

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

## Beiträge zum Windeproblem.

Von

F. Rawitscher.

Mit 11 Abbildungen im Text.

Wie die Kreis- und Windebewegungen der Schlingpflanzen hervorgebracht werden und in welcher Weise sie mit den Außeneinwirkungen, besonders der Schwerkraft, verbunden sind, ist eine noch keineswegs entschiedene Frage. Von allen geäußerten Theorien steht nach unseren bisherigen Kenntnissen eine jede in Widerspruch zu irgendwelchen wichtigen Beobachtungen.

Eine eingehende Erörterung der einschlägigen Literatur soll an dieser Stelle unterlassen werden. Hat doch unlängst erst Gradmann (6) in dieser Zeitschrift alles Wichtigere übersichtlich zusammengestellt. Auch bei Nienburg (17) und Bremekamp (4), und besonders, die ältere Literatur betreffend, bei Baranetzky (3) und Voss (26) findet man die schon getane Arbeit behandelt<sup>1</sup>. Wir wollen daher nur die uns zumeist interessierenden Angaben daraus in den einzelnen Abschnitten erörtern.

Da das Kreisen und das Winden stets in derselben Richtung erfolgen, und da eine windende Sproßspitze, von der Stütze getrennt, sofort wieder zu kreisen anfängt, ist anzunehmen, daß es die gleiche Eigenschaft sei, die bei freier Bewegungsmöglichkeit das Kreisen, bei Unterbrechung derselben durch die Stütze aber das Winden bedingt. Denn daß eine haptotropische Reizbarkeit auf letzteres keinen wesentlichen Einfluß haben kann, hat schon Darwin (5) gezeigt. (Ausnahmen siehe daselbst.)

<sup>1</sup>) Vor allem sei auch auf die inzwischen erschienene kritische Darstellung bei Jost in Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl., 1923, 2, hingewiesen.  
Zeitschrift für Botanik. XVI.

Es ist also unsere Hauptaufgabe, zu verstehen, wie das Kreisen zustande kommt und dann gegebenenfalls zu untersuchen, ob die das Kreisen hervorbringenden Bedingungen auch bei Gegenwart einer Stütze zum Winden führen. Bekanntlich kommt die Kreisbewegung dadurch zustande, daß abwechselnd je eine Flanke des Windesprosses stärker wächst als die andern und so zur Konvexseite einer Krümmung wird. Das verstärkte Wachstumsbestreben wandert von Flanke zu Flanke; bei den Pflanzen, die links herum — d. h. von oben gesehen entgegen dem Uhrzeiger — nutieren, wandert auch das verstärkte Wachstum in gleicher Richtung von Flanke zu Flanke. Welche Ursachen nun das verstärkte Wachstum hervorrufen und seine Wanderung veranlassen, das ist die eigentlich strittige Frage.

Sehen wir von einigen älteren Ansichten ab, die wohl als widerlegt gelten dürfen, so sind es namentlich drei Hypothesen, die die Gesetzmäßigkeiten dieser Wachstumserscheinung zu erklären versuchen.

### 1. Die Autonomie der Zirkumnutation.

Es ist Darwin gewesen, der zuerst die Ansicht von der Autonomie der Zirkumnutationsbewegung zur Geltung gebracht hat. Diese Ansicht, die das regelmäßige Umwandern des Hauptwachstumsbestrebens durch innere Gesetzmäßigkeiten der Windepflanzen bedingt sein läßt, hat vor allem den Vorteil, mit der großen Regelmäßigkeit gut übereinzustimmen, mit der diese Bewegung entsteht, nach Störungen wiedererscheint, und sich fortsetzt. Sie hat denn auch stets zahlreiche Verfechter gefunden, so neuerdings Nienburg (17) und mit einigen Einschränkungen, Bremekamp (4). Der Widerspruch, der gegen sie geltend gemacht worden ist, schreibt sich vor allem zwei Gründen zu. Erstens dem Aufhören der Zirkumnutationsbewegungen auf dem Klinostaten und zweitens den sonderbaren Transversalkrümmungen, die Baranetzky zuerst beschrieben hat. Machte das erstere die Beteiligung des Geotropismus an der Kreisbewegung wahrscheinlich, so schien sie durch die letzteren zur Gewißheit zu werden.

Die Transversalkrümmung besteht bekanntlich darin, daß wagrecht gelegte nutierende Windesprosse ein ganz ver-

schiedenes Verhalten zeigen, je nachdem die im Wachstum begünstigte Flanke sich auf der Ober- oder Unterseite des wagrecht gelegten Sprosses befindet. An einem normal nutrierenden Sproß, dessen Spitze etwa wagrecht im Kreise herumgeführt wird, liegt das Hauptwachstumsbestreben auf der Hinterseite des im Kreise geführten Sprosses, oder genauer gesagt, es wandert, wie wir noch sehen werden, an einer solchen Sproßspitze immer gerade von der oberen zu der hinten gelegenen Flanke. Wird der Windesproß nun derart wagrecht gelegt, daß die Hinterseite unten liegt, so verstärkt sich die Krümmung (Abb. 1 A), während umgekehrt eine Geradestreckung und Krümmung nach der anderen Seite

eintritt, wenn die Rücken-  
seite zur Oberseite eines  
solchen Versuchs gemacht  
wird (Abb. 1 B). In beiden  
Fällen findet außerdem geo-  
tropische Aufrichtung statt.  
Die Transversalkrümmungen  
bilden eine außerordentlich  
große Schwierigkeit für die  
Annahme einer autonomen  
Zirkumnutation. Von den

neueren Autoren hat Nienburg, wie wir noch sehen werden, ihren ganzen Umfang nicht zu Gesicht bekommen. Bremekamp aber, der sie in ihrer ganzen Ausdehnung beobachtete, wurde zu einem unangenehmen Zugeständnis an die Mitwirkung des Geotropismus genötigt, der je nach der Lage eine hemmende oder beschleunigende Wirkung auf die Umlaufgeschwindigkeit der Zirkumnutation oder »Cyclonastie« ausüben sollte: »In horizontaler Lage ist die Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben um die Spitze herumwandert, nicht konstant. Der Einfluß der Schwerkraft äußert sich einestheils in einer Beschleunigung, andernteils in einer Verzögerung. Die letztere ist bei den Linkswindern in der linken Seite lokalisiert. Sie veranlaßt das Auftreten der Transversalkrümmung« (4, S. 40 des Separats). Dadurch ist natürlich die ganze Autonomie stark eingeschränkt.

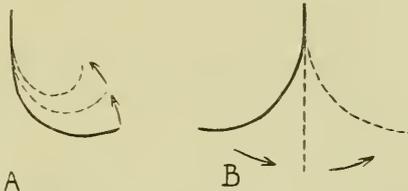


Abb. 1, aus Gradmann (6). Schematische Darstellung der Baranetzky'schen Transversalkrümmungsfiguren einer linkswindenden Pflanze. Die bei der Kreisbewegung hintere Seite liegt bei A unten, bei B oben.

## 2. Der Lateralgeotropismus.

Das Verhalten der Windepflanzen am Klinostaten und die oben geschilderten Transversalkrümmungen veranlaßten Baranetzky und vor allem Noll (18—21) dazu, die Zirkumnutationsbewegungen nicht als autonom, sondern als eigenartige geotropische Reaktionsbewegungen aufzufassen. Beginnt eine junge Windepflanze zu nutieren, so senkt sich zunächst der Sproß, bis er eine mehr oder weniger geneigte Lage einnimmt. Diese »Vorkrümmung« ist, wie Baranetzky zeigen konnte, nicht durch das Gewicht bedingt, sondern aktiv. Nach Nolls Annahme ist der Sproß in diesem Zustande transversalgeotropisch. Beginnt nun die Zirkumnutation, so zeigt der Sproß eine zweite Art von Geotropismus, den »Lateralgeotropismus«, der im Gegensatz zum Orthogeotropismus darin bestehen soll, daß hier die Schwerkraft nicht die untere Seite zu verstärktem Wachstum veranlaßt, wie es bei negativ orthotrop-geotropischen Pflanzen der Fall ist, sondern eine Seitenflanke, und zwar bei Linkswindern die rechte Seitenflanke — für einen Beschauer, der in der Achse der Zirkumnutationsbewegung stehend nach der Spitze des kreisenden Sprosses hinschaut — und bei Rechtswindern die linke. Der Lateralgeotropismus wird nun während der Hauptwachstumsperiode des Windesprosses beibehalten, macht aber dann dem negativen Orthotropismus Platz, den die älteren Stengelteile zeigen, solange sie noch wachstumsfähig sind.

Während das Vorhandensein des letztgenannten Orthotropismus nicht bezweifelt werden kann und auch nie bezweifelt worden ist — ist er's doch, der dafür sorgt, daß die Zirkumnutationen im allgemeinen um eine senkrechte Achse erfolgen, und der das Winden um allzu geneigte Stützen in der Regel verhindert —, ist das Vorhandensein des Transversal- und Lateralgeotropismus recht problematischer Natur. Brenekamp hat nutierende Spitzen in senkrechter Lage befestigt und nach mehreren Stunden keinerlei Spannung in ihnen nachweisen können, was entschieden gegen den Transversalgeotropismus spricht. Für den Lateralgeotropismus sprechen allerdings Baranetzky's Transversalkrümmungen, und sie scheinen zunächst nur durch ihn erklärt werden zu können. Die auf S. 16 mitgeteilten Versuche sollen aber für *Phaseolus vulgaris*

und *Calystegia sepium* zeigen, daß hier wenigstens von einem solchen Lateralgeotropismus nicht gesprochen werden kann.

Überhaupt sind die Noll'schen Vorstellungen mit mancherlei Unwahrscheinlichkeiten verbunden und schon die Voraussetzung, daß eine kreisende Sproßspitze nacheinander — ja, wie manche Experimente lehren, zu gleicher Zeit — im Lateral-, Transversal- und Orthogeotropismus drei verschiedene Formen des Reaktionsvermögens auf Schwerkraftreize besitzen solle, hat nicht viel Bestechendes für sich. (Vgl. auch Nienburgs Kritik [17].)

### 3. Die Überkrümmungstheorie.

Es ist daher in neuester Zeit von Gradmann (6) der Versuch gemacht worden, das Zustandekommen der Kreisbewegungen mit Hilfe des Geotropismus in einfacherer Weise zu erklären. Gradmann, der sich auf Untersuchungen an *Bowiea volubilis* stützt, spricht den Windepflanzen einen sehr starken negativen Geotropismus zu, der sie bei Abweichungen aus der Ruhelage nicht nur in diese zurückführt, sondern erhebliche Überkrümmungen hervorruft. Die Kreisbewegung »besteht dann aus einer ständig sich wiederholenden Überkrümmung der einzelnen Längszonen des Stengels« und »nach der Theorie ist die Verlängerung der Hinterseite in jedem Augenblick eine Folge des Reizes, der zu der Zeit wirkte, als diese Seite noch Unterseite war« (6, S. 387).

Folgen wir dem Autor in der Annahme des Vorhandenseins so starker Überkrümmungen, daß eine erstmalige Ablenkung aus der Ruhelage durch Überkrümmung eine ebenso große Abweichung nach der entgegengesetzten Seite entstehen läßt — derartige Überkrümmungen sind allerdings für die Windepflanzen nicht festgestellt und sonst in der Pflanzenwelt auch wohl kaum bekannt —, so können wir es verstehen, daß der Geotropismus die Zirkumnutation in Gang halten kann, wenn sie einmal vorhanden ist. Um ihr erstmaliges Auftreten und ihr Wiedererscheinen nach Störungen aber begrifflich zu machen, braucht Gradmann die weitere Hilfsannahme, daß auch Überkrümmungen vorkommen könnten, die die ursprüngliche Abweichung aus der Ruhelage an Ausmaß beträchtlich übertreffen. »Wir waren zu der Vorstellung gelangt, daß ein Abschnitt des

Stengels ein solches Reaktionsvermögen besitze, daß durch eine Krümmung nach der einen eine noch stärkere Krümmung nach der anderen Seite veranlaßt werde. Wenn sich ein solcher Sproß in geneigter Lage befindet, ist klar, daß sich eine Pendelbewegung herausbilden muß, und wenn dabei eine kleine seitliche Abweichung vorkommt, ist wieder klar, daß sie sich durch Hin- und Herpendeln solange verstärken muß, bis sie durch die eintretende Gegenreaktion ihre Begrenzung findet. Wenn also einmal eine Vorkrümmung vorhanden ist, muß allein durch sehr wirksamen negativen Geotropismus die Kreisbewegung hergestellt werden; denn die seitliche Abweichung wird sich stets als Unregelmäßigkeit einstellen« (6, S. 371).

Bringt diese Annahme also das Mißliche mit sich, daß sie die zu erklärende Kreisbewegung durch die unbekannte, nur postulierte Eigenschaft besonders starker Überkrümmungsfähigkeit zu erklären sucht, so versagt sie auch gegenüber der Konstanz der Winderichtung, die bei fast allen Windepflanzen, meist für die Art spezifisch, vorkommt. Deshalb läßt sich ein weiteres Zugeständnis, durch das der Rahmen der Überkrümmungstheorie bereits überschritten und Anlehnung an die Lateralgeotropismustheorie gesucht wird, nicht vermeiden. »Aber die Bevorzugung der Linksbewegung (bei *Bowiea*, Anm. des Verf.s) zeigt doch, daß neben dem negativen Geotropismus eine wenn auch kleine richtende Kraft vorhanden sein muß. Möglicherweise besteht sie darin, daß die Zone, die durch den Reiz veranlaßt wird, sich zu verlängern, nicht genau auf der Unterseite liegt, sondern unmerklich nach links verschoben ist« (6, S. 388). Auch die Transversalkrümmungen können durch die Überkrümmungstheorie allein nicht erklärt werden. Gradmann hat seine Ansichten auf die Bewegungen der Ranken in zwei weiteren Arbeiten ausgedehnt (7, 8). Das mitgeteilte Beobachtungsmaterial reicht aber in allen Fällen nur aus, zu zeigen, daß die Hypothese sich mit den angeführten Experimenten nicht im Widerspruch befindet. Bei *Calystegia sepium* und *Phaseolus vulgaris* lassen sich jedoch Versuche anstellen, die die Geltung der Überkrümmungstheorie für diese Pflanzen ausschließen (S. 8 und 16ff.).

---

Obwohl wir bisher nur die allerwichtigsten Anschauungen berührt haben, die für die Ursachen der Kreisbewegung geäußert worden sind, so geht doch aus dem Mitgeteilten so viel hervor, daß die von den verschiedenen Forschern angestellten Beobachtungen noch nicht eindeutig genug sind, um eine Entscheidung zugunsten irgendeiner dieser Annahmen herbeizuführen. Tatsächlich sehen denn auch Gradmann und Bremekamp sich genötigt, einige Anleihen bei den bestrittenen Theorien zu machen. Klarheit kann also weniger aus einer Diskussion des schon vorhandenen Materials erfließen, als aus dem Versuch, durch geeignete Beobachtungen das bisher bekannte zu ergänzen.

### Eigene Untersuchungen.

Die im folgenden mitgeteilten Versuche wurden an *Calystegia sepium* und *Phaseolus vulgaris* durchgeführt und fanden in einem Gewächshause statt, in dem die Temperatur hoch, aber allerdings nicht konstant gehalten werden konnte und meist zwischen  $20^{\circ}$  und  $30^{\circ}$  C schwankte. Temperaturerhöhungen beschleunigen die Umgänge der Kreisbewegung, die innerhalb der angegebenen Temperaturgrenzen eine Dauer von  $1\frac{1}{2}$  bis 3 Stunden einnehmen. Das Licht war diffus, zudem hatte seine Richtung, wie schon aus älteren Untersuchungen (z. B. von Voß [26]) hervorgeht, keinen Einfluß. Die Methoden zur Beobachtung und Aufzeichnung von Projektionen waren dieselben, die Gradmann (6, 7) verwendet hatte, mit dem Unterschied, daß den Torsionen ein ganz besonderes Augenmerk zugewendet wurde. Zu diesem Zweck wurde bei allen Versuchen eine Flanke — meist diejenige, die zu Anfang des Versuches konvex war — durch einen geraden Tuschestrich ihrer ganzen Länge nach markiert, was auf die Kreis- und Windebewegungen keinerlei Einfluß ausübt. Die zur Beobachtung kommenden frei kreisenden Windesprosse wurden unmittelbar unter ihrer Hauptwachstums- und somit Nutationszone fixiert, sei es, daß sie zwischen Watte von Klemmschrauben gehalten oder durch Gips an der Stütze oder in einer Drahtschlinge befestigt wurden. Unterläßt man dies, so setzt man sich durch die autonomen homodromen Torsionen (S. 13) ganz erheblichen Störungen aus.

## Vorversuche.

Zuerst seien hier einige Versuche mitgeteilt, welche den Zweck hatten, die Rolle zu prüfen, die der geotropischen Überkrümmung nach Gradmann beim Winden zukommen sollte. Ist wirklich »die Verlängerung der Hinterseite in jedem Augenblick eine Folge des Reizes, der zu der Zeit wirkte, als diese Seite noch Unterseite war« (6, S. 387), so muß, wenn wir eine Seite verhindern zur Unterseite zu werden, ihre Verlängerung auch in der Zeit ausbleiben, wo sie zur Hinterseite der Bewegung werden soll.

Abb. 2 gibt einige der Stellungen wieder, die ein normal kreisender *Calystegiasproß* am 29. September 1923 von 10<sup>30</sup> an eingenommen hatte (a = Vertikalprojektion, b = dazu gehörige Horizontalprojektion). In den Gang dieser Kreisbewegung wurde nun um 11 Uhr eine vertikale Glasscheibe so eingeschaltet, daß sie das Nutieren nach der einen Hälfte des Kreises verhinderte.

Erreicht im Verlauf eines solchen Versuchs nun die nutierende Spitze die Glastafel, so legt sie sich zunächst dem Hindernis an, wie dies in unserem Versuch mit *Calystegia* um 11<sup>28</sup> geschehen ist. Die Verhinderung des Kreisens äußert sich anfangs in verstärktem Druck gegen die Glastafel, so daß wir um 11<sup>45</sup> den Sproß näher an dieselbe heranbewegt sehen. Würden wir jetzt nach der Zeit eines Viertel-Umganges die Glastafel entfernen, so könnten wir, wie man sich jederzeit durch einen Versuch überzeugen kann, den Sproß binnen einigen Sekunden in die Lage eintreten sehen, die er bei ungestörter Nutationstätigkeit einnehmen würde. Wartet man mit dem Entfernen noch etwas länger, etwa die entsprechende Zeit, bis der Sproß die Richtung annehmen würde, die er vor dem Versuch um 10<sup>30</sup> gezeigt hatte, so stellt er sich alsbald in diese Lage ein. Das ist nun in dem vorliegenden Versuch geschehen, die Glastafel wurde nach Süden entfernt, und gleich darauf wieder an ihren alten Platz zurückgebracht, wobei sie den Sproß in die mit 12 Uhr bezeichnete Lage drückte. Die Umorientierung wurde um 11<sup>58</sup> begonnen und war um 12 Uhr beendet. Bis 12<sup>10</sup> blieb der Sproß der Scheibe angedrückt, dann entfernte er sich von ihr, um nun eine ganz normale Kreis-

bewegung auszuführen, deren Weg Abb. 2a erkennen läßt. Abb. 2b zeigt nur einige Stellungen in Horizontalprojektion.

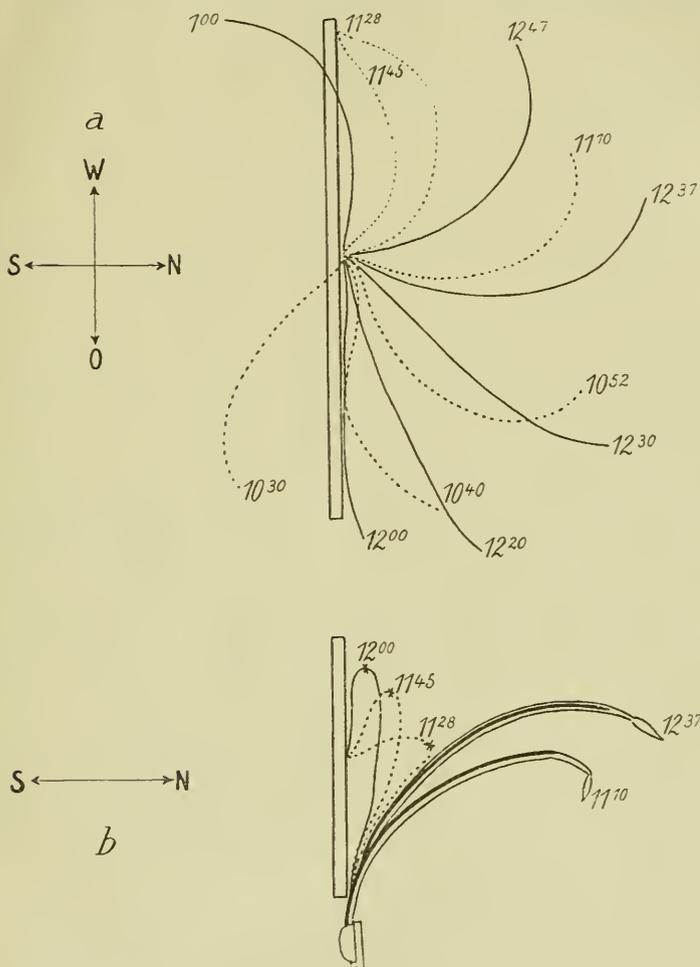


Abb. 2. Darstellung einer Kreisbewegung von *Calystegia sepium* bei Verhinderung einer Hälfte der Zirkumnutationsbewegungen durch eine vertikale Glastafel. Diese war um  $11^{00}$  an die bezeichnete Stelle gebracht und um  $12^{20}$  entfernt worden. a = vertikale, b = horizontale Projektion.

Die Lagen  $11^{10}$  und  $12^{37}$  geben den ganzen Sproß ohne die Blätter wieder, der Strich stellt eine Torsionsmarke dar, die um  $11^{10}$  auf der Südseite des Sprosses angebracht war und

um  $12^{37}$  nur eine geringe Verschiebung durch homodrome Torsion (s. S. 13) erkennen ließ.

Man sieht aus dem mitgeteilten Versuche, daß, obwohl ein halber Umgang mit der Hälfte aller nach der Überkrümmungstheorie geforderten geotropischen Reizlagen ausgeschaltet war, die Bewegung keine Störung erfuhr. Immerhin lassen sich dieser Versuchsanstellung gegenüber Einwände erheben: die Umorientierung des Sprosses von Lage  $11^{45}$ — $11^{58}$  zu Lage  $12^{00}$  brachte eine kurze geotropische Reizung mit sich, die wohl allerdings kaum Einfluß haben dürfte. Diese Reizung kann man nun ausschalten, indem man die Tafel an Ort und Stelle läßt, und den Windesproß vorsichtig an der Basis von derselben wegbiegt. (Im vorliegenden Falle also nach Norden.) Auf diese Weise läßt sich eine ebenso prompte Umorientierung des Windesprosses durchführen, wobei jegliche Reizung in dem auszuschaltenden Sinn vermieden wird.

Ferner kann man beanstanden, daß der oberste Teil des Windesprosses (von der  $\times$  Marke ab, Fig. 2b) nach der auszuschließenden Seite geneigt ist, wenigstens während eines Teils des Versuchs. Wenngleich die Nutationsbewegung an der Basis erfolgt, so könnte hier immerhin an eine Reizleitung gedacht werden. Auch dieser Einwurf läßt sich gegenstandslos machen, wenn man für die Dauer des Stillliegens des Sprosses noch eine zweite Glastafel einführt und den Sproß so zwischen beiden in einer Lage fixiert, die eine solche Krümmung ausschließt. Schließlich sei noch erwähnt, daß bei *Phaseolus vulgaris* die Spitze meist nicht nach vorwärts gebogen ist, so daß sich hier der kreisende Sproß der Tafel gewöhnlich der ganzen Länge nach anlegt.

Der mitgeteilte Versuch ist nun mehrmals bei beiden Versuchspflanzen mit allen Kautelen wiederholt worden und ergab meist normale Kreisbewegungen, von denen einigemal nach Entfernen des Hindernisses mehrere normale Umgänge noch verfolgt wurden. Kleine Störungen durch das Umorientieren des Sprosses traten gelegentlich auf, nie aber derart, daß nun ein Pendeln längs der Glastafel eingetreten oder der Ausschlag der Kreisbewegung senkrecht zu dieser auch nur wesentlich verringert worden wäre. Mit Bohnensprossen wurde der Ver-

such auch in der Weise angestellt, daß ein Sproß unterhalb der Nutationszone mit Gips an einer vertikalen Glasplatte befestigt und sich selbst überlassen wurde. Solche Sprosse legten sich nach einem halben Umgang über die von der Glasplatte abgewandte Kreishälfte an das Hindernis an, brachten sich selber längs derselben, so gut es die Reibung zuließ, in eine Lage, die der Stellung 12 Uhr in Abb. 2 entsprach, was allerdings nie ganz ohne Störungen abging, und verließen dann wieder die Tafel, um ihre Bewegung nach der anderen Seite auszuführen, ein Vorgang, der sich noch am zweiten Tage nach der Befestigung wiederholte.

Ähnliche Versuche sind in der Literatur mehrfach beschrieben worden, zuletzt noch von Bremekamp (4, S. 66 des Separats). Streng genommen sind sie beweiskräftig nicht nur gegen die Überkrümmungstheorie, sondern gegen jede rein geotropische Theorie der Kreisbewegung, wie wir denn auch bei Bremekamp den geschilderten Versuch als Beweismaterial gegen Nolls Lateralgeotropismustheorie verwendet sehen. Wir halten uns aber bei Beobachtungen dieser Art nicht zu lange auf, weil eine endgültige Klarstellung erst aus dem Studium der Transversalkrümmungen erhofft werden kann.

### Die Transversalkrümmung.

So sehr auch der oben genannte und manche andere in der Literatur mitgeteilte Versuche (s. z. B. Nienburg, 17, S. 135ff.) gegen die Anschauung vom Lateralgeotropismus sprechen, die Transversalkrümmungen bilden ein äußerst gewichtiges Argument für diesen. Nun hat Ambronn (1, 2) allerdings gezeigt, daß in dem Fall, den Abb. 1A darstellt, allein durch die Wirkung des negativen Orthogeotropismus auf den gekrümmten Sproß bei der Aufrichtung desselben eine Konvexkrümmung stattfinden muß, und Nienburg ist ihm hierin gefolgt. Es ist dies eine Folge der gekrümmten Anfangslage, und man kann sich unschwer klarmachen, daß bei einer Aufrichtung eines solchen gekrümmten Organs der früher von unten her wirkende negative Geotropismus dem Spitzenteil während und nach der Aufrichtung eine nunmehr nach innen wirkende Krümmungskomponente mitgeteilt hat. Aber solche Vorstellungen reichen

nicht aus, um den ganzen Umfang der Transversalkrümmungen zu erklären. Zunächst kommen viel stärkere Krümmungen (ja selbst spiralgige Einrollungen, z. B. Abb. 7) vor, als nach Ambronnns Rechnung zu erwarten wäre. Dann genügen seine Ansichten keineswegs, um die Geradstreckung und darauf folgende Einkrümmung im Fall der Abb. 1 B verständlich zu machen<sup>1</sup>. Und schließlich kann uns ein entscheidendes Experiment darüber belehren, daß durch Ambronnns Annahme allein die Transversalkrümmung nicht verstanden werden kann: Wir legen zwei Windesprosse in den Lagen von Abb. 1 A und B auf horizontale Glasplatten, befestigen sie unterhalb der Nutationszone mit etwas Gips und verhindern durch eine zweite Glasplatte, die wir ebenfalls horizontal 5—10 mm oberhalb der ersteren anbringen, die geotropische Aufrichtung der Sprosse, ohne ihnen ihre seitliche Bewegungsfreiheit zu rauben. Abb. 6 a und b zeigen Wiedergaben der von Bohnensprossen unter solchen Umständen nacheinander eingenommenen Lagen, die bezeugen, daß die Transversalkrümmungen auch in der Horizontalebene vor sich gehen; und dasselbe gilt für *Calystegia*. Ja häufig, besonders bei *Phaseolus*, erfolgt bei einem horizontalgelegten Sproß auch ohne Behinderung zunächst nur die Transversalkrümmung, während die geotropische Aufrichtung, wie wir noch hören werden, länger auf sich warten läßt.

Treten also die Transversalkrümmungen auch bei ausbleibender geotropischer Aufrichtung in der beschriebenen typischen Weise bei *Phaseolus* und *Calystegia* auf, so erfordern sie eine andere als die von Ambronn versuchte Deutung. Trotzdem sind sie nicht als Beweise für den Lateralgeotropismus aufzufassen. Ihr Zustandekommen wird vielmehr durch die Torsionen bedingt, die solche Windesprosse unter dem Einfluß der Schwerkraft ausführen und über die daher das Folgende eingeschaltet werden muß.

### A. Die Torsionen.

Eines der widerspruchsvollsten Gebiete in der Schlingpflanzenforschung bilden die Torsionen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>) S. auch die Kritik bei Bremekamp (4, S. 17 des Separats) und vgl. das Zitat unten (S. 23).

<sup>2</sup>) Vgl. besonders Wortmann (28) und Kolkwitz (11).

### 1. Die sogenannte scheinbare antidrome Torsion.

Abb. 3 veranschaulicht uns nach Gradmann den Vorgang der Kreisbewegung eines linkswindenden Sprosses, wobei die dem Beschauer zugewandte Flanke durch einen Strich gekennzeichnet ist. Dieser Strich bleibt stets auf der dem Beschauer zugewendeten Seite, nur wenn man den Sproß von seiner Spitze aus beschaut, der Beschauer also seine Stellung wechselt, um jedesmal die Spitze von vorn betrachten zu können, sieht man, daß an dieser der Strich erst oben, dann rechts, dann unten und schließlich links sich befindet. Das Wandern dieses Striches ist also nur scheinbar, eine Torsion ist nicht vorhanden, der ganze Vorgang führt in der Windeliteratur den Namen einer »scheinbaren antidromen Torsion«.

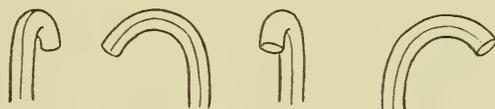


Abb. 3, aus Gradmann (6). Erklärung im Text.

### 2. Die homodrome autonome Torsion.

Nun zeigen aber die meisten Windepflanzen sehr ausgeprägte wirkliche Torsionen, die darin bestehen, daß übereinanderliegende Querschnitte ihre Lage zueinander verändern. Schon Mohl (14) war das Vorkommen solcher Torsionen aufgefallen, und er nahm zu Unrecht an, daß die Kreisbewegungen der Spitze passiv durch solche Stengeltorsionen aufgezwungen werden. Sehr schön lassen sie sich demonstrieren, wenn man die Windepflanzen statt durch eine Stütze durch Drahringe aufrechthält, in denen sie sich frei bewegen können. Abb. 4 zeigt einen solchen Sproß von Phaseolus, bei a bei Beginn des Versuches — eine Flanke ist durch einen Tuschestrich markiert —, bei b drei Tage später. Diese Art von Torsionen nennt man homodrom; die Torsionslinien laufen im selben Sinne um die Schlingpflanzen herum, wie diese um ihre Stützen winden. Sie scheinen bei den meisten, wenn nicht allen Windepflanzen vorkommen zu können, doch wird ihr Auftreten häufig durch die Stütze verhindert. In der Regel zeigen sie sich in

den älteren Zonen, in denen das Hauptwachstum und die Nutationstätigkeit schon im Erlöschen ist. Mit den Zirkumnutationen scheinen sie keinen ursächlichen Zusammenhang zu haben (Darwin); sie treten auch am Klinostaten auf, sind also von der

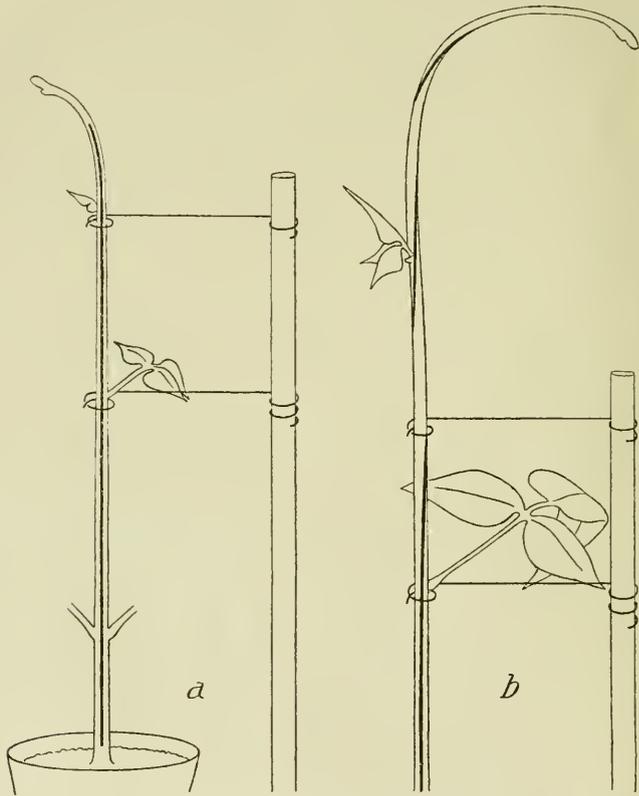


Abb. 4. In Drahringen frei beweglich gestützte Bohnenpflanze. a bei Beginn der Nutation am 12. Sept. 1923, b am 15. Sept. (oberer Teil).

Schwerkraft unabhängig, wie schon Baranetzky gezeigt hat, und finden sich auch in solchen Fällen vor, wo die Zirkumnutationen ausfallen (s. bes. Hendricks [9]). Wird dem schlängelnden Sproß eine Stütze gegeben, so unterbleiben die homodromen Torsionen, weil der oberste Spitzenteil, der selber noch keine Torsionstätigkeit besitzt, durch die Stütze in seiner Lage

festgelegt ist und somit eine Verschiebung der tiefer gelegenen Teile unmöglich macht. Das hat schon Mohl beobachtet. In Abb. 5 a hat dieser Hinderungsgrund bis jetzt bestanden, nunmehr hat die Spitze den Stab überwachsen und sofort beginnen die ersten Andeutungen der homodromen Torsion sich zu zeigen, die beim weiteren

Heranwachsen der abgebildeten Pflanze sehr deutlich in Erscheinung traten.

### 3. Die antidromen Torsionen.

Neben den homodromen Torsionen treten bei Rechts- und Linkswindern auch antidrome Torsionen auf, deren Torsionsmarken den Windesproß in entgegengesetzter

Richtung umlaufen, als dieser selber windet. Abb. 5 b stellt abermals einen Sproß von Phaseolus dar, diesmal aber mit antidromer Torsion.

Diese Torsionen sind nicht autonomer Natur, sondern durch Außenumstände bedingt. Schon Schwendener (23—25), in

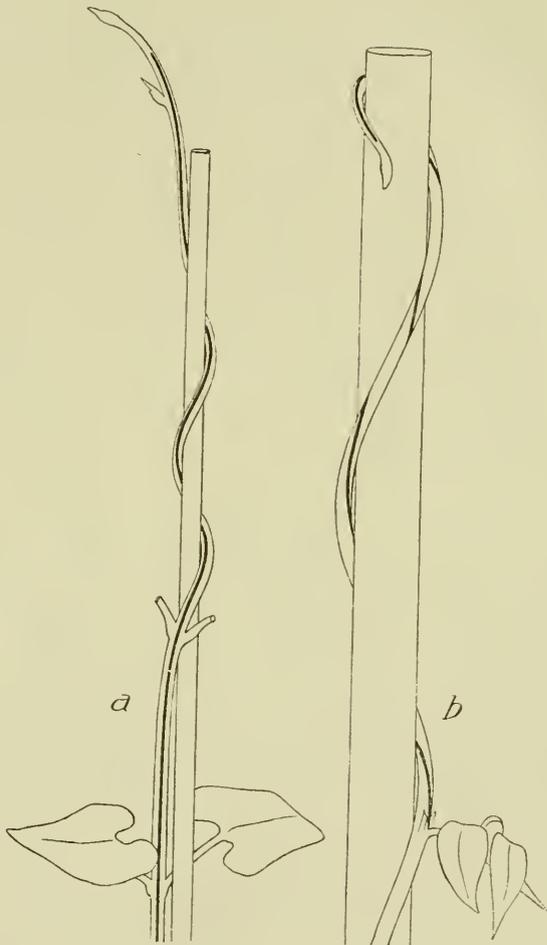


Abb. 5. Bohnensprosse. a an dünner Stütze, keine Torsion. b an dicker Stütze: Antidrome Torsion.

dessen Greifbewegungstheorie sie eine große Rolle spielen, hob hervor, daß sie besonders bei dicken Stützen vorkommen. Er stellte sich vor, daß die Spitze des Sprosses bei ihrer Kreisbewegung die Stütze zunächst umfasse, und daß beim Verengen der Windung durch die Stütze ein Gegendruck gegen den Sproß entstehe, der die antidrome Torsion hervorrufe. Diese Ansicht ist auch von späteren Autoren übernommen worden, und ein derartiges Entstehen von Torsionen gehört gewiß ins Reich des Möglichen (s. bes. Kolkwitz). Wieweit sie bei unsern Versuchspflanzen auch zur Wirklichkeit werden können, soll hier nicht untersucht werden. Denn es läßt sich zeigen, daß hier wenigstens der Hauptteil der antidromen Torsionen nicht mechanisch durch die Stütze bedingt sein kann. Schon der Umstand, daß sie am deutlichsten bei langen frei nutierenden Bohnensprossen in Erscheinung treten (besonders sobald diese etwas herabhängen), deutet auf andere Ursachen hin. Diese erkennt man im folgenden.

### B. Transversalkrümmungsversuche.

Verfolgt man die Baranetzky'schen Transversalversuche an Bohnensprossen in der S. 12 angegebenen Weise zwischen zwei horizontalen Glasplatten (Abstand derselben ca. 6 mm) und bezeichnet man die bei Beginn des Versuches konvexen Flanken durch einen geraden Tuschestrich, so kann man die Sprosse nacheinander etwa die Stellungen einnehmen sehen, wie sie Abb. 6a und b darstellen. Die Anfangslagen, beide um  $90^\circ$ , entsprechen den Anfangslagen von Abb. 1 A und B, d. h. die links-windenden Bohnensprosse sind so wagerecht gelegt, daß in Abb. 6a bei ungestörtem Nutationsverlauf der Sproß sich von der Papierebene der Abbildungen eben nach oben fortbewegen möchte, während der Sproß in 6b in ungestörter Bewegung sich nach abwärts drehen würde. Das Hauptwachstumsbestreben hat kurz vor Beginn des Versuches die Lage des Tuschestriches in beiden Fällen eingenommen und eben durch sein Vorhandensein die Konvexkrümmung der betreffenden Flanken herbeigeführt. Da nun aber der Sproß a sich von der Papierebene aufsteigend bewegen würde, wenn ihn nicht daran die über ihm liegende Glastafel behinderte, so befindet sich sein Haupt-

wachstumsbestreben gegenwärtig auf der Unterseite, während es im Sproß b sich von der Konvexseite auf die Oberseite verschoben hat<sup>1</sup>. Wir sehen zunächst, daß beide Sprosse die nach Baranetzky zu erwartenden Bewegungen ausführten, und zwar sehr schnell; die Temperatur betrug  $27-28^{\circ}$  C und die Dauer einer normalen Kreisbewegung hätte etwa 2 Stunden betragen.

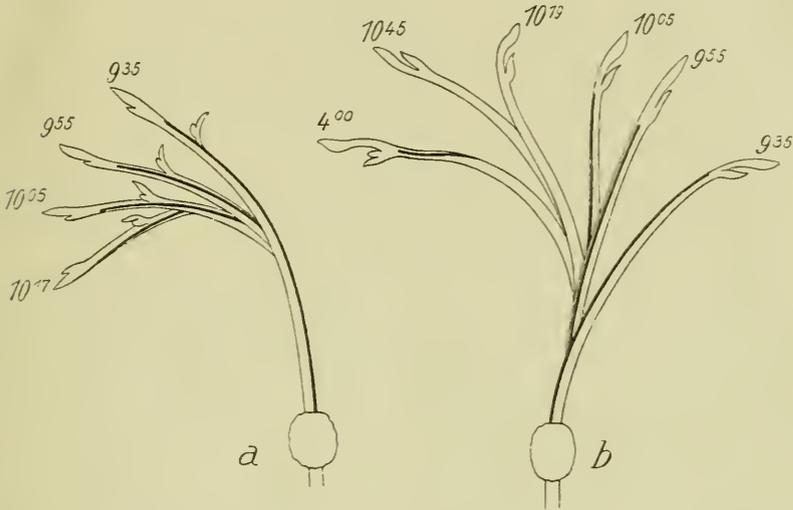


Abb. 6. Bohnensprosse horizontal gelegt, die Baranetzkyschen Transversalkrümmungen zeigend. Mit dem schwarzen Strich sind die Konvexseiten der Anfangslagen ( $9^{35}$ ) bezeichnet. Die Sprosse sind so horizontal gelegt, daß die Fortsetzung der normalen Kreisbewegung den Sproß bei a aufwärts (von der Papierebene gegen den Beschauer), bei b abwärts bewegen würde.

Fassen wir den Sproß a ins Auge, so sehen wir, daß er nach 20 Minuten nicht nur eine deutliche Konvexkrümmung ausgeführt hat, sondern auch eine Torsion, die den auf der rechten Flanke verlaufenden Strich nach oben gedreht hat. Um  $10^{05}$  und  $10^{17}$  sind Konvexkrümmung und Torsion verstärkt.

Im Falle Abb. 6b ist nach 20 Minuten ebenfalls eine Torsion eingetreten, die auch hier den Tuschestrich nach oben ge-

<sup>1</sup>) Wir werden später sehen, daß es sich in beiden Fällen noch nicht weit vom Tuschestrich entfernt haben kann.

dreht hat, aber diesmal von der linken Flanke nach oben, also in umgekehrter Richtung als in Fig. 6a. Ferner scheint bei oberflächlicher Betrachtung um  $9^{55}$  eine Geradstreckung eingetreten zu sein. Diese ist durch die Torsion vorgetäuscht, denn der Rücken des um  $9^{35}$  konvexen Sprosses liegt jetzt oben, die Öffnung der Konkavität ist gegen die Unterlage gedrückt. Und von nun ab verhält sich der Sproß von Abb. 6b ebenso wie der von Abb. 6a. Bei beiden befindet sich das Hauptwachstum in der Flanke rechts von dem Strich, bei beiden also auf der rechten Seite, und deshalb krümmen sich beide nach links ein. Sproß b macht dabei nach  $9^{55}$  auch dieselbe Torsion, die a von Anfang an gemacht hat, wir sehen um  $10^{05}$  die ursprüngliche Konkavität wieder auf der rechten Seite erscheinen, aber die an der Basis einsetzende Krümmung hat den ganzen Spitzenteil schon nach links verschoben.

Das überraschendste an diesen Beobachtungen sind die Torsionen, die in allen Versuchen — die oben mitgeteilten sind nur einzelne Beispiele — in gleicher Weise vor sich gehen und deren Richtung von der Lage der Flanke stärksten Wachstums zum Erdradius abhängt. Liegt diese Flanke auf der linken Seite, so erfolgt eine homodrome, liegt sie rechts, eine antidrome Torsion. Solche Geotorsionen kennen wir nur von plagiotropen, dorsiventralen Pflanzenteilen. Ihr Auftreten in unserem Falle zeigt, daß auch hier eine Dorsiventralität auftritt, bei der die jeweils am stärksten wachsende Flanke als Dorsalseite funktioniert. Deutlicher noch wird das Verhalten der Windesprosse, wenn wir etwas von der Baranetzky'schen Form des Transversalversuches abweichen und die in Abb. 7 wieder durch einen Strich bezeichnete Konvexseite diesmal auf die Unterseite des Sprosses bringen. In der Abbildung der Anfangslage um  $9^{50}$  ist sie also verdeckt. Jetzt ist der Sproß nach oben konkav geöffnet; beim Darüberlegen der zweiten Glasplatte läßt sich ein Druck auf die etwas nach oben zeigende Sproßspitze schlecht vermeiden, so daß dieselbe immer ein wenig seitlich verschoben wird, wodurch in diesem Falle die rechte Seite wie in Abb. 6b wieder ein wenig konkav wurde. Der Versuch begann um  $9^{50}$ ; schon um  $10^{20}$  war genau dasselbe eingetreten wie in Abb. 6b. Eine homodrom verlaufende Torsion läßt den

Strich auf der linken Flanke erscheinen, die geringe Konkavität der rechten Seite ist nach unten gedreht worden und der Sproß dadurch scheinbar gerade. Aber schon die nächsten Lagen  $10^{40}$ ,  $10^{50}$  und  $10^{55}$  zeigen eine an Geschwindigkeit zunehmende Krümmung nach rechts, eine Erscheinung, die nach der

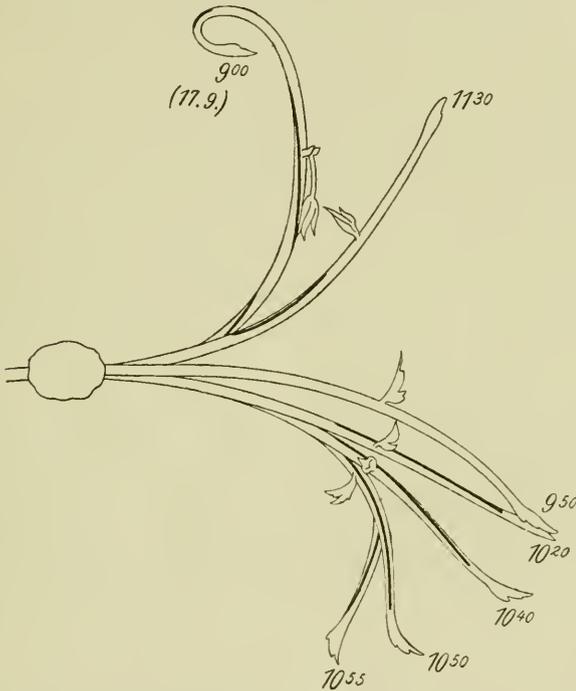


Abb. 7. Bohnensproß horizontal gelegt. Die durch schwarzen Strich bezeichnete Konvexeite liegt in der Anfangslage ( $9^{50}$ ) unten. Der Versuch begann am 16. September 1923, die letzte Aufzeichnung ist vom 17. September morgens 9 Uhr.

Lateralgeotropismustheorie überhaupt nicht eintreten dürfte. Zugleich sehen wir, daß die homodrome Torsion viel stärker geworden ist, als sich im Fall b der Abb. 6 beobachten ließ. Aber nun ereignet sich auch hier das gleiche wie dort: die homodrome Torsion schlägt in eine antidrome Torsion um, die binnen kurzem die Sproßspitze nach der anderen Seite in die Lage  $11^{30}$  bringt. Die Zwischenstadien werden sehr schnell,

ruckweise, zurückgelegt; schon um 10<sup>55</sup> war die Spitze mit erheblichem Druck, der bereits von der in der basalen Partie entwickelten Gegentorsion bedingt wird, der oberen Glasscheibe angepreßt. Hätten wir diese entfernt, wie es in anderen Versuchen geschehen ist, so wäre die Gegentorsion früher zur Geltung gelangt. Von 11<sup>30</sup> an trat eine normale Linkskrümmung mit antidromer Torsion auf, die am folgenden Tag um 9 Uhr a. m. den Sproß in die bezeichnete Stellung geführt hat.

Die Deutung der beschriebenen Versuche ist folgende:

1. In den abgebildeten Horizontallagen treten Torsionen auf, die durch die Anfangslage der Konvexseite zum Erdradius bedingt sind: Geotorsionen.

2. Durch die Torsionen wird dauernd eine andere Flanke über die Außenseite der Krümmung nach oben geführt. In Abb. 6 a wird so nach der markierten Flanke die rechts von ihr liegende zur Außenseite, später die rechts von dieser liegende, u. s. f.

3. Verstärkt sich also in dieser Horizontallage die Krümmung nach links während fortgesetzter Torsion, so ist dies ein Beweis dafür, daß das Hauptwachstumsbestreben von Flanke zu Flanke wandert, in homodromer Richtung, und nicht, daß eine Flanke einen dauernden lateralgeotropischen Reiz empfängt.

---

Das Vorhandensein dieser so ausgeprägten Torsionen weist, wie schon gesagt, auf eine wichtige Eigenschaft windender Sprosse hin, die auch Bremekamp erkannt hat, nämlich ihre Dorsiventralität. Denn zunächst verhält sich ja ein Windesproß im Transversalversuch wie ein auf die Flanke gelegter plagiotroper Sproß: Die auf der Seite liegende Oberseite wird wieder nach oben gedreht, und zwar auf dem kürzesten Wege, so daß je nach der Lage der physiologischen Oberseite eine Torsion nach links oder nach rechts ausgeführt wird.

Der Unterschied zwischen Windesprossen und plagiotropen Sprossen besteht aber darin, daß bei ersteren die Richtung der Dorsiventralität nicht festgelegt ist, sondern um den Sproß her-

um wandert (in homodromer Richtung). Die Flanke mit dem stärksten Wachstum ist jeweils die physiologische Oberseite; wird sie durch eine Drehung auf die Seite oder nach unten gebracht, so tritt schnellstens die entsprechende Torsion auf. Nun braucht aber jede Torsion zu ihrer Ausführung eine gewisse Zeit, und inzwischen wandert das Hauptwachstum in homodromer Richtung zur nächsten Flanke. Ist in Abb. 6 a die zuerst eingeleitete antidrome Torsion beendet, so liegt also das Hauptwachstum doch nicht auf der Oberseite, sondern wiederum rechts von dieser, so daß eine neue antidrome Torsion eintreten muß. Im beschriebenen Falle können die antidromen Torsionen überhaupt nicht aufhören, solange der Sproß wagrecht liegt und das verstärkte Wachstum oder wie wir nun sagen können, die Richtung der Dorsiventralität wandert. (Vgl. Abb. 7, die Lage am 17. September 9 Uhr morgens.)

Etwas anders liegt der Fall, wenn das verstärkte Wachstum auf die Seite der Anfangslagen von Abb. 6 b und 7 gelangt. In diesem Falle setzt eine homodrome Torsion ein, die die physiologische Oberseite tatsächlich binnen kurzem nach oben führt. In Abb. 6 b ist bei Beginn des Versuches das verstärkte Wachstum ja bereits rechts von dem Strich, also nach oben verschoben. Daß es aber noch nicht in der Mitte der Oberseite angekommen ist, wird durch die geringe homodrome Torsion angezeigt. Bis dieselbe aber ausgeführt war, ist auch das verstärkte Wachstum weiter nach der rechten Seite verschoben worden und damit werden die nun folgenden antidromen Torsionen eingeleitet.

Will man die homodrome Geotorsion deutlich sichtbar machen, so muß man also dafür sorgen, daß das verstärkte Wachstum nicht zu bald die Mitte der Oberseite nach rechts überschreiten kann (Abb. 7). Befindet es sich zu Anfang des Versuches links auf der Unterseite, so hat die homodrome Torsion Zeit, deutlich in Erscheinung zu treten und ferner tritt dann auch eine Horizontalkrümmung nach rechts auf. Daß es sich bei solchen Konvexkrümmungen nicht, oder nur zum Teil, um geotropische Nachkrümmungen handeln kann — die Konvexe Seite lag ja vorher unten —, erkennt man aus dem Ausbleiben derselben in Abb. 6 b, 9<sup>55</sup>.

Versuche dieser Art wurden in großer Zahl mit stets gleichem Erfolge angestellt. Nachdem einmal ermittelt war, daß die Richtung der Torsionen stets von der derzeitigen Lage der Hauptwachstumsflanke abhängt, läßt sich nunmehr mit Hilfe der Torsionen auch umgekehrt die derzeitige Lage des verstärkten Wachstums ermitteln. So konnte aus der homodromen Torsion in Abb. 6 b 9<sup>55</sup> gefolgert werden, daß in der Anfangslage das Hauptwachstum sich zwischen der linken Flanke und der Mitte der Oberseite befunden haben mußte. Aus dem fortgesetzten Fortgang der Torsionen, wie er aus Abb. 7, Lage am 17. September 9 Uhr a. m. ersehen werden kann, kann auch die fortgesetzte Wanderung des verstärkten Wachstums erschlossen werden. Dieses ist in keiner Weise durch die veränderte Lage zur Schwerkraft beeinflußt. Auch die Geschwindigkeit eines solchen Torsionsumlaufes (360°) bleibt nicht viel hinter der Geschwindigkeit eines freien normalen Nutationsumganges zurück. In meinen Protokollen befinden sich Beispiele, wo die »Transversalkrümmungen« in der typischen oben geschilderten Weise noch vor sich gingen, nachdem Windedresse zwischen zwei horizontalen Glasplatten tagelang an der geotropischen Aufrichtung verhindert waren.

Die geschilderten Torsionen treten bei der Bohne schneller ein als bei der Winde. Bei horizontalliegenden Bohnensprossen, die an ihrer Aufrichtung nicht behindert werden, treten die Torsionen auf, bevor die geotropische Aufrichtung erfolgt ist, und verschieben dadurch die Ebene, in der die letztere erfolgt. Bei *Calystegia* dagegen wird in diesem Falle das Ergebnis undeutlich. Hier setzen die Torsionen weniger prompt ein, so daß aus der Horizontallage die Nutation in ihrer gewohnten Richtung zunächst ein Stück weiter fortgesetzt und der Sproß aus seiner Anfangslage verschoben wird. Wird ein *Calystegiasproß* frei schwebend horizontal befestigt, so führt er auch aus dieser Lage seine normale Kreisbewegung weiter, ohne daß es zu Torsionen und der Baranetzky'schen Krümmungsfigur kommt<sup>1</sup>. Diese treten nur dann auf, wenn das

<sup>1</sup>) Nienburg hat in dieser Weise mit *Calystegia* experimentiert und die typischen Transversalkrümmungserscheinungen daher nicht beobachtet (17, S. 124 ff., Fig. 5, 6, 8, 9).

Nutieren durch Glasplatten in der angegebenen Weise verhindert wird. Bei *Phaseolus* dagegen sind Torsionen auch an horizontal frei angebrachten Sprossen stets zu beobachten. Längere nutierende Bohnensprosse, die durch ihr Gewicht etwas überhängen, sind daher fast nie von antidromen Torsionen frei. Das Auftreten derselben an dicken Stützen erklärt sich nun auch mit Leichtigkeit, denn hier werden die Spitzen windender Sprosse an ihrer Aufrichtung verhindert und gezwungen, in einer mehr oder weniger geneigten Lage zu verharren. Wenn in solchen Fällen die Spitze sogar oft abwärts geneigt ist, so ist gerade diese Neigung auch eine Folge der antidromen Torsion, die natürlich, und wie man leicht verfolgen kann, solche Drehungen der äußersten Spitze hervorrufen muß. Aus der Literatur läßt sich ersehen, daß die im vorstehenden geschilderten Geotorsionen auch von früheren Beobachtern wahrgenommen wurden. Abgesehen von den Arbeiten Schwendeners und seiner Schüler, die die antidromen Torsionen durch mechanischen Druck bei der Greifbewegung entstehen ließen, sind sie z. B. bei *de Vries* erwähnt. *De Vries* sah solche Torsionen an durch ihr Gewicht überhängenden Sprossen von *Calystegia sepium*. Auch er sah nur antidrome Torsionen — die vergänglichen homodromen Torsionen entziehen sich leicht der Beobachtung — und hielt sie für passiv, durch das Gewicht bedingt.

Auch *Bremekamp* hat antidrome Torsionen beobachtet, und zwar in Verbindung mit der *Baranetzky'schen* Krümmung, aber ohne sie als Geotorsionen zu erkennen. Dieser Autor hat gerade Spitzen von *Pharbitis hispida* abgeschnitten und auf Wasser schwimmen lassen, wobei diese sich allmählich in eine Spirale zusammenkrümmten. (Die Versuchsanordnung ist also unseren S. 16 beschriebenen Versuchen gut vergleichbar.) »Daß diese Reaktion von einem ganz geraden Stengelteil ausgeführt wird, zeigt noch näher die Unzulänglichkeit der *Ambross'schen* Erklärung. Wird die Spitze, wenn die Krümmung ein wenig fortgeschritten ist, umgekehrt, so geht diese zurück und wird schließlich durch eine entgegengesetzt gerichtete ersetzt. Daß aber auch eine Verschiebung der Krümmung in der Nutationsrichtung stattfindet, zeigt hier die zu gleicher Zeit auftretende antidrome Torsion« (S. 17 des Separates).

Aus anderen Angaben derselben Arbeit, z. B. S. 79, ergibt sich das gleiche. Besonders belehrend ist auch das durch Fig. 17 belegte Experiment mit *Ipomoea ternata*, das in Versuchsanordnung und Resultaten vollständig mit unserer Abb. 7 übereinstimmt und wo auch wieder Torsionen erwähnt, aber nicht näher verfolgt werden. Aus all dem geht hervor, daß die bei *Phaseolus* und *Calystegia* beobachteten Geotorsionen durchaus nicht auf diese zwei Windepflanzen beschränkt sind.

Versuchen wir es, unsere bisherigen Beobachtungen zu einer Ansicht über den normalen Verlauf der Kreisbewegung zusammenzufassen, so würden wir zunächst feststellen, daß das vermehrte Wachstumsbestreben autonom um den Sproß herumwandert, und zwar in homodromer Richtung. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man weiterhin annimmt, daß das verstärkte Wachstum einer Flanke sich mit dem negativen orthotropen Geotropismus — der doch unzweifelhaft vorhanden ist — in ähnlicher Weise kombiniert, wie die Epinastie plagiotroper Pflanzenorgane (Rawitscher [22]). Hierfür spricht unter anderem auch der Umstand, daß der Neigungswinkel nutrierender Sprosse mit der Horizontalen immer sehr konstant zu sein scheint (bei Ausschaltung des Gewichts), was sich sogar in der großen Regelmäßigkeit, mit der gleichstarke Stützen umwunden werden, zu erkennen gibt. Ferner spricht aber auch die Form und das Verhalten einer normal kreisenden Spitze, z. B. von *Phaseolus*, dafür (Abb. 8). Hier ist nur das Stück B—C gekrümmt, A—B ist gerade. Richtet man A B senkrecht auf, so zeigt sich in diesem Teil, wie schon Bremekamp hervorhebt, nunmehr eine Krümmung, bei der dieselbe Flanke konvex wird, wie in B—C. Warum tritt diese Krümmung nicht in der Lage von Abb. 8 auf? Die wahrscheinlichste Annahme ist, daß hier ein negativ geotropischer Reiz auf A B einwirkt, der dem Krümmungsbestreben der Oberseite entgegenwirkt. Wird der geotropische Reiz durch Senkrechtstellung beseitigt, so kann das verstärkte Wachstumsbestreben der Oberseite die Krümmung herbeiführen.

Sobald umgekehrt dies Krümmungsbestreben erloschen ist, richtet der Geotropismus den Sproß auf. Während sich aber

die Aufrichtung vollzieht, ist schon die nächste Flanke konvex geworden und hat den Sproß in eine neue Neigungslage geführt. Die ständige Wiederausgleichung der Krümmungen ist ja ebenso notwendig für das normale Kreisen, wie die Wanderung des verstärkten Wachstumsbestrebens. Wird sie verhindert, wird unser Sproß in Abb. 8 etwa bei B festgehalten, so macht der Abschnitt AB eine der horizontalen Krümmungen durch, wie wir sie ausführlich kennen gelernt haben. In diesem Falle befindet sich das verstärkte Wachstum bald auf der Seite; diese wird konvex, aber alsbald durch eine Torsion nach oben gebracht. Sobald dies geschehen ist, kann normale Kreisbewegung wieder einsetzen (Vorteil der Torsion).

Auch im Falle ungestörten Kreisens verlaufen die Dinge ähnlich wie zuletzt erörtert. Tatsächlich befindet sich das stärkste Wachstum niemals genau auf der Oberseite, sondern wenn diese zur Oberseite geworden ist, ist das verstärkte Wachstum schon weiter gewandert und findet sich daher in der Regel etwa zwischen Oberseite und Hinterseite des kreisenden Sprosses (vgl. die Torsion

in Abb. 6b, 9<sup>55</sup>). Daher kommt es, daß die meisten windenden Sprosse auch auf der Hinterseite konvex gekrümmt sind. Bei der Bohne, die mit ihren Torsionen sehr schnell bei der Hand ist, ist diese Krümmung äußerst gering, die am stärksten wachsende Flanke wird von der Hinterseite immer wieder nach oben tordiert. Aber *Calystegia*, deren Geotorsionen verhältnismäßig träge verlaufen, zeigt stets eine nach vorn geöffnete Sproßspitze, ähnlich wie in Abb. 2.

Was über das Zusammenwirken von Geotropismus und verstärktem Wachstumsbestreben hier gesagt wurde, ist nur eine Annahme, die allerdings viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Sie berührt sich nahe mit den Vorstellungen älterer Autoren, wie wir sie vor allem bei Wortmann (28—30) antreffen. Ihr

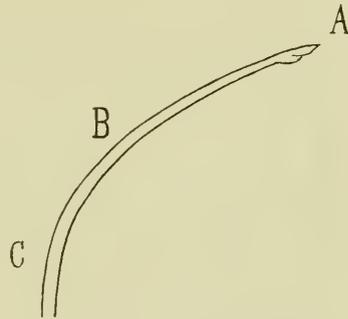


Abb. 8.

exakter Beweis, der schwierig sein dürfte, konnte — und sollte auch — im Rahmen dieser Arbeit nicht erbracht werden<sup>1</sup>.

### Klinostatenversuche.

Waren die Transversalkrümmungen stets eine Hauptstütze für die lateralgeotropischen Erklärungen des Windevorganges, so wurde das Aufhören der Kreisbewegungen am Klinostaten auch meist in dieser Richtung gedeutet. Nicht ganz zu Recht, denn eine Anschauung, wie die S. 25 vorgetragene, nimmt ja auch beim Zustandekommen der normalen Kreisbewegung die Mitwirkung des Geotropismus an. Ihm fällt ja die Aufgabe zu, die während des Kreisens durchlaufenen Neigungslagen wieder aufzurichten — wieweit hierbei der Autotropismus in Frage kommt, wissen wir vorläufig noch nicht, s. S. 30 — und ferner ist es der Geotropismus, der die älteren Teile des Sprosses senkrecht stellt, so daß die Nutation um eine senkrechte Achse vor sich gehen kann. Er bestimmt also die Nutationsebene. Es ist daher kein Wunder, wenn am Klinostaten keine so regelrechten Kreisbewegungen auftreten, wie an der senkrecht stehenden Windepflanze. Vor allen Dingen darf man nicht erwarten, daß am Klinostaten noch eine Stütze unwunden werden kann. Denn bei der senkrecht stehenden ruhenden Windepflanze ist es der Geotropismus, der dafür sorgt, daß die Achse der Kreisbewegung mit der mehr oder weniger senkrecht stehenden Stütze zusammenfällt. Steht die Stütze zu schief, so wird (Ausnahmen bei Mische [15]) dieselbe durch Einwirkung eben dieses Geotropismus verlassen. Ist der Geotropismus ausgeschaltet, so haben wir gar keine Gewähr, daß Pflanzen, die dauernd tordieren und nutieren, überhaupt noch in einer einheitlichen Richtung weiter wachsen werden, wenn wir nicht dem Autotropismus eine für solche Fälle zunächst ganz unbekannte Rolle zuschreiben wollen.

Wir haben aber noch einen gewichtigen Grund, um am Klinostaten keine Kreisbewegungen zu erwarten. Es ist eine

<sup>1</sup>) Fassen wir das verstärkte Wachstumsbestreben als eine wandernde Epinastie auf, so können wir sogar von einer Photoepinastie sprechen. Im Dunkeln erlischt die Kreisbewegung, aber nicht der negative Geotropismus. S. Newcombe (16). Der Eintritt der »Vorkrümmung« andererseits wäre das erste Auftreten der Epinastie.

altbekannte Erscheinung, daß bei herabgesetzter Wachstumstätigkeit — niederen Temperaturen z. B. — die Kreisbewegung eingestellt wird. Nun wird aber am Klinostaten die Wachstumstätigkeit der meisten Windepflanzen stark herabgesetzt. Brenekamp (4) gibt hierfür recht sprechende Zahlen an, die sich auf die Länge der Internodien von 2 *Pharbitis-hispida*-Pflanzen beziehen, die zu Beginn des Versuches von gleicher Größe und gleicher Wachstumsenergie waren. Nachdem die erste Pflanze 13 Tage um die horizontale Achse rotiert worden war, während die zweite in aufrechter Stellung verblieb, waren die Internodienlängen folgende (in mm):

1	2	3	4	5	6 (Nummern der Internodien.)
43	65	123	94	56	10
41	74	226	225	70	

Welche Gründe für ein derartiges Verhalten am Klinostaten maßgebend sind, läßt sich von vornherein natürlich nicht sagen. Daß jedes Verlassen der normalen geotropischen Lage eine Verringerung des Wachstums mit sich bringt, ersehen wir außer aus Brenekamps auch aus den Angaben Löfflers (13), der zeigt, daß Windesprosse sofort im Wachstum zurückbleiben, wenn sie mit der normalen Stütze die mehr oder weniger aufrechte Lage verlieren. Löffler glaubt das Zurückbleiben im Wachstum auf das Fehlen der haptischen Reize beim Schlingen zurückführen zu sollen und gibt auch an, daß bei senkrechter Stellung und Verhinderung des Schlingens — die Pflanzen wurden an wagrechte Drahtstäbe angebunden — das Wachstum verringert würde. Allein die in Drahtschlingen erzogenen Pflanzen meiner Versuche (vgl. Abb. 4) zeigten kein deutliches Zurückbleiben, und *Calystegiapflanzen*, die im Freien zwischen schräg gespannten Drähten in die Höhe klimmen, ohne zu winden, zeigen im Freiburger botanischen Garten ein äußerst üppiges Wachstum, bei dem sie bis 3 m Höhe erreichen.

Jedenfalls kann das Fehlen der Kreisbewegungen am Klinostaten aus diesen Gründen gut verstanden werden und es liegt kein Grund vor, aus dem Ausbleiben auf eine direkte Beteiligung des Geotropismus bei dem Kreisen der Schlingpflanzen zu schließen. Aber es gibt auch in der Literatur einige Angaben, die darauf schließen lassen, daß das Kreisen und selbst

Winden garnicht so allgemein am Klinostaten eingestellt wird, wie man annimmt. Am belehrendsten in dieser Hinsicht sind die Versuche Mieh es (15), der das Winden von *Akebia quinata* auch an der horizontalen Klinostatenachse beobachtete. Die ersten derartigen Klinostatenversuche sind wohl von Schwendener angestellt worden, und was dieser Forscher darüber mitteilt, ist recht bezeichnend: »Derartige Rotationsversuche (um die horizontale Klinostatenachse, Anm. d. Verf.) ergaben nun stets ein negatives Resultat; die Pflanze nutiert nach allen Seiten, aber sie windet nicht, sondern wächst in ungefähr geradliniger Richtung und nahezu parallel mit der Stütze weiter« (23, S. 1088). Und interessant ist auch folgende Äußerung Baranetzky's, auf den doch die Lehre vom Einstellen der Kreisbewegung am Klinostaten zurückgeht, an der entsprechenden Stelle seiner diesbezüglichen Arbeit. Nachdem davon die Rede war, »daß eine regelmäßige kreisförmige Nutation nur bei der Einwirkung der Schwerkraft auf die gesenkte Spitze zustande kommt«, heißt es weiter: »Dieser Satz kann noch nicht durch die Tatsache umgestoßen werden, daß nach 48 stündiger ununterbrochener Rotation (länger dauerten einzelne meiner Versuche nicht) immer noch zeitweise eine (wenn auch nur sehr langsame und wenig regelmäßige) kreisförmige Nutation sich zu erkennen gibt. Diese Nutation kann hier als eine „Gewohnheit“ erklärt werden, ...« (S. 31.)

Nach solchen Angaben der Autoren schien eine Nachprüfung des Verhaltens von Schlingpflanzen am Klinostaten nicht ganz aussichtslos, und als diese erfolgte, zeigte es sich, daß die Nutationstätigkeit der einzelnen Arten am Klinostaten verschieden stark behindert wurde. Wenig geeignet erwies sich die Bohne, sehr klare Bilder lieferte dagegen, und zwar bei richtiger Versuchsanstellung fast jedes Mal, *Calystegia sepium*. Abb. 9 gibt einen solchen Versuch vom 8. 10. 1923 wieder. Bei b sehen wir unten die Stütze, an der die Pflanze vor dem Versuch emporgewachsen war. Am 4. 10. 1923 begann die Rotation um eine wagrechte Klinostatenachse, deren Lage mit der Stütze etwa zusammenfällt. Wie immer in solchen Fällen hatten die obersten Windungen, die noch nutationsfähig waren, sich zunächst von der Stütze abgerollt und gerade gestreckt. Bald

aber zeigten sich Krümmungen an der Spitze, die bei oberflächlicher Betrachtung, ohne Kenntnis der Achse, um welche

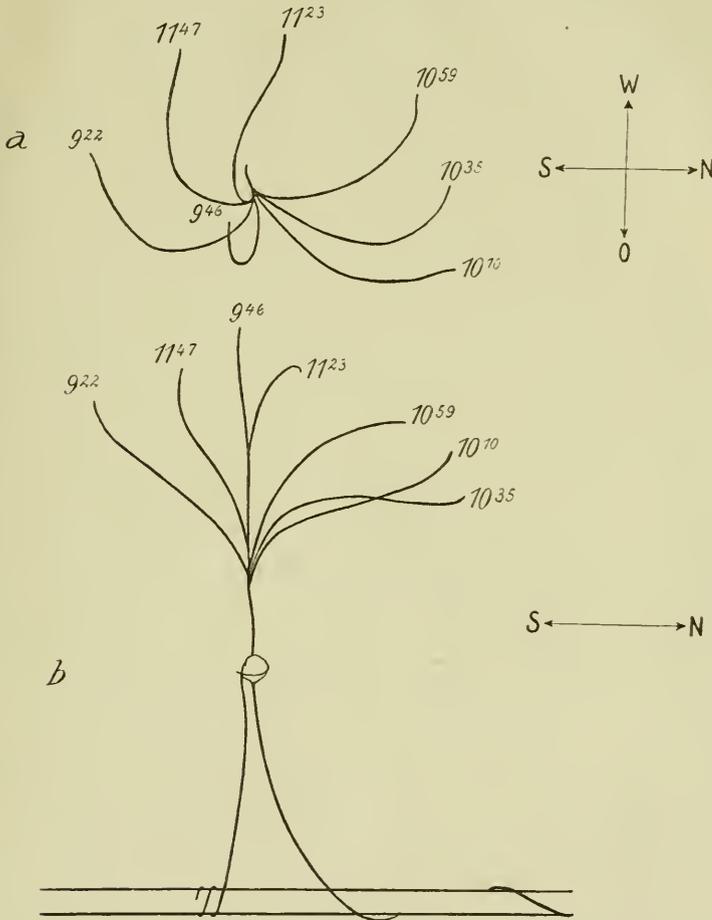


Abb. 9. Kreisbewegung eines Calystegiasprösses am Klinostaten (Rotation um horizontale Achse). a vertikale, b horizontale Projektion.

die Nutationen vor sich gingen, unregelmäßig erscheinen mußten. Denn daß der in Abb. 9b unterste gekrümmte Teil des Sprosses an der Nutation nicht mehr teilnimmt, kann man ja von vornherein nicht erkennen. Bei normalen ruhenden Windesprossen hätte sich dieser Teil unter Einwirkung der Schwerkraft auf-

gerichtet, der Beobachter hätte die Nutationsachse gekannt. Das fällt hier fort und man muß zunächst feststellen, wo die Basis der Nutationszone liegt. Mit Hilfe der homodromen, autonomen Torsionen, die am Klinostaten stets auftreten (s. S. 13) und sich vom ausgewachsenen Teil bis in die Gegend der Basis der Hauptnutationszone verfolgen lassen — höher spitzenwärts zeigen sie sich nicht —, läßt sich nun aber die jeweilige Basis der Nutationszone leicht feststellen. Wird etwas unterhalb dieser Stelle der Sproß in der auf Abb. 9b ersichtlichen Weise mit

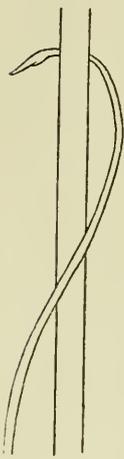


Abb. 10.

Drahtschlinge und Gips befestigt, so lassen sich die Zirkumnutationen feststellen. Es wurde nun eine Glasscheibe so über dem Versuch befestigt, daß sie in einer bestimmten Stellung der Klinostatenachse<sup>1</sup> sich senkrecht zur dermaligen Nutationsachse des Sprosses befand, um die Projektionen der Sproßstellungen im Grundriß quasi »von oben« aufzunehmen (a), während b sie parallel zur Nutationsachse im entsprechenden Aufriß wiedergibt. Zu der Abbildung ist nur noch zu bemerken, daß sie einen besonders günstigen Fall darstellt, weil sich häufig während der Beobachtung die Nutationsachse etwas verschiebt, was übrigens auch zu Anfang des abgebildeten Versuches geschah. 9<sup>46</sup> schon war die Achse ein wenig nach Westen verschoben.

Die regelmäßige Nutation, die hier bei Ausschluß des Geotropismus erfolgt ist, läßt ferner erkennen, daß auch der Autotropismus beim Ausgleich von Nutationskrümmungen eine erhebliche Rolle spielen kann. Auch am Klinostaten wird bei *Calystegia* in der Regel jede Krümmung wieder ausgeglichen und wenn wir bei Beginn eines Klinostatenversuchs die jüngsten Windungen sich abwickeln und gerade strecken sehen, so ist auch dies eine Folge des Autotropismus. Bei aufrechtstehenden Schlingpflanzen ist es der Geotropismus, der diesen Krümmungsausgleich verhindert. Indem die Stütze, wie Abb. 10 zeigt, sich der völligen Senkrechtstellung des Sprosses entgegenstellt, wird so bewirkt, daß der Sproß der Stütze nur fester angedrückt wird. Nur wo die

<sup>1</sup>) Die Umdrehungsdauer betrug ca. 24 Minuten.

Stütze fehlt, kann daher ein völliger Ausgleich der Nutationskrümmungen zustande kommen; andernfalls kommt es eben nur zum: Winden. Diesen letzten Punkt hat Schwendener nicht genügend berücksichtigt, was ihn zur Aufstellung seiner Greifbewegungstheorie führte. Zum Schluß sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß auch Schlingpflanzen ungehindert klettern und Stützen umschlingen können, wenn man ihnen den Spitzenteil abschneidet (s. Abb. 11).

Mit dem Nachweis der Autonomie der Kreisbewegung — Bremekamps Bezeichnung »Cyclonastie« ist vielleicht ganz treffend — ist natürlich kein Einblick in die inneren Gesetzmäßigkeiten gewonnen, die das Auftreten und Wandern der verstärkten Wachstumstätigkeit bedingen. Was aber die Mitwirkung der Schwerkraftreizung betrifft, so haben wir keinen Grund, ihr eine andere Rolle zuzuschreiben, als:

1. Induktion normaler negativ ortho-geotroper Reaktionen.
2. Induktion der für dorsiventrale Organe normalen Geotorsionen.

### Wichtigste Ergebnisse.

Im vorstehenden glaubt Verf. die Autonomie der Kreisbewegungen von Windesprossen erwiesen zu haben.

1. Die Baranetzky'schen Transversalkrümmungen werden nicht durch verstärktes Wachstum einer Flanke hervorgebracht, sondern an diesen Krümmungen nehmen sukzessive mehrere Flanken teil, die durch Geotorsionen an die Außenseite der Krümmung gebracht werden. Bei linkswindenden Pflanzen wird so dauernd die Flanke stärksten Wachstums auf die rechte

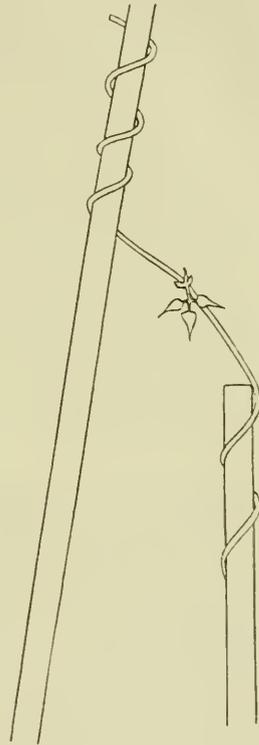


Abb. 11. Sproß von *Phaseolus vulg.* am 26. 8. 6<sup>00</sup> p. m. dekapitiert, hat am 28. 8. 3<sup>00</sup> p. m. drei Windungen um eine benachbarte Stütze ausgeführt.

Seite — die Außenseite der Baranetzky'schen Transversalkrümmung — geführt. Die Transversalkrümmung in Verbindung mit den beobachteten Torsionen beweist daher das Wandern des verstärkten Wachstums in homodromer Richtung um den Sproß.

2. Die Geotorsionen zeigen das Vorhandensein einer Dorsiventralität in den Windesprossen an. Aus der dauernden Fortsetzung der antidromen Geotorsionen bei horizontal liegenden Windesprossen geht eine dauernde Verschiebung der Dorsiventralebene in homodromer Richtung hervor.

3. Die Kreisbewegung wird auch am Klinostaten nicht in allen Fällen eingestellt; sie tritt vielmehr bei *Calystegia sepium* in gut erkennbarer Weise auf.

4. Das Zusammenwirken von verstärktem Wachstum einer Flanke und negativem Geotropismus ist wahrscheinlich dasselbe, wie bei *Epinastie* und Geotropismus plagiotroper Pflanzenteile. Exakte quantitative Beweise hierfür wurden jedoch nicht zu geben versucht.

---

Die hier mitgeteilten Ergebnisse gelten nur für *Phaseolus vulgaris* und *Calystegia sepium*. Die in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen an anderen Windepflanzen lassen sich aber mit den hier ausgeführten Anschauungen alle vereinbaren. Eine scheinbare Ausnahme enthalten die Untersuchungen von Ulehla<sup>1</sup>, auf die ich leider erst nach Fertigstellung dieser Arbeit aufmerksam wurde. Dieser Autor hat bei *Pharbitis hispida* die antidromen Torsionen im Horizontalkrümmungsversuch deutlich beobachtet und ein Satz läßt vermuten, daß auch entgegengesetzte Geotorsionen bemerkt wurden. Aber die Entstehungsursache der Torsionen wurde nicht verfolgt. Ulehla gibt aber auch den Eintritt von Horizontalkrümmungen bei Sprossen an, die am Klinostaten rotiert und nur eine Minute — ja nur zehn Sekunden — durch Unterbrechung der Rotation geotropisch gereizt wurden. Hier kann nun leicht eine normale orthotrop-geotropische Reaktion durch Torsionen in eine seitliche verwandelt worden sein. Da die Arbeit bisher nur summarisch und ohne Protokolle erschienen ist, muß eine weitere Erörterung zunächst unterbleiben.

<sup>1</sup>) Ulehla, Vlad., Studien zur Lösung des Windeproblems. Botaniska Notiser. 1920.

Zur Ausführung vorstehender Arbeit standen mir sämtliche Hilfsmittel des botanischen Instituts und Gartens in Freiburg zur Verfügung. Die Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft unterstützte mich durch Überlassung eines intermittierenden Klinostaten. Den freundlichen Helfern sei auch an dieser Stelle gedankt.

Freiburg i. B., im Oktober 1923.

### Wichtigste Literatur.

1. Ambronn, H., Zur Mechanik des Windens. Ber. üb. d. Verh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1884—1885.
2. —, Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn Wortmann. Ber. d. d. bot. Ges. 1886.
3. Baranetzky, J., Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'acad. impér. d. sc. de St. Pétersbourg. 1883. VII. Série. 31.
4. Bremekamp, C. E. B., Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Rec. trav. bot. néerlandais. 1912. 9.
5. Darwin, Ch., Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Übers. 2. Aufl. Stuttgart. 1899.
6. Gradmann, H., Die Bewegungen der Windepflanzen. Zeitschr. f. Bot. 1921. 13.
7. —, Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. 60.
8. —, Die Fünfphasenbewegung der Ranken. Ebenda. 1922. 61.
9. Hendricks, H. V., Torsion studies in twining plants. I, II. Bot. Gazette. 1919, 1923. 68, 75.
10. Kohl, F. G., Beitrag zur Kenntnis des Windens. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884. 15.
11. Kolkwitz, R., Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. d. bot. Ges. 1895.
12. Löffler, B., Experimentelle Untersuchungen über Regeneration des Gipfels und Kontaktempfindlichkeit bei Windepflanzen. Ebenda. 1919.
13. —, Über den Kletttervorgang und die Entwicklung von Winde- und Rankenpflanzen. Biol. Zentralbl. 1923. 43.
14. Miehe, H., Beiträge zum Windeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56.
15. Mohl, H., Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen. 1827.
16. Newcombe, Fr., Das Verhalten der Windepflanzen in der Dunkelheit. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56.
17. Nienburg, W., Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. Flora. 1911. 117.
18. Noll, F., Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Vorl. Mitt. Bot. Zeitg. 1885.
19. —, Bemerkung zu Schwendeners Erwiderung auf Wortmanns Theorie des Windens. Ebenda. 1886.
20. —, Über heterogene Induktion. Leipzig. 1892.
21. —, Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sitzgsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. 1901. 2. Hälfte A.

22. Rawitscher, F., Epinastie und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot. 1922. **15.**
23. Schwendener, S., Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. 1881.
24. —, Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882. **13.**
25. —, Zur Wortmannschen Theorie des Windens. Sitzgsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin. 1886. 2. Halbb.
26. Voß, W., Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Zeitg. 1902.
27. Vries, H. de, Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. 1874. **1.**
28. Wortmann, J., Theorie des Windens. Bot. Zeitg. 1886.
29. —, Einige Bemerkungen zu der von Schwendener gegen meine Theorie des Windens gerichteten Erwiderung. Ebenda.
30. Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Ebenda.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Rawitscher Felix Kurt

Artikel/Article: [Beiträge zum Windeproblem. 1-34](#)