Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen.

Von **Wilhelm Nienburg.**

(Mit Tafel IX u. X und 14 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Es gibt wenig botanisch-physiologische Fragen, die wie das Windeproblem schon seit so langer Zeit das Interesse hervorragender Forscher auf sich gezogen haben, ohne dabei eine allgemein anerkannte Lösung zu erfahren. Seit dem Erscheinen der Arbeiten von Mohl und Palm sind 83 Jahre verflossen, und wenn wir über viele Einzelerscheinungen inzwischen auch genaue Aufklärung erhalten haben, so ist die Windefrage als ganzes doch heute noch ebenso unbeantwortet wie damals. Mag das auch zum Teil an der Kompliziertheit der Erscheinungen liegen, die eine experimentelle Behandlung erschweren, so kommt doch vor allem eine andere Tatsache für die Erklärung der schroffen Widersprüche in den Ansichten der verschiedenen Autoren in Betracht. Wenn man sich mit der Windeliteratur beschäftigt, so fällt es auf, daß sich die Versuche fast ausschließlich auf die schwer analysierbaren Bewegungen älterer Pflanzen, die bereits eine Stütze umwunden haben, erstrecken. Die Erklärung der Zirkumnutation junger, noch nicht windender Sprosse hat man gewöhnlich für so einfach gehalten, daß sie einer eingehenden Experimentaluntersuchung nicht zu bedürfen schien. Der einzige Forscher, der hierin eine Ausnahme machte, war Baranetzky. Da aber Ambronn nachgewiesen hat, daß der russische Botaniker einen ganz wesentlichen Punkt bei seinem Erklärungsversuch außer Acht gelassen hat, so fehlen bis heute einwandfreie nähere Untersuchungen über die einfache kreisende Nutation noch nicht schlingender Windesprosse, denn auch Ambronn hat sich dieser Aufgabe nicht unterzogen. Wir können deshalb nicht mit Sicherheit angeben, auf welcher Kante des Stengels in einem bestimmten Augenblick die wachsende Zone liegt, wie weit sie sich in der Querrichtung erstreckt, ob die Zone gleichmäßig wächst, oder ob sich in ihr wieder ein Maximum feststellen läßt. Alles was die Beobachter hierüber sagen, beruht auf theoretischer Überlegung ohne experimentelle Begründung. Das Zustandekommen der eigentlichen Windungen hat eben das Interesse so sehr in Anspruch genommen, daß man die Einzelheiten des Nutationsvorganges darüber vernachlässigte. Dieser Tatsache haben wir, glaube ich, hauptsächlich die heutige Unsicherheit unserer Kenntnisse von der Physiologie des

Windens zuzuschreiben. Ehe die angedeuteten Vorfragen nicht definitiv beantwortet sind, kann an eine Erledigung des Hauptproblems kaum gedacht werden. Diesem Ziele etwas näher zu kommen war meine Absicht bei den im folgenden beschriebenen Untersuchungen.

I.

Das was man an einem regelmäßig nutierenden jungen Windesprosse durch die bloße Betrachtung konstatieren kann, ist ungefähr folgendes. Der Stengel steht nicht aufrecht, sondern neigt sich bogenförmig nach einer Seite über, so daß die jüngsten Teile mehr oder weniger horizontal liegen. Der horizontale Sproßteil bewegt sich um den vertikalen, wie ein Uhrzeiger um seine Achse, wobei die Richtung aber bei den meisten Schlingpflanzen eine der des Uhrzeigers entgegengesetzte ist. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß der vertikale Teil der Pflanze nicht wie die Achse des Uhrzeigers drehbar ist, so daß bei der Nutation Torsionen auftreten müßten, die aber dadurch aufgelöst werden, daß der horizontale Teil seine Lage zum Horizont während der Bewegungen gleichmäßig ändert. Dauernd wird die Kante des Sprosses, die während einer bestimmten Phase des Vorganges hinten (in bezug auf die Nutationsrichtung) war, nach oben und von dort nach vorn, nach unten und wieder nach hinten verlagert, so daß nach Vollendung eines Nutationsumlaufs jede Kante einmal die konvexe und damit die längste gewesen ist.

Zur Erklärung dieses Vorganges gibt es eigentlich nur eine klar formulierbare Theorie, das ist die der autonomen Nutation. Diese nimmt an, daß eine in der Längsrichtung des Stengels laufende Wachstumszone während eines Nutationsumlaufes unabhängig von äußeren Einflüssen einmal den Sproß umwandert und zwar gleichsinnig mit der Nutationsrichtung. Sehen wir, wie weit diese Annahme mit den Beobachtungstatsachen sich deckt. In dem Augenblick, wo zum ersten Mal einseitiges Längenwachstum zu konstatieren ist, d. h. dann, wenn die jüngsten Sproßteile der vorher aufrechten Pflanze sich horizontal krümmen, liegt die Zone des stärksten Wachstums offenbar in der Kante, die durch die Krümmung zur konvexen und oberen wird. Darauf müßte die Wachstumszone auf die rechte Flanke wandern, was mit der tatsächlich erfolgenden Bewegung des Sprosses nach links im Einklang steht. Wenn die Wachstumszone der Theorie gemäß auf die konkave Kante der Krümmung rückt, sollte man eine Aufrichtung des horizontalen Sproßteils erwarten. Das geschieht jedoch nicht, sondern die Bewegung geht in horizontaler Ebene weiter, während gleichzeitig

die konkave Kante zur hinteren wird. Dieser Widerspruch mit der theoretischen Forderung würde sich lösen, wenn man nachweisen könnte, daß das Eigengewicht des horizontalen Teiles groß genug ist, um das Ausdehnungsbestreben der unteren konkaven Kante zu kompensieren. Dann kann sich das Wachstum nur dadurch äußern, daß die geförderte Kante passiv entweder auf die Hinter- oder auf die Vorderseite rückt, wodurch im ersten Falle eine passive Nutationsbewegung nach links, im zweiten eine solche nach rechts veranlaßt werden würde. Theoretisch sind beide Möglichkeiten denkbar, realisiert wird aber immer nur die erstere. Das läßt sich nur erklären durch die Annahme, daß ein Teil der Wachstumszone noch auf der Hinterseite liegt, denn dies muß eine aktive Nutation nach links zur Folge haben, wodurch eine passive Bewegung nach rechts natürlich unmöglich gemacht wird. Die Kante, in der das Maximum der Wachstumszone liegt, würde also infolge des Eigengewichtes des horizontalen Sproßteils einerseits und des Umstandes, daß noch ein Teil der Wachstumszone auf der Hinterseite liegt, andererseits von der konkaven Unterseite wieder nach hinten rücken. Wenn die Zone dann weiter wandert, müßte sich dasselbe Spiel wiederholen, und wenn dies dauernd so fortgeht, so muß daraus die kreisende Nutation mit Notwendigkeit resultieren. Die Theorie der autonomen Nutation rechnet demnach mit drei Faktoren: 1. die wandernde Wachstumszone, 2. ausreichendes Eigengewicht des Sprosses, 3. Breitenausdehnung der Zone von mindestens ein Viertel Sproßumfang. Das Vorhandensein des ersten von ihnen ist mit Sicherheit aus der Beobachtung zu schließen, daß der gekrümmte Sproß seine Lage zum Horizont dauernd ändert, wodurch in jeder Nutationsphase eine andere Kante zur konvexen und damit zur längsten wird. Ob die andern beiden Momente in genügendem Maße wirksam sind, bedarf dagegen einer experimentellen Prüfung.

Bevor ich meine Versuche in dieser Richtung schildere, muß ich noch die Behauptung begründen, daß nur die eben dargestellte Theorie für eine Erklärung der Windepflanzennutation ernsthaft in Betracht kommen kann. Noll hat hierfür bekanntlich seinen Lateralgeotropismus verantwortlich gemacht. Darunter verstand er eine Wirkung der Schwerkraft, durch die eine Flanke des Sprosses zum stärksten Wachstum gereizt wird. Diese sollte den Windern und den etiolierten Keimlingen einer Reihe anderer Pflanzen eigentümlich sein, während man sonst geotropische Wachstumsreize nur auf der physikalischen Ober- bzw. Unterseite kennt. Welche Flanke durch den Lateralgeotropismus gefördert wird, hängt nach ihm davon ab, ob die betreffende Planze ein Rechts-

oder ein Linkswinder ist, jedenfalls aber ist es immer die (in bezug auf die Nutationsrichtung) hintere. Es ist ohne weiteres einzusehen, daß diese Vorstellungen die Form einer älteren, regelmäßig um eine Stütze gewundenen Schlingpflanze leicht verständlich machen, worauf es wohl beruht, daß die Anschauungen Noll's heute weit verbreitet sind. Unmöglich dagegen ist es, die Nutationsbewegungen — vor allem an der jungen Pflanze, wo sie deutlich hervortreten, ohne durch den Widerstand der Stütze kompliziert zu werden — mit Hilfe des Lateralgeotropismus zu erklären. Die größte Schwierigkeit bereitet da die dauernde Verlagerung der Kanten des horizontalen Sproßteils. Noll (V., pag. 238) hat zwar geglaubt, daß dies „durch den bogenförmigen Zusammenhang des kreisenden Gipfels mit den unteren aufgerichteten Stengelgliedern“ mechanisch bedingt sei. Er sucht das durch einen Gummischlauch klar zu machen, den man mit der einen Hand festhält,

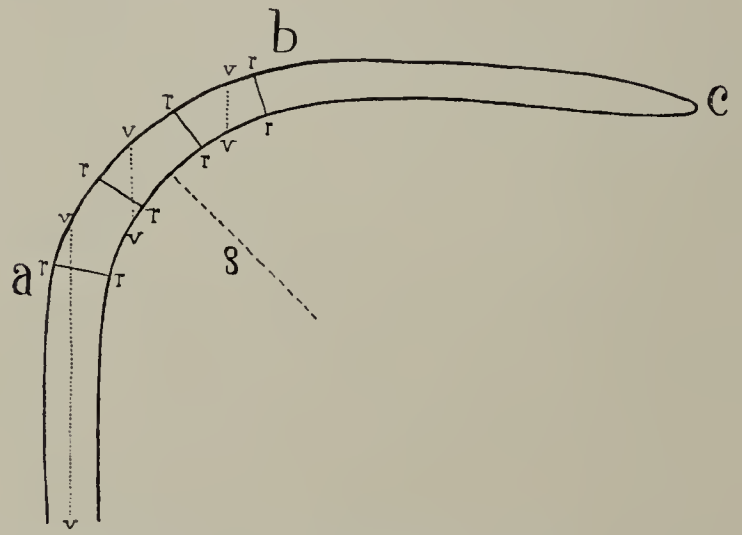


Fig. 1. Schematische Darstellung eines nutierenden Windesprosses. Erklärung im Text.



Fig. 2. Nutierender Windesproß von hinten nach der Spitze gesehen. Erklärung im Text.

während man mit der anderen den überhängenden Teil im Kreise lose herumführt, so daß Torsionen vermieden werden. Dieses Modell ist nun aber gerade im wesentlichen Punkte anders beschaffen als der nutierende Sproß. Bei dem Gummischlauch ist die von außen aufgezwungene Bewegung das Gegebene, aus der mit Notwendigkeit folgt, daß die Länge der Kanten sich sukzessiv gleichmäßig ändern muß, bei dem lateralgeotropisch gereizten Windesproß dagegen soll gerade die Bewegung durch die auf der Hinterseite liegende Wachstumszone erklärt werden. Diese könnte eine Verlagerung der Kanten nur durch eine energische Krümmung in dem bogenförmigen Stück *a—b* der Fig. 1 erreichen. Dadurch müßte die ursprünglich in einer Ebene liegende Krümmung aus dieser Ebene herausgebracht werden, wie das durch die Stadien I und II der Fig. 2 veranschaulicht wird. Das beobachtet man aber nie; wenn

die Lage der vertikalen Krümmungsebene gestört wird, so geschieht das höchstens in der Strecke *b*—*c*, niemals in dem Stück *a*—*b*. Außerdem darf die Krümmung des Bogens *a*—*b*, wenn sie eine Verlagerung der Kanten zur Folge haben soll, nicht um vertikale Achsen (s. Fig. 1 *v*—*v*). sondern um solche, die mit den Radien des Krümmungsbogens zusammentreffen (s. Fig. 1 *r*—*r*), vor sich gehen. Die muß wieder, wie aus Untersuchungen Ambronn's (II) hervorgeht, auf die wir noch zurückkommen, eine dauernde Verkürzung des Krümmungsradius ϱ hervorrufen. Da auch hiervon bei der Nutation nichts zu sehen ist, so halte ich den Schluß für berechtigt, daß ein nur auf der Hinterseite wirksamer Wachstumsreiz die kreisende Nutation mit der dauernden Kantenverlagerung nicht erklären kann. Es könnte aus ihm nur eine spiralige Einkrümmung, oder — unter Mitwirkung des negativen Geotropismus — eine schraubenförmige Gestalt resultieren. Ebenso wenig mit den Tatsachen vereinbar ist die Wortmann'sche (III) Theorie, nach der die Nutation zwar eine autonome sein, ihre Richtung und Wirksamkeit aber auch von einem Flankenreiz der Schwerkraft abhängig sein soll. Diese Anschauung besagt im wesentlichen nichts anderes als die Noll's, nur daß sie weniger klar und konsequent ist. Da Baranetzky keine allgemeine Theorie aufgestellt hat und seine Vorstellungen von dem seitlichen Einwirken sich mehr auf Einzelerscheinungen bei den Nutationskrümmungen bezogen, so bleibt tatsächlich nur die Theorie der Autonomie, wie sie zuerst Darwin (I) entwickelt hat, als diskutabel übrig.

II.

Auf deren Grundlage habe ich deshalb die Nutationsvorgänge zu untersuchen mich bemüht. Es kam dabei auf zwei Dinge an, erstens das Vorhandensein der oben erwähnten, für die Erklärung nötigen, Komponenten nachzuweisen und zweitens zu prüfen, ob alle bei nutierenden Sprossen auftretenden Bewegungen mit der Theorie im Einklang zu bringen sind. Es ist nämlich seit langem bekannt, daß an Nutationskrümmungen, die aus ihrer normalen vertikalen Lage gebracht sind, Bewegungen wie die „transversale Krümmung" Baranetzky's (pag. 36) sich vollziehen, die der Theorie Schwierigkeiten zu bereiten scheinen. Um die Wirkung der einen Komponente, des Eigengewichtes, zu kontrollieren, lag es nahe, eine Versuchsanordnung zu wählen, bei der dies durch ein Gegengewicht aufgehoben war. Ich glaubte aber diesen Weg nicht benutzen zu sollen, weil die Geschichte der Windeforschung zeigt, daß hierdurch auch bei scheinbar vorsichtigem Experimentieren leicht

anormale Erscheinungen hervorgerufen werden [1]). Auch die Prüfung der Lage und des Umfanges der Wachstumszone war auf direkte Weise, etwa mit Hilfe von Tuschemarken, aus technischen Gründen nicht möglich. Ich schlug deshalb einen indirekten Weg ein und machte eine Reihe von Umlegeversuchen, wie man wohl kurz sagen kann; d. h. die Töpfe, in denen ich junge, noch nicht windende, aber schon nutierende Exemplare von Calystegia, Convolvulus und anderen gezogen hatte, wurden horizontal umgelegt, und die dann eintretenden Bewegungen beobachtet. Es sollte auf diese Weise verschiedenes erreicht werden. Zunächst mußten hierbei, da das Eigengewicht jetzt in anderer Richtung wirkte, Wachstumskrümmungen, die zwar induziert, aber bisher durch dieses verhindert waren, zum Ausdruck kommen. Da ferner in der horizontalen Lage die „transversale Krümmung" auftritt, zu deren Erklärung Baranetzky die seitliche Wirkung der Schwerkraft für nötig hielt, so konnte auch diese Erscheinung bei der angegebenen Versuchsanordnung geprüft werden. Schließlich hoffte ich, so auch über die Lage der Wachstumszone Aufschlüsse erhalten zu können. Die Methodik war in den meisten Fällen die gleiche. Die Töpfe wurden so gelegt, daß der ganze Bogen der nutierenden Pflanze möglichst in einer Ebene horizontal lag. Dann wurde auf einer horizontal darüber und einer vertikal davor angebrachten Glasplatte unter Zuhilfnahme von festen Visierpunkten die Gestalt des Sprosses mit Fettstift projiziert. Sobald sich eine Veränderung zeigte, wurde auch diese fixiert, so daß am Ende des Versuches an den Grundrissen und Aufrissen die Bewegungen des Sprosses genau zu verfolgen waren. Bei dieser Versuchsanordnung gab es nun zwei verschiedene Möglichkeiten: einmal konnte man die Pflanzen so legen, daß der negative Geotropismus im Sinne der Nutationsrichtung wirkt, das andere Mal so, daß er dieser entgegen arbeitet [2]). Die eine Möglichkeit stellt die Fig. 3 und die andere die Fig. 4 dar.

1) Wortmann (I) hat z. B. auf Grund derartiger Versuche die Vorstellung entwickelt, daß beim Winden jeder kleinste Sproßquerschnitt in einer schraubenförmigen Linie aufwärts geführt werden soll; eine Theorie, der die komplizierten Bewegungen einer normal windenden Pflanze durchaus widersprechen.

2) Es ist manchmal angenommen worden, daß die jüngsten Teile der Windepflanzen noch nicht oder doch nur schwach negativ geotropisch reagieren. Man braucht aber nur einen Topf mit ganz jungen, noch nicht nutierenden Windesprossen horizontal zu legen, um sie nach kurzer Zeit sich aufwärts krümmen zu sehen. Bei den normal in vertikaler Krümmungsebene nutierenden Windesprossen kann der Geotropismus natürlich nicht bemerkbar werden, weil durch die dauernde gleichmäßige Verlagerung der Kanten gegen den Horizont seine Wirkung aufgehoben wird.

Die Figuren zeigen gleichzeitig, daß man die Töpfe in horizontaler Ebene beliebig drehen kann, ohne in Bezug auf die Einwirkungsrichtung der Schwerkraft etwas zu verändern, so daß also tatsächlich nur zwei prinzipiell verschiedene Fälle beobachtet werden müssen. In welchem Falle der Geotropismus gleichsinnig, in welchem er widersinnig wirkt, hängt davon ab, ob es sich um eine rechts- oder eine linkswindende Pflanze handelt. Da ich ausschließlich Linkswinder benutzt habe, muß im Falle der Fig. 3 der Geotropismus mit der Nutation gleichsinnig, im Falle der Fig. 4 widersinnig arbeiten.

Ich beginne damit, das Verhalten einer nach dem Schema der Fig. 3 umgelegten Pflanze zu schildern. Da die Versuche nie ganz gleichmäßig verlaufen, man vielmehr in einem Falle diese, im anderen jene Erscheinung besser beobachten kann, so müßte ich eigentlich alle

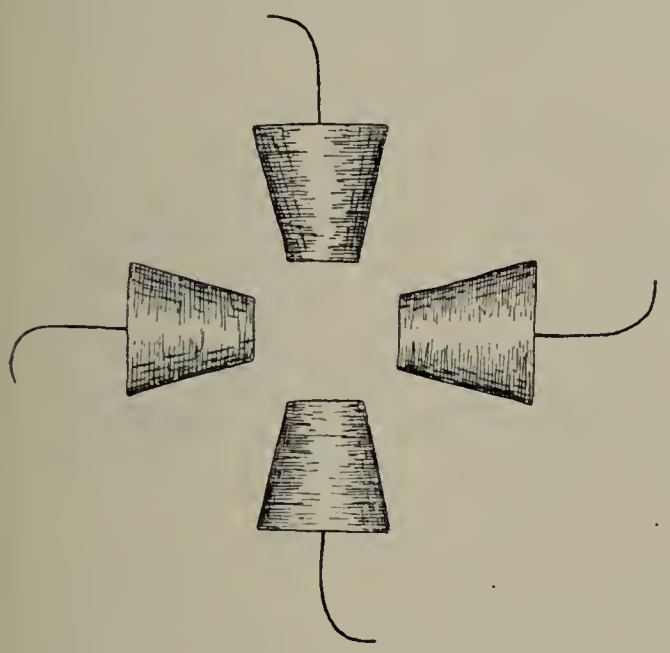


Fig. 3. Töpfe mit jungen linkswindenden Pflanzen so horizontal gelegt, daß Geotropismus und Nutation gleichsinnig wirken.

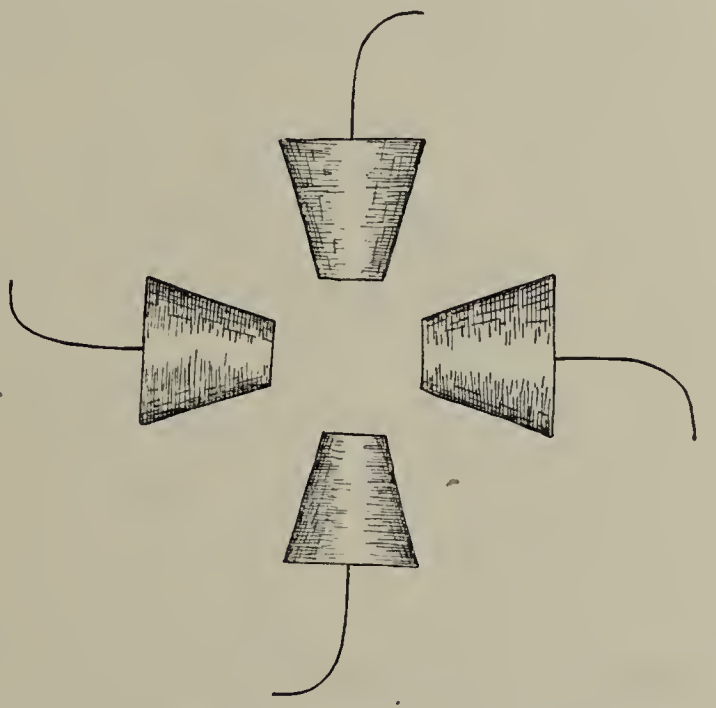


Fig. 4. Töpfe mit jungen rechtswindenden Pflanzen so horizontal gelegt, daß Geotropismus und Nutation widersinnig wirken.

Einzelversuche hier schildern, um die Schlüsse, die daraus gezogen wurden, zu motivieren. Dies war aber der vielen dafür nötigen Textfiguren wegen unausführbar, und ich habe es deshalb vorgezogen, aus den Einzelversuchen je einen typischen Fall zu konstruieren.

Wenn man eine Calystegia, die noch nicht windet, aber regelmäßig nutiert, in der oben geschilderten und in Fig. 3 illustrierten Weise um 9^{00} horizontal legt, so wird der Sproß in der Vertikalprojektion etwa die in der Fig. 5 mit 9^{00} bezeichnete Linie bilden. Die Fig. 6 gibt die entsprechende Linie der Horizontalprojektion wieder. Die erste Bewegung, die man dann bemerkt, ist eine Abflachung der Nutations-

krümmung (s. Fig. 5, 9^{10} und 9^{25}), die verbunden ist mit einer schwachen Aufwärtsbewegung (s. Fig. 6, 9^{10} und 9^{25}). Nach 9^{25} erfolgt dann eine Verstärkung der Krümmung, die bis zum Ende des Versuchs fortschreitet (s. Fig. 5). Begleitet ist diese Bewegung von einer energischen Aufrichtung der Krümmungsebene, so daß diese am Ende des Versuches fast vertikal steht (s. 11^{00} Fig. 5 und 6). Dies sind die wichtigsten der zu beobachtenden Erscheinungen. Es fragt sich nun, wie sie zu deuten sind.

Da ist zunächst die interessante, 20—30 Minuten dauernde Abflachung des Nutationsbogens. Wenn diese plötzlich und ruckweise erfolgte, könnte man sie rein mechanisch durch die Umlagerung, die das Eigengewicht des Sprosses beim Horizontallegen erfährt, erklären. Da die Bewegung aber ganz gleichmäßig und langsam vor sich geht, muß es sich um eine Wachstumserscheinung handeln. Sie kann nur auf ein schon bei Beginn des Versuches auf der konkaven Flanke

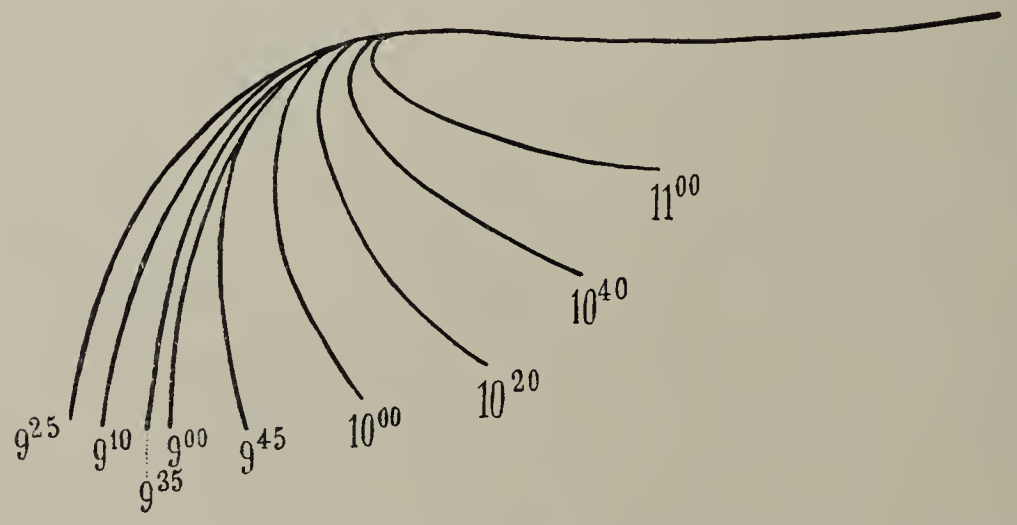


Fig. 5. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegten Pflanze in vertikaler Projektion.

liegendes Ausdehnungsbestreben zurückgeführt werden, das, solange die Nutationskrümmung aufrecht stand, durch das Eigengewicht des horizontalen Sproßteils verhindert wurde, sich auszugleichen, das jetzt aber, wo das Eigengewicht ihm nicht mehr direkt entgegenwirkt, in Erscheinung treten kann. Wir hätten damit schon eine von den Komponenten nachgewiesen, die, wie weiter vorn auseinandergesetzt ist, durch die Theorie der autonomen Nutation gefordert wurde. Nämlich ein Eigengewicht des horizontalen Sproßteils, das ausreicht, um ein auf der Unterseite vorhandenes Ausdehnungsbestreben zu kompensieren. Außerdem ist die gleichzeitig sich ergebende Tatsache von Wichtigkeit, daß dieses Ausdehnungsbestreben besteht, denn es wurde ebenfalls oben schon gesagt, daß die Wachstumszone sich auch auf die konkave Seite erstrecken müsse. Wie weit nach rückwärts auf die ursprüngliche Hinterseite, die nach dem Umlegen zur Unterseite geworden ist, die Wachstumszone sich ausdehnt, kann man dagegen bisher noch nicht

sagen, da die zwischen 9^{00} und 9^{25} bemerkbare schwache Aufwärtsbewegung (s. Fig. 6) auch auf den negativen Geotropismus zurückgeführt werden kann. Die nach 9^{25} eintretende dauernde Verstärkung des Krümmungsbogens ist das, was Baranetzky die „transversale Krümmung" nannte, die er nur durch eine Art Horizontalgeotropismus erklären zu können glaubte. Wenn eine Nutationskrümmung in horizontale Lage gebracht wird, so soll nach ihm durch die Schwerkraft die linke Flanke so lange im Wachstum gefördert werden, bis der negative Geotropismus die Krümmung wieder vertikal gestellt hat. Auf den ersten Blick scheint die dauernde Verkürzung des Krümmungsradius auch gar nicht anders deutbar zu sein. Denn nehmen wir auf Grund der Autonomie, wie ich kurz sagen will, und der zwischen 9^{00} und 9^{25} beobachteten Bewegung an, daß die Wachstumszone während dieser Zeit ungefähr in dem Quadranten zwischen der konkaven und der Unterseite lag, so muß sie nach 9^{25} vollkommen auf die konkave

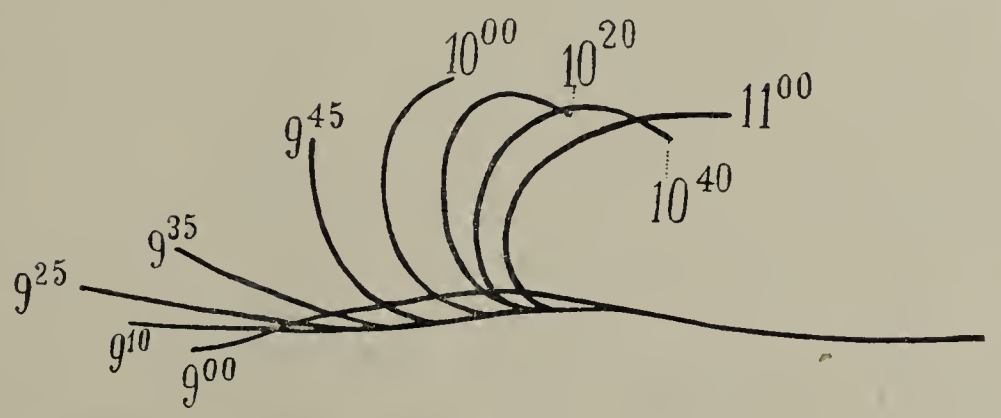


Fig. 6. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegten Pflanze in horizontaler Projektion.

Seite wandern und so eine weitere Abflachung hervorrufen. Statt dessen sehen wir schon zwischen 9^{10} und 9^{25} eine Verlangsamung der Abflachung und darauf eine energische Krümmung und Aufrichtung erfolgen, während die autonome Wachstumszone doch allmählich auf die Oberseite wandern und der Aufrichtung entgegen wirken müßte. Die in diesen Überlegungen für die Theorie der autonomen Nutation liegenden Schwierigkeiten wurden aber schon von Ambronn (I, II) in befriedigender Weise gelöst. Er wies nach, daß ein bogenförmig gekrümmtes Organ in horizontaler Lage durch den negativen Geotropismus und natürlich auch durch jede andere auf der Unterseite erfolgende Wachstumsförderung in folgender Weise verändert wird: Die Ebene der Krümmung wird gehoben, ihr Radius verkleinert, die Krümmung also verstärkt, und außerdem tritt eine ganz erhebliche scheinbare antidrome Torsion auf. Ambronn hat diese Beziehungen mathematisch abgeleitet (II) und auch ein anschauliches, aber doch nicht ganz leicht zu beschaffendes Modell dafür konstruiert (I). Für unsere Zwecke genügt

es vielleicht, wenn man sich die Verhältnisse folgendermaßen klar macht. Man schneidet sich aus Pappe einen 2—3 cm breiten Kreisbogen von 90—180° mit einem Radius von 10—15 cm. Dann knickt man diesen bogenförmigen Pappstreifen in der Weise, wie es in der Fig. 7 angedeutet ist, um Achsen, die in der Richtung der Radien des Kreisbogens liegen, so daß jedes Bogenstück gegen das benachbarte um einen möglichst konstanten kleinen Winkel gekrümmt ist. Wenn man das dadurch entstandene Gebilde mit einem Endstück flach auf den Tisch legt, so kann man die oben erwähnten Veränderungen ohne Mühe konstatieren. Versuchen wir nun diese Beziehungen auf unseren Fall anzuwenden. Die gleich zu Beginn des Versuches einsetzende, allmählich immer stärker werdende Aufrichtung der Krümmungsebene zeigt, daß von Anfang an ein entweder durch den Geotropismus oder durch die autonome Nutation hervorgerufenes Wachstumsbestreben auf der Unterseite liegt. Dieses muß in der oben auseinandergesetzten Weise auf den Krümmungsbogen einwirken: Der Radius wird verkleinert und durch die scheinbare antidrome Torsion wird die schon auf die konkave Seite vorgerückte Wachstumszone wieder etwas nach unten gedreht. Daraus erklärt sich, daß die Abflachung, die zunächst energisch einsetzt, nach 9^{10} schwächer wird und nach 9^{25} in die umgekehrte Bewegung übergeht. Bis zu diesem Zeitpunkte ist in dem Kampfe zwischen der auf die konkave Seite wandernden Wachstumszone und dem die Unterseite fördernden Geotropismus die erstere die mächtigere gewesen. Jetzt ist aber der Geotropismus, der ja einer gewissen Präsentationszeit bedarf, so wirksam geworden, daß er durch die scheinbare antidrome Torsion die vorrückende Wachstumszone immer wieder auf die Unterseite, vielleicht sogar auf die konvexe Seite bringt. Nutation und Geotropismus arbeiten also zusammen, um die Krümmungsebene aufzurichten und den Radius zu verkleinern. Weiter als bis zur annähernden Vertikalstellung habe ich die Bewegungen absichtlich nicht wiedergegeben, um die Figuren nicht unübersichtlich zu machen.

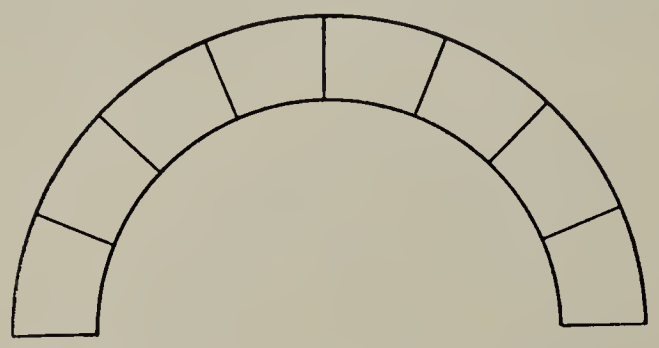


Fig. 7. Erklärung im Text.

Aus dem Versuche ergibt sich wohl folgendes: 1. Bei den normal in vertikaler Ebene nutierenden Windesprossen liegt ein Teil der Wachstumszone auf der konkaven Unterseite. 2. Das Eigengewicht des horizontalen Sproßteils genügt, um dieses zu kompensieren. 3. Die

Bewegungen, die auftreten, wenn man die Nutationsebene nach dem Schema der Fig. 3 horizontal legt, lassen sich durch Zusammenwirken von Nutation und negativem Geotropismus erklären, ohne die Annahme eines Horizontalgeotropismus nötig zu machen.

Ich kann nun dazu übergehen, das Verhalten einer nach dem Schema der Fig. 4 umgelegten Pflanze zu schildern. Fig. 8 gibt deren Bewegungen in vertikaler und Fig. 9 in horizontaler Projektion wieder. Man sieht daran, daß auch bei dieser Versuchsordnung sofort eine Abflachung der Nutationskrümmung eintritt. Diese Abflachung ist aber zunächst mit einer erheblichen Senkung der Krümmungsebene verbunden, die bis 9^{30} anhält. Darauf tritt eine noch energischere Streckung der Krümmung ein, so daß der Sproß um 10^{00} eine fast gerade Linie bildet. Er hebt sich dann weiter und krümmt sich dabei nach links. Auf diese Weise durchläuft der nutierende Sproßteil in der Zeit von 10^{10}–12^{00} eine Reihe von Stadien, die ganz übereinstimmen mit den auf die Abflachung folgenden Bewegungen im vorigen Versuch (s. Fig 5 und 6, 9^{35}—11^{00}).

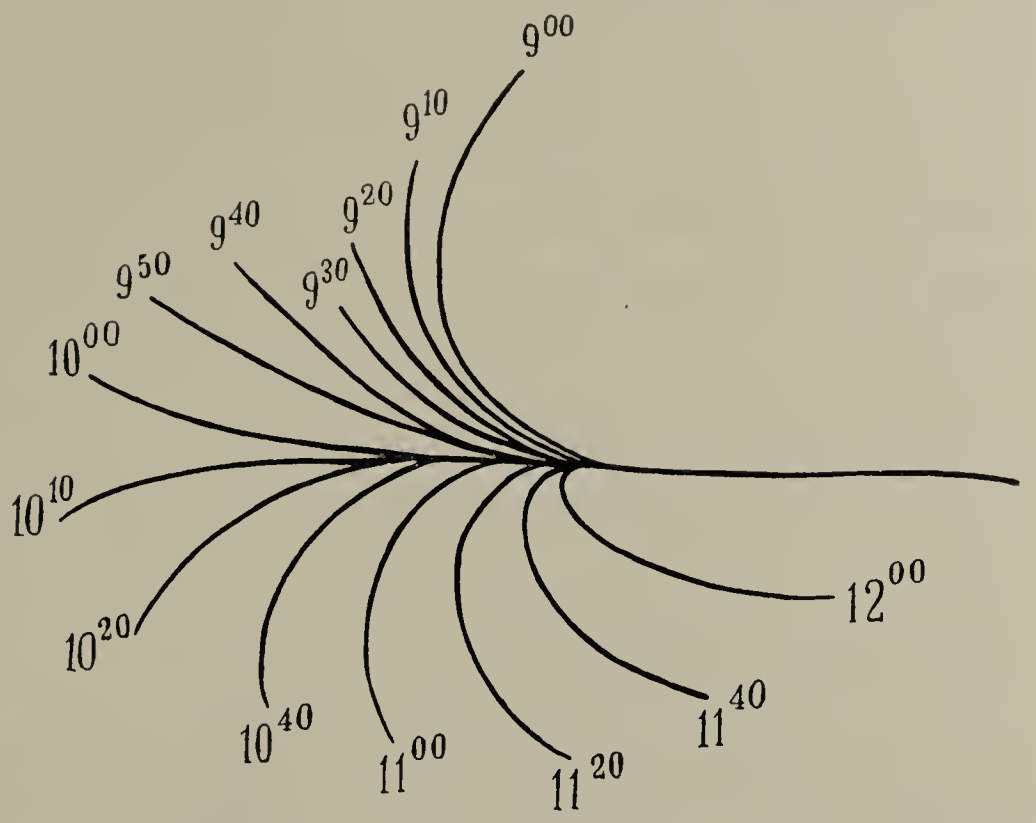


Fig. 8. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 4 horizontal gelegten Pflanze in vertikaler Projektion.

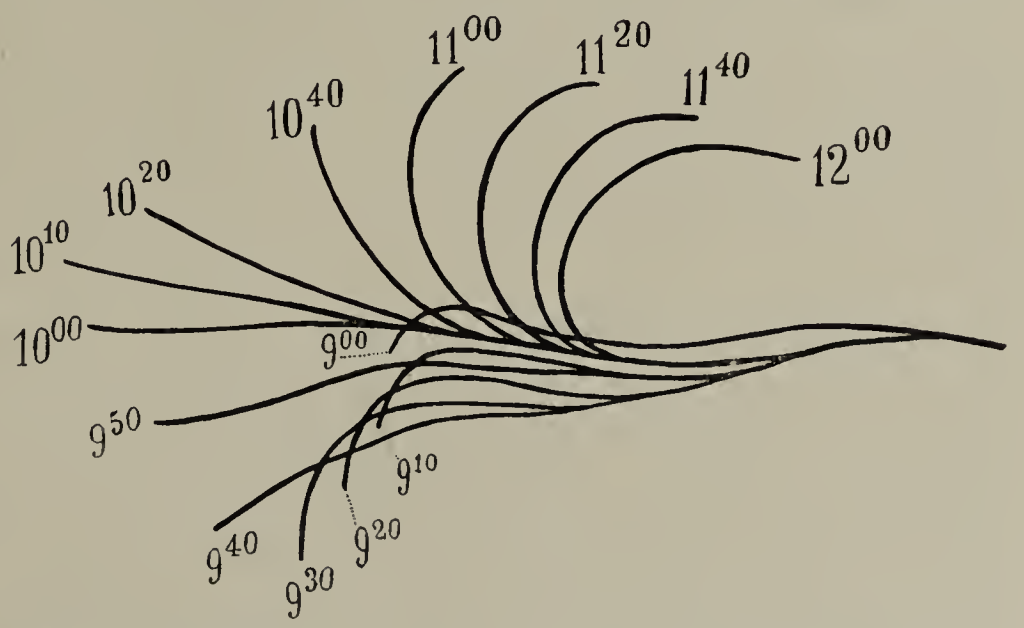


Fig. 9. Bewegungen einer nach dem Schema der Fig. 4 horizontal gelegten Pflanze in horizontaler Projektion.

Das, was an diesen Krümmungen besonders auffällt, ist die starke Senkung zwischen 9^{00} und 9^{30}. Sie weist darauf hin, daß bei Beginn des Versuchs auf der Oberseite, die in bezug auf die Nutationsrichtung die Hinterseite ist, ein kräftiges autonomes Wachstumsbestreben vorhanden ist, denn auf den Geotropismus kann diese Bewegung nicht zurückgeführt werden. Daraus ergibt sich dann, daß die ihr entsprechende schwache Hebung von 9^{00}—9^{25} in dem ersten Versuch auch als eine autonome Wachstumserscheinung anzusehen ist, die dort nur durch das Eigengewicht des Sprosses in ihrer Wirksamkeit behindert wurde. Der Schluß, daß es sich bei dieser Überwindung des Eigengewichtes um autonomes Wachstum handelt, zusammen mit der Beobachtung, daß das auf der konkaven Seite liegende Ausdehnungsbestreben bei vertikaler Stellung der Krümmungsebene das Eigengewicht nicht überwindet, nötigt dann ferner zu der Auffassung, daß das Wachstum auf der Hinterseite stärker ist als auf der konkaven. Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß das autonome Wachstum über die Zone, auf der es zu einer bestimmten Zeit wirkt, nicht gleichmäßig verteilt ist, sondern so, daß die zuletzt in den Bereich der Zone gekommenen Partien — das ist die konkave Seite der Nutationskrümmung — erst verhältnismäßig schwach wachsen, daß die mittleren Partien — die die Hinterseite einnehmen — das stärkste Wachstum zeigen, und daß sich dieses dann nach oben hin allmählich wieder verliert. Ähnlich wie beim Längenwachstum, z. B. der Wurzel, steigtdie Wachstumsenergie eines jeden schmalsten Längsstreifens allmählich zu einem Maximum, um darauf wieder abzuflauen.

Mit der besprochenen Senkung der Krümmungsebene ist auch die vom ersten Versuch her bekannte Abflachung der Krümmung verbunden. Während aber dort die Abflachung immer schwächer wurde und nach der ersten halben Stunde sogar in die umgekehrte Bewegung überging, wird sie hier immer stärker. Um diese Differenz zu verstehen, muß man folgendes bedenken. Bei der nach der Fig. 3 umgelegten Pflanze wird zunächst durch das auf der Unterseite liegende Maximum des autonomen Wachstums und später durch den Geotropismus eine immer stärkere scheinbare antidrome Torsion hervorgerufen, wodurch die Wachstumszone immer wieder auf die konvexe Seite gebracht wird, so daß die Krümmung sich dauernd verstärken muß. Beim letzten Versuch wird zwar zunächst durch das auf der Oberseite liegende Maximum auch eine schwache antidrome Torsion entstehen, die die Wachstumszone etwas auf die Oberseite zurückverlagert. Nun wird aber hier diese scheinbare antidrome Torsion nicht durch einen allmählich erstarkenden Geotropismus vergrößert. Denn dieser muß jetzt eine der ersten Torsion

entgegengesetzte, also homodrome hervorrufen. Deshalb kann das Maximum der autonomen Wachstumszone ungehindert auf die konkave Seite übergehen und dort ein energisches Abflachen des Krümmungsbogens hervorrufen, das bis zur vollständigen Gradestreckung, ja bis zur Krümmung nach der anderen Seite (s. Fig. 8, 10^{10}) führt. Jetzt müßte die Wachstumszone weiterwandern und eine neue Senkung des Sprosses veranlassen. Da aber in der Zeit von etwa 9^{40}—10^{10}, in der fast immer die gleiche Kante nach unten gekehrt war, eine kräftige geotropische Reizung induziert worden ist, so macht sich nun die scheinbare antidrome Torsion wieder geltend und verhindert das Weiterwandern der Wachstumszone. Die Folge davon ist natürlich eine dauernde Verstärkung und allmähliche Aufrichtung der Krümmungsebene. Damit dürften auch die Bewegungen, die bei der Versuchsanordnung nach dem Schema der Fig. 4 auftreten, genügend geklärt sein.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich aus den beiden geschilderten Versuchen folgendes ergibt: 1. Alle Bewegungen, die auftreten, wenn man die Nutationsebene horizontal legt, lassen sich durch das Zusammenwirken von Nutation und negativem Geotropismus erklären. 2. Das autonome Wachstum ist nicht gleichmäßig über die Zone, die es zu einer bestimmten Zeit einnimmt, verteilt, sondern weist ein Maximum auf, zu dem es allmählich ansteigt, um dann wieder abzufallen. 3. Bei dem normal in vertikaler Ebene nutierenden Windesproß liegt das Maximum auf der Hinterseite und der vorangehende, in der nächsten Phase zum Maximum werdende Teil auf der konkaven Unterseite. 4. Das Eigengewicht des horizontalen Sprosses genügt, um diesen letzteren Teil des Ausdehnungsbestrebens zu kompensieren. Hierdurch sind dann auch die für die Theorie der autonomen Nutation außer der wandernden Wachstumszone nötigen Komponenten, nämlich ausreichendes Eigengewicht und genügende Breitenausdehnung der Zone, als vorhanden nachgewiesen.

Im Anschluß an die eben geschilderten Versuche mußte gezeigt werden, daß die scheinbare antidrome Torsion, die bei ihnen eine große Rolle spielt, bisher aber nur theoretisch abgeleitet wurde, auch beim praktischen Experiment vorhanden ist und einen ausreichenden Betrag erreicht. Zu diesem Zweck wählte ich eine Versuchsanordnung, wie sie ähnlich schon Kolkwitz zum Nachweis wirklicher antidromer Torsionen an windenden Pflanzen gebraucht hat. Die Torsion wurde nämlich an den Bewegungen einer senkrecht in den Sproß gesteckten haarfeinen Glasnadel gemessen, die mittelst eines Horizontalmikroskops

beobachtet wurde. Da es mir darauf ankam, die horizontal gelegten Töpfe bis zu einem gewissen Grade um die horizontale Achse möglichst ohne Erschütterungen drehen zu können, so legte ich sie auf ein aus einer kleinen Kiste geschnittenes Lager. Dieses hing an Bindfäden, die über einen rauhen Glasstab liefen, der wieder drehbar in einem leichten Holzgestell aufgehängt war. Fig. 10 mag diese Vorrichtung veranschaulichen. In dieses Gestell wurden die Pflanzen wie in den früheren Versuchen nach dem Schema der Fig. 3 oder dem der Fig. 4 umgelegt aufgehängt. An der am stärksten gebogenen Stelle der Krümmung wurde dann die Glasnadel so eingesteckt, daß sie senkrecht nach oben gerichtet war. Das Horizontalmikroskop wurde so aufgestellt, daß die Verlängerung seiner Achse durch die Befestigungsstelle der Nadel ging und gleichzeitig die Tangente an den Krümmungsbogen bildete. Wenn endlich noch dafür gesorgt war, daß sich die Glasnadel mit einem langen Teilstrich des Okularmikrometers in dem Tubus deckte, so konnte die Beobachtung beginnen. Genaue Messungen lassen sich auf diese Weise natürlich nicht machen, weil der negative Geotropismus den Sproß und damit den Befestigungspunkt der Nadel hebt. Man kann das einigermaßen dadurch wieder ausgleichen, daß man den Krümmungsbogen durch Drehung des Glasstabes wieder in die Horizontale bringt und das Mikroskop neu einstellt. Auf diese Weise habe ich z. B. an einem nach dem Schema der Fig. 3 umgelegten Sproß in 2 Stunden eine scheinbare antidrome Torsion von etwa 130° gemessen. Ein Betrag, der vollkommen ausreicht, um die dauernde Verstärkung der Sproßkrümmung zu erklären.

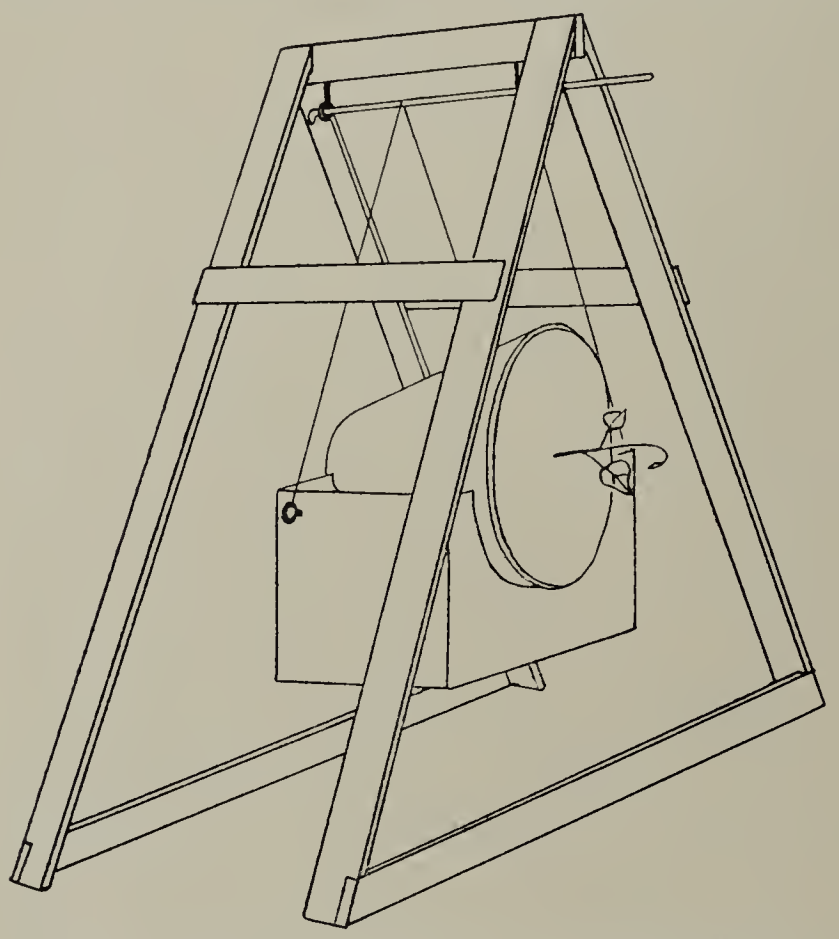


Fig. 10. Aufhängevorrichtung, um die Töpfe ohne Erschütterung etwas um die horizontale Achse drehen zu können.

Interessanter sind noch die Torsionsmessungen, die an Pflanzen angestellt wurden, die nach dem Schema der Fig. 4 umgelegt waren.

Wir sahen oben, daß die starke Abflachung, die schließlich in eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite übergeht, nach einer Periode antidromer Torsion eine solche homodromer erwarten läßt. Um zu zeigen, daß das Experiment diese Annahme bestätigt, lasse ich ein Versuchsprotokoll folgen:

Calystegia dahurica.

9^{50} umgelegt nach Fig. 4.
9^{55} Senkung, keine Torsion.
10^{00} „ „ „
10^{05} Krümmungsebene in die Horizontale gedreht.
10^{15} Senkung, Abflachung, schwache antidrome Torsion.
10^{25} „ „ „ homodrome Torsion.
10^{35} Hebung „ stärkere „ „
10^{45} „ „ „ „
11^{05} „ „ „ „
Die homodrome Torsion beträgt im ganzen über 30°.
11^{45} Die Abflachung ist in eine Krümmung nach der anderen Seite übergegangen. Es wird neu eingestellt und die Krümmung in die Horizontale gedreht.
12^{00} Stärkere Krümmung, Hebung, antidrome Torsion.

Aus solchen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die scheinbaren Torsionen, die die eigentümlichen Krümmungserscheinungen bei horizontal gelegten Windepflanzen erklären, tatsächlich zu beobachten sind. Damit verliert die „transversale Krümmung“ Baranetzky's oder die „hakenförmige Krümmung“, wie andere Autoren sie genannt haben, wohl auch für diejenigen ihre Rätselhaftigkeit, die durch die theoretischen Erwägungen Ambronn's bisher noch nicht überzeugt wurden. Im übrigen werden die vorstehenden Ausführungen für denjenigen, der die Arbeiten dieses Autors genau kennt, wenig prinzipiell Neues geboten haben. Wenn ich trotzdem glaubte, die Verhältnisse eingehend darstellen zu sollen, so liegt das daran, daß die Ambronn'schen Untersuchungen anscheinend spurlos vorübergegangen sind. Alle, die sich nach ihm mit den Windefragen beschäftigten, haben sie in ihren wesentlichen Punkten vollständig unberücksichtigt gelassen [1]). Deshalb schien es mir endlich an der Zeit, noch einmal darauf aufmerksam zu machen, daß die von ihm entdeckten Beziehungen doch nicht so nebensächlich sind, wie die Autoren offenbar annehmen.

1) Das gilt nicht von Kolkwitz, der aber nur die Windungen um eine Stütze und nicht die einfachen Nutationsbewegungen studiert hat.

III.

Im Anschluß hieran möchte ich gleich einen Einwand erörtern, der vom Standpunkt des Lateralgeotropismus gegen meine Argumentation gemacht werden könnte. Wir sahen, es ist für das Zustandekommen der Nutation notwendig, daß sich die Wachstumszone — wenn wir eine normal mit vertikaler Krümmungsebene nutierende Pflanze betrachten — von der Hinterseite bis auf die konkave Unterseite erstreckt. Man könnte dementsprechend annehmen, daß die Schwerkraft nicht die Hinterseite, sondern die zwischen der hinteren und der unteren Kante liegende Zone zum Wachstum reizt. Eine solche Vorstellung ist allerdings rein willkürlich und würde sich auch mit dem Noll'schen Reizfelderschema schwer vereinigen lassen, sie ist aber schon von Voß, einem Anhänger des Lateralgeotropismus. ausgesprochen worden und könnte offenbar die Hauptschwierigkeit, nämlich die dauernde Verlagerung der Kanten gegen den Horizont, erklären. Es fragt sich aber, wie weit mit dieser Hypothese die anderen von uns beobachteten Erscheinungen vereinigt werden können. Da ist zunächst die in dem ersten Versuch beschriebene Abflachung in der ersten halben Stunde schwer zu erklären. Wenn durch die Schwerkraft immer der rechts unten gelegene Quadrant — in der Richtung des horizontalen Sproßteils von hinten nach vorn gesehen — zum Wachstum gereizt werden soll, so müßte man gleich eine links aufwärts gerichtete Bewegung erwarten. Ähnlich ist es bei dem zweiten Versuch, wo die erst auftretende Senkung schwer verständlich ist. Um diese beiden Bewegungen zu erklären, muß man zu der Hilfshypothese greifen, daß es sich hierbei um Nachwirkungen handelt. Wenn diese an und für sich nicht unwahrscheinliche Annahme sich bestätigen ließe, so wüßte ich gegen die Voß'sche Modifikation des Lateralgeotropismus nichts einzuwenden; wenigstens was die Bewegungen einer frei nutierenden Pflanze anbetrifft. Eine andere Frage — die aber über mein Thema hinausgeht — ist es. ob sich die Nutationsbewegungen einer um eine Stütze windenden Pflanze auf diese Weise erklären lassen. Es kam also für mich, wenn ich den eben definierten Einwand entkräften wollte, darauf an, nachzuweisen, daß die Abflachung bzw. Senkung zu Beginn der beschriebenen Versuche keine lateralgeotropischen Nachwirkungen sind. Zu diesem Zwecke machte ich eine Reihe von Versuchen, für die ich die Anregung den bekannten Arbeiten Czapek's über den Geotropismus orthotroper Organe[1]) verdanke. Dieser Forscher

---

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. XXVII, pag. 243—339.

hat nachgewiesen, daß unter gewissen Bedingungen, die das Wachstum sistieren, ohne das Plasma zu töten, ein geotropischer Reiz perzipiert wird, dessen Wirkung dann aber erst zutage tritt, wenn der Starrezustand aufgehoben ist. Solche Bedingungen sind z. B. ein Aufenthalt der betreffenden Organe in einer Wasserstoffatmosphäre und in kalter oder von Chloroform gesättigter Luft. Ich glaubte nun annehmen zu dürfen, daß der Lateralgeotropismus, wenn er überhaupt vorhanden ist, auch diese Erscheinung zeigen muß. Wenn man also einen Windesproß im Starrezustand genügend lange lateralgeotropisch reizt, so müßte er nach Aufhebung der die Reaktion hindernden Bedingung eine nur der Reizrichtung entsprechende Bewegung ausführen, da Nachwirkungen von vorhergehenden Reizungen während des Starrezustandes abgeklungen sein müssen.

Auf Grund dieser Überlegung machte ich eine Reihe von Versuchen, bei denen durch Eis gekühlte Luft zur Verhinderung der Reaktion gewählt wurde, weil mir das die geringste Schädigung der Pflanzen zu versprechen schien. Die Versuchsanordnung war folgende: Töpfe mit normal nutierenden Calystegiasprossen wurden unter eine Art doppelwandige Glasglocke gestellt, die mit einer Kältemischung beschickt war. Nach einiger Zeit, wenn die Temperatur auf etwa 5° abgekühlt war, kam die Nutation zum Stillstand. Dann wurden die Pflanzen unter der Glocke bei derselben Temperatur nach dem Schema der Fig. 3 horizontal gelegt. Auf diese Weise wurden sie eine halbe bis ganze Stunde einer lateralgeotropischen Reizung ausgesetzt. Nach dieser Zeit brachte ich sie in derselben Lage in die Zimmertemperatur von etwa 20°. Hier kontrollierte ich in ähnlicher Weise wie bei den früheren Versuchen die bald wieder einsetzenden Bewegungen. Nur wurden die Pflanzen über Koordinatenpapier beobachtet und der jeweilige Stand notiert. Für die Beobachtung der Bewegung in vertikaler Richtung wurde mit Vorteil ein Horizontalmikroskop benutzt. Die Versuche lieferten im wesentlichen vollständig übereinstimmende Resultate. In den ersten 5—10 Minuten war keine Bewegung zu konstatieren; so lange dauerte es offenbar, bis die höhere Temperatur wirksam wurde. Darauf trat eine 5—15 Minuten dauernde deutliche Abflachung ein, die nach dieser Zeit in die umgekehrte Bewegung überging. Mit der Abflachung gleichzeitig ging eine schwache Aufrichtung, die nach dem Aufhören der ersteren sehr viel stärker wurde. Das sind also genau dieselben Bewegungen wie sie in dem ersten Umlegeversuch beschrieben wurden. Die kürzere Dauer und der geringere Betrag der Abflachung erklärt sich wohl zur Genüge aus dem Umstande, daß während der langen

horizontalen Lage in der Kältestarre ein starker negativ geotropischer Reiz induziert werden mußte, dessen Folgen ja oben eingehend geschildert sind.

Wenn man die Abflachung zu Beginn der einfachen Umlegeversuche eventuell noch, wie ich auseinandersetzte, durch einen etwas modifizierten Lateralgeotropismus erklären konnte, so scheint das bei dieser Versuchsanordnung ausgeschlossen. Denn während des Starrezustandes von einer halben bis ganzen Stunde müßte eine lateralgeotropische Nachwirkung beim Übergang in die höhere Temperatur bereits verschwunden sein, da bei der normalen Nutation, die in etwa 2 Stunden einen Umlauf vollendet, die jeweilig lateralgeotropisch gereizte Kante nach einer halben Stunde in den links oben liegenden Quadranten — in der Richtung des Sprosses von hinten nach vorn gesehen — gelangen würde, wo natürlich kein Wachstum mehr stattfinden darf. Es hätte also in der Eisglocke ein starker neuer Reiz in dem rechts unten liegenden Quadranten perzipiert werden müssen. Da die darnach zu erwartende Bewegung, die gleich beim Reaktionsbeginn eine Verstärkung der Krümmung hätte bringen müssen, nicht auftritt, so ist eine seitlich wachstumsfördernde Wirkung der Schwerkraft offenbar nicht vorhanden und man kann die Abflachung nur als eine rein autonome Nutationsbewegung auffassen.

IV.

Ich komme nun zu dem Teil meiner Aufgabe, bei dem es sich darum handelte, diejenigen Versuche zu entkräften, die nach den Verfechtern des Lateralgeotropismus die Unhaltbarkeit der Theorie der autonomen Nutation beweisen sollen.

Noll sagt in seiner „Heterogenen Induktion“ (pag. 46), nachdem er von den Klinostatenversuchen Baranetzky's gesprochen hat: „Durch eine ganz andere Art der Versuchsanstellung gelang es mir ebenfalls zu zeigen, daß die rotierende Nutation keine verstärkte Zirkumnutation sei. Ich ging dabei von folgender Überlegung aus: Ist die Bewegung durch eine gewisse Einwirkung der Schwere auf eine Seitenkante verursacht, so muß ein Stillstand derselben eintreten, sobald dem schwebenden Gipfelteil ein seitliches Hindernis entgegengesetzt wird. Der Druck muß sich dann mit der zunehmenden Spannung im Organ mit der Zeit verstärken. Ist dagegen die Bewegung die Folge von autonomer Zirkumnutation, so muß nach einer gewissen Zeit — wie man leicht findet, nach einem Viertel derjenigen, welche ein ganzer Umgang benötigt — autonom die Unterkante des Organs die Verlängerung erfahren, der Gipfel müßte gehoben werden. Nach einem weiteren Viertel der Um-

gangszeit müßte dann die der ursprünglich geförderten gerade gegenüber liegende Stengelkante sich stärker als alle andern verlängern, was einem verminderten Druck auf das Hindernis oder einem Wegwenden von demselben gleichkommen müßte usw. Es zeigte sich jedoch bei allen Versuchen, daß der Stengel sowohl der rotierenden etiolierten Keimpflanzen wie auch der von normalwüchsigen Schlingpflanzen ständig stärker der Stütze angepreßt wurde, daß beim Aufhalten der rotierenden Bewegung das stärkere Wachstum also nicht mehr rings um den Stengel fortschreitet, sondern auf die eine der Stütze gegenüberliegende horizontale Seitenkante beschränkt blieb. Damit war auf anderem Wege die bisherige, besonders von Darwin herrührende Anschauung von der Natur der rotierenden Nutation als unrichtig erwiesen."

Gegen diese Beweisführung läßt sich zunächst einwenden, daß sie die seit Schwendener's (I) Windearbeit bekannte, und später durch Kolkwitz besonders anschaulich demonstrierte wirkliche antidrome Torsion ganz außer Acht läßt. Diese muß immer auftreten, wenn ein bogenförmig gekrümmtes Organ, das mit dem einem Ende irgendwie befestigt ist, mit dem anderen gegen einen Widerstand drückt. Durch die so entstandene Torsion muß bei einer Windepflanze, die mit einer Stütze in Berührung kommt, die Wachstumszone passiv von der Unterseite auf die Hinterseite gedreht werden. Auf diese Weise erklärt sich wenigstens ein Teil der von Noll angeführten Erscheinung. Es fragt sich allerdings, ob die mechanischen Torsionen ausgiebig genug sind, um dauernd das Fortschreiten der Wachstumszone zu kompensieren. Es ist das nicht ganz leicht festzustellen, weil die Umlaufszeit ziemlichen Schwankungsn unterliegt. Nach einer Reihe von Beobachtungen schien es mir aber, daß die antidrome Torsion hierfür nicht ausreicht. Bei einem Exemplar von Pharbitis hispida z. B. betrug sie in 1 Stunde etwa 80°, während der ganze Umlauf in 2—3 Stunden ausgeführt wird, so daß man mindestens 120° hätte erwarten sollen. Der gegen eine Stütze gedrückte Windesproß muß aber noch auf eine andere Weise mechanisch daran gehindert werden, nach einem Viertel des Nutationsumlaufes sich aufzurichten. Er bewegt sich ja nicht frei, sondern müßte an der Stütze hinaufgleiten und hätte, da er in der ersten Phase stark gegen diese gedrückt ist, einen beträchtlichen Reibungswiderstand zu überwinden. Wenn man diesen Reibungswiderstand ausschaltet, so muß die Differenz, die zwischen dem Weiterwandern der autonomen Wachstumszone und ihrer Rückdrehung durch die antidrome Torsion besteht, durch eine Aufrichtung des Sprosses erkennbar werden. Ich habe mir hierfür einen kleinen Apparat machen lassen, den die Fig. 11

veranschaulicht. Es ist eine Art Zeiger am Bogen, nur daß der Sproß. dessen Wachstum gemessen werden soll, nicht indirekt durch einen über eine Rolle laufenden Faden den Zeiger in Bewegung setzt, sondern durch direkte Hebung des kürzeren Armes. Dieser trägt an seinem Ende ein Widerlager *a*, während der viermal so lange andere Arm *b* vor einer bogenförmigen Skala spielt. Im Drehpunkte *c* läuft der Zeiger, der natürlich genau ausbalanziert ist, mit der Spitze in kleinen Messingpfannen. Vorn unten an der Skala ist ein stabförmiger Halter *d* angebracht, mit dem man den Apparat an einem Stativ befestigen kann. Für den Versuch wird der Nutationsmesser, wie ich vielleicht sagen darf, so gerichtet, daß die Endknospe *e* eines Windesprosses *f* gegen das Widerlager *a* drückt. Wenn dann das Wachstum auf die Unterseite rückt, so muß der Sproß sich heben, und der Zeiger *b* sich um den vierfachen Betrag senken. Da die Skala in Millimeter geteilt ist, so bedeutet eine Senkung um 4 mm eine Hebung des Sprosses um 1 mm.

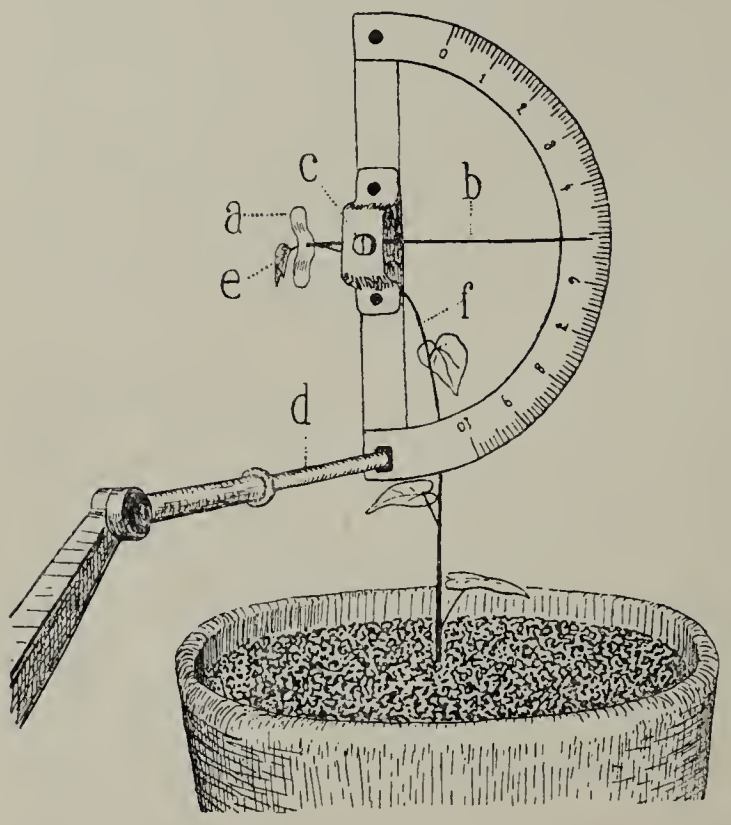


Fig. 11. Apparat zur Konstatierung der auf die Unterseite des Sprosses wandernden Wachstumszone. Erklärung im Text.

Ich will jetzt einige der Versuchsergebnisse mitteilen:

1		2		3		4	
Calystegia dahurica		Calystegia dahurica		Convolvulus sepium		Pharbitis hispida	
Zeit	Skala	Zeit	Skala	Zeit	Skala	Zeit	Skala
3^{43}	52	4^{15}	61	10^{00}	52	9^{13}	55
3^{53}	51	4^{30}	61	10^{10}	57,5	9^{28}	54,5
4^{03}	47,5	4^{45}	66	10^{15}	66	9^{46}	54
4^{13}	47	5^{05}	72	10^{20}	67,5	10^{00}	53
4^{23}	47,5	5^{15}	78	10^{25}	71	10^{26}	54
4^{28}	51,5	5^{25}	92	10^{30}	74	10^{35}	56
4^{33}	56			10^{35}	80	10^{50}	58
4^{38}	63,5					11^{00}	60
4^{43}	68,5					11^{10}	62
4^{48}	74,5					11^{40}	72,5
						12^{04}	79
						12^{22}	80,5

Diese Versuche und viele andere, die ich anstellte, stimmen darin überein, daß nach einer gewissen Zeit eine energische Aufrichtung des Windesprosses eintritt. Im einzelnen zeigen sich allerdings manche Verschiedenheiten. Es fällt z. B. auf, daß häufig zuerst eine schwache Senkung des Sprosses zu konstatieren ist (s. Versuch 1 und 4). Das ist wahrscheinlich so zu erklären, daß in diesen Fällen die Knospe *e* nicht genau gegen den Mittelpunkt des Widerlagers *a* gedrückt hat, sondern an eine etwas tiefere Stelle. Es ist nämlich nicht immer ganz leicht, den Apparat richtig zu orientieren, ohne dabei die Knospe aus ihrer natürlichen Lage zu bringen. Abgesehen von diesen kleinen, auf experimentelle Schwierigkeiten zurückzuführenden Schwankungen zeigt sich zunächst gewöhnlich kein Ausschlag des Zeigers. Der Sproß verstärkt während dieser Zeit, die bei Calystegia gewöhnlich eine halbe Stunde dauert, nur seinen Druck gegen das Widerlager, wie man leicht am Vorschnellen der Knospe beim Wegnehmen des Nutationsmessers konstatieren kann. Dann beginnt ein erst langsames, allmählich immer schneller werdendes Sinken des Zeigers. Diese Bewegung beweist, daß die Wachstumszone autonom auf die Unterseite des Sprosses wandert, womit die Forderung, die Noll stellt: „ . . . der Gipfel müßte gehoben werden", erfüllt ist. Ein Abwenden von dem Widerlager findet allerdings nicht statt, und zwar weil während des Versuches durch den Druck gegen das Widerlager eine starke antidrome Torsion entstanden ist, die die Wachstumszone zurückdreht. Gegen Ende des Versuches pflegt bei sehr lebhaft wachsenden Sprossen sich die Endknospe durch vollständige Aufrichtung von dem Apparat zu befreien und normal weiter zu nutieren. Bei langsamer wachsenden Exemplaren dagegen beginnt der über das Widerlager hinausragende Teil Bewegungen, wie wir sie bei den Versuchen mit horizontal gelegten Sprossen geschildert haben, die schließlich zu Windungen um den Nutationsmesser führen.

Gegen diese Versuche könnte vielleicht der Einwand gemacht werden, daß die Hebung der Endknospe, die ja immer erst nach etwa einer halben Stunde auftritt, durch einen während dieser Zeit induzierten negativ-geotropischen Reiz hervorgerufen wäre. Ich habe deshalb auch einige Messungen vorgenommen, bei denen die Pflanzen vertikal nach unten gerichtet an den Apparat gestellt wurden. Einen solchen Versuch will ich hier mitteilen:

Calystegia dahurica, umgekehrt an den Nutationsmesser gestellt [1]).

1) Die Versuchsordnung kann man sich leicht klar machen, wenn man Fig. 11 auf den Kopf stellt.

10^{15} 61,
10^{50} 71,
11^{00} . . . . 72.

Es war also eine Hebung des Zeigers eingetreten, die eine Streckung des Sprosses entgegen dem negativem Geotropismus zeigt. Nach 11 Uhr begann der Sproß sich vom Zeiger abzuheben. Diese letzte Erscheinung erklärt sich ebenso wie die starke Abflachung in dem Umlegeversuch nach Schema der Fig. 4. Ich brauche deshalb hier nicht weiter darauf einzugehen.

V.

Eine zweite Versuchsreihe, die Noll angestellt hat, um seine Theorie zu stützen, beruht auf seiner Vorstellung der geotropischen „Reizfelder“ (III). Diese sollten „der geometrisch bestimmte, empirische Ausdruck der unbekannten geotropischen Reizstruktur“ (IV) durch die Schwerkraft in ihrer Wachstumsrichtung beeinflußter Pflanzenorgane sein. Diese Reizfelder, über deren Ableitung ich mich hier natürlich nicht auslassen kann, sollten bei den Windepflanzen so orientiert sein, wie es Fig. 12 *L* für Links- und Fig. 12 *R* für Rechtswinder angibt. Beides sind Querschnitte durch die Sprosse in der horizontal schwebenden Region von hinten nach vorn gesehen. Die Halbkreise geben die Lage der Reizfelder und die Pfeile die Richtung der Schwerkraftswirkung an. Man sieht, wie bei den Linkswindern die Schwerkraft nur auf die rechte und bei Rechtswindern nur auf die linke Kante wirken müßte. Noll schloß nun aus seinem Schema, daß man durch Anwendung der Zentrifugalkraft, deren Wirkung bei vertikaler Rotationsachse senkrecht zur Schwerkraftswirkung gerichtet ist, bei Windepflanzen besondere Wachstumserscheinungen müsse hervorrufen können, nämlich je nach der Versuchsanordnung ein Heben oder Senken der Endknospe. Die schematische Fig. 13 wird dies besser a[illegible]ungen zeigen. *A* und *B* stellen die Querschnitte zweier von hinten nach vorn gesehener Windesprosse in ihren horizontalen

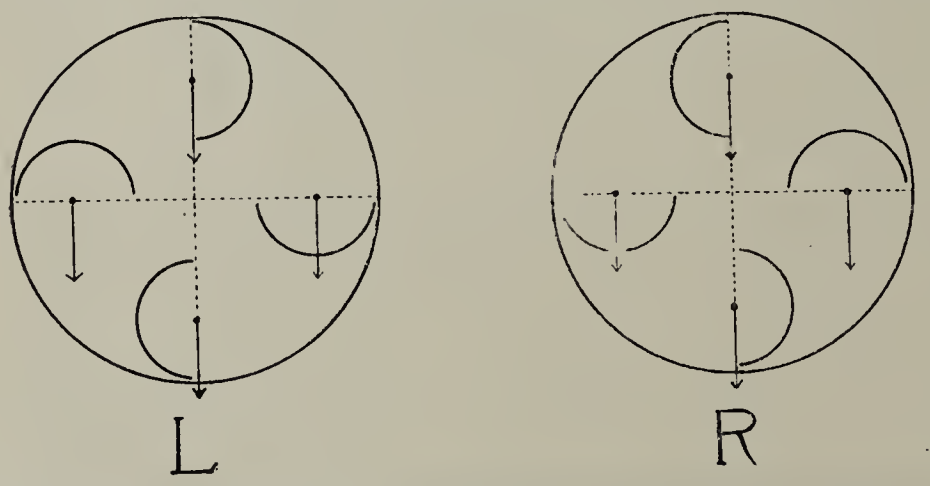


Fig. 12. Schema für die Wirkung der Noll'schen Reizfelder bei Windepflanzen. Erklärung im Text.

Teilen dar, die sich auf den beiden entgegengesetzten Rändern einer Zentrifuge befinden. *R* deutet die Rotationsachse an und die horizontalen Pfeile die Wirkung der Fliehkraft. Auf die Bedeutung der mit *T* und *W* bezeichneten peripheren Pfeile, sowie der Schraffierung des einen Quadranten werde ich später eingehen. Man sieht ohne weiteres, daß im Falle *A* eine Hebung und im Falle *B* eine Senkung der Endknospe eintreten muß. Noll hat nun bei seinen Zentrifugalversuchen diese Vorhersage bestätigt gefunden, und ich kann auf Grund zahlreicher, vielfach variierter Versuche ebenfalls sagen, daß das Heben bzw. Sinken der Endknospe regelmäßig zu beobachten ist, wenn man genügend vorsichtig experimentiert. Man muß vor allem dafür sorgen, daß die Schleuderkraft nicht die Wachstumsenergie der Sprosse übersteigt. Wenn man zu lange und zu zarte Schößlinge nimmt, werden

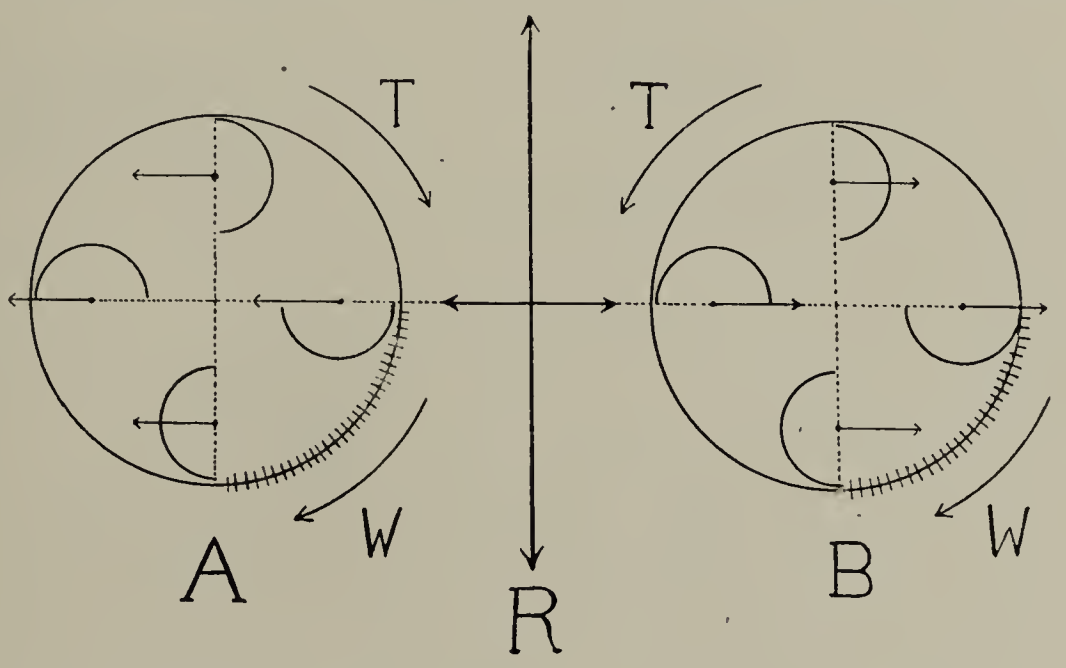
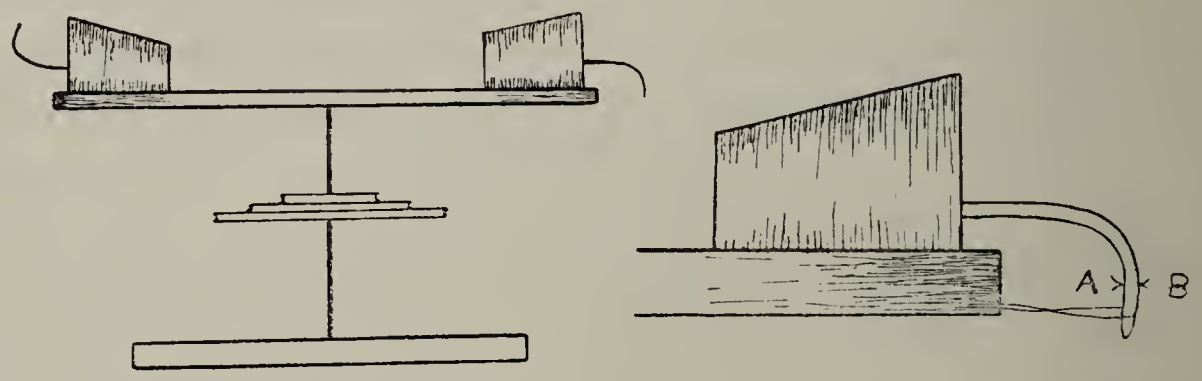


Fig. 13. Schema für die Wirkung der Noll-schen Reizfelder bei Windepflanzen, die auf eine Zentrifuge gebracht sind. Erklärung im Text.

die Knospen nach außen geschleudert und die Wachstumskrümmungen können nicht zum Ausdruck kommen. Man muß deshalb kräftige, in kurzem Bogen nutierende Pflanzen nehmen und die Geschwindigkeit nicht über 100—120 Umdrehungen in der Minute steigern. Auch die Umdrehungsrichtung ist nicht ohne Bedeutung; im allgemeinen wird es am zweckmäßigsten sein, die konvexe Seite des Krümmungsbogens vorangehen zu lassen. Wenn man diese Vorsichtsmaßregeln beachtet, so tritt die entsprechende Bewegung gewöhnlich schon in der ersten halben Stunde des Versuchs ein. Ehe ich auf die Frage eingehe, ob sich diese Erscheinungen nicht auch ohne Hilfe des Noll'schen Lateralgeotropismus und seiner Reizfelder erklären lassen, will ich einen Versuch schildern, der zeigt, daß durchaus nicht alle auf der Zentrifuge zu beobachtenden Wachstumserscheinungen mit der Noll'schen Theorie übereinstimmen.

Es handelt sich um das Zentrifugieren von horizontal nach außen gerichteten Pflanzen. Die beiden oberen Skizzen der Fig. 14 veranschaulichen die Versuchsanordnung. Zu beachten ist dabei, daß zu Anfang eine mechanische Geradestreckung der Sprosse durch die Fliehkraft vermieden werden muß. Ich habe deshalb die Sprosse durch einen lose umgelegten Seidenfaden festgehalten, der wieder an einem quer um den Topf gespannten Faden befestigt war. Der Seidenfaden muß aber dem Sproß soviel Bewegungsfreiheit lassen, daß man die Nutationstendenz erkennen kann. Eine kurze Überlegung zeigt nämlich, daß die Zentrifugalkraft in diesem Fall nach der Noll'schen Auf-



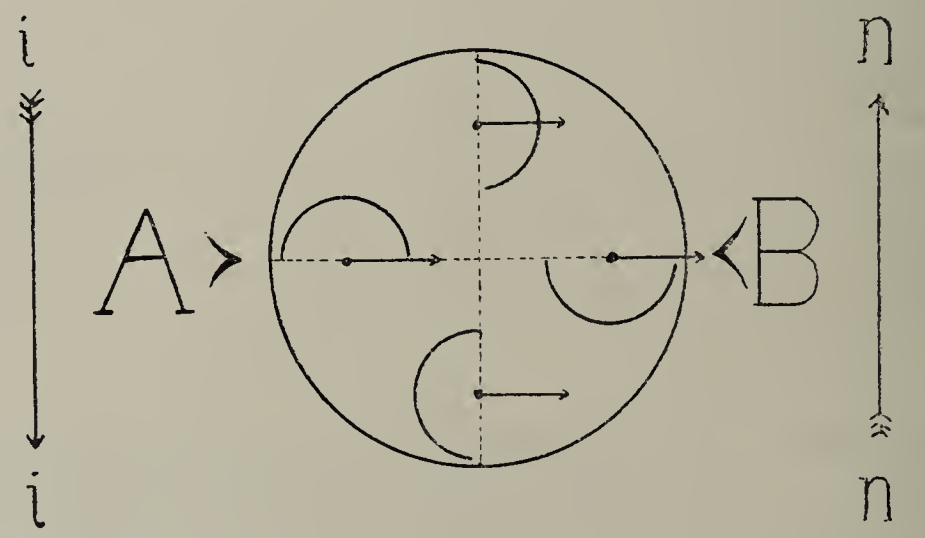


Fig. 14. Zentrifugieren horizontal gelegter und nach außen gerichteter Pflanzen. Erklärung im Text.

fassung eine Nutation nach rechts zur Folge haben müßte. Wenn wir uns einen Querschnitt an der bei dem größeren Topf mit *A B* bezeichneten Stelle denken, so müßte der die in dem Schema *A B* dargestellte Reizfelderanordnung zeigen. Man sieht, daß die Zentrifugalkraft wachstumsfördernd auf die linke Kante des Sprosses wirken müßte, so daß eine Nutation nach rechts in der Pfeilrichtung *i—i* eintreten müßte. Das war aber nie zu beobachten, sondern immer nur ein normales Nutieren nach links in der Pfeilrichtung *n—n*. Ob bei diesen Versuchen die Endknospe nach oben oder nach unten, nach vorn oder

nach hinten gerichtet wird, ist prinzipiell ganz einerlei. Immer fordert die Noll'sche Theorie ein Nutieren nach rechts, während tatsächlich nur die normale Nutationsbewegung auftritt.

Nachdem wir so gesehen haben, daß man unter Umständen auf der Zentrifuge Bewegungen erzielen kann, die mit der Noll'schen Erklärung im Widerspruch stehen, ergibt sich die Notwendigkeit, auch für die Erscheinung des Hebens bzw. Senkens der Endknospe in den anderen Versuchen eine neue Erklärungsweise zu suchen. Dabei kommt uns wieder die Ambronn'sche Entdeckung der geotropischen Torsionen zu Hilfe. Diese zeigt ja, daß bei der Einwirkung der Schwerkraft auf bogenförmig in der Horizontalen gekrümmte Organe Torsionen entstehen müssen, die in bezug auf die Form der Krümmung immer antidrom, in bezug auf die Wanderungsrichtung der Wachstumszone aber bald antidrom — beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 3 — bald homodrom — beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 4 — verlaufen müssen. Wir sahen dann, daß diese Erscheinungen die starke Einkrümmung beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 3 und die Geradestreckung beim Umlegen nach dem Schema der Fig. 4 leicht verständlich machen. Da man nun die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann, so muß das, was für die Wirkung der einen bei horizontal liegenden Krümmungen gilt, auch für die Wirkung der anderen bei vertikal in der Tangentialebene der Zentrifuge aufgestellten Krümmungen gelten. Wenn man darauf hin die in Fig. 13 im Querschnitt auf der Zentrifuge dargestellten Sprosse prüft, so zeigt sich, daß der Sproß *B* im selben Verhältnis zur Zentrifugalkraft steht, wie die Sprosse der Fig. 3 zur Schwerkraft und daß sich der Sproß *A* so verhält, wie die Sprosse der Fig. 4. Deshalb muß man in den beiden Fällen eine entgegengesetzte Torsion erwarten, wie es in der Fig. 13 durch die mit *T* bezeichneten Pfeile angedeutet ist. Um zu zeigen, welchen Einfluß die Torsion auf die Wachstumszone haben muß, habe ich ihre Lage durch Schraffierung der Peripherie angegeben und die Richtung ihrer Wanderung durch die mit *W* bezeichneten Pfeile angedeutet. Im Falle *A* sind Torsions- und Nutationsrichtung gleich gerichtet, im Falle *B* wirken sie einander entgegen. Im Falle *A* wird also die Wanderung der Wachstumszone nach unten noch befördert, im Falle *B* dagegen wird sie nach oben zurückgedreht. Die Senkung der Endknospe im Falle *B* ist also ohne weiteres verständlich; daß im Falle *A* eine Hebung eintritt, trotzdem wir nach den Überlegungen auf pag. 124 annehmen sollten, daß das Eigengewicht dieses verhindern müßte, erklärt sich dadurch, daß infolge der schnellen Rotation auch das Eigengewicht

nicht mehr senkrecht, sondern in der aus Schwerkraft und Zentrifugalkraft resultierenden Diagonale wirkt. Messungen über die Größe der Torsionen ließen sich auf der Zentrifuge schwer ausführen. An der Stellung der Blattstiele konnte ich aber ihr Vorhandensein deutlich genug konstatieren. Die Versuche zeigen also, daß das Heben bzw. Senken der Endknospe auf der Zentrifuge sich auch ohne Noll's Lateralgeotropismus einfach durch das Zusammenwirken von autonomer Nutation und negativem Geotropismus (in seiner durch die Rotation modifizierten Form) erklären lassen. Außerdem bemerkt man aber noch eine audere interessante Erscheinung, die sich wohl mit der Theorie der autonomen Nutation, aber nicht mit dem Lateralgeotropismus vereinigen läßt. Man beobachtet nämlich häufig bei Sprossen, die der Fig. 13 *A* entsprechend auf der Zentrifuge gedreht werden, eine Nutation nach rechts, deren Größe wechselnd ist, aber nie über 180° hinausgeht. Sie ist nicht immer leicht festzustellen, weil meistens die oben geschilderte Hebung des Sprosses vorausgegangen ist. Ihr Auftreten, das von Noll anscheinend übersehen wurde, ist von seinem Standpunkt aus sehr schwer zu verstehen, während man es direkt erwarten muß, wenn man annimmt, daß die Wachstumszone selbständig weiter wandert. Denn da die Torsion im Falle *A* das Fortschreiten der Wachstumszone noch begünstigt, muß diese bald auf die linke Seite kommen und eine Bewegung nach rechts auslösen, weil das für die normale Nutationsbewegung nötige Eigengewicht (s. pag. 124) auf der Zentrifuge nicht mehr in vertikaler Richtung wirken kann.

Ich möchte jetzt noch eine Beobachtung schildern, die, streng genommen, nicht in den Rahmen dieses Aufsatzes — der ja nur die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen behandeln sollte — gehört, denn es handelt sich um das Verhalten älterer, um eine Stütze geschlungener Pflanzen auf der Zentrifuge. Wenn man diese in aufrechter Stellung schnell um die vertikale Achse rotieren läßt, so wickeln sich die obersten ein bis zwei Windungen von der Stütze ab. Ich habe das auf Taf. IX, Fig. 1—9, nach photographischen Aufnahmen dargestellt, bemerke aber dazu, daß aus äußeren Gründen längst nicht der auffälligste Fall für die Aufnahmen verwendet werden konnte. Manchmal erstreckt sich die Abwicklung, wie gesagt, auf die ganzen zwei obersten Windungen. Bei lebhaft wachsenden Pflanzen war die Strecke länger als bei langsam wachsenden; offenbar war es immer die noch wachstumsfähige Region, die sich abwickelte. Das Abwickeln erfolgt nicht plötzlich, sondern ist gewöhnlich erst 8—10 Stunden nach Beginn des Versuches

beendigt (s. die Figurenerklärung zu Taf. IX). Eine ausreichende Erklärung für diese Erscheinung zu geben, war mir bisher unmöglich. Ich möchte aber auf die große Ähnlichkeit hinweisen, die zwischen dem Verhalten älterer Windepflanzen auf der Zentrifuge und solchen auf dem Klinostaten besteht: In beiden Fällen wickeln sich die noch wachstumsfähigen Partien von der Stütze ab. Das Abwickeln auf dem Klinostaten schien bisher für den Lateralgeotropismus zu zeugen: Da die Pflanze der Wirkung der Schwerkraft entzogen war, sollte sie sich durch Rektipetalität gerade strecken. Auf der Zentrifuge wird nun aber dieselbe Erscheinung nicht bei Ausschluß der Schwerkraft, sondern bei ihrem Ersatz durch die seitlich wirkende Zentrifugalkraft hervorgerufen. Demnach müßten die Pflanzen sich auch abwickeln, wenn man sie einfach horizontal legt, was aber nicht eintritt, wie man sich leicht überzeugen kann. Deshalb scheint es mir wahrscheinlicher, daß das Abwickeln in beiden Fällen als eine Art Schockwirkung aufzufassen ist. Wenn diese Auffassung sich bestätigen sollte, würde das Verhalten der Windepflanzen auf dem Klinostaten viel von der ihm noch anhaftenden Rätselhaftigkeit verlieren.

Hat die Windepflanze sich abgewickelt, so beginnt das, was man nach Analogie der Zentrifugalversuche mit anderen Pflanzen sofort erwarten sollte: Sie winden zentripetal nach innen (s. Taf. IX, Fig. 8 und 9), und zwar bis sie die Rotationsachse erreicht haben. Hat man dort eine Stütze angebracht, so winden sie nun wieder senkrecht nach oben (s. Taf. X). Dies ist ja nichts auffallendes, aber ich glaubte es doch hervorheben und auch abbilden zu sollen, weil man mit Windepflanzen und speziell mit Calystegien die Wirkung der Zentrifugalkraft so leicht und sicher demonstrieren kann, daß sie sich ausgezeichnet zu Vorlesungsversuchen eignen. Ich habe deshalb in der Figurenerklärung der Tafeln auch einige Angaben über die Versuchsanordnung gegeben.

Noch weniger zugunsten des Lateralgeotropismus als die Zentrifugalversuche sprechen die Angaben Noll's, daß er aus abgeschnittenen Sprossen von Convolvulus, dadurch, daß er sie an der Spitze festgeklemmt habe und das basale abgeschnittene Ende frei habe nutieren lassen, Rechtswinder gemacht habe. Er erklärt das mit Hilfe seiner Reizfelder, aber eine einfache Überlegung zeigt, daß diese Erscheinung auch vom Standpunkt der autonomen Nutationstheorie leicht verständlich ist. Wenn man einen nach links nutierenden Krümmungsbogen abschneidet und mit der Spitze in einer Klemme befestigt, so wird die rechte Flanke zur linken und umgekehrt, die Wachstumszone wandert

also nicht mehr von rechts über unten nach links, sondern von links über unten nach rechts. Naturgemäß muß infolgedessen der bisher nach links nutierende Sproß sich nach rechts bewegen, solange er überhaupt im abgeschnittenen Zustande leben kann.

Schluß.

Ich glaube, daß aus meinen Auseinandersetzungen folgendes hervorgeht: Alle an jungen nutierenden Windesprossen auftretenden Wachstumserscheinungen können durch Zusammenwirken von autonomer rotierender Nutation und negativem Geotropismus erklärt werden. Der Lateralgeotropismus Noll's ist schon theoretisch ein Unding, und seine Versuche, die Theorie experimentell zu stützen, können nicht als beweiskräftig gelten. Die einzige Tatsache, die für einen Zusammenhang zwischen Schwerkraft und rotierender Nutation spricht, ist die von Baranetzky entdeckte unregelmäßige Bewegung auf dem Klinostaten. Vielleicht gibt das von mir geschilderte Verhalten auf der Zentrifuge einen Hinweis, auf welchem Wege dieses Problem zu lösen ist. Wenn sich später doch herausstellen sollte, daß die Schwerkraft ein für das Zustandekommen der rotierenden Nutation notwendiger Faktor ist, so muß ihre Einwirkung jedenfalls auf einem ganz anderen und viel komplizierterem Wege vor sich gehen als Baranetzky, Noll oder Wortmann sich das vorgestellt haben. Denn auch des letzteren Theorie, wonach auf dem Klinostaten als Grundform der Windebewegung eine undulierende Nutation auftreten soll, die in der Natur durch die Schwerkraft in die rotierende Form übergeführt wird, kann unsere Erkenntnis nicht erweitern. Alles was im vorhergehenden gegen die Noll'sche Theorie vorgebracht wurde, spricht ebenso gegen die Wortmann'sche Auffassung. Ob das stärkere Wachstum einer Kante direkt durch die Schwerkraft hervorgerufen wird oder ob eine Kante autonom stärker wächst als die übrigen, die Lage dieser Kante aber von der Schwerkraft abhängt, ist für die Praxis natürlich ganz einerlei.

Die hier geschilderten Untersuchungen wurden in den Sommern 1909 und 1910 im pflanzenphysiologischen Institut der Kgl. Gärtnerlehranstalt zu Dahlem bei Berlin ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Institutsleiter, Herrn Dr. G. Höstermann, für sein liebenswürdiges Entgegenkommen und seine mannigfache Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Literatur.

Ambronn, H. (I), Über heliotropische und geotropische Torsionen. (Vorläufige Mitteilung). Ber. d. D. bot. Ges. 1884, H. 2, pag. 183—190.

Ders. (II), Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1884, pag. 136—184; 1885, pag. 132—188.

Ders. (III), Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn Wortmann: „Theorie des Windens“ und „Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen“. Ber. d. D. bot. Ges. 1886, H. 4, pag. 369—375.

Baranetzky, I., Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mémoires de l'Acad. imper. des scienc. de St.-Pétersburg 1883, VII^e Série, Tome XXXI, Nr. 8, pag. 1—73.

Czapek, F., Beobachtungen an tropischen Windepflanzen. Ann. du Jard. de Buitenzorg 1909, 2^e Sér., Suppl. III, pag. 35—46.

Darwin, Ch. (I), On the movements and habits of climbing plants. Journ. of Linn. Soc. 1865, H. 9, pag. 1—118.

Ders. (II), Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus d. Engl. von J. V. Carus. 2. Aufl., Stuttgart 1899, pag. 1—160.

Duchartre, M. P., Expériences relatives à l'influence de la lumière sur l'enroulement des tiges. Compt. rend. 1865, Tome LXI, 1142—1148.

Dutrochet, M. (I), Des mouvements révolutifs spontanés qui s'observent chez les végétaux. Ann. des sc. nat., 2^e sér., 1843, Tome XX, pag. 306—329.

Ders. (II), Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de ce phénomène. Ann. des sc. nat. 1844, 3^e sér., Tome II, pag. 156—167.

Ders. (III), Wörtlicher Abdruck des Vorigen. Compt. rend. 1844, Bd. XIX, pag. 295—303.

Kohl, F. G., Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. XV, pag. 327—360.

Kolkwitz, R., Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. D. bot. Ges. 1895, H. 13, pag. 495—517.

Leon, L., Recherches nouvelles sur la cause du monvement spiral des tiges volubles. Bull. Bot. Soc. de France, 1858, Nr. 5, pag. 351—356, pag. 610—614.

Mohl, H., Über den Bau u. das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

Noll, F. (I), Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Vorläufige Mitteilung. Bot. Zeitg. 1885. Nr. 43, pag. 664—670.

Ders. (II), Bemerkung zu Schwendener's, Erwiderung auf die Wortmann'sche Theorie des Windens. 1886, Bot. Zeitg. Nr. 40, pag. 738—740.

Ders. (III), Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrages zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.

Ders. (IV), Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1901, zweite Hälfte A., pag. 92.

Ders. (V), Bonner Lehrbuch. 8. Aufl. Jena 1906, pag. 237—240.

Palm, L. H., Über das Winden der Pflanzen. Stuttgart 1827.

Sachs, J. (I), Notiz über Schlingpflanzen. Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. II, Leipzig 1882, pag. 719—722.

Ders. (II), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887, pag. 702—714.

Schwendener, S. (I), Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin, Dez. 1881, pag. 1077—1112.

Ders. (II), Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Erwiderung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII, pag. 372—376.

Schwendener, S. (III), Zur Wortmann'schen Theorie des Windens. Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886, II. Halbband, pag. 663—672.
Voss, W., Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Zeitg. 1902, Bd. LX, pag. 231—252.
de Vries, H., Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arbeit d. bot. Instit. in Würzburg, Bd. I, Leipzig 1874, pag. 317—342.
Wortmann, J. (I), Theorie des Windens. Bot. Zeitg. 1886, Bd. XLIV, pag. 273—366.
Ders. (II), Einige Bemerkungen zu der von Schwendener gegen meine Theorie des Windens gerichteten Erwiderung. Bot. Zeitg. 1886, Bd. XLIV, pag. 601—612.
Ders. (III), Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Bot. Zeitg. 1886, Nr. 44. pag. 617—690.

Figurenerklärung zu Tafel IX und X.

Tafel IX.

Der weiße Bindfaden ist in der Richtung eines Radius der Zentrifuge gespannt, so daß an ihm die Orientierung der Pflanze zu erkennen ist.

Fig. 1. 8. Juni 1910. 10^{30} bei Beginn des Versuches.
„ 2. 8. „ 1910. 11^{40}
„ 3. 8. „ 1910. 1^{00}
„ 4. 8. „ 1910. 3^{00}
„ 5. 8. „ 1910. 4^{00}
„ 6. 8. „ 1910. 5^{00}
„ 7. 8. „ 1910. 6^{30}
„ 8. 9. „ 1910. 9^{20}
„ 9. 10. „ 1910. 9^{00}

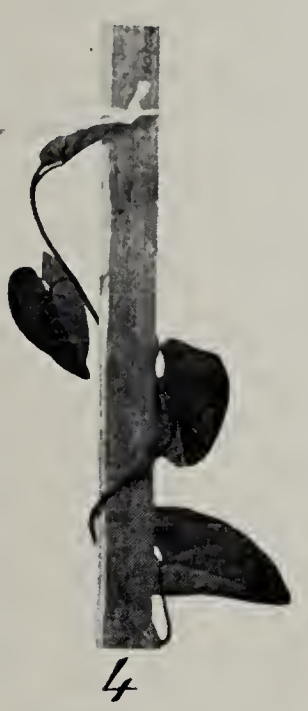
Tafel X.

Die Bindfäden sind in der Richtung eines Radius der Zentrifuge gespannt. Der Stab rechts ist die Stütze des zentrifugierten Topfes und der links eine Verlängerung der Rotationsachse. Die Abbildung zeigt die Pflanze nach sechstägiger ununterbrochener Rotation. Die Zentrifuge besteht aus einer 2,5 cm dicken Holzscheibe von 70 cm Durchmesser. Dicht am Rande der Scheibe sind an zwei gegenüberliegenden Stellen zwei kreisrunde Löcher mit nach unten konisch zulaufendem Rande zur Aufnahme der Töpfe eingeschnitten. Um ein Herausschleudern der Töpfe zu verhindern, sind um die Löcher vier Winkeleisen befestigt, an denen die Töpfe festgebunden werden können. Die Scheibe wird durch eine 40 cm hohe eiserne Achse von 1 cm Durchmesser getragen. Diese Achse ist mit Hilfe von zwei doppelt geknickten Winkeleisen drehbar auf einem schweren Holzkreuz befestigt und läuft auf einer kleinen Messingplatte. Die Achse trägt noch drei gedrechselte Holzscheiben von 1 cm dicke und 8, 14 und 20 cm Durchmesser, die alle eine ringsum laufende Einkerbung besitzen für den Faden, der die Zentrifuge mit der Antriebsvorrichtung verbindet. Als solche dient eine einfache Wasserturbine, die an die Leitung angeschlossen ist. Durch Regulierung des Wasserzuflusses und Benutzung der verschieden großen Scheiben läßt sich jede gewünschte Umdrehungsgeschwindigkeit erzielen. Zur Erzielung eines gleichmäßigen Ganges muß darauf geachtet werden, das beide Töpfe gleich schwer sind. Um ein Herausschleudern der Erde zu verhindern bindet man am besten Watte auf die Töpfe.


1


2

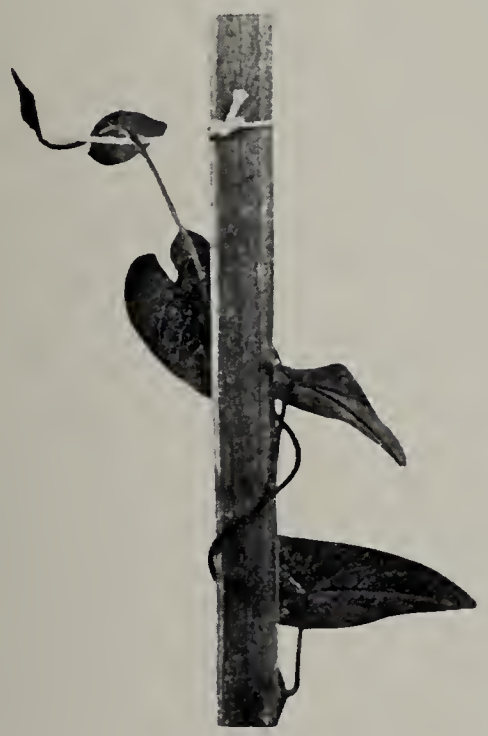

3


4


5

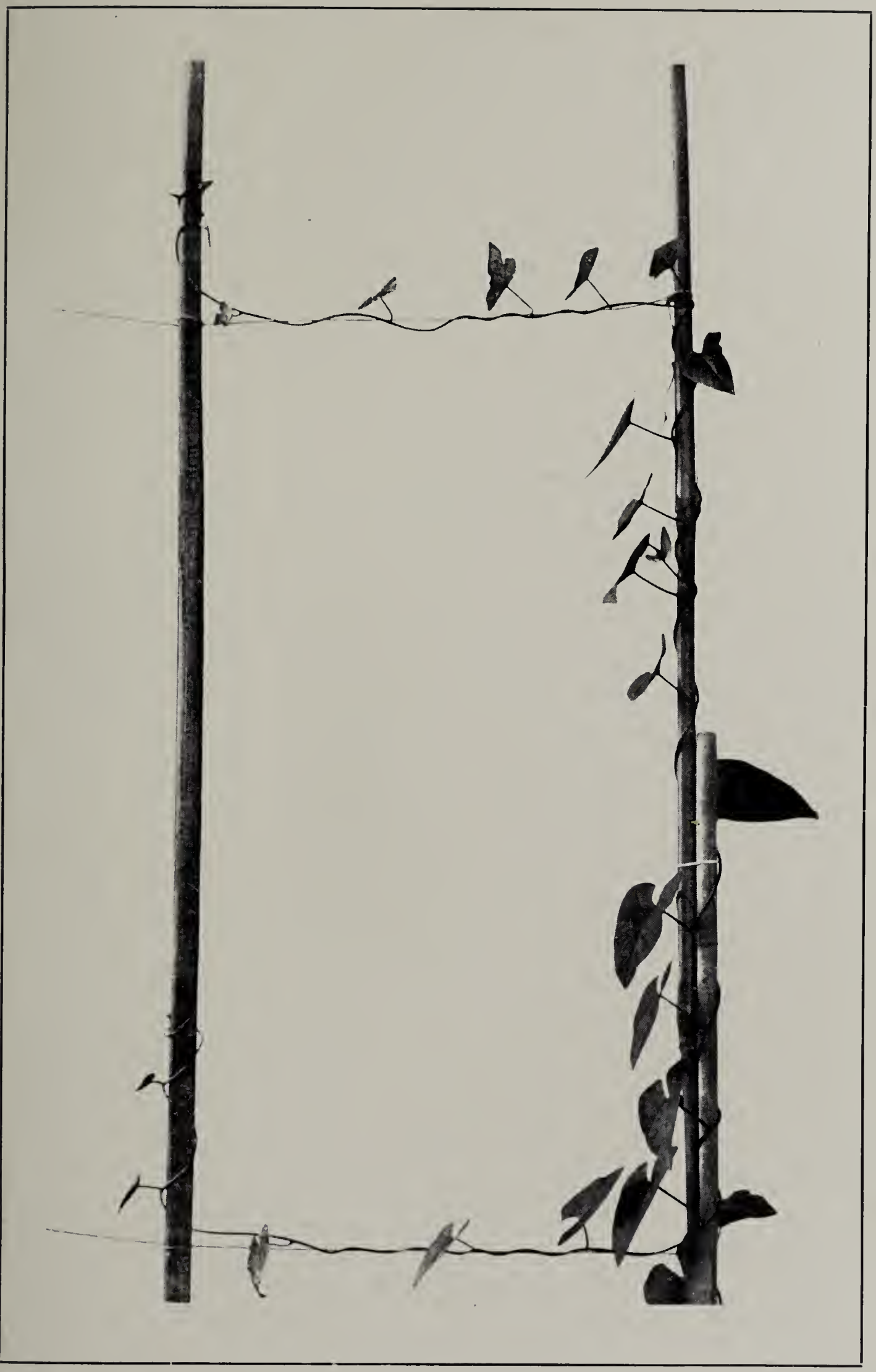

6


7


8


9

Nienburg phot. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*



Nienburg phot. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 102

Autor(en)/Author(s): Nienburg Wilhelm

Artikel/Article: Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen 117-146