periode läßt sich die Winkelgeschwindigkeit berechnen, mit der die Hauptwachstumszone den Stengel im aktivsten Teil umwandert. Für den schon erwähnten Stengel von *Dioscorea batatas* schwankten diese Werte zwischen 8^0 und 33^0 pro 5 min. Ist ein Stengel nicht tordiert, so findet man die gleichen Phasen der Veränderung von V und h bei jeder Umlaufzeit, wenn die Hauptwachstumszone die gleiche Mantellinie des Stengels überschreitet.

Mißt man auch der Schwerkraft nicht einen besonderen Wert bei, so ist die Orientierung der Bewegungsachse von ihr doch abhängig, und es kann die Bewegung im Rahmen des Lateralgeotropismus dargestellt werden. Wäre dieser „Tropismus" dem Sinusgesetz annähernd unterworfen, so könnte man eine größere V erwarten, je mehr der Stengel nach der Waagerechten geneigt ist, eine kleinere V im entgegengesetzten Falle; in der Praxis findet man das Gegenteil. Diese Ansicht ist durch folgende Beobachtung bestätigt: wenn die Pflanze auf einem geneigten Klinostaten steht, wird die Periode der Bewegung so lange nicht geändert, bis die Achse des Klinostaten noch nicht die horizontale Lage erreicht hat (BAILLAUD 1954).

Wachstum der windenden Stengel

Zwei Ergebnisse verdienen erwähnt zu werden, obwohl sie nicht direkt mit der Windungsfähigkeit verbunden scheinen.

1. Bei den Stengeln von *Mandevillea suaveolens* (COURTOT 1955) sind die Internodien lang im Vergleich zur Streckungszone; die Wachstumskurve der Stengel zeigt eine Reihe Maxima, von denen jedes der Verlängerung der einzelnen aufeinander folgenden Internodien entspricht; so ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Gesamtstengel einer endogenen Rhythmik unterworfen, der Rhythmik der Internodien-Entwicklung.

2. Bei *Cuscuta*-Keimlingen (TRONCHET 1955), deren Basis eine fortschreitende Nekrosis erleidet, nimmt zunächst die Länge des lebenden Teiles zu, dann vermindert sie sich; diese Tatsache erlaubt, Wachstumskurven eines Ausnahme-Typus zu zeichnen. Eine Beziehung zwischen Nutation und Wachstum fanden BAILLAUD 1952 und COURTOT 1955; vgl. auch ARNAL.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Fernwirkung der Stützen

Nachdem TRONCHET 1941 die optischen Eigenschaften der Fühltüpfel, regelrechter konvexer Linsen in der Epidermis, beobachtet hatte, untersuchte er, ob Ranken außer für Berührung noch für andere Reize empfindlich sind. Verschiedene, nur zum Teil veröffentlichte Versuche lassen eine Fernwirkung der Stütze auf die Kreisbewegung vermuten (TRONCHET A. & J. 1945).

Ein gut beleuchteter Strohhalm ist senkrecht auf einem beweglichen Sockel befestigt. Man stellt ihn unweit von der in Nutation befindlichen Ranke auf, aber außerhalb der vorher beobachteten normalen Bahn. Gewöhnlich wird nach TRONCHET A. & J. die Bewegung schneller, und plötzlich (nach einiger Zeit, ca. 20 Min. nach QUANTIN) ändert sich die Bahn in Richtung auf den Strohhalm zu.

QUANTIN hat besonders eindeutige Ergebnisse für *Passiflora* beschrieben. Die Ranken, die in Abwesenheit einer Stütze beobachtet werden, zeigen eine sehr regelmäßige Bewegung. Er hat die Bahn der Rankenspitze in Versuchen von 10 bis 15 Umlaufzeiten verfolgt, zuerst ohne Stütze, dann in Gegenwart einer Stütze, die in verschiedene Lagen gestellt wurde (die Stütze wurde immer aus dem Feld geräumt, bevor die Ranke mit ihr in Berührung kam); wenn die Stütze eine Änderung der Bewegung hervorrief, so wurde die Bahnellipse im ganzen verschoben, sie behielt also ihre Form und ihren Drehsinn im wesentlichen bei, unabhängig davon, in welche Richtung die Stütze die Bahn lenkte. Entfernt man die Stütze, so nimmt die Ranke wieder ihre ursprüngliche Bahn ein (TRONCHET & CRINQUAND 1951).

Ähnliche Fälle bei Keimstengeln von *Cuscuta* wurden von TRONCHET 1954 beschrieben. Welche Faktoren für diese Reaktion verantwortlich sind, ist noch völlig ungeklärt.

Äußere Faktoren

Verschiedene Fragen, wie der Einfluß der physikalischen Faktoren (Temperatur, Schwerkraft, Wassermangel . . .), werden zur Zeit bearbeitet. (Vgl. BAILLAUD 1953, 1954, TRONCHET A. & J. 1953 . . .).

Zusammenfassung

Zahlreiche Versuche über die Zirkumnutationsbewegungen von Ranken und windenden Stengeln sind in dem unter der Leitung von Professor TRONCHET stehenden Botanischen Institut der Universität Besançon durchgeführt worden. In der vorliegenden Darstellung wird ein Bericht über diese Arbeiten gegeben, insbesondere hinsichtlich der Morphologie der Bewegungen. Die Methoden der Untersuchungen werden geschildert. Der Zyklus der Änderungen der Geschwindigkeit und der Krümmung in einem Umlauf einerseits bei Ranken und andererseits

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bei windenden Sprossen wird miteinander verglichen. Eigentümlichkeiten werden aufgezeigt, die beim Wachstum windender Sprosse zu beobachten sind. Experimentelle Studien über die Physiologie der Zirkumnutationsbewegungen sind im Gange. Es wird eine Fernwirkung der Stützen vermutet. Der Lateralgeotropismus scheint keine entscheidende Rolle zu spielen.

Ich danke den Herrn M. RÜDLOFF und Dr. W. HAUPT, Tübingen, für ihre freundliche Hilfe bei der Übersetzung des Textes ins Deutsche.

Schrifttum

ARNAL C. 1953—1954. Recherches sur la nutation des coléoptiles. Ann. Univ. Sarav. Naturw. 2: 92—105, 186—203, 3: 85—98.

BAILLAUD L. 1950. Note préliminaire sur le mouvement des vrilles bifurquées de *Cyclanthera explodens*. Ann. sci. Univ. Besançon 5, Bot. 2; 17—21.

— 1952. Remarques sur le mouvement de nutation des tiges volubiles. Ann. sci. Univ. Besançon, 6—7, Bot. 1: 29—40.

— 1953. Action de la température sur la période de nutation des tiges volubiles de Cuscute. Compt. rend. Acad. Sci. 236: 1986—1988.

— 1954. Les mouvements de croissance des tiges volubiles et la pesanteur. 8e Congr. intern. Bot. Paris, section 11; 162—163.

COURTOT Y. 1953. Observations sur le mouvement révolutif de la tige de *Mandevillea suaveolens* LINDL. (Apocynacées). Ann. sci. Univ. Besançon, 8, Bot. 1: 3—27.

— 1955. Croissance d'une tige volubile de *Mandevillea suaveolens* LINDL. Ann. sci. Univ. Besançon, 2e sér. Bot. 6: 45—50.

— 1956. Recherches sur la nutation de la première feuille du *Bulbine annua* L. (*Liliaceae*). Compt. rend. Acad. Sci. 242: 274—275.

GRADMANN H. 1927. Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windpflanzen. Jb. wiss. Bot. 66: 254.

QUANTIN A. 1948. Les mouvements des vrilles de Passifloracées. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, 52: 61—66.

— 1950. Contribution à l'étude de la nutation des vrilles simples de Légumineuses. Ann. sci. Univ. Besançon, 5, Bot. 2: 7—16.

— 1951. La nutation des vrilles de Passifloracées en présence de tuteurs. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, 54, 91—100 (= Ann. sci. Univ. Besançon, 6—7, Bot. 2: 45—54).

— 1952. Note préliminaire sur les mouvements des vrilles ramifiées de Légumineuses. Ann. sci. Univ. Besançon, 6—7, Bot. 1: 25—28.

TRONCHET A. 1941. Sur les propriétés optiques des „ponctuations tactiles" des vrilles de Cucurbitacées. Ann. Univ. Lyon, Sc. Nat., Section C, fasc. 2: 13 S.

TRONCHET A. & J. 1944. Sur deux méthodes nouvelles de représentation graphique et d'analyse du mouvement des vrilles. Bull. mens. Soc. linn. Lyon, 1—2: 8—13 und 19—28.

— 1945. La nutation des vrilles est-elle influencée par les tuteurs? Compt. rend. Ac. Sc. 221: 451—453.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

TRONCHET, A. 1946. Etude comparée du mouvement révolutif de tiges volubiles et de vrilles. Inn. sci. Franche-Comté, 1: 57—69.

— 1949. Les mouvements révolutifs de la tige de Cuscute. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs, 53: 51—58 (= Ann. sci. Univ. Besançon 5, Bot. 1: 21—28).

— 1950. Comparaison des nutations révolutives des branches de vrilles ramifiées. Ann. sci. Univ. Besançon 5, Bot. 2: 3—6.

— 1951. Description schématique de la nutation révolutive des vrilles. Compt. rend. Ac. Sc. 233: 817—819.

— 1953. Observations sur la nutation de tiges volubiles détachées de la plante et temporairement privées d'eau. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs 55 (= Ann. sci. Univ. Besançon 8, Bot. 2): 76—78.

— & CRINQUAND E. 1951. Sur deux modes de ralentissement dans le mouvement révolutif des vrilles. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs 54: 81—85 (= Ann. sci. Univ. Besançon 6—7, Bot. 2: 35—39).

— — 1952. Nouvelles observations sur le mouvement révolutif des vrilles. Ann. sci. Univ. Besançon 6—7, Bot. 1: 1—9.

TRONCHET J. 1954. Nutation de jeunes tiges de *Cuscuta* en présence de tuteurs. Observations suivies de contact. Bull. Soc. Hist. nat. Doubs 56 (= Ann. sci. Univ. Besançon, 2e série, Bot. 2): 75—79.

— 1955. Courbes de croissance, de nécrose et de rendement des plantules de *Cuscuta gronovii* Willd. cultivées sur sable mouillé à l'eau distillée. Compt. rend. Acad. Sci. 240, 1259—1261.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1957

Band/Volume: 7_1_3

Autor(en)/Author(s): Baillaud Lucien

Artikel/Article: Zirkumnutaionsbewegungen nach einigen neuen Arbeiten. 32-39