

Studien zur Lösung des Windeproblems.

VON DR VLADIMIR ÚLEHLA.

(Mit 1 Textfigur).

I. Einleitung und Fragestellung.

Die Untersuchungen, über die hier in aller Kürze berichtet werden soll, haben den Zweck verfolgt, solche physiologisch gut definierbaren Faktoren herauszufinden, durch deren Kombination sowohl die kreisende Bewegung als auch das Winden selbst theoretisch lückenlos konstruiert werden könnte, ohne dass man dabei den vielen bereits bekannten, während jener Vorgänge auftretenden Einzelercheinungen Gewalt antun müsste. —

Bei der Kompliziertheit des Windephänomens und bei möglicher Variation sämtlicher beteiligter Faktoren (vgl. PFEFFER 1904 s. 403 f.) erscheint es natürlich fraglich, ob eine derartige Zergliederung je gelingen wird. Es genügt wohl nur auf die Fülle von biologischen Tatsachen hinzuweisen¹, um inne zu werden, wie Vieles erklärt werden muss. —

Und wenn man sich auch, wie ich es tat, auf das Studium einer einzigen Art beschränkt, so mahnt die beträchtliche individuelle Variation zur grössten Vorsicht. —

Die meisten der früher versuchten Erklärungen des Windens haben das gemeinsam, dass sie die »horizontale Nutation«, also das Kreisen zum Ausgangspunkte ihrer Betrachtungsweise machen und dies m. E. mit Recht.

Denn der einzig sicher vorhandene Erfahrungssatz über das Winden ist dieser: Jede Sprossspitze muss Kreisbewegungen ausführen, ehe sie sich um eine Stütze winden kann. Hier liegt aber bereits das Problem: dieses Kreisen muss schon von Anfang an etwas anderes sein

¹ Literatur siehe bei DARWIN (1865 p. 1—118), PFEFFER (1904 l. c. S. 398 u. f.), SCHENK (1892 S. 1—56).

als bloss eine autonome Nutation, oder aber es muss im Augenblicke des Anlegens an die Stütze noch etwas hinzukommen, denn »... die mit solch autonomer Nutation ausgestatteten Sprosse, wie beispielsweise die von Kürbis, Erbsen, Wicken, u. a. werden dadurch keineswegs schon zu Windesprossen...» (NOLL 1901)¹.

Es ist daher begreiflich, dass sich die Forscher seit längerer Zeit mit dem Problem des Kreisens beschäftigt haben. Hier seien nur ganz kurz die wichtigsten Daten erwähnt. BARANETZKI (1883) hat zwar eine Menge von wichtigen Tatsachen gebracht, die teoretische Bearbeitung derselben aber nur angedeutet. Diese hat dann WORTMANN (1886) unternommen, aber erst NOLL (1892, 1901) hat eine konsequente Theorie entwickelt. NOLL nimmt eine besondere Art von Geotropismus in der kreisenden Spitze an, die er Lateralgeotropismus nennt. — Dieser soll sich darin äussern, dass durch die Schwerkraft als Richtungsreiz nicht die obere oder die untere Seite (in Bezug auf den Horizont), sondern eine der Flanken zum gesteigerten Wachstum angeregt wird. — In dem kreisenden Stengel ist die lateralgeotropische Sensibilität besonders in der horizontal schwebenden Partie entwickelt. — Nach ihr folgt der negativ geotropische, bogenförmig gekrümmte Basalabschnitt. So resultiert eine Bewegung zur Seite, während eine neue Stengelkante in die Expositionslage rückt; es erfolgt also stetig eine neue Reizung und die Bewegung (das Kreisen) setzt sich kontinuierlich fort².

Dieser Theorie hat sich auch JOST (1908) ange-

¹ Siehe auch PFEFFER (1804. S. 402—403). Die von Schwendener (1881, 1886) und Ambronn (1884) angenommene »Greifbewegung» wurde durch Wortmann (1886) widerlegt. —

Auch KOHLS »Kontaktreizbarkeit» (1884) hat sich als unrichtig erwiesen (siehe PFEFFER 1904. S. 402, Anmerkung).

² NIENBURGS (1911, p. 119—121) Einwände gegen NOLL kann ich nicht stichhaltig finden.

schlossen. Man kann sie als die streng tropistische Theorie des Windens bezeichnen. —

Wenn wir von dem vermittelnden Standpunkt WORTMANN'S (1886) absehen, finden wir eine entgegengesetzte Anschauungsweise in den Untersuchungen DARWIN'S (1865) vertreten.

DARWIN hat in dem Kreisen einen speziellen Fall von den allgemein vorkommenden autonomen Wachstumsnutationen, die sog. »Circumnutation« gesehen. Die Zone des stärksten Wachstums verschiebt sich bei den üblichen Nutationen unregelmässig um den Stengel herum, bei der Circumnutation aber regelmässig, was den einzigen Unterschied macht. Dadurch krümmt sich der Stengel nicht unregelmässig, sondern sukzessive und gleichmässig nach allen Himmelsrichtungen. An und für sich ist die nutierende Spitze negativ geotropisch, da aber die Lage der Kanten zum Horizont ununterbrochen wechselt, kann diese Eigenschaft nicht zum Ausdruck gelangen. —

PFEFFER (1904 s. 392) schliesst sich dieser Auffassungsweise an. Doch soll nach PFEFFER ausserdem die Schwerkraft als konstanter Aussenfaktor eine bestimmte Rolle spielen, sodass nach veränderter Einwirkungsweise derselben (am Klinostaten) das Kreisen sistiert wird. Ausserdem hat mir Herr Geheimrat PFEFFER seinerzeit mündlich noch eine andere Auffassungsmöglichkeit angedeutet: Wenn die Sprossspitze transversalgeotropisch wäre, die Sensibilitätszone dieses Tropismus aber aus autonomen Gründen den Spross umwandern würde, so müsste ebenfalls ein Kreisen resultieren, das am Klinostaten aufhören würde.

NIENBURG (1911) hat sich ebenfalls der autonomen Theorie DARWIN'S angeschlossen. Er deutet sämtliche Beobachtungen im Sinne dieser etwas modifizierten Theorie und konstruiert die rotierende Nutation aus einer um den Spross wandernden Zone des stärksten Wachs-

tums (beides aus autonomen Gründen), die sich wenigstens auf einen Viertel des Sprossumfangs (u. zw. auf den Uebergang zwischen der hinteren Flanke und der Unterseite) ausdehnt¹ und aus dem negativen Geotropismus, der durch ein ausreichendes Eigengewicht der Spitze kompensiert wird. —

BREMEKAMP (1912) hat die Anschauungen NOLLS und PFEFFERS zum Teil vereinigt, er glaubt aber eine allgemeine Fassung des Problems in der Annahme einer spezifischen Eigenschaft der Spitze, in der »Cyklonastie«, gefunden zu haben. — Diese äussert sich darin, »... dass ein Krümmungsbestreben in tangentieller Richtung um den Spross herum wandert. In der Schnelligkeit der Wanderung wird das Krümmungsbestreben... durch die Schwerkraft beeinflusst«² (a. a. O. s. 6).

Wir können diese Uebersicht nicht schliessen, ohne auf eine Detailerscheinung einzugehen, die für die Verwertung der mitzuteilenden Versuche von Wichtigkeit sein wird. —

Es handelt sich hier um die sog. »Transversalkrümmung« BARANETZKIS, die meines Erachtens nach nichts anderes vorstellt, als den experimentell etwas modifizierten Uebergang einer kreisenden Spitze zum Winden. — Sie sei hier deswegen kurz beschrieben:

Wenn eine kreisende Spitze innerhalb des horizontalen Teiles festgehalten wird, (wobei an der Lage der

¹ Das stärkste Krümmungsbestreben liegt also nach NIENBURG genau dort, wo es sich nach der NOLLSchen Theorie ebenfalls befinden muss. Die Einwände, die NIENBURG gegen NOLL erhebt, sind folglich Einwände gegen seine eigene Auffassung.

² Weiter heisst es p. 29: »Die Spitze ist im Gleichgewicht, nicht wenn sie sich in einer bestimmten Lage befindet, sondern wenn sie eine bestimmte Lage mit einer bestimmten Schnelligkeit in einer bestimmten Richtung durchläuft.«

Das Krümmungsbestreben entsteht also offenbar aus inneren Ursachen. — Doch erlischt es anderseits in gewissen Lagen! Ist es autonom oder paratonisch?

Kanten zum Horizonte nichts geändert wird), so krümmt sich bald der freie, apikale Teil der Spitze in der Richtung des Kreisens (homodrom). Die Krümmungsebene, die anfangs fast horizontal ist, wird dabei langsam gehoben, was von einer Verkürzung des Krümmungsradius und einer antidromen Torsion begleitet wird¹ Schliesslich resultiert eine starke Ueberkrümmung in fast senkrechter Ebene. —

AMBRONN (1884—1885) auf Grund von mathematischen Ueberlegungen und NIENBURG (1911) auf Grund seiner Umlegeversuche nehmen an, dass sich diese Krümmung aus der autonomen Nutation und dem negativen Geotropismus restlos erklären lässt. — BARANETZKI (1883) und NOLL (1892) sehen dagegen in der Transversalkrümmung eine lateralgeotropische Reaktion, zu der sich später der negative Geotropismus gesellt. — BREMEKAMP (1912) sagt, dass »... eine bedeutende Verzögerung der Wanderungsschnelligkeit . . . , wodurch das Krümmungsbestreben längere Zeit in derselben Seitenkante beschränkt bleibt, das Auftreten der Transversalkrümmung veranlasst.«² —

Aus den mitgeteilten Meinungsverschiedenheiten der Autoren sehen wir, dass das alte Windeproblem keinesfalls als gelöst betrachtet werden kann. —

Was man mit Sicherheit weiss, ist Folgendes:

Wenn die kreisende Stengelspitze einen Umlauf vollzogen hat, haben sämtliche Stengelkanten ihre Lage zum Horizont sukzessive um 360° geändert. Jede Kante

¹ Diese beiden Begleiterscheinungen wurden von AMBRONN (1885—89) auf negativen Geotropismus zurückgeführt und mathematisch abgeleitet. —

² BREMEKAMP (1912 s. 6). Das ist nur eine Umschreibung der Tatsachen. Ueberdies übersieht BREMEKAMP die antidrome Torsion, die während der Krümmung eintritt. — Es bleibt wohl das Krümmungsbestreben längere Zeit auf dieselbe (im Bezug auf Horizont) Flanke, nicht aber auf dieselbe Stengelkante beschränkt, dem diese wird durch die Torsion langsam gewechselt. —

rückt einmal infolge des gesteigerten Wachstums auf die Oberseite der kreisenden Spitze, und, nachdem das Wachstum abzuklingen beginnt, sukzessive auf die Vorder-, Unter- und Rückseite, wo sie wieder intensiver zu wachsen beginnt usw. Die einzelnen Stengelkanten umlaufen also den Spross homodrom (seiner Bewegungsrichtung gleichsinnig), die Zone des stärksten Wachstums (und Krümmungsbestrebens) aber antidrom.

Alles weitere ist unentschieden. Im Bezug auf das Kreisen sind es besonders diese Punkte:

Wird das Verschieben der Zone des stärksten Krümmungsbestrebens durch andere physiologische Faktoren verursacht, als das Krümmungsbestreben selbst, — oder sind es nur zwei Wirkungsarten desselben Faktors?

Umwandert aktiv eine sensible Zone den Stengel, so verhält sich dieser wie ein physiologisch dorsiventrales Organ mit stetig wechselnder Symmetrieebene. Es wäre zu untersuchen, warum die Zone den Stengel umwandert, und von welcher Art die Sensibilität (und das Krümmungsbestreben) ist.

Umwandert keine besonders physiologisch geartete Zone den Stengel, so ist dieser ein physiologisch radiäres Organ. — In diesem Falle wäre zu erklären, wie es kommt, dass stets neue Kanten in die Induktionslage rücken und von welcher Art die Sensibilität ist. —

In der Form eines analytischen Schüssels ausgedrückt, sehen die vorhandenen Möglichkeiten etwa so aus:

- Die Zone des stärksten Krümmungsbestrebens
 umwandert aktiv den Stengel A
 wird um den Stengel mechanisch verschoben ... B
 A. Das Wandern ist von der Art der Schwerkrafteinwirkung nicht abhängig 2—4
 ist abhängig..... 1. *Cyklonastie*.
 2—4. Die Spitze ist autonom assymetrisch. Das Krümmungsbestreben selbst ist:
 Wachstumsnutation 2. *autonome Nutation*.

- eine Nastie 3. *Horizontalmutation*.
 ein Tropismus 4. *Transversalgeotropismus*.
 B. Die Spitze ist ein physiologisch radiäres Organ. —
 Die Zone des stärksten Krümmungsbestrebens wird
 stets von neuem durch Schwerkraft als Richtungs-
 reiz induziert 5. *Lateralgeotropismus*
 Um das Windeproblem lösen zu können, müsste
 zunächst die kreisende Bewegung eindeutig erklärt wer-
 den, d. h. man müsste entscheiden, ob eine und welche
 der angeführten bisherigen Deutungen richtig sei. —

Ferner wäre zu erforschen, ob das Winden notwen-
 dig folgen muss, wenn die kreisende Bewegung durch
 die Stütze alteriert wird.

Endlich müsste festgestellt werden, ob diejenigen
 Faktoren, die das Kreisen verursachen, an dem Winden
 ebenfalls beteiligt sind und in welchem Maasse.

Einen Beitrag zur Beantwortung dieser Fragen soll
 meine Arbeit bringen¹.

Ich habe sie im Jahre 1913 im botanischen Institut
 der Universität Leipzig angefangen, nach langer Unter-
 brechung dann im Jahre 1919 im pflanzenphysiologischen
 Institut der tschechischen Universität in Prag fortgesetzt.

Den Leitern beider Institute, Herrn Geh.-Rat Prof.
 Dr. W. PFEFFER und Herrn Prof. Dr. B. NĚMEC erlaube
 ich mir auch an dieser Stelle für die mannigfaltigen
 Ratschläge und für das wohlwollende Interesse sowie
 auch für das freigiebige Darbieten der Institutsmittel
 meinen tiefen Dank auszusprechen. — Ebenso fühle ich
 mich zum aufrichtigen Dank den Herren Professoren Dr.
 Buder und Dr. Miehe sz. in Leipzig sowie Herrn Prof. Dr.
 Peklo in Prag verpflichtet. — Ebenfalls darf ich nicht

¹ Die Untersuchungen sind nicht abgeschlossen. — Wenn ich
 sie trotzdem jetzt schon veröffentliche, so geschieht es nebst andern
 Gründen namentlich mit Rücksicht auf einige der gewonnenen Er-
 gebnisse, die für tropistische Probleme, namentlich die Frage der
 Reizkompensation (SPERLICH 1915, LUNDEGÅRDH 1917, 1918. STARK
 1919, dortselbst Literatur) von einiger Wichtigkeit sein könnten.

verfehlen dem ös. Ministerium für Unterricht für das mir gewährte wissenschaftliche Stipendium (zur Beschaffung eines elektrischen Klinostaten) meinen Dank auszusprechen.

II. Methodisches. — Benehmen der *Pharbitis*-Sprosse am Klinostaten.

Sämtliche Versuche wurden mit *Pharbitis hispida* (einem Linkswinder) angestellt. Nur zum Vergleich wurde dann und wann *Humulus japonicus* (ein Rechtswinder) benutzt. Die Pflanzen wurden teils im Glashause, teils im Freien in Töpfen gezogen.

Sobald sie zu nutieren anfangen, wurden sie mit Glasstützen von 3—8 mm Durchmesser versehen, die möglichst lotrecht in die Erde gestochen und mit Gipsbrücken befestigt wurden. Zu den Versuchen wurden Pflanzen aller Entwicklungsstadien verwendet. Damit die Stützen eine handliche Länge (60—80 cm) nicht überstiegen, wurden ältere Exemplare beim Ueberwachsen der Stützen abgewickelt und in Oesen gewunden neu angebunden. —

Derart präparierte Pflanzen wurden in mit Scharnier versehene Topfhälter befestigt (mittels Klemmschraube) und zu je 8 am Klinostaten der horizontalen Achse desselben parallel oder senkrecht auf dieselbe befestigt, worauf sie einer kontinuierlichen Drehung ausgesetzt wurden. Als die zweckmässigste Umdrehungsgeschwindigkeit wurde diejenige von 3—4 Minuten gefunden.

Um den Gang des Apparates ständig kontrollieren zu können, liess ich im Jahre 1919 stets zwei Petrischalen mit auf Filtrierpapier keimenden *Sinapissamen* mitrotieren, die ihrerseits wieder durch andere, ruhig in senkrechter Lage wachsenden kontrolliert wurden. Die Würzelchen sollten durch ihre Einkrümmung im Falle einer intermittierenden Reizung als Indikator dienen.

Da kein wesentlicher Unterschied im Verhalten der Pflanzen in Bezug auf die Befestigungsart sich wahrnehmen liess, beschränkte ich mich auf die bequemere und der Beobachtung zugänglichere Art der Parallelbefestigung.

Das Benehmen der *Pharbitis* am Klinostaten war etwa folgendes:

Windende Sprosse wickelten sich, je nach der Temperatur und den Wuchsverhältnissen, binnen einiger Stunden ab und wuchsen der Stütze parallel weiter. Kreisende Spitzen stellten ihr Kreisen ein. — An einzelnen am Klinostaten weiter wachsenden Spitzen konnten Zeit zur Zeit Krümmungen wahrgenommen werden, die als störende Nebenerscheinungen in Betracht gezogen werden mussten. — Es traten zweierlei solche Krümmungen auf:

Beim Auswachsen eines jungen Blattes stellte sich meistens die Blattachse in die Verlängerung des älteren Internodiums, wodurch das jüngere Internodium zur Seite gedrängt wurde. —

Andererseits konnte man öfters bemerken, dass eine längere (mehr als 6 cm) freie, der Klinostatenachse parallelwachsende Spitze langsam (in ca. 24 Stunden) eine bogenförmige Krümmung derart ausführte, dass der apikale Teil der Spitze auf die Klinostatenachse senkrecht gestellt wurde und in dieser Richtung weiter wuchs. Es ist wahrscheinlich, dass diese langsame Krümmung durch eine intermittierende Reizung entstand; die ihrerseits durch das störende Eigengewicht der Spitze verursacht wurde. Bei kurzen Spitzen sah man diese Krümmung nie auftreten, diese führten höchstens langsame, vollkommen unregelmässige und schwache Nutationen aus. Liess ich aber die freie Spitze eine Länge von 12 cm erreichen, so äusserte sich die störende Wirkung des Eigengewichtes sehr auffallend. Durch dieses Eigengewicht wird nämlich die Spitze während

des Steigens passiv angehalten und nach unten tordiert, während dann nach dem Uebergang in die absteigende Hälfte die Torsion mit plötzlichem Ruck ausgeglichen wird. Dadurch verbleibt sie längere Zeit in einer Lage. Die Wirkung dieses Anhaltens in einer Lage war aber immer dieselbe, ob sich die Klinostatenachse der Winderichtung homodrom oder antidrom drehte: Solch eine lange Spitze wuchs nicht mehr gerade, sondern in einer mehr oder weniger flachgedrückten Schraube; diese stellte aber (bei der rechtswindenden¹ *Pharbitis*) immer eine linke Schraube vor! Bindet man eine solche in verkehrter Schraube wachsende freie Spitze derart an, dass nur ein ca. 6—8 cm langer Teil frei bleibt, so streckt sich dieser schon in einer halben Stunde bis 1 Stunde gerade. —

Aus diesen Erfahrungen ergab sich für die Vorbereitung von für das Experimentieren passenden Spitzen folgendes Verfahren:

Am Tag vor dem Versuche wurden die Spitzen mit Bast so angebunden, dass nur eine kurze apikale Spitze frei blieb und die Stütze in Verlängerung derselben überragte. — Wir wollen sie fernerhin die freie Spitze nennen. — Sie wuchs im allgemeinen so rasch, dass sich die Länge derselben innerhalb 16—20 Stunden verdoppelte. —

Am Tage des Versuches hatte ich dann eine Auswahl von verschieden langen (3—12 cm), mehr oder weniger gerade wachsenden freien Spitzen. Aus diesen wählte ich die der Klinostatenachse möglichst parallel wachsende aus und kontrollierte sie während etwa 2 Stunden, indem ich sie mittelst Zeichenkamera von Zeit zur Zeit skizzierte; wuchs sie während dieser Zeit gerade, was regelmässig der Fall zu sein pflegte, benutzte ich sie erst zum Versuche. —

¹ Die Winderichtung wird hier sowie auch im Folgenden im Sinne des Mechanikers aufgefasst.

Die Versuche selbst bestanden in kürzerer oder längerer Exposition der einseitigen Schwerkrafteinwirkung, worauf in einem Teile der Versuche weitere Drehung am Klinostaten erfolgte. — Sämtliche Vorgänge während und nach der Exposition wurden mit Zeichenkamera verfolgt¹.

So entstanden Serien von Bildern, die das Verhalten wiedergaben. —

Die Zeichenmethode lässt, was Genauigkeit anbelangt, viel zu wünschen übrig. — Bei einiger Uebung erzielt man zwar halbwegs genaue Aufnahmen, die den Vorgang in seinen wesentlichen Punkten wiedergeben. So feine Detailbeobachtungen aber, die notwendig wären, um die Verteilung der Sensibilität innerhalb der wachsenden Spitze (TRÖNDLE 1212, 1913) sowie den autotropischen Ausgleich innerhalb einzelner Strecken genau eruieren zu können, wären nur mit Hilfe einer ähnlichen automatisch-photographischen Registrierungsmethodik, der sich LUNDEGÄRDH (1917) für das Studium des Plagiotropiephänomens bedient hat, möglich.

III. Eigene Versuche.

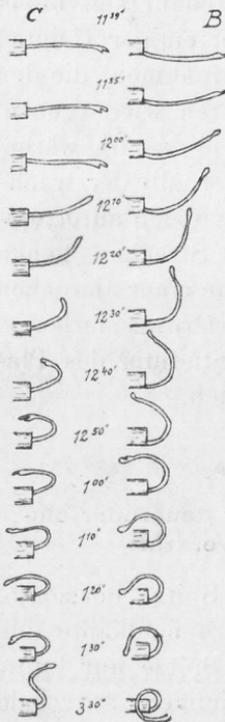
A. Verhalten der freien Spitze unter dauernder einseitiger Einwirkung der Schwerkraft.

Wird eine ca. 4 cm lange freie Spitze horizontal derart befestigt, dass eine beliebige Stengelkante nun zur Oberseite wird, so verbleibt die Spitze nur kurze Zeit in dieser Lage. Sie beginnt vielmehr sehr bald sich zu krümmen (als Beispiel des zu schildernden Vorganges diene uns Textfigur 1) Die Krümmung wird

¹ Die Zeichnungen wurden in Leipzig mittelst einer grossen Zeichenkamera (siehe MIEHE 1915), in Prag mittelst eines photographischen Apparates vorgenommen. Es bedarf einiger Uebung die gedrehte Spitze rasch und genau in derselben Lage immer wieder aufzunehmen. Zweckmässig angebrachte Bindfäden dienten dabei als Visierlinien.

bereits nach 8—15 Minuten vom Versuchsbeginn an gerechnet makroskopisch sichtbar.

Die *Pharbitisspitze* krümmt sich immer *zur Seite und zwar nach rechts*, wenn wir uns vor die Endknospe gestellt, und von da aus der Basis zu schauend denken (Projektion A). — Oder wenn wir von oben auf die Sprossspitze schauen und eine Uhr darunter legen, gegen den Uhrzeiger (Projektion B). — Wenn wir uns



endlich vor die nun rechte Flanke der horizontal gelegten Spitze stellen, so verkürzt sich die Spitze, da sie sich von uns wegkrümmt (Projektion C). — Diese Bewegung ist der Richtung nach gleichsinnig mit dem Kreisen und dem Winden der *Pharbitis*®. — Wir wollen sie kurz »Seitenkrümmung« nennen. —

Die Ebene der Seitenkrümmung liegt am Beginn der Bewegung horizontal. Wenige Minuten später aber, während die Krümmung selbst weiter fortschreitet, sehen wir, dass sich die Ebene derselben hebt. Der Radius des Krümmungsbogens wird durch diese Aufkrümmung verringert. Beide Bewegungen, die Seitenkrümmung und die Aufkrümmung schreiten gleichmässig fort. Etwa 60—80 Minuten nach Versuchsbeginn steht die Ebene bereits senkrecht, die Krümmung selbst hat fast 180° erreicht, sodass wir jetzt an der Sprossspitze einen basalen, nach aufwärts und etwas nach rechts gerichteten, dann einen mittleren, stark nach rechts und aufwärts gerichteten und endlich einen apikalen, fast horizontalen Teil unterscheiden können. Es wurden also nicht alle Teile der Spitze gleichmässig gehoben

und seitwärts gekrümmt. Die Aufkrümmung ist an der Basis, die Seitenkrümmung an der Spitze am intensivsten und es resultiert eine »freie Windung« (und zwar im Sinne des Mechanikers eine Rechtswindung).

Haben wir vor Versuchsbeginn eine beliebige Sprosskante mit Tusche markiert, so ist jetzt dieser Strich um 90° antidrom tordiert, die Torsion verläuft also nach links. — Haben wir die Spitze mit Tuschemarken geteilt, so beobachten wir auch eine erhebliche Wachstumssteigerung während der Krümmung. —

Im weiteren Verlaufe der Bewegung sehen wir den apikalen Teil in horizontaler Ebene verbleiben und gegen den Uhrzeiger weiterrücken, der mittlere und der basale Teil richten sich langsam auf, wobei sie noch innerhalb eines steilen Kegels mit dem apikalen Teil im Kreise herumgeführt werden. Es entsteht mit andern Worten das Bild des normalen Kreisens, wobei aber noch eine bis zwei Windungen unter entsprechender Torsion sich entwickeln können, bevor die Spitze um den mehr oder weniger senkrechten basalen Teil unter Vermeidung von weitem Torsionen in horizontaler Ebene weiterkreist.

Bringen wir die Spitze auf den Klinostaten, wenn bereits die Seitenkrümmung, nicht aber die Hebung des Krümmungsbogens noch stark fortgeschritten ist, so gleicht sich die Krümmung aus. Der Ausgleich erfolgt nicht sofort, es tritt vielmehr schon im Verlaufe desselben noch eine der Aufkrümmung entsprechende Krümmung auf. Die antidrome Torsion wird mehr oder weniger restlos ausgeglichen, indem sie zuerst angedeutet wurde. Das ist aber nicht der Fall, wenn die Hebung des Seitenkrümmungsbogens bereits während der Exposition erfolgte. In diesem Falle wird zwar die ganze Krümmung mit der Zeit ausgeglichen, die Torsion aber bleibt bestehen. Dem Ausgleiche folgt noch eine Ueberkrümmung zur entgegengesetzten Seite,

die jedenfalls schwach ausfällt und in mehr oder weniger unregelmässige Nutationen übergeht, bis endlich nach einigen Stunden die Spitze sich streckt und in dieser Form weiterwächst.

Die Seitenkrümmung und die Aufkrümmung ist — wie bereits gesagt — auf keine bestimmte Stengelkante gebunden, sie tritt immer ein, welche Kante auch immer durch das Horizontallegen zur oberen Seite wurde. — Benützen wir dieselbe Pflanze, indem wir die Krümmung am Klinostaten immer wieder ausgleichen lassen, und wechseln wir die Kanten während der einzelnen Expositionen, so verändert sich die Reaktion in keiner Weise. — Die Spitze verhält sich also im Bezug auf die Seitenkrümmung und auf die Aufkrümmung als ein streng radiäres Organ.

Abgesehen von der üblichen Verzögerung resp. Beschleunigung durch deren Sinken oder Steigen, beeinflusst die Temperatur den Verlauf des geschilderten Vorganges derart, dass bei niederen Temperaturen (15—17° C) die Seitenkrümmung länger in der horizontalen Ebene verbleibt und viel weiter fortgeschritten ist, wenn die Hebung des Bogens einsetzt. — Dieselbe Erscheinung sehen wir, wenn wir bei einer höheren Temperatur (21—23° C) eine recht kurze, z. B. nur 2 cm lange Spitze horizontal legen. Da kann die Seitenkrümmung bereits 90° erreichen, bevor die Aufkrümmung und in folgedessen die Hebung des Krümmungsbogens einsetzt.

Benutzen wir dagegen immer längere und längere Spitzen zu diesem Versuche, so sehen wir bei 5—6 cm langen Spitzen, dass die Seitenkrümmung und die Aufkrümmung fast gleichzeitig einsetzen und im weiteren Verlaufe aneinander begleiten. Bei 8 cm und noch längeren Spitzen überholt endlich die Aufkrümmung

¹ Wegen Raummangel kann ich leider die diesbezüglichen sowie auch alle anderen Versuchs — und Beobachtungsserien nur summarisch anführen. —

(von einer Hebung der Seitenkrümmung kann man hier füglich nicht mehr gut reden) den Verlauf der Seitenkrümmung, sodass die Spitze bereits senkrecht nach oben steht, wenn die gleichzeitig verlaufende Abbiegung nach rechts erst ca. 20° erreicht hatte. In allen diesen Fällen erfolgt ebenfalls die antidrome Torsion, sie ist aber entsprechend der Stärke der Seitenkrümmung verschieden ausgebildet. Da die Seitenkrümmung bei langen Spitzen auf den apikalen Teil sich einschränkt (obgleich auch der basale Teil immer noch Spuren von ihr aufweist), so ist dementsprechend auch die Torsion auf die beide Krümmungsarten aufweisende Stengelpartie lokalisiert. —

Bis jetzt haben wir die horizontale Lage als die Expositionslage verwendet. Befestigen wir die Spitze schief nach oben, so erfolgt ebenfalls eine Seitenkrümmung und eine Aufkrümmung. Die Reaktion erfolgt aber weniger ausgeprägt und die Aufkrümmung überwiegt, besonders bei Lagen über 45° . Stellen wir die Spitze senkrecht nach oben, so verbleibt sie eine Zeitlang in Ruhe, bald fängt sie aber an in einem sehr steilen Konus zu kreisen; während sich die Krümmung langsam der Basis zu ausdehnt, wird dieser Konus immer weiter, es erfolgt mit der Zeit ein Kreisen in horizontaler Ebene um die Basis als Achse. —

Befestigen wir endlich die Spitze schief oder senkrecht nach unten, so erfolgt sehr bald (ebenso rasch wie aus der horizontalen Lage) eine Aufkrümmung, und, während der sich krümmende Teil die Horizontale passiert, eine umso deutlichere Seitenkrümmung, je kürzer die Spitze ist. Im weiteren Verlaufe kann es bei genügend langen Spitzen eintreffen, dass dieselben um sich selbst, bezw. um die Stütze winden. —

Zusammenfassend kann man sagen, dass der wachsende Gipfel von *Pharbitis*, nach vorhergehendem Aufenthalt am bewegten Klinostaten anders reagiert, als

es ein normales, orthotropes Pflanzenorgan tun würde. Die Reaktion äussert sich durch die Bewegung in zwei Ebenen, die nur zum Teil kompensiert wird und zur Bildung von freier Windung führen kann. —

Um die beiden Komponenten näher kennen zu lernen, soll im Folgenden die Einwirkungsdauer der einseitig gerichteten Schwerkraft abgekürzt werden. —

B. Verhalten der freien Spitzen nach kurzer einseitiger Einwirkung der Schwerkraft.

Sistieren wir die Klinostatenbewegung für c:a 1 Minute bei 21—23° C, so sehen wir während des weiteren Drehens, dass die sich am Klinostaten befindlichen Sprossenden von *Pharbitis*, die vor dem Sistieren der Klinostatenachse parallel oder in sonstiger Richtung wuchsen, ohne dieselbe zu verändern, nach dem Sistieren alsbald eine deutliche, bei allen Spitzen in derselben Ebene liegende Krümmung aufweisen. Die Krümmung erreicht in ca. 30—40 Minuten ihren Höhepunkt und klingt dann ebenso rasch wieder ab. Nach darauffolgender mehr oder weniger lebhafter unregelmässiger Nutation ist in ca. 2—3 Stunden der ursprüngliche Zustand definitiv wieder erreicht. —

Der Krümmungsvorgang, der nach jener kurzen Exposition eintritt, gleicht völlig jenem unter dauernder einseitiger Einwirkung der Schwerkraft eintretenden, wenigstens in den ersten Phasen.

Wir sehen in dem zuletzt beschriebenen Versuch eine Seitenkrümmung nach rechts auftreten (bezogen auf die Expositions-lage), der dann bald eine mehr oder weniger deutliche Hebung des Krümmungsbogens folgt. — Es macht sich da aber ein Unterschied zwischen den beiden Vorgängen bemerkbar. — Bei Dauerreizung sah man eine energische Verkürzung des Krümmungsradius erfolgen, und im Zusammenhang damit eine Ueberkrümmung von 180° resultieren, wenn die Seitenkrüm-

mungsebene die Senkrechte erreicht hatte. — Dort war der Vorgang von einer antidromen Torsion von 90° begleitet. Hier sieht man, dass, wenn die Ebene der Seitenkrümmung annähernd senkrecht wird, die Krümmung selbst erst 90° erreicht hatte. — Die angebrachte Tuschemarke zeigt dabei eine antidrome Torsion von nur ca. 45° . —

Mit dem Vorrücken der Krümmungsebene in die Senkrechte hat die Reaktion ihren Höhepunkt erreicht. — Während jetzt die Krümmung sich auszugleichen beginnt, bewegt sich die Ebene derselben noch ein wenig gegen den Uhrzeiger, worauf dann schliesslich die Ausgangslage (die Streckung) erreicht wird. —

Die bereits besprochene Torsion bleibt nach dem Ausgleich bestehen. — Während also der erste Teil der Reaktion aus zwei gegenseitig sich nicht kompensierenden Krümmungsbestreben gebildet wird, zeigt sich der Ausgleich derselben als ein einheitlicher und in einer Ebene verlaufender Krümmungsvorgang. —

Wird die Expositionszeit variiert, so erfolgt die Krümmung doch immer in derselben Zeit, die also die Reaktionszeit der beiden Krümmungsbestreben ist. — Dieselbe beträgt bei $21-23^\circ \text{ C}$ ca. 10—12 Minuten. — Bei sinkender Temperatur verlängert sie sich, bei 17° C beträgt sie bereits ca. 20 Minuten. — Damit ist aber die Zeit zum Makroskopischwerden der Krümmung gemeint. — Ohne Zweifel würde sich bei entsprechender mikroskopischen Verfolgung der Seitenkrümmung die Reaktionszeit derselben als noch geringer herausstellen. — Ziehen wir, wie ich es immer tat, einige unter denselben Aussenbedingungen normal wachsende und frei kreisende *Pharbitis*spresse zum Vergleich an, so sehen wir, dass die Reaktionszeit der Seitenkrümmung einem Bogen-sektor von ca. 30° entspricht. — Die Reaktionszeit der Aufkrümmung ist um ca. 5 Minuten länger. —

Während also die Reaktionszeit unverändert bleibt, verändert sich die Reaktion selbst mit abnehmender

Expositionsdauer. — Bei 21—23° C tritt bei 30 Sekunden Exposition noch eine starke Seitenkrümmung auf, die Ebene derselben wird aber nur wenig gehoben. — Ein aufgetragener Tuschestrich erleidet dementsprechend nur eine geringe Torsion, die beim Ausgleich fast ganz schwindet. —

Bei einigen Versuchen, die ich bei 26° C unternahm, zeigte sich eine kräftige Seitenkrümmung schon nach 10 Sekunden Exposition. — Kontrollpflanzen, die frei kreisten, vollführten bei dieser Temperatur einen Umlauf in 90—100 Minuten. — Man kann also annehmen, dass, bevor sich eine kreisende Spitze um 2° weiterbewegt (und folglich ihre Kanten in Bezug auf die Sprossachse um 2° verlagert), sie bereits genügend gereizt wird, um eine Seitenkrümmung auszuführen. — Bei noch kürzeren Expositionen berührte ich bei meiner ungenügenden Beobachtungsmethode bereits die Fehlergrenze, ich zweifle aber nicht, dass die wirkliche Präsentationszeit der Seitenkrümmung noch niedriger liegt, wahrscheinlich bloss bei einigen Sekunden Reizdauer. —

Wie bereits erwähnt, ist der Eintritt der Seitenkrümmung von der Expositionszeit in weitem Maasse unabhängig, die Reaktion ist aber bei kurzen Expositionen schwächer und die Hebung des Seitenkrümmungsbogens (Aufkrümmung), wird immer mehr ausgeschaltet. — Dies wird um so auffälliger, je kürzere Spitzen wir zu dem Versuche wählen (also Analog wie im vorigen Abschnitte). — Eine 2 cm lange Spitze wird z. B. bei 21° C nach 20 Sekunden Exposition merklich zur Seite, nicht aber hinauf gekrümmt. — Fällt die Aufkrümmung weg, so unterbleibt auch jegliche Torsion während der Seitenkrümmung sowie auch nach dem Ausgleich derselben. —

Verlängern wir die Expositionsdauer über eine Minute, so ähnelt der Krümmungsvorgang immer mehr jenem im vorigen Abschnitt geschilderten in allen seinen

Phasen. Die Aufkrümmung und die Verringerung des Krümmungsradius wird immer stärker und es braucht immer mehr Zeit, bis die Krümmung ausgeglichen wird. Der Ausgleich wird von lebhaften Nutationen begleitet und nicht selten bleibt die Spitze dauernd bogenförmig gekrümmt, in dem dann der apikale Teil in gerader Richtung weiterwächst.

Exponieren wir in schiefer Lage, wird die Reaktion um so unansehnlicher, je mehr sich jene der Senkrechten nähert. Senkrecht exponierte Spitzen zeigen nach einer Minute Exposition bei 21—23° C kaum ein schwaches Nutieren. —

Dagegen bleibt die Reaktion nach Exposition *unterhalb der Horizontale* gleich lebhaft. —

Es bleibt noch zu erwähnen, wie sich jene Spitzen, die am Klinostaten bogenförmig gewachsen sind (siehe Abschnitt II) nach kurzer Exposition verhalten. — Wird eine bis 90° bogenförmig gekrümmte Spitze derart exponiert, dass die bereits vorhandene Krümmungsebene horizontal zu liegen kommt, die Krümmung selbst aber der Seitenkrümmung gleichsinnig gerichtet ist, (so dass sie derselben ähnelt), so erfolgt zuerst keine weitere Seitenkrümmung, sondern sofort eine energische Hebung des bereits vorhandenen Krümmungsbogens und erst während der Hebung verändert sich der Bogen derart, dass sich der basale Teil der Spitze etwas streckt, während der apikale Teil eine Verringerung des Krümmungsradius aufweist. — Beim Ausgleiche wird die Spitze mehr oder weniger gerade gestreckt, sie kehrt also nicht in die ursprüngliche Wuchsform zurück. — Hier ist also zu beachten, dass die Krümmungstendenz der Seitenkrümmung dadurch, dass das Organ im Sinne derselben bereits gekrümmt ist, unterdrückt wird und dass eine weitere Einkrümmung erst mit der Hebung des Krümmungsbogens erfolgen kann. — Ferner sieht man in allen solchen Fällen, dass die bereits vorhandene bogenförmige

mige Krümmung auf die ganze Spitze gleichmässig verteilt ist, während nach einsetzender Seiten- und Aufkrümmung eine Differenzierung in einem mehr seitwärts gekrümmten apikalen Teil erfolgt (siehe das im Abschnitt III A Gesagte). — Daraus aber ersieht man, dass die am Klinostaten auftretenden Krümmungen jedenfalls anderer (nämlich autonomer) Natur sind als die hier beschriebenen. — Da sich diese Krümmungen nicht immer wahrnehmen lassen und, wenn sie auftreten, ihre Ebene nicht verschieben, so kann man sie wohl in die Kategorie der Nutationen einreihen, sie aber nicht als den Ausgangspunkt des Kreisens betrachten. —

Wird eine solche bogenförmige Klinostatenkrümmung horizontal, u. zw. mit der Richtung nach links (also der möglichen Seitenkrümmung antidrom) gelegt bzw. exponiert, so erfolgt eine Abflachung der vorhandenen Krümmung und darauf eine sich auf dem Basalteile der Spitze abspielende Aufkrümmung. — Bevor die Aufkrümmung die Senkrechte erreicht, wird die Ebene der Krümmung nach rechts übergeführt. — Doch verlangen diese Fälle noch einer eingehenderen Untersuchung, besonders in Bezug auf die hier auftretenden Torsionen. —

Die in diesem Abschnitte angeführten Tatsachen überblickend, können wir sagen:

Nach kurzer einseitiger Einwirkung der Schwerkraft werden in einer *Pharbitisspitze* zwei Krümmungsbestreben ausgelöst, deren Ebenen senkrecht auf einander stehen, — Sie lassen sich durch ihre verschiedene Reaktions- und Präsentationszeit von einander unterscheiden Namentlich bei Temperaturwechsel tritt der Unterschied dieser Zeiten deutlich auf.

Die tropistischen Momente der Seitenkrümmung sind kleiner als die der Aufkrümmung. — Die Reaktionszeit der Seitenkrümmung beträgt bei 23° C ca. 8—10 Minuten, die Präsentationszeit höchstens 10 Sekunden (wahrscheinlich bloss die Hälfte). — Die Seitenkrüm-

mung ist am apikalen Teil der Spitze, die Aufkrümmung am basalen Teil am energischsten. — Daraus erklärt sich, dass sich verschieden lange Spitzen verschieden verhalten. Die Aufkrümmung erlischt bei abnehmender Temperatur früher als die Seitenkrümmung. Wahrscheinlich hat die Seitenkrümmung ihr Optimum in der horizontalen Lage. Aus der Divergenz der beiden Krümmungsebenen um 90° und aus dem Umstand, dass die beiden Krümmungsvorgänge nicht vollkommen kompensiert werden, ergibt sich das Auftreten von antidromen Torsionen. Dagegen ist der Krümmungsausgleich ein einheitlicher Vorgang. Deswegen bleibt die Torsion nach dem Ausgleich unverändert und kann nur dann rückgängig gemacht werden, wenn die Aufkrümmung keinen nennenswerten Wert erreicht hatte.

Die Spitze verhält sich in Bezug auf die beiden Krümmungen als ein radiäres Organ, die beiden Krümmungsbestreben werden stets von Neuem und auf jeder beliebigen Stengelkante, die durch das Hinlegen in die Expositionslage gebracht wurde, in gleichem Maasse induziert.

Unter allseitiger Einwirkung der Schwerkraft am Klinostaten lassen sich keine Andeutungen der beiden geschilderten Krümmungsbestreben wahrnehmen. Die zeitweise auftretenden Einkrümmungen lassen sich in den meisten Fällen auf die S. 9 erwähnten Nebenerscheinungen zurückführen. — Die Sensibilität der beiden Krümmungsbestreben ist derart hoch, dass sehr geringe Schwankungen der Umlaufgeschwindigkeit des Klinostaten eine Reaktion hervorrufen können. —

IV. Teoretische Verwertung der mitgeteilten Versuche.

Versuchen wir die Resultate, die durch die mitgeteilten Versuche gewonnen wurden, mit den anfangs angeführten bisherigen Erklärungen des Kreisens zu

vergleichen, so erscheint es zweckmässig, zuerst die Möglichkeit des Kreisens als einer *autonomen Nutation* zu erwägen. —

Wäre die kreisende Bewegung eine autonom verlaufende und durch die Schwerkraft keinerlei beeinflusste Nutation (wie es ja vielfach solche gibt), so müsste sie am Klinostaten unverändert fortgehen. Da das nicht der Fall ist, erledigt sich diese Möglichkeit leicht.

Wäre das Kreisen zwar eine *autonome Bewegung*, würde aber die *Schwerkraft* an dem Zustandekommen derselben als einer der bedingenden *Aussenfaktoren* beteiligt sein, so müsste am Klinostaten das Krümmungsbestreben selbst, nicht aber das Wandern der physiologisch dorsiventralen Zone erlöschen. — Die Folge wäre, dass die am Klinostaten gerade wachsende Spitze nach dem Aufhören des Klinostatierens (oder auch eine Zeitlang nach kurzer Exposition) sich krümmen müsste, das Krümmen aber immer an derjenigen Kante sich zuerst äussern müsste, die in dem Augenblicke der Exposition in der Zone des stärksten Krümmungsbestrebens liegen würde. — Es müsste daher wenigstens andeutungsweise (durch Verzögerung) die Krümmungstendenz bei verschiedenen Spitzen nach diversen Himmelsrichtungen zuerst auftreten (entsprechend der verschiedenen Lage der physiologisch dorsiventralen Zone): — Wir sahen aber, dass bei sehr vielen derartigen Versuchen (und ich habe sie zu Hunderten angestellt), und nach ganz zufälligem Wechsel der Lage der Kanten zum Horizont im Augenblicke der Exposition, das Krümmungsbestreben immer auf zwei durch diese Lage selbst bestimmten Kanten auftrat, und zwar auf der nach dem Horizontallegen rechten Flanke und auf der Unterseite. — Die Zone des stärksten Krümmungsbestrebens, die durch eine mehr oder weniger vollkommene Kompensation der beiden bevorzugten Kanten geschaffen wurde, erschien uns immer als in derselben Art induziert, nie als bereits vor-

handen. — Die Auffassung der kreisenden Bewegung als einer horizontalen Nutation erscheint somit auch als unzutreffend. —

Was den *Transversalgeotropismus mit autonom wechselnder Sensibilitätszone* anbelangt, so müsste man erwarten, dass beim Horizontallegen einer freien Spitze sich diese eine Zeitlang (wenn auch kurz) dann in Ruhelage befinden müsste, wenn die am Klinostaten autonom weiterwandernde sensible Zone zufällig dadurch zur Oberseite würde. — Nach kurzer Reizung, die dem Verschieben der Zone um nur einige Grade (wie es bei einer Reizung von ca. 15 Sekunden der Fall ist) entsprechen würde, wäre in solchen Falle keine Reaktion zu erwarten. — Jedenfalls könnte man in allen Fällen eine wenn auch schwache, so doch ansetzende und ein Stück verlaufende Nutation (Kreisen) als die Antwort auf die Exposition erwarten. — Statt dessen sahen wir immer dieselbe Krümmung, deren Ebene unter Umständen gar nicht, in anderen Fällen in einer ganz bestimmten Art und Weise als Ganzes gehoben wurde. — Ausserdem müsste man nach einer Exposition in senkrechter Lage in allen Fällen, eine Nachkrümmung erwarten. — Wir sahen aber, dass die Präsentationszeit der Seitenkrümmung viel kürzer ist als diejenige Expositionsdauer, die nötig ist, um bei einer möglichst senkrecht aufgestellten Spitze eine Nachkrümmung hervorzurufen. — Während nach der transversalgeotropischen Theorie die senkrechte Lage als die optimale Reizlage gelten müsste, erschien sie uns umgekehrt als die labile Ruhelage. — Somit steht auch diese Theorie mit den angeführten Tatsachen im Widerspruch. —

Was die *Cyklonastie* betrifft, kann man zweierlei annehmen:

Wenn durch die veränderte Einwirkungsweise der Schwerkraft (am Klinostaten) das Herumwandern der Zone sistiert wird, so wird nach vorübergehender oder

dauernder Exposition dieses Herumwandern entweder dort wieder aufgenommen, wo es aufgehört hat, oder aber es wird immer auf einer im Augenblicke der Exposition zum Horizont bestimmt orientierten Kante vom Neuen begonnen (induziert). — Im ersten Falle gilt dasselbe, was bei der horizontalen Nutation gesagt wurde: Es müsste sich nämlich die Spitze je nach dem, wo die physiologisch dorsiventrale Zone zufällig liegen würde, nach verschiedenen Himmelsrichtungen wenigstens andeutungsweise krümmen. Das geschieht aber nie. —

Im zweiten Falle, wenn nämlich der Beginn der Wanderung immer neu induziert wird u. zw. auf einer zum Horizont bestimmt orientierter Kante, kann man von keiner Nastie mehr sprechen. — Man könnte dann die Reaktionsweise eines horizontal gelegten *Avena*-würzelchens ebenfalls als eine Nastie bezeichnen. —

Somit erscheint die letzte Deutungsmöglichkeit, nämlich die des *Lateralgeotropismus Nolls*, allein übrig. — Und wir werden in unseren Versuchen kaum etwas finden, was gegen diese Theorie sprechen würde, wir werden umgekehrt in ihnen eine Bestätigung derselben erblicken müssen. Denn die Seitenkrümmung ist nichts anderes als der Ausdruck der lateralgeotropischen Reizbarkeit, wie sie von NOLL definiert wurde: Unter einseitiger Swerkrafteinwirkung auf ein senkrecht auf dieselbe orientiertes Organ wird nicht eine der üblichen Seiten, die Ober- oder die Unterseite, sondern eine der Flanken zum gesteigerten Wachstum angeregt¹. — Es gelang uns die tropistischen Momente und die Vertei-

¹ Durch die Bestätigung des Lateralgeotropismus als Tatsache erscheint derselbe als Vorgang natürlich noch nicht erklärt. — Wenn wir von der Reizfelderhypothese NOLLS 1892, 1901 absehen, lässt sich tatsächlich derzeit nicht begreifen, wie so es möglich ist, dass die Schwerkraft auf eine der (vor der Exposition gleichwertiger) Flanken anders einwirken kann, wie auf die andere. — Doch war es nicht Zweck dieser Untersuchung, das Wesen des fraglichen Vorganges zu erforschen.

lung dieser Sensibilität annähernd zu bestimmen, sowie auch zu zeigen, dass die senkrechte Lage die labile Ruhelage dieser Sensibilität ist, wie es von NOLL ebenfalls schon theoretisch postuliert wurde. — Die Sprossspitze der Windepflanzen ist also ein physiologisch radiäres, mit lateral- und negativgeotropischer Reizbarkeit ausgestattetes Organ und die kreisende Bewegung stellt die Resultante dieser beiden Reizvorgänge vor. —

Die NOLL'sche Theorie wird da in einem Punkte ergänzt: Da die beiden Sensibilitäten ungleich verteilt sind, folgt daraus, dass die Zone des stärksten Krümmungsbestrebens keine gerade oder in einer Ebene liegende Linie vorstellt, sondern dass sie schraubenförmig gewunden sich an der hinteren unteren Stengelzone hinzieht, u. zw. derart, dass sie in der Mitte der rückwärtigen Flanke an der Endknospe beginnt und von dort aus langsam auf die Unterseite übergeht, die sie in der Basalbiegung der kreisenden Spitze annähernd erreicht. —

Es ist durch eine einfache Ueberlegung einleuchtend, dass durch eine derart orientierte Wachstumszone ein Revolvieren des Stengels und somit ein mechanisches Zuführen einer neuen Stengelpartie in die Induktionslage erfolgen muss. — Hier erscheint es bloss notwendig anzunehmen, dass die beiden Krümmungstendenzen bereits im duktorischen Teil kompensiert werden. Dies ist aber bei einem so normal verlaufenden Vorgang, wie ihn das Kreisen vorstellt, höchstwahrscheinlich der Fall. —

Betrachten wir von diesem Standpunkte das Kreisen, so zeigt sich uns dasselbe als ein eminent geotropischer Vorgang, der durch stetiges Zusammenwirken zweier senkrecht auf einander gerichteten Krümmungsbestreben zustande kommt, und es lassen sich mittels dieser Auffassung andere, während des Kreisens beobachtete Erscheinungen als kleine Störungen der Kompensation erklären. — Wird z. B. die lateralgeotropische Sensibilität aus irgendwelchen Gründen überwiegend, so wird

sich die Spitze während des Kreisens in horizontaler Ebene homodrom einkrümmen. — Wird der negative Geotropismus dominierend, so wird die Spitze gehoben. — Wird endlich das Abschwächen der lateralgeotropischen Sensibilität der Basis zu ein plötzliches, so wird das normale Kreisens unterbrochen und es erfolgt in dem apikalen Teile jene Erscheinung, die wir anfangs als Transversalkrümmung geschildert haben. — Alle diese Möglichkeiten finden wir in der Natur realisiert. — Wir sehen z. B. sehr oft, dass die Endknospe von *Pharbitis* dem Kreisens so zu sagen vorranläuft, indem an der äussersten Spitze eine homodrome Einkrümmung in horizontaler Ebene von Zeit zu Zeit auftaucht. Wäre dies eine Nutation, so müsste sie durch das Revolvieren um 180° in die antidrome Richtung gebracht werden. Das beobachtet man aber nie, es tritt vielmehr nach ca. 90° Umlauf wieder ein Ausgleich dieser Einkrümmung ein. — Auch das zeitweise Heben der Basalkrümmung beobachtet man öfters. — Und endlich sehen wir in der assymetrischen Nutation, wie sie BARANETZKI beschrieben hat, die dritte der erwähnten Möglichkeiten realisiert. —

Wird aus verschiedenen Ursachen das Zusammenwirken der beiden Vorgänge im Ganzen gestört, was z. B. dann eintreten muss, wenn die Perzeption einer der beiden Reizbarkeiten herabgesetzt wird, so erfolgt statt des normalen Kreisens die Bildung von freien Windungen. — Tatsächlich sehen wir diese in der Natur besonders unter ungünstigen Wachstumsbedingungen und am Schluss der Vegetationsperiode am häufigsten auftreten. Wir haben aber gesehen, dass die negativgeotropische Sensibilität durch die Temperaturherabsetzung früher litt, als die lateralgeotropische, was mit der soeben ausgesprochenen Annahme im Einklang steht. —

Ohne Zweifel wird beim normalen Kreisens dem Eigengewicht des Sprosses eine gewisse Rolle zukom-

men. — Wir sehen ja, dass das Kreisen eines kurzen Endsprosses sich in einem Kegel abspielt, der umso flacher ist je länger der kreisende Spross wird. — Dieses Eigengewicht, das besonders die geonegative Reaktion erst dann zum Ausdruck gelangen lässt, wenn dieselbe intensiv genug ist, kann wohl als ein Regulator dienen, durch den die Regelmässigkeit des Kreisens erhöht wird¹. —

Nehmen wir an, dass die beiden beschriebenen Reizbarkeiten durch äussere Beeinflussung des Kreisens und namentlich nach dem Übergange zum Winden nicht aufgehoben oder wesentlich modifiziert werden, so erscheint uns die anfangs beschriebene Transversalkrümmung BARANETZKIS und somit das Fassen einer Stütze als vollkommen erklärt. — Die Hebung der Krümmungsebene einer in ihrem Kreisen angehaltenen Spitze ist die Folge der gestörten Harmonie zwischen Lateral- und Negativgeotropismus. — Durch diese Hebung ist aber eine halbe Windung bereits gebildet. — Während nun der apikale Spitzenteil die Stütze horizontal überragt, wird er einem weiteren Zusammenspiel der beiden Tropismen ausgesetzt. — Dabei überwiegt in ihm der laterale Geotropismus, wenn er nur kurz ist. — Er krümmt sich folglich stark homodrom, bevor er von dem negativen Geotropismus wieder gehoben und der Stütze von neuem angelegt wird. — Die dauernde homodrome Zukrümmung der windenden Spitze der Stütze zu erklärt sich hiermit ebenso, wie die geheimnisvolle »Hacken-

¹ Die kreisende Pharbitisspitze bewegt sich in der Regel in einer nahezu horizontalen Ebene. — Es bleibt der Untersuchung an anderen Windepflanzen vorbehalten zu entscheiden, ob das Kreisen jener Pflanzen, deren Spitze während des Kreisens stark gekrümmt ist, sodass die Endknospe dauernd nach unten schaut, wie man das z. B. am Hopfen, *Bowicia* oder *Akebia* (MIEHE 1915) beobachtet, sich aus denselben physiologischen Faktoren, wie bei *Pharbitis*, erklären lässt. —

krümmung» denn es leuchtet ein, dass die Ueberkrümmung des gehobenen apikalen Teiles desto intensiver wird, je länger dem lateralen Geotropismus freies Spiel gewährt wurde. — Ist nach diesem neuerlichen Heben der nun als Windung festgehaltene Teil der Spitze noch lateral-geotropisch stark empfindlich (was von der Dicke der Stütze, von Wuchsverhältnissen etc. abhängt), so ist jetzt seine Krümmungstendenz der frei gebliebenen äussersten Spitze entgegengesetzt. — Bekommt er noch eine Hilfe durch den negativen Geotropismus, resultiert das Abwinden der jüngsten Windung, vorauf der ganze nunmehr frei gewordene Teil durch die beiden Tropismen kreisend zur Stütze von neuem zugeführt wird usw.¹. —

Es ist mehr Sache der Ueberlegung, weitere Details aus der entwickelten Theorie zu erklären. — Ist die Grundfrage einmal entschieden, was meiner Meinung nach der Fall ist, so steht wohl einem derartigen Unternehmen nichts im Wege, sowie es auch nur Sache der weiteren Durcharbeitung dieser Frage wäre, die festgestellten Tropismen genauer zu erkennen, deren Variation, Kompensation, Verteilung udgl. zu untersuchen und die Mitwirkung des Autotropismus zu bestimmen. —

V. Zusammenfassung.

1. Die kreisende Spitze von *Pharbitis hispida* ist ein physiologisch radiäres Organ, das zwei Arten tropistischer Reizbarkeit, den Lateralgeotropismus und den negativen Geotropismus aufweist. —

¹ Es sei hier nur nebenbei bemerkt, dass ich durch die Kombination von zwei auf einander senkrechter Tropismen nicht windende Pflanzen (z. B. *Vicia*, *Helianthus*, *Lupinus* usw.) zum Winden gebracht habe und dass ich während dieses künstlichen Windens alle jene biologisch interessanten Vorgänge, wie z. B. die hackenförmige Krümmung, das Abwinden jüngster Windungen, das Nichtfassen von dicken Stützen usw. experimentell hervorrufen konnte. — Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen an anderer Stelle mitgeteilt werden.

2. Dieselben sind in ihren tropistischen Momenten sowie in ihrer Veränderlichkeit im Bezug auf die Temperaturschwankungen verschieden. —

3. Die beiden Sensibilitäten zeigen Entgegengesetzte Verteilung: der Lateralgeotropismus ist auf der Spitze, der negative Geotropismus auf der Basis am intensivsten. —

4. Die Präsentations- sowie die Reaktionszeit der beiden Tropismen wurde annähernd bestimmt.

5. Es wurde der Versuch gemacht das Kreisen sowie das Winden von *Pharbitis* nebst den dabei auftretenden Erscheinungen aus dem Zusammenwirken, bezw. mehr oder weniger vollkommener Kompensation jener beiden Tropismen zu erklären. —

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der čechischen Universität am 10. November 1919.

VI. Uebersicht der zitierten Literatur.

- H. AMBRONN: Zur Mechanik des Windens I, II. 1884—1885. Sep. Abdr. aus d. Ber. der math.-phys. Classe d. kön. Sächs. Gesell. d. Wiss.
- I. BARANETZKI: Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. — Mém. de l'Acad. imp. de sciens de St. Pétersbourg, VII. série, Tom XXXI, No. 8. p. 1—73. Pétersb. 1883.
- C. E. B. BREMEKAMP: Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. 100 Seiten. Extrait du Recueil des Trav. bot. Néerlandais. Vol. IX, p. 281. Nijmegen 1912.
- CH. DARWIN: On the movements and habits of climbing plants. Journ. of Linn. Society 1865, H. 9, p. 1—118.
- H. FITTING: Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. — Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, 1905, s. 221—398. —
- L. JOST: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena 1908. Vorl. 34.
- F. KOHL: Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. 1884.
- H. LUNDEGÅRDH: Die Ursachen des Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln I u. II. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd 13. Nr 6. Bd. 15. Nr 1. 19. 1917.

- derselbe: Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Ebenda Bd. 14, Nr 27 1918.
- H. MIEHE: Beiträge zum Windeproblem. Pfeffer—Festschrift 1915 s. 668—688, Tafel X. —
- W. NIENBURG: Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. — Flora 1911 N. F. Bd. 2, p. 117—146.
- F. NOLL: Ueber rotierende Nutation an etiolierten Keimlingen. (Vorl. Mittl.) Bot. Ztg. Bd. 43 1885, Nr. 42.
- derselbe: Bemerkung zu Schwendeners Erwiderung auf die Wortmannsche Theorie des Windens. Bot. Ztg. Bd. 44. 1886, S. 738.
- derselbe: Ueber heterogene Induktion. Versuch eines Beitrages zur Kenntniss der Reizerscheinungen der Pflanzen, Leipzig 1892.
- derselbe: Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sep. Abdr. Sitzgb d. niederhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. 1901 A p. 92—100. Bonn 1901.
- W. PFEFFER: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904. 2. Aufl.
- H. SCHENK: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. In: Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft. 4, Jena 1892.
- S. SCHWENDENER: Gesammelte bot. Mitteilungen. Bd. 1, 1881, 1886.
- A. SPERLICH: Ueber Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenblatte usw. Jahrb. f. wiss. Bot Bd. 50. 1912. p. 502—653.
- derselbe: Gesetzmässigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. — Pfeffer-Festschrift, Leipzig 1915, S. 155—196.
- P. STARK: Das Resultantengesetz beim Haptotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot Bd. 58. 1919. S. 445—524.
- J. SACHS: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 2. Aufl. 1887.
- TRÖNDLE: Ueber die geotropische Reaktionszeit. Vorl. Mittl. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 31 1919, S. 413.
- W. VOSS: Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Ztg. Bd. 60. 1902. S. 231 u. f.
- J. WORTMANN: Theorie des Windens. Bot. Ztg. Bd. 44. 1886. S. 273—365.
- derselbe: Einige Bemerkungen zu der von Schwendener gegen meine Theorie des Windens gerichteten Erwiderung. Daselbst S. 601.
- derselbe: Ueber die Natur der rotierenden Nutation. Daselbst S. 617—690.

Vetenskapsakademien d. 3 dec. 1919. Prof. ROSENBERG påvisade i ett föredrag mutationer hos polymorfa släkten. — Till inländsk ledamot invaldes prof. LUDVIG JOHANNSEN i Köpenhamn. — Till införande i Arkiv f. Botanik antogos afhandlingarne »Zur Kenntniss der Süd- und Centralamerikanischen Amarantaceenflora» och »Revision der von Glaziou in Brasilien gesammelten Amarantaceen» af ROB. E. FRIES.

Lunds Botaniska Förening d. 15 maj 1919. Dr Å. ÅKERMAN föredrog om sina undersökningar om växternas kölldöd och frosthärdighet, publicerade i Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. — Amanuens G. TURESSON redogjorde för ett fall av fusarios på ärter. Undersökningarna äro ämnade att publiceras i Botaniska Notiser. — Jubileumsfondens stipendium tilldelades amanuens G. TURESSON för undersökningar öfvr svensk insjövegetation.

Den 10 okt. Konservator O. R. HOLMBERG visade en serie ruderatväxter från Simrishamn och redogjorde för en del formers morfologiska och systematiska valör.

Den 20 nov. Konservator O. R. HOLMBERG föredrog om en Saginahybrid. — Amanuens V. HOLMGREN föredrog om sina undersökningar öfver tångbäddsvegetation.

Döde. Den 7 nov. 1919 assistenten OTTO BAUMGÄRTEL i Prag. — Den 25 nov. 1919 Rev. EDWARD SHEARBURN MARSHALL i Park Lane, London, född d. 7 nov. 1858. — Den 4 nov. docenten CHR. MÄULE i Stuttgart. — Prof. A. ALHOFF i La Plata. — Prof. F. AMEGHINO och prof. E. P. MEINECK i Buenos Aires, Argentina.

Ny Litteratur.

- MÖLLER, HJ., 1919, Lövmossornas utbredning i Sverige. V. Polytrichaceae 1. Catarinea, Psilopilum, Oligotrichum och Pogonatum. 84 s., 2 t., 14 textf. — Arkiv f. Botanik, Bd. 16, N:o 3.
- OSTENFELD, C. H., 1919, Plante- og Dyreliv paa Grønlands Nordkyst. Paa Grundlag af Dr. Wulffs Optegnelser. — Knud Rasmussen. Grønland langs Polarhavet s. 531—552, 14 textf.
- RASMUSON, H., Genetische Untersuchungen in der Gattung Godetia. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1919, s. 399—403.
- VETENSKAPSAKADEMIEN, 1919, Förteckning å Svenska Nationalparker samt å Naturminnesmärken som blivit fridlysta under åren 1910—1918. 22 s.

Förut icke publicerade

lokaluppgifter rörande *Blekinges* kärnkryptogamer och fanerogamer mottagas med tacksamhet av undertecknad. De äro avsedda att inflyta i en under arbete varande förteckning öfver Blekinges växter.

Karlskrona i januari 1920.

Bj. Holmgren,
Kommendörkapten.

Till tidskriftens medarbetare.

Manuskripten böra vara tydligt skrifna (helst maskinskrifna) samt noga genomsedda, äfven beträffande skiljetecken, för undvikande af korrekturändringar mot manuskriptet.

Omkostnader för korrekturändringar mot manuskriptet bestridas af författaren.

Förf. erhåller 50 separater, om uppsatsen är längre ännu 1 sida.

Separater ur Botaniska Notiser till salu.

I Botaniska Notiser 1901 annonserades separater ur denna till salu. Af dessa finnas numera endast ett fåtal kvarr. Af många uppsatser i de sedan dess utgifna årgångarna af tidskriften finnas separater till salu. Priset beräknas efter 2 öre pr. sida och 25 öre pr. plansch förutom porto och postförskottsavgift. Endast ett eller några få exemplar finnas af hvarje uppsats.

Rekvisition sker hos

Utgifvaren af Botaniska Notiser, Lund.

Nedsatta bokhandelspriser å:

Botaniska Notiser utg. af K. F. THEDENIUS, årg. 1854-44
—1856 å 1 kr.

Botaniska Notiser utg. af OTTO NORDSTEDT, årg. 1871-11
—1874 å 1 kr. 50 öre, 1875—1878 å 1 kr. 75 öre,
1879—1886 å 2 kr. 25 öre, 1887—1905 å 4 kr., 1900-06
—1912 å 5 kr. och följande å 6 kr.

Innehåll.

NORDSTEDT, O., Prima loca plantarum Suecicarum. Se Bilaga, ark 111.
ULEHLA, V., Studien zur Lösung des Windeproblems. S. 1.

Smärre notiser. S. 31—32.