

Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen

von

C. E. B. BREMEKAMP.

EINLEITUNG.

Seitdem von DARWIN und DE VRIES gezeigt wurde, dass das Umschlingen der Stütze bei den typischen Windepflanzen nicht, wie bei den Ranken, durch einen von dieser ausgehenden Kontaktreiz veranlaszt wird, sind verschiedene Hypothesen aufgestellt um die Erscheinung auf anderem Wege zu erklären. Von diesen hat jedoch keine die gleiche, allgemeine Anerkennung gefunden wie vordem diejenige MOHL's.

Interesse für uns haben nur noch die von SCHWENDENER vertretene Auffassung einerseits, andererseits die auf die Experimente BARANETZKY's fuszende Vorstellung, welche namentlich auch NOLL verfochten hat.

Es sei von vornherein darauf aufmerksam gemacht, dass diese Erklärungsversuche nicht direkt vergleichbar sind. Während SCHWENDENER nur vorübergehend konstatiert, dass die Stengelspitze, wenn sie mit einer Stütze in Berührung kommt, sich konkav gegen diese krümmt und bestrebt ist den Radius der Krümmung zu verkürzen, um dann seine ganze Aufmerksamkeit der Frage zu widmen, welche Folgen dies in mechanischer Hinsicht nach sich

zieht, haben BARANETZKY und NOLL sich bemüht dieses Krümmungsbestreben selbst genauer kennen zu lernen.

Da wir uns in den vorliegenden Untersuchungen nicht mit dem eigentlichen Winden beschäftigen werden, ist es überflüssig die Ausführungen SCHWENDENER's im einzelnen genau zu betrachten; nur die Hauptlinien seiner Gedanken mögen hier angedeutet werden. Die nutierende Spitze einer Schlingpflanze, welche zu winden anfängt, krümmt sich stark nach innen und kommt dadurch bald an zwei verschiedenen Stellen mit der Stütze in Berührung. Da die Krümmung sich noch zu verstärken bestrebt ist, wird (vorausgesetzt, dass die Divergenz der Kontaktpunkte etwas über 180° beträgt) der Krümmungsbogen näher an der Stütze herangezogen, wobei die Divergenz der Kontaktpunkte vergrößert wird. Dass die Stütze dabei Widerstand leistet, tritt sogleich hervor, wenn man sie entfernt; die Endknospe schnellst sodann nach innen. Lässt man sie jedoch an ihrer Stelle, so legt der Stengel infolge der zunehmenden Spannung sich in der Nähe der Kontaktpunkte an ihr an. Bleibt er lange genug in dieser Lage, so wird seine Form durch Wachstum fixiert; es ist ein Teil einer Windung gebildet. Jedesmal wenn die Spitze von neuem mit der Stütze in Berührung kommt, sind die Bedingungen gegeben, für die Fortbildung dieser Windung.

Wenn der zweite Kontaktpunkt höher liegt als der erste, wie es tatsächlich wohl immer der Fall ist, so kommt zu der angedeuteten Krümmung noch eine der Windungsrichtung entgegengesetzte Drehung hinzu. „Um sich hiervon zu überzeugen“, sagt SCHWENDENER (Über das Winden der Pflanzen. S. 1084), „braucht man nur einen beliebigen Bogen aus federnden Draht am einen Ende an so zu befestigen, dass derselbe in eine ca. 45° gegen den Horizont geneigte Ebene zu liegen kommt, und dann auf das obere freie Ende eine Horizontalkraft wirken zu lassen,

welche dem Widerstand der Stütze entspricht; man wird alsdann direct beobachten und schon aus der ganzen Sachlage leicht entnehmen können, dass diese Kraft krümmend und drehend zugleich wirkt und dass die Drehung mit Bezug auf die Richtung des aufsteigenden Bogens gegenläufig ist". Die anfangs, ebenso wie die Krümmung, elastische Torsion wird wie diese durch Wachstum in eine bleibende verwandelt.

Der schwache Punkt in der Vorstellung SCHWENDENER's ist das Zustandekommen des Krümmungsbogens. Er spricht von einer Nutationskrümmung, nimmt somit an, dass die Nutation in dieser Lage weiter geht, was er jedoch nicht experimentell geprüft hat. Eine normal weiter gehende Nutation aber kann die lange währende Verstärkung der Krümmung, deren die Greifbewegung bedarf, nicht erklären. Die Möglichkeit einer Änderung der Nutation durch die Schwerkraft wird aber von ihm nicht erwähnt.

Wie schon vorher angedeutet, geben die Experimentaluntersuchungen BARANETZKY's hier einen Anhaltspunkt. Es wurde von diesem Forscher überzeugend dargetan, dass die Stengelspitze, wenn sie irgendwo in ihrem horizontalen oder überhangenden Teil festgehalten wird, mit ihrem freien Ende eine Krümmung ausführt, die zunächst in einer horizontalen Ebene liegt und wobei die ursprünglich vorangehende Seite konkav wird. Dieser Erscheinung wurde der Name Transversalkrümmung beigelegt und BARANETZKY konnte zeigen, dass der Schwerkraft bei ihrem Entstehen eine wichtige Rolle zukommt.

In einer Reihe Abhandlungen hat darauf NOLL die Theorie BARANETZKY's zu stützen versucht, und es ist wohl durch seine Bemühungen, dass diese jetzt in den meisten Hand- und Lehrbüchern Eingang gefunden hat. Wesentlich neues hat er jedoch nicht hinzu gefügt. Eine Ausnahme machte sein Versuch zu zeigen, dass die Spannung in einer an

der Nutation verhinderten Spitze nicht, wie es SCHWENDENER wollte, nach einige Zeit wieder geringer wird, sondern sich auf ein Maximum erhält. Es wird sich aber in einem weiteren Teil dieser Arbeit herausstellen, dass dies nicht zutrifft.

Die Bedeutung der SCHWENDENER'schen Greifbewegung hat NOLL gänzlich übersehen, wie zur Genüge hervorgeht aus seiner Bemerkung, diese sei eine Erscheinung höchst entwickelter Windepflanzen, während sie in Wirklichkeit allen zukommt, wie sie eben eine notwendige Folgeerscheinung der Transversalkrümmung ist.

SCHWENDENER hat sich umgekehrt nicht versöhnen können mit dieser Transversalkrümmung. Er schreibt hierüber noch 1897 (Gesammelte Botanische Mittheilungen I S. 451—453 Zusatz): „Ebenso muss die BARANETZKY'sche Transversalkrümmung als mit bekannten Thatsachen unvereinbar bezeichnet werden. Denn sie kann doch nur zu Stande kommen, wenn die der Stütze zugewandte Seite des horizontal gedachten Sprosses sich geotropisch anders verhält als die abgekehrte. Wäre dies wirklich der Fall, so müsste folgerichtig immer eine bestimmte Längslinie auf die concave Seite der Windungen zu liegen kommen; der Spross wäre mit anderen Worten in Bezug auf die Stütze physiologisch dorsiventral. Nun hat aber schon H. DE VRIES gezeigt, dass eine solche Dorsiventralität nicht besteht, dass vielmehr jede beliebige Längslinie zur concaven werden kann. Es ist folglich von vorne herein unstatthaft, einer bestimmten Linie oder longitudinal verlaufenden Zone besondere Eigenschaften zuzuschreiben“.

Hierzu ist zu bemerken, erstens, dass SCHWENDENER selbst die Transversalkrümmung gesehen hat, denn eben diese ist es, welche er als Nutationskrümmung bezeichnete, und ohne welche keine Greifbewegung möglich ist; zweitens, dass der Satz, „Wäre dies wirklich der Fall“ u.s.w. unbe-

gründet ist, denn aus den Ausführungen BARANETZKY's geht zur Genüge hervor, dass nicht eine bestimmte, sondern jede Längslinie zur konkaven Seite der Krümmung werden kann; der Hinweis auf die Versuche von DE VRIES ist also hinfällig. Dem Spross kommt unter diesen Umständen tatsächlich eine physiologische, d. h. eine von den äusseren Bedingungen induzierte Dorsiventralität zu.

Nachdem ich im vorhergehenden die Bedeutung der verschiedenen Auffassungen zu kennzeichnen versucht habe, werde ich im folgenden über meine eigenen Versuche berichten, welche sich hauptsächlich mit der Transversalkrümmung und dem Geotropismus der Windestengel beschäftigen.

Es wird sich zeigen, dass es Stellungen gibt, in welchen die Pflanze ganz bestimmt negativ geotropisch reagiert, daneben aber andere, in welchen es nicht die Unterseite ist, welche sich am stärksten verlängert, sondern eine seitlich gegen dieselbe verschobene, und schliesslich solche, in welchen eine Seitenkante die stärkste Verlängerung zeigt, wo somit die Transversalkrümmung hervortritt. Doch ist im letzteren Fall nur vorübergehend die Konvexität in dieser Seitenkante am stärksten, da nach einiger Zeit eine weiter nach unten gelegene Zone zur längsten wird und am Ende gar die Unterseite selbst.

Diese Ergebnisse in Verbindung mit anderen haben mich zu der Vorstellung geleitet, dass die Transversalkrümmung und die rotierende Nutation auf eine gleiche Eigenschaft der Stengelspitze zurückzuführen sind, dass diese Eigenschaft aber in der Spitze erlischt, wenn die Pflanze in eine Stellung gebracht wird, welche sich der inversen nähert. Diese Eigenschaft, welche von mir als *Cyclonastie* angedeutet wird, äussert sich darin, dass ein Krümmungsbestreben in tangentieller Richtung um den Stengel herum

wandert. In der Schnelligkeit der Wanderung wird das Krümmungsbestreben auf eine Weise, welche ich später ausführlich beschreiben werde, durch die Schwerkraft beeinflusst. Eine bedeutende Verzögerung dieser Schnelligkeit, wodurch das Krümmungsbestreben längere Zeit in derselben Seitenkante beschränkt bleibt, veranlaszt das Auftreten der Transversalkrümmung.

Im zweiten Teil dieser Arbeit mögen dann einige weitere Ausführungen über die rotierende Nutation, über die Art ihres Auftretens, die Regelmässigkeit und die Schnelligkeit der Bewegung, ihre Abhängigkeit von einigen äusseren Bedingungen, u. s. w. einen Platz finden. Sodann werde ich eine Anzahl Messungen mitteilen, welche zeigen, dass am Stengel der Schlingpflanzen ein besonderes Wachstumsmaximum dort gefunden wird, wo dieser am stärksten gekrümmt ist.

ERSTER TEIL.

DIE ROTIERENDE NUTATION UND DER GEOTROPISMUS.

§ 1. Die Auffassungen über die rotierende Nutation.

DARWIN hat in seinem Werk: „On the movements and habits of climbing plants“ zuerst eine richtige Beschreibung der rotierenden Nutation gegeben. Es ist dies nach ihm die Bewegung der Spitze, welche hervorgerufen wird durch die Wanderung einer longitudinalen Zone stärkern Wachstums in tangentieller Richtung um den Stengel herum. Von der allgemein verbreiteten, sog. autonomen Nutation sollte sie sich nur unterscheiden durch eine gröszere Amplitude und durch ihren regelmässigeren Lauf.

BARANETZKY hat auf Grund seiner Klinostatenversuche gegen diese Auffassung Einspruch erhoben. Der Ausfall dieser Experimente hat ihn belehrt, dasz die Stengel der Windepflanzen, wenn sie um eine horizontale Achse gedreht werden, ihre rotierende Nutation einstellen und nur noch unregelmässige Hin- und Herschwankungen zeigen. Dieser Befund zusammen mit der Auffindung der Transversalkrümmung leitete ihn zu der Vorstellung, dasz die Schwerkraft notwendig ist für das Zustandekommen der rotierenden Nutation, dasz diese es ist, welche die, in Bezug auf die Richtung der Bewegung, hintere Seite der Krümmung im Wachstum fördert.

Es ist diese geotropische Theorie der Nutation von NOLL noch weiter ausgebaut. Es sollen nach diesem Autor von der Spitze basalwärts nach einander Transversalgeotropis-

mus (im FRANK'schen Sinne), Horizontalgeotropismus und negativer Geotropismus auftreten. Das Vorkommen des ersteren ist nicht bewiesen, denn der Nachweis, dass die Stengelspitze sich aus der vertikalen Lage aktiv in die horizontale begibt, genügt dazu nicht. Nur wenn der Weg, welchen sie dabei durchläuft, ein rechtliniger wäre, würde das zutreffen. Dieser Weg ist aber schraubenlinig. Wie weiter unten noch des näheren gezeigt werden wird, kommt der Spitze der Schlingpflanzen gar kein Diageotropismus zu. NOLL's Horizontalgeotropismus ist derselbe Begriff wie der Transversalgeotropismus BARANETZKY's. Was für eine Bewandnis es mit dieser besonderen Art des Geotropismus hat, soll des näheren diskutiert werden im weiteren Teile dieser Arbeit. Schon hier mag eine Kritik dieser geotropischen Theorie einen Platz finden.

Dass von einer Summation geotropischer Reize bei der rotierenden Nutation nicht die Rede sein kann, ist einleuchtend, denn jeder Teil der rotierenden Spitze befindet sich nach einem halben Umgang in Bezug auf die Schwerkraft in gerade umgekehrter Stellung; die erst induzierte Reaktion wird somit jedesmal und für jeden Punkt nach einem halben Umgang durch eine entgegengesetzt gerichtete neutralisiert. Jeder Teil wird m. a. W. mit einer konstanten Schnelligkeit um seine eigne Achse gedreht; es kann hier also ebensowenig wie parallel mit der Achse auf dem Klinostaten (vorausgesetzt, dass keine Dorsiventralität anwesend ist) eine bestimmt gerichtete Reaktion auftreten. Man könnte sich jedoch denken, dass die geotropischen Induktionen sich jede für sich sofort oder nach einer gewissen Zeit geltend machen. In dieser Weise kommt man aber in Konflikt mit den Nachwirkungerscheinungen, wie diese zu konstatieren sind an einer invers gestellten Pflanze. Da die Nutation in dieser Lage noch einige Zeit in der ursprünglichen Richtung weiter-

geht, hätte man sich vorzustellen, dass die Induktionen einer gewissen Zeit bedürfen um sich geltend zu machen. Wenn man der Pflanze Horizontalgeotropismus zuschreibt, muss man dafür rechnen die Zeit nötig für einen oder mehrere Umläufe. Die neue Reaktion wird aber die gleiche Zeit brauchen um zur Geltung zu kommen; wie aus meinen Versuchen hervorgeht, trifft dies aber gar nicht zu: die neue Reaktion kann in vielen Fällen sofort konstatiert werden. Es zeigt sich somit, dass die geotropische Theorie nicht mit den Tatsachen in Einklang ist.

Die ältere Auffassung DARWIN's, wonach die rotierende Nutation eine autonome Bewegung ist, hat jüngst einen Verfechter gefunden in NIENBURG. Man kann aber nicht sagen, dass dieser Autor gerade glücklich gewesen ist bei der Entwicklung seiner Vorstellung. Die Theorie rechnet nach ihm mit drei Faktoren: 1. die wandernde Wachstumszone, 2. ausreichendes Eigengewicht des Sprosses, 3. Breitenausdehnung der Zone von mindestens ein Viertel Sprossumfang. Die Notwendigkeit des ersten Faktors ist ohne weiteres einleuchtend; sie genügt an sich auch vollkommen. Der zweite Faktor, ausreichendes Eigengewicht des Sprosses, ist keine Bedingung der Nutation, wie ich im folgenden noch dartun werde; die Befunde SCHWENDERER's, wonach das Gewicht der Spitze für das Zustandekommen von Windungen nicht in Betracht kommt, hätten NIENBURG aber schon zur Vorsicht mahnen sollen. Was mit dem unter 3. genannten gemeint ist, ist mir völlig dunkel geblieben. Eine einfache, geometrische Überlegung zeigt ja, dass das Wachstumsmaximum immer an der hinteren Seite liegen muss und dass von da nach jeder Seite das Wachstum abnimmt, und zwar so, dass die Abnahme dem Ausdruck $1 - \cos \alpha$ proportional ist, wo α den Bogen bedeutet, der den Abstand zum Maximum misst.

§ 2. Das Verhalten am Klinostaten.

Die Aufgabe, die autonome Natur der in Betracht kommenden Erscheinung zu erweisen, kann als erledigt erachtet werden, wenn es gelingt die Unabhängigkeit der Bewegung von dem unmittelbaren Einflusz äusserer Bedingungen darzutun. Als solche kommt nur die Schwerkraft in Betracht, denn alle anderen, richtenden Kräfte kann man ausschalten, ohne die rotierende Nutation zu verhindern. Für die Schwerkraft scheint jedoch aus den Experimenten BARANETZKY's zu folgen, dass diese unerlässlich ist für das Zustandekommen einer normalen revolutionären Bewegung.

Betrachten wir die Erscheinung jedoch etwas näher, so wird sich unser Glauben an der Beweiskraft dieser Versuche nicht lange unerschüttert erhalten.

Wir wollen dazu einen Unterschied machen zwischen der gekrümmten, basalen Partie der rotierenden Spitze und dem geraden, horizontal schwebenden, apikalen Teil. Wenn der Stengel der Pflanze in der Verlängerung der horizontalen Klinostatenachse zu liegen kommt, wie es in den Versuchen BARANETZKY's meines Erachtens wohl immer der Fall gewesen sein wird, so wird die basale Partie in ihrem untersten Teile allseitig unter einem Winkel von 90° gereizt, während sie an der vertikal stehenden Pflanze gar nicht oder nur unbedeutend von der Schwerkraft affiziert wird. Es zeigt sich nun, dass dieser Teil sich demzufolge auf dem Klinostaten gerade streckt, wodurch zugleich ein neuer Teil der basalen Partie in dieselbe Lage gerät, natürlich mit gleichem Erfolg. Es streckt sich die ganze Krümmung in dieser Weise allmählich gerade. Der apikale, vom Anfang an gerade Teil befindet sich dann in der Verlängerung der Klinostatenachse, also unter den gleichen Bedingungen wie zuvor; denn wie er erst mit einer konstanten Schnel-

ligkeit um seine eigne Achse gedreht wurde, rotiert er nun um die Achse des Klinostaten, und ebensowenig wie er damals zu einigerlei Bewegung veranlaszt wurde, führt er jetzt Krümmungen aus. Der Schluss, wozu diese Betrachtung uns leitet, soll also nicht heissen, die Ausschaltung der Schwerkraftwirkung, sondern die vermehrte geotropische Reizwirkung veranlaszt das Aufhören der Nutation bei der Drehung um die horizontale Achse.

Ich werde diesen Satz nun experimentell begründen. Meine Versuche sind angestellt mit der links windenden *Pharbitis hispida* Ch. (*Ipomoea purpurea* Roth.). Mit verschiedenen anderen Arten der Convolvulaceen hat diese Pflanze die ziemlich starke Krümmung von ca. 90° am Grunde des rotierenden Teils der Spitze gemeinsam, während der apikale Teil, wenigstens solange die Nutation nicht gestört wird, ziemlich gerade bleibt. Wie schon oben angedeutet, wird dieses gerade Stück durch die Bewegung des basalen Teils um seine eigne, immer horizontale Achse gedreht, wobei alle Seiten somit sukzessiv geotropisch gereizt werden; eine Bewegung wird dadurch aber nicht ausgelöst. Also, entweder dieser Teil ist nicht geotropisch reizbar, oder er ist radiär symmetrisch. Wir werden sehen, dasz er ganz bestimmt geotropisch reizbar ist, dasz er somit wenigstens unter diesen Umständen radiär symmetrisch sein musz.

Im Vorübergehen sei hier darauf hingewiesen, dasz es neben diesem Typus noch einen anderen gibt, wo die ganze nutierende Spitze in vertikaler Ebene gekrümmt ist. Hierzu gehören *Bowiea volubilis* Harvey, *Dioscorea*- und *Asparagus*-arten. Mit diesen Pflanzen habe ich keine Klinostatenversuche ausgeführt.

Die *Pharbitis*-pflanzen, welche ich für meine Versuche verwendete, waren immer junge, kräftige Exemplare, welche in kleinen Töpfchen wurzelten. Der ausgewachsene

Teil des Stengels wurde an eine Stütze, welche nicht so lang war, dasz sie die Nutation hindern könnte, aufgebunden. Wenn ich mich dann überzeugt hatte, dasz die Spitze normal nutierte, die Pflanze somit für den Versuch geeignet war, wurde die gekrümmte, nutierende Partie eingegipst. Wird nun der gerade Gipfelteil mit seiner Spitze vertikal nach oben gesetzt, so zeigt er sich dorsiventral. Es setzt sofort die rotierende Nutation ein, wobei die Seite, welcher das Verlängerungsbestreben innewohnt, immer die ursprüngliche Oberseite ist. In diesem geraden Gipfelteil ist somit verborgen eine Dorsiventralität und eine Nutationstendenz. Dasz diese sich nicht zeigten, kann nur in zwei Dingen seinen Grund haben; erstens in einer korrelativen Beeinflussung durch die basale Partie, und zweitens in der allseitigen, geotropischen Reizung. Träfe die erste Möglichkeit zu, dann könnte es nur die Verhinderung der Bewegung sein, welche der Nutations-tendenz die Freiheit verlieh. Dasz dem jedoch nicht so ist, geht hervor aus einem Klinostatenversuch, wobei die Pflanze mit der basalen Krümmung eingegipst und der Spitze parallel zur horizontalen Achse einer langsamen Drehung unterworfen wird. Ich benutzte hierfür immer einen PREFFER'schen Klinostaten, welcher, wenn die Belastung sorgfältig zentriert wurde, eine für diese Versuche genügende Regelmäßigkeit der Rotation zeigte. Ebenso wenig wie vorher führt das freie Ende nun einigerlei Bewegung aus. Wie lange der Versuch auch fortgesetzt wird, stets bleibt das freie Ende gerade.

Doch können wir die Dorsiventralität auch auf dem Klinostaten zu Gesicht bekommen. Setzen wir die Spitze nicht parallel der horizontalen Achse, sondern mit ihr gekreuzt, so tritt immer eine Krümmung auf, welche sich so lange verstärkt, bis die Spitze wieder der Achse parallel

kommt. In dieser Lage angelangt, findet jedoch nie eine weitere Bewegung statt.

Der Beweis, dass die vermehrte Reizwirkung der Schwerkraft der ausschlaggebende Faktor ist, ist jedoch noch nicht vollkommen, denn die Spitze könnte in der horizontalen Lage ihr physiologisches Gleichgewicht haben. Dass dies nicht zutrifft, geht zur Genüge aus den Befunden BARANETZKY's hervor, wonach in dieser Lage die Transversalkrümmung auftritt. Dass andererseits der Vertikalstand die Gleichgewichtslage ist, ist nicht ohne weiteres klar; denn auch in diesem Stand wird eine Bewegung ausgeführt. Wäre diese jedoch die Folge einer geotropischen Induktion, so müsste, wenn die Spitze einige Zeit in dieser Lage gehalten würde, ohne dass sie eine Reaktion ausführen könnte, diese Reaktion sich danach in einer mehr ausgeprägten Form zeigen. Es hat sich aber herausgestellt, dass die Spitze in diesem Fall keinerlei Nachwirkung zeigt. Sie führt die gleiche Bewegung ganz in derselben Weise aus, als wenn sie soeben aufrecht gestellt war. Von einer geotropischen Induktion kann also nicht die Rede sein. Wir kommen zu dem Schluss:

Nicht im Folge der Ausschaltung der Schwerkraft, sondern durch die allseitige geotropische Reizung wird die rotierende Nutation verhindert. Die Klinostatenversuche können also nicht zu Gunsten der geotropischen Theorie angeführt werden.

Dieser entsinkt hiermit der letzte Halt.

§ 3. Das geotropische Gleichgewicht.

In welchen Lagen die Spitze einer Windepflanze sich in Bezug auf die Schwerkraft im Gleichgewicht befindet, ist nie untersucht. Doch spricht es für sich, dass die Vertreter der autonomen Theorie, die der Spitze nur negativen Geotropismus zuerkennen, die normale und die

inverse Vertikallage als solche betrachten müssen. Wie meine Versuchen zeigen, trifft dies tatsächlich zu.

Auch hier benutzte ich wieder *Pharbitis hispida*. Damit keine Nachwirkungen das Resultat verschleierten, wurde nur dem apikalen, geraden Gipfelteil die Gelegenheit gelassen eine Reaktion zu zeigen, die basale, gekrümmte Partie, welche bisher die Nutation ausführte, dagegen in ihren Bewegungen durch Eingipsen verhindert. Ich machte das gewöhnlich so, dasz ich aus leicht biegbarem, aber doch genügend festem Kupferdraht ein Modell der Krümmung herstellte. Mit seinem unteren Ende wurde dieses dann an die Stütze gebunden, sodasz das andere Ende ebenso weit reichte wie die Krümmung des Stengels. Darauf wurden beide mit dünnen Streifchen Raffiastroh zusammengebunden und dann mit einem Pinsel der Gipsbrei angebracht. Es war leicht diesen so zu bereiten, dasz er in etwa 1 bis 2 Minuten fest wurde. Damit die Spitze nicht infolge einer Krümmungsreaktion aus ihrem ursprünglichen Stand gebracht wurde, verhinderte ich während der Induktionszeit jede Bewegung, indem ich die freie Spitze zusammen mit dem eingegipsten Teil zwischen zwei Brettchen klemmte. Um dem zarten Sprossende nicht zu schaden, wurden diese Brettchen mit Watten überzogen.

Die Versuche werden im folgenden Paragraphen noch näher beschrieben werden. Hier sei nur hervorgehoben, dasz man durch Einklemmen der Spitze in verschiedenen Stellungen zwei Lagen auffindet, in welchen der Stengel beliebig lange verweilen kann, ohne dasz in ihm ein Krümmungsbestreben wach gerufen wird. Befreit man die Spitze, so bleibt sie zunächst ganz gerade und benimmt sich, alsob sie gar nicht zwischen den Wattenbrettchen eingeklemmt gewesen wäre. Die zwei Lagen, wofür dies zutrifft, sind die normale und die inverse Vertikallage; in

jedem andern Stand wird eine Krümmung induziert, welche um so grösser ist, je weiter die Spitze von einer dieser Stellungen abweicht und ihr Maximum erreicht in der Horizontallage. Ein Transversalgeotropismus im Sinne FRANK's, wie NOLL es will, ist also jedenfalls nicht vorhanden.

§ 4. Die geotropische Reaktion und die Transversalkrümmung.

Mit der im vorhergehenden Paragraphen beschriebenen Methode lässt sich nun auch die Transversalkrümmung sehr schön demonstrieren. BARANETZKY entdeckte dieselbe bei einem in seiner nutationsfähigen Region festgehaltenen Stengel. Sie wurde auch schon von DE VRIES beobachtet, als er die Nutation der Spitze dadurch verhinderte, dass er sie in irgend einem Punkt an eine Stütze befestigte. Dass SCHWENDENER die gleiche Erscheinung mit dem Namen Nutationskrümmung belegte, die Identität der beiden Krümmungen aber übersah, wurde schon in der Einleitung dargetan.

Wir richten den Versuch folgendermassen ein. Die basale, gekrümmte Partie wird eingegipst; das gerade Ende in der normalen, horizontalen Lage zwischen den Wattenbrettchen geklemmt. Nach zwei Stunden befreien wir es, und wir sehen es nun sofort eine Krümmung in horizontaler Ebene ausführen, welche nahe der Spitze, wo auch das maximale Wachstum lokalisiert ist, am stärksten ist, während das Stück in seiner basalen Region nahezu gerade bleibt. Die ganze Krümmung bildet einen Bogen von ungefähr 180° , dessen Konkavität auf der ursprünglich vorangehenden Seite liegt. Die gleiche Erscheinung tritt nun auch zu Tage, wenn die Spitze länger, bis sechs Stunden eingeklemmt gehalten wird; dauert die Induktion kürzer, so ist die Krümmung weniger stark;

wenn länger als sechs Stunden, dann macht sich eine Aufrichtung deutlich geltend. Doch ist auch nach einer Einklemmung von zwei Stunden die Krümmung nie ganz horizontal. Bei oberflächlicher Betrachtung ist eine Abweichung nicht zu entdecken. Stellt man aber die Spitze, nachdem sie aus den Wattenbrettchen befreit ist, sofort vertikal, so kann man sehen, dass die Krümmung nicht in einer Ebene senkrecht auf den ausgewachsenen Stengel stattfindet, dass sie somit in normaler Lage auch nicht genau horizontal sein würde, wenn sie sich nicht durch ihr Gewicht ein wenig hinuntersenkte. Diese Abweichung wird bei einer längeren Induktion grösser. Es findet somit eine Leitung des Reizes in tangentieller Richtung statt.

BARANETZKY hat von dieser Krümmung gezeigt, dass sie auf dem Klinostaten sich wieder ausgleicht. Die Tatsache wurde in meinen Versuchen bestätigt. Sie benimmt sich somit wie jede andere, geotropische Krümmung. Auch wenn sie mit ihrem basalen Teil vertikal gestellt wird, geschieht dasgleiche.

BARANETZKY zeigte weiter, dass die Transversalkrümmung, wenn sie durch Drehen der Pflanze in horizontaler Ebene gehalten wird, sich dauernd verstärkt. AMBRONN sagt hierüber (Zur Mechanik des Windens. Berichten der math.-phys. Classe der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften 1884, S. 80 des Separat-Abdrucks): „Erwägt man genau, was bei jenem Versuche durch das Zurückbringen der Krümmungsebene in die horizontale Lage erzielt wird, so leuchtet sofort ein, dass durch jene Drehung zunächst die regelmässige Nutationskrümmung immer wieder in horizontale Lage gebracht wird, also das stärkere Ausdehnungsbestreben in ganz normaler Weise fortschreitet, und zweitens, dass zugleich damit auch fortwährend diejenige Längszone auf die Aussenseite der Krümmung zu liegen kommt, die während eines gewissen

Zeitraumes nach unten gekehrt war. Daraus geht hervor, dass jetzt Nutation und Geotropismus fast stets bei Herstellung der Krümmung in horizontaler oder wenig geneigter Ebene in gleichem Sinne wirken müssen und demnach ein Kleinerwerden des Krümmungsradius eintreten wird." Es leuchtet ein, dass diese Vorstellung falsch ist; denn ging die Nutation regelmässig weiter, so würde, da die Krümmung stets in horizontaler Ebene zurückgebracht wird, jede Seite gleich lang geotropisch gereizt werden und es könnte also gar nicht zu einer geotropischen Reaktion kommen.

Von der Genauigkeit der BARANETZKY'schen Wahrnehmung kann man sich leicht überzeugen, wenn man eine horizontal schwebende, gerade Spitze abschneidet und aufs Wasser schwimmen lässt, sie krümmt sich dann allmählig in eine Spirale zusammen. Dass diese Reaktion von einem ganz geraden Stengelteil ausgeführt wird, zeigt noch näher die Unzulänglichkeit der AMBRONN'schen Erklärung. Wird die Spitze, wenn die Krümmung ein wenig fortgeschritten ist, umgekehrt, so geht diese zurück und wird schliesslich durch eine entgegengesetzt gerichtete ersetzt. Dass aber auch eine Verschiebung der Krümmung in der Nutationsrichtung stattfindet, zeigt hier die zu gleicher Zeit auftretende antidrome Torsion.

Die Transversalkrümmung kommt auch zustande, wenn die Spitze in einer schräg aufwärts gerichteten Lage eingeklemmt wird. Auch dann zeigt die Hinterseite das stärkste Verlängerungsbestreben. Wird die Spitze kürzer als zwei Stunden in einer dieser Lagen gelassen, so ist die Krümmung weniger prononziert, als wenn sie während der gleichen Zeit horizontal eingeklemmt war.

Wenn die Spitze nach unten von der Horizontalen abweicht, findet man jedoch ein anderes Verhalten. Es kommt dann eine negativ-geotropische Aufrichtung

hinzu, während die Transversalkrümmung zurücktritt. Wenn die Abweichung mehr als 45° beträgt, so ist nur noch die negativ-geotropische Krümmung zu erkennen.

Vergleichen wir jedoch, nachdem die Spitzen während zwei Stunden in verschiedenen Lagen eingeklemmt gewesen sind, die Grösze der auftretenden Krümmung ohne ihre Richtung zu beachten, so zeigt sich diese in der horizontalen Lage am grössten, während sie sowohl nach oben wie nach unten allmählich abnimmt, bis sie in den beiden Vertikallagen 0 wird. Es ist somit wohl wahrscheinlich, dass die Sinusregel hier gilt.

Was zunächst die Verschiedenheiten in der Richtung der Reaktion betrifft, wenn die Spitze der normalen oder der inversen Vertikallage sich nähert, hierzu müssen wir bedenken, dass wir in ihr ein polar differenziertes Organ vor uns haben. Die Komponente der Schwerkraft senkrecht auf die Achse des Pflanzenteils ist es, welche die Grösze der Reaktion bestimmt; wir müssen aber für ihre Richtung, wenn diese in verschiedenen Lagen eine andere ist, einen Faktor verantwortlich machen, welcher zu gleicher Zeit seinen Wert ändert, und diesen finden wir in der Komponenten in der Richtung des Pflanzenteils. Die Grösze dieser Komponenten, welche in der Horizontallage gleich 0 ist, nimmt nach oben und nach unten zu. Sie hat ausserdem, und darauf kommt es hier besonders an, oberhalb und unterhalb der Horizontalen ein verschiedenes Zeichen. Wir werden sie vorläufig in der Richtung des Pflanzenteils als positiv, in entgegengesetzter Richtung als negativ andeuten. Es ist nun wahrscheinlich, dass die Komponente, wenn positiv einen wachstumhemmenden Einfluss ausübt. Schon wiederholt wurde diese Wachstumshemmung bei invers gestellten Stengeln dargetan. (ELFVING 1880, HERING 1905, wo auch die Literatur zusammengestellt ist). Bei dem Stengel von *Pharbitis* tritt sie sehr deutlich zu Tage.

Ich habe zwei Pflanzen verglichen, welche abwechselnd 24 Stunden in normaler und in inverser Lage verweilten. In beiden Stellungen wurden sie an der Ausführung von Krümmungen verhindert durch ein Gewicht von ca. 250 mg., das in vertikaler Richtung an der Stengelspitze zog. Die Pflanzen, welche anfangs gleich groß waren, sind angedeutet mit A und B; der Zuwachs ist angegeben in mm.

	A		B
normal	37	invers	17.
invers	18	normal	22.
normal	18	invers	11.

Es folgt aus diesen Zahlen zugleich eine Abnahme des Wachstums unter den Bedingungen des Versuchs.

Bei einem gewöhnlichen Stengel ist dieser Einfluss der Gravitation nicht sehr wichtig; anders jedoch bei einer Schlingpflanze, denn hier verhindert eine Herabsetzung des Wachstums die rotierende Nutation und damit auch, wie ich noch näher ausführen werde, die Transversalkrümmung.

Für die Abhängigkeit der Nutation von einem ausreichenden Wachstum, seien hier noch einige Gründe angeführt. Erstens haben wir da die Verschiedenheit der Wachstums-schnelligkeit zwischen den noch nicht nutierenden ersteren und den regelmässig nutierenden späteren Internodien. Zweitens zeigt die gekrümmte, basale Partie der Spitze, welche die Nutation ausführt, eine Beschleunigung des Wachstums gegenüber der anschliessenden Region des geraden Gipfels (cf. Teil II). Sodann haben wir das Verhalten an der horizontalen Klinostatenachse. Auch hier, wo keine Nutation stattfindet, ist das Wachstum bedeutend herabgesetzt.¹⁾ Von zwei in jeder Hinsicht vergleichbaren

1) Auch hierfür müssen wir den Einfluss der Schwerkraft verantwortlich machen. Man könnte zwar einwenden, dass in diesem Falle von einer Komponenten in der Richtung des Pflanzenteils nicht

Pflanzen von *Pharbitis*, welche eben zu nutieren anfangen, wurde die eine auf den Klinostaten gesetzt, die andere als Kontrollepflanze daneben. Jedesmal nach 48 Stunden wurden beide Pflanzen gemessen. A ist die Versuchspflanze, B die Kontrollepflanze. Der Zuwachs ist in mm. angegeben.

A	44	51	59	66	48	28
B	68	92	122	116	77	71

Schliesslich haben wir noch das Verhalten derjenigen Keimpflanzen, welche im etiolierten Zustande zum Winden befähigt sind; auch diese zeigen ein beschleunigtes Wachstum. (J. FRIEDEL. Sur quelques *Lathyrus* volubiles à l'obscurité. Bull. de la Soc. Bot. de France. T. LVIII, 1911. p. 56).

Über ein verschiedenes Verhalten ober halb und unterhalb der Horizontalen ist, ausser der oben besprochenen Wachstumshemmung, in der Literatur nur wenig zu finden. In den Arbeiten CZAPEK's wird angegeben, dass bei einer Ablenkung von $140-160^\circ$ von der stabilen Gleichgewichtslage bei parallelotropen Organen eine maximale Krümmung auftritt als Reaktion auf Reize von gleicher Dauer. Bei der Beurteilung dieses Resultats, welches im Widerspruch ist mit der SACHS—FITTING'schen Sinusregel, ist zu beachten, dass die Reizung in den Versuchen CZAPEK's längere Zeit

die Rede sein kann. Wir müssen aber beachten, dass der Pflanzenstengel ein polares Organ ist. Schon oben veranlasste uns dies zu einer Trennung zwischen einem positiven und einem negativen Wert. Den grössten, positiven Wert erreicht die Komponente bei einer invers gestellten Spitze, den grössten negativen Wert in der normalen Vertikallage. In horizontaler Stellung wird die Komponente also grösser sein als an einer Pflanze, deren Spitze nach oben gerichtet ist. Wir müssen die Wirkung in letzterer Stellung als die minimale auffassen. Da ein grösserer Wert aber das Wachstum herabsetzt, ist es nicht zu verwundern, dass diese Erscheinung bei der Drehung um die horizontale Klinostatenachse zu Tage tritt.

währte. Die Komponente der Schwerkraft in der Richtung des Pflanzenteils kann sich unter diesen Umständen geltend machen und die Reaktionsfähigkeit ändern. Trifft diese Erklärung zu, so haben wir hier etwas ähnliches wie beim Stengel unserer Schlingpflanzen.

Weiter sei auf die Arbeit VÖCHTING'S „Die Bewegungen der Blüthen und Früchte“ hingewiesen. Auch hier finden sich Angaben über ein verschiedenes Verhalten oberhalb und unterhalb der Horizontalen. Während im ersteren Fall der Blütenstiel von *Narcissus Pseudo-Narcissus* wie ein diageotropes Organ reagiert, kommt unter dem Horizont als einzige Reaktion eine Streckung zustande. Vielleicht wäre auch hier die oben gegebene Hypothese anzuwenden, wonach die Komponente der Schwerkraft in der Richtung des Pflanzenteils Einfluss übte auf die geotropische Empfindlichkeit, in diesem Fall sie bis auf 0 herabsetzte.

Wir wollen jetzt auch die gekrümmte, basale Region der Spitze auf ihre Reaktionsfähigkeit prüfen. Wir wiederholen dazu die gleichen Versuche, ohne die Basis einzugipsen.

Die Pflanze wird in normaler Stellung zwischen den Brettchen geklemmt. Nach zwei Stunden befreit, zeigt der Gipfelteil die Transversalkrümmung, ganz wie oben. Die ganze Spitze bewegt sich ca. 20° in der Nutationsrichtung.

Jetzt wird eine Pflanze horizontal gelegt. Die Spitze schaut nach oben. Nach zwei Stunden wird sie aus der Einklemmung befreit. Der Gipfelteil bleibt gerade; die basale Krümmung verstärkt sich unbedeutend.

Eine andere Pflanze wird horizontal gelegt mit der Spitze nach unten. Sie bleibt $7\frac{1}{2}$ Stunden eingesperrt. Der Gipfel zeigt danach keine Reaktion: die basale Krümmung streckt sich fast gerade.

Eine dritte Pflanze, welche so horizontal gelegt wird, dass auch die Spitze sich ganz in der horizontalen Ebene

befindet, zeigt nach einem Aufenthalt von zwei Stunden zwischen den Brettchen, eine der basalen Krümmung gleich gerichtete Transversalkrümmung des apikalen Teils, welche durch die Reaktion der Basis nach unten gedreht wird. Die Spitze kehrte bei diesem Versuch ihre bei der Nutation vorangehende Seite nach oben.

Eine vierte Pflanze kehrt die vorangehende Seite ihrer Spitze nach unten, im übrigen aber sind für sie und die dritte Pflanze die Umstände gleich. Die Transversalkrümmung, welche hier der basalen Krümmung entgegengesetzt gerichtet ist, wodurch die ganze Spitze eine S-Form annimmt, wird aber hier durch die Reaktion der Basis nach oben gedreht. Diese Reaktion ist somit in beiden Fällen die gleiche, eine rein negativ-geotropische Aufrichtung, die im ersteren Falle in der gleichen Richtung wie die Nutation wirkt, im zweiten dieser entgegen. Der Geotropismus trägt glanzreich den Sieg davon.

Schliesslich wird noch eine Pflanze in inverser Stellung eingeklemmt. Nach zwei Stunden wieder befreit, führt der Gipfelteil eine Transversalkrümmung aus, während die basale Krümmung sich verstärkt.

Wir können die Resultate dieser Versuche kurz zusammenfassen:

Die Reaktion des Gipfels ist unabhängig von der Eingipsung der basalen Krümmung.

Die rotierende Nutation zeigt eine Nachwirkung.

Die gekrümmte, basale Partie ist negativ geotropisch, denn in jeder Lage war es ihre nach unten schauende Seite, welche sich am stärksten verlängerte.

§ 5. Nutation und Geotropismus von basal-eingegipsten Spitzen.

Wenn wir nun die gleichen Versuche wiederholen, ohne die Reaktion zu verhindern, so kommen zum Teil andere

Erscheinungen an den Tag. Zunächst werden wir uns wieder beschäftigen mit dem geraden Gipfel, und die Formveränderungen der basalen Krümmung durch Eingipsen unmöglich machen.

Die Pflanzen wurden für diese Versuche auf einen kleinen, aber sehr festen Tisch aufgestellt, wo sie für direkte Besonnung geschützt wurden. Da der Tisch mitten im Glashaus stand, wurden die Pflanzen von allen Seiten nahezu gleich stark belichtet; übrigens ist selbst in besonders dafür angestellten Versuchen eine tropistische Reizung durch Licht bei den meisten Arten der Schlingpflanzen nicht zu konstatieren; u. a. gilt dies bei den hier verwendeten *Pharbitis hispida* Ch. und *Thunbergia alata* Boj.

Da es eine Sache von Bedeutung ist, die aufeinander folgenden Stellungen des Sprosses in Einzelheiten mit einander vergleichen zu können, wurde einer sorgfältigen Abbildung derselben besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Die von DARWIN herrührende Methode, wobei unter Zuhilfenahme von einem festen Visierpunkt der Stand der Spitze auf einer davor oder darüber angebrachten Glasplatte gemerkt wurde, genügt dazu nicht. Ich bediente mich zum Erlangen genauer Projektionen einer Camera obscura, wozu ein grösser Photograferapparat (18 × 24) sich vorzüglich eignete. Das auf dem matten Glas erscheinende Bild wurde zu bestimmten Zeiten mit Bleistift abgezeichnet. Später wurden dann diese Zeichnungen vom Glas auf durchscheinendes Papier übergebracht. Da eine Projektion in einer Ebene jedoch kein deutliches Bild des Geschehens zu geben vermag, wurden immer noch zwei andere Projektionen, senkrecht auf die erstere und auf einander, hinzu gefügt. Da für die Aufstellung mehrerer Camera's der Raum etwas zu eng war, und es ausserdem zeitraubend, und somit unbequem gewesen wäre, jedesmal vom einen Apparat zum anderen laufen zu müssen, habe

ich mir diese weiteren Projektionen durch Benutzung von Spiegeln verschafft. Wie aus der Figur 1 erhellt, wurde

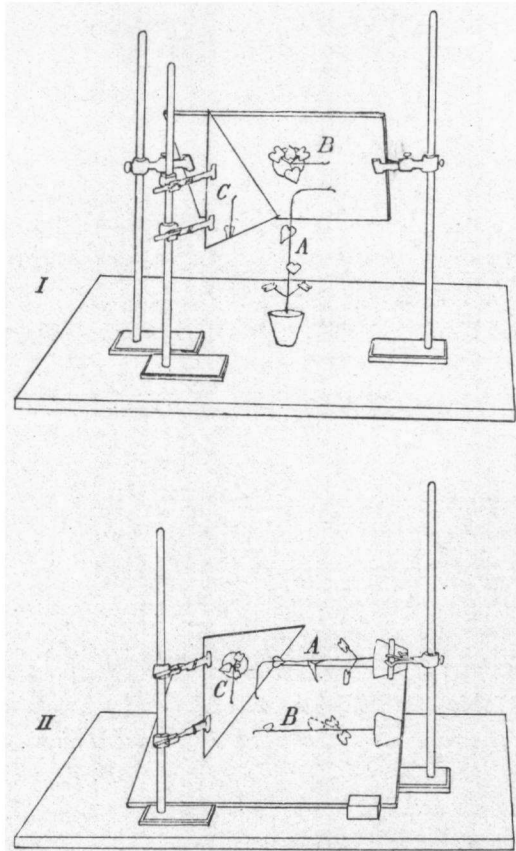


Fig. 1. Aufstellung für die Beobachtung. A die Pflanze, B und C Spiegel. In I ist der Spiegel B oberhalb, in II unterhalb der Pflanze angebracht.

der eine (C) senkrecht gestellt. Er bildete mit der Achse des photographischen Apparats einen Winkel von 45° . Hiermit wurde also die zweite horizontale Projektion,

welche senkrecht auf die erstere stand, erzielt. Die vertikale Projektion endlich gab der Spiegel B, welcher sowohl

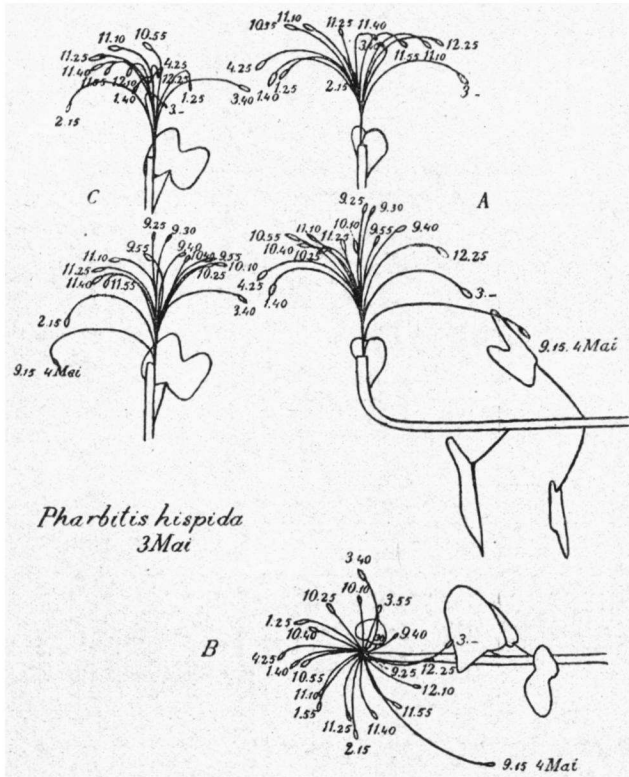


Fig. 2. Beispiel eines Protokolls $\times \frac{1}{4}$. A und C horizontale Projektionen, B vertikale Projektion. Das Protokoll zeigte die Projektionen auf $\frac{1}{8}$ der Grösze. Für die Reproduktion wurde es noch auf $\frac{1}{4}$ verkleinert¹⁾.

mit der Vertikalen wie mit der Camera-achse einen Winkel von 45° einschloz. Je nach den Umständen wurde dieser

1) Es haben sich bei der Reproduktion einige Fehler eingeschlichen; A oben rechts 11.10 soll heissen 12.10; C unten in der Mitte 9.55 soll heissen 10.55; B 3.55 soll heissen 9.55.

Spiegel oberhalb (Fig. 1, I) oder unterhalb der Pflanze (Fig. 1, II) angebracht. Auf diese Weise bekamen wir also auf dem matten Glas der Camera neben und über einander die drei gewünschten Projektionen. Die Entfernung von der Pflanze und der Camera wurde meist so gewählt, dass ein Bild auf $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{2}$ der natürlichen Grösze erhalten wurde. Um eine Vorstellung zu geben von den mit dieser Methode erreichten Resultaten, mag hier eins meiner Protokolle wiedergegeben werden (Fig. 2). Es ist dies das Protokoll des Versuchs, den wir jetzt beschreiben werden.

Bevor wir hierzu übergehen, werden wir die im folgenden vielfach verwendeten Ausdrücke oben, links, u. s. w. näher umschreiben. Diese Andeutungen beziehen sich auf einen Beobachter, der aufrecht im Nutationszentrum steht und zu der Endknospe schaut. Wird von einer ursprünglichen Oberseite oder linken Seite gesprochen, so ist gemeint die Seite, welche für den genannten Beobachter Oberseite, resp. linke Seite war, bevor die Pflanze aus ihrer normalen Stellung gebracht wurde. Ist keine Nutation zu erkennen, so wird der Beobachter im ursprünglichen Nutationszentrum gedacht.

Im ersten Versuch wurde die Pflanze, nachdem ihre basale Krümmung eingegipst war, horizontal gelegt mit der Spitze nach oben. Die Bewegungen dieser vertikalen, anfangs geraden Spitze wurden aufgezeichnet. Da im Protokoll aber eine grosse Anzahl Linien vorkommt, welche für das Verständniss entbehrt werden können und nur verwirrend wirken, ist daraus eine neue Figur hergestellt (Fig. 3), welche übersichtlich ist und doch zugleich alles Merkwürdige zeigt. Ich werde auch bei allen späteren Versuchen immer nur die vereinfachten Figuren geben.

Aus der vertikalen Projektion (Fig. 3 I) sehen wir, dass die Spitze sofort zu rotieren anfängt. Die erste Abweichung von der Vertikalen ist nur unbedeutend; nach und nach

aber werden die Kreise, welche sie beschreibt, immer grösser. Die Schnelligkeit der Bewegung ändert sich dabei

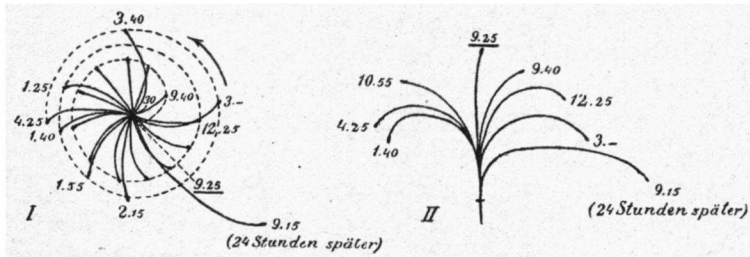


Fig. 3. *Pharbitis hispida*. I vertikale Projektion. II horizontale Projektion. Anfang des Versuchs 9.25 a. m.

Von 9.40 bis 12.25 wurde jede Viertelstunde beobachtet.

nicht. Dieses Verhalten gibt uns das Mittel an die Hand, genauer als die direkte Beobachtung es ermöglicht, die Seite zu bestimmen, welcher zuerst das Verlängerungsbestreben innewohnt. Ein Bogen von 90° wird, wie aus der Figur ersichtlich ist, in ungefähr 45 Minuten durchlaufen. Drie Viertelstunden nachdem Anfang des Versuchs (10.10; man vergleiche auch Fig. 2 B) ist die Spitze nach links gerichtet (in der Figur oben); das ursprüngliche Krümmungsbestreben war somit nach unten gerichtet (rechts in der Figur). Die longitudinale Zone, welche im Anfang des Versuchs bestrebt war, die längste zu werden, ist somit die ursprüngliche Oberseite. In der gekrümmten, basalen Partie ist diese aber die längste. Es zeigt sich also, dass in der geraden Spitze dieselbe Dorsiventralität verborgen ist, welche in der gekrümmten Basis offen zu Tage tritt.

Dasz es wirklich immer dieselbe durch ihren Zusammenhang mit der konvex gekrümmten Seite der Basis charakterisierte, longitudinale Zone ist, wo anfangs das stärkste Verlängerungsbestreben lokalisiert ist, und nicht etwa eine Seite, welche infolge einer zufälligen Abweichung der Spitze von der Vertikalen durch den Einfluss der

Schwerkraft in ihrem Wachstum gefördert wird. wie das namentlich zu erwarten wäre, wenn die Spitze, wie es NOLL will, diageotrop reagierte, stellt sich deutlich heraus, wenn man der Spitze absichtlich eine etwas geneigte Stellung gibt; stets ist es die ursprüngliche Oberseite, wo das stärkere Ausdehnungsbestreben ihre Wanderung um den Stengel herum anfängt, während die Abweichung von der Vertikalen erst viel später durch Senkrechthaltung der Rotationsachse wieder ausgeglichen wird.

Die Krümmung, welche sich im Anfang gleichmäßig über die ganze Spitze erstreckt (Figur 3 II 9.40), lässt bald ein Maximum erkennen, das, anfangs der Endknospe nahe gelegen, sich allmählich nach tiefer gelegenen Teilen versetzt, wobei der Gipfel wieder gerade wird. Wie aus der Figur ersichtlich, war dieser Prozess 4.25, d. h. 7 Stunden nach dem Anfang des Versuchs, noch nicht vollendet. Am folgenden Morgen lag die Krümmung noch bedeutend tiefer.

Wir sehen aus diesem Versuch somit, dass die normale Vertikallage, welche wir in dem vorhergehenden Paragraphen in Bezug auf die tropistische Wirkung der Gravitation als Gleichgewichtslage kennen lernten, diesen Namen nur in dieser Beziehung behalten mag. In Bezug auf die besondere Eigenschaft, welche den Stengel der Windpflanzen unterscheidet, und welche sich u. A. in der rotierenden Nutation äussert, ist die Spitze in der Vertikallage keineswegs im Gleichgewicht. Diese Eigenschaft, welche sich dem Autotropismus oder Orthonastie einer gewöhnlichen Pflanze an die Seite stellen lässt, sich aber in den Bedingungen des Gleichgewichts von ihm unterscheidet, könnte ich mit dem Namen Cyclotropismus, besser als Cyclonastie andeuten. Während eine Pflanze, welcher Autotropismus oder Orthonastie zukommt, immer bestrebt ist eine vorhandene Krümmung auszugleichen, wird bei einem cyclonastisch reagierenden Organ die Krümmung nur in

bestimmter Richtung verlegt. Dadurch schlieszt die Cyclo-nastie ein Gleichgewicht im gewöhnlichen Sinne aus. In einer etwas weiteren Fassung dieses Wortes, könnten wir aber sagen: 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. Da dies erreicht wird, indem ein Krümmungsbestreben um den Stengel herumwandert, können wir die Cyclo-nastie definieren als die Eigenschaft, welche sich äussert in der Wanderung eines Krümmungsbestrebens in tangentieller Richtung um den Stengel herum.

Wir werden jetzt den Fall betrachten, dasz die Spitze horizontal liegt. Da wir aber im vorhergehenden Versuch erkannt haben, dasz der Spitze eine durch ihre ursprüngliche Lage im Raum bestimmte Dorsiventralität zukommt, müssen wir hier damit Rechnung halten, und untersuchen, welchen Einflusz es hat, wenn die eine oder die andere Seite nach oben gekehrt ist. Ich habe vier verschiedene Stellungen geprüft: 1. die ursprüngliche Oberseite bleibt nach oben gekehrt; 2. sie wird zur unteren; 3. zur linken und 4. zur rechten Seite (links und rechts von einem Beobachter, der im Rotationszentrum steht und nach der Endknospe schaut).

Wenn die Basis einer Pflanze in ihrer natürlichen Stellung eingegipst wird, behält die Spitze ihre horizontal schwebende Lage und die Oberseite bleibt nach oben gewendet.

Die Figur 4 A zeigt, dasz in dem Anfang des Versuchs die Spitze sich nach unten krümmt. Es verleugnet sich die Dorsiventralität also nicht. Das stärkste Verlängerungsbestreben wandert dann bald auf die linke Seite, wo es eine Viertelstunde nach dem Anfang des Versuchs schon angelangt ist (Fig 4 A und B 2.30). Darauf sinkt die Geschwindigkeit, womit das Verlängerungsbestreben

sich verlegt, wie aus der nur geringfügigen Hebung hervorgeht, bedeutend herab. Hand in Hand hiermit geht die

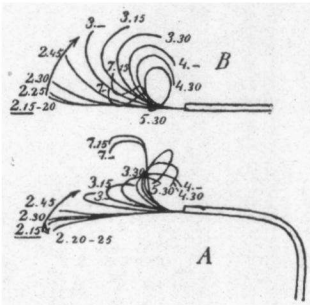


Fig. 4. *Pharbitis hispida*.
A horizontale, B vertikale
Projektion. Anfang des
Versuchs 2.15 p. m.

Verstärkung der Krümmung nach links jetzt immer weiter; doch verrät die geringe Hebung, dass immerhin die Wanderung des Verlängerungsbestrebens nicht ganz still steht. Die Transversalkrümmung, welche wir schon im vorhergehenden Paragraphen kennen lernten, ist nichtsdestoweniger die dominierende Erscheinung. Wenn aber die Hebung ein wenig weiter fortgeschritten ist, so nähert sich die Spitze immer mehr der Verti-

tikalen. Zu gleicher Zeit erlangt nun im diesem apikalen Teil die Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben sich verlegt, einen bedeutenderen Wert: die rotierende Nutation tritt wieder hervor. Da die Hebung immer weiter geht, so erstreckt sich die Nutation nach und nach auch auf die tiefer gelegenen Teile. Doch bleibt am Grunde des reaktionsfähigen Stücks während längerer Zeit ein Teil der Schraubenwindung, welche ihre Entstehung der äusserst langsamen Wanderung des Verlängerungsbestrebens verdankt, erhalten; noch 24 Stunden nach dem Anfang des Versuchs findet man vielfach Spuren von ihr zurück. Schliesslich verschwinden jedoch auch diese und es bleibt nur noch eine Krümmung in vertikaler Ebene.

Die Resultate, zu welchen dieser Versuch uns leitet, weichen von denjenigen des im vorhergehenden Paragraphen beschriebenen Versuchs, wo die Reaktion der horizontal schwebenden Spitze durch Einklemmung zwischen Brettchen verhindert wurde, darin ab, dass die Transver-

salkrümmung. hier bei weitem nicht so lange in nahezu horizontaler Ebene erhalten bleibt, als es damals gefunden wurde. Es hat sich mir aber gezeigt, dass die Einklemmung zwischen den Brettchen anfangs das Wachstum wohl weiter gehen lässt, dasselbe jedoch bald nahezu zum Stillstand bringt. Unter diesen Umständen ist es nicht unerwartet, dass auch die geotropische Reaktion sich später nur wenig ändert. Dass aber auch, während die Pflanzen eingeklemmt sind, die Zone der stärksten Verlängerung sich verschieben kann, zeigt ausser dem Fall, wo die Einklemmung sehr lange (z. B. 24 Stunden) dauerte, ein Versuch, wobei die Spitze erst im Freien eine deutliche Transversalkrümmung ausführte, und darauf in der so erreichten Stellung während zwei Stunden eingeklemmt wurde; nach dieser Zeit in Freiheit gesetzt, zeigte sie deutlich eine Aufrichtung.

Wir werden jetzt die Spitze in horizontaler Lage mit der ursprünglichen Oberseite nach unten beobachten. Die basale Krümmung wird wieder eingegipst; die ganze Pflanze sodann invers gestellt. Dies hat sogleich eine passive Herabbiegung der Spitze zur Folge. Die Oberseite ist somit weniger stark gespannt als die Unterseite, deren Spannung ursprünglich auch das Gewicht der Spitze kompensieren musste.

Die Dorsiventralität zeigt sich auch hier, indem die stärkste Verlängerung anfangs auf der jetzigen Unterseite, der ursprünglichen Oberseite liegt. (Fig. 5 A. 10.10—10.25). Sodann wandert sie in der normalen Richtung weiter, d. h. das auf die Cyclonastie zurückzuführende Verlängerungsbestreben macht sich nacheinander links, oben und rechts (ursprünglich rechts, unten und links) geltend; 10.25 ist es an der linken Seite angelangt, es fängt eine Bewegung nach unten an; die Bewegung nach rechts hört 10.30 auf, sodann liegt das Verlängerungsbestreben

samkeit auf die weiteren Vorgänge richten, so fällt uns sofort die geringe Grösze der Krümmungen nach rechts und nach unten auf. Man könnte, um dies zu erklären, sich vorstellen, dass die Schwerkraft eine Längszone zwischen der rechten und der unteren Seite im Wachstum förderte. Die resultierenden Krümmungen würden dadurch bedeutend geringer ausfallen. Da es sich aber in allen Versuchen übereinstimmend herausgestellt hat, dass die von der Schwerkraft im Wachstum geförderte Zone anfangs immer genau auf der rechten Flanke liegt, trifft diese Voraussetzung nicht das richtige. Leicht begreiflich wird jedoch die Erscheinung, wenn wir für sie die Geschwindigkeit, womit das Verlängerungsbestreben sich verlegt, verantwortlich machen. Die Zeit wird hierdurch für das Zustandekommen einer bedeutenderen Krümmung zu kurz.

Die Vorstellung, welche ich mir hierzu gebildet habe, kommt auf das folgende heraus; die Schwerkraft ruft ein Verlängerungsbestreben wach auf der rechten Seite. Zu einer Verlängerung kann es aber nicht sofort kommen, denn alles was dazu nötig ist, befindet sich an irgend einer andern Stelle, in diesem Fall auf der Unterseite. Von hier zieht die Schwerkraft es zur rechten Seite; der Cyclonastie wegen musz es aber einen bestimmten Weg folgen nämlich von der Unterseite auf die linke Flanke, von da auf die Oberseite, um zuletzt rechts anzulangen. Indem aber Cyclonastie und Schwerkraft nun zusammen wirken, wird eine bedeutende Schnelligkeit erreicht. Auf diesem ihrem Weg äussert sich überall das Verlängerungsbestreben, wenn auch infolge der groszen Geschwindigkeit nur unbedeutende Krümmungen erzielt werden. An der rechten Seite angelangt verliert es seine Schnelligkeit zum gröszten Teil; es äussert sich dies in der immer weitergehenden Verstärkung der Krümmung. Die zu gleicher Zeit hervortretende, geringfügige Hebung zeigt aber, dass

das Verlängerungsbestreben sich doch noch weiter nach unten verlegt, wenn hierbei auch eine nur unbedeutende Schnelligkeit entwickelt wird.

Nachdem das Verlängerungsbestreben die rechte Seite erreicht hat, wandert es in diesem Fall mit einer etwas grösseren Schnelligkeit weiter als im soeben besprochenen Versuch verzeichnet wurde. Es könnte dies seine Ursache darin finden, dass während der halben Stunde, welche vorübergeht bevor eine Krümmung ausgeführt werden kann, eine Leitung des Reizes in tangentieller Richtung stattgefunden hat (man vergleiche § 4, S. 296).

Doch könnte sich hier noch ein anderer Faktor geltend machen. Wie wir gesehen haben, wird der Spannungsunterschied, welcher sich bei der Inversstellung der Pflanze zwischen Ober- und Unterseite der Spitze zeigt, bald ausgeglichen. Dies könnte zustande kommen, indem die jetzige Unterseite ihre Spannung erhöhte, bis diese den gleichen Betrag erreichte wie diejenige der Oberseite. Die Spannung würde dadurch in der ganzen Spitze auf einen höheren Betrag gebracht. Hierdurch aber würde die Biegungs- und Drehungsfestigkeit erhöht. Nun ist es unzweifelhaft, dass die einseitige Belastung bei der Transversalkrümmung namentlich die Drehungsfestigkeit nicht unbedeutend beansprucht. Es ist somit auch aus diesem Grund erklärlich, dass die Hebung im zuletzt besprochenen Fall grösser ist als im ersteren. Da ich aber nicht geprüft habe, ob die Spannung wirklich erhöht wird, musz ich es dahingestellt lassen, in wie weit dieser Faktor hier mitspielt.

Wir können die horizontale Spitze auch um 180° drehen, ohne die ganze Pflanze invers zu stellen, indem wir die gekrümmte Basis in einer Zwangslage eingipsen, wo ihre ursprünglich konvexe Oberseite zur konkaven Unterseite wird. Die zu beobachtenden Erscheinungen (Fig. 6, II) sind in diesem Fall die gleichen wie bei der oben

beschriebenen invers gestellten Pflanze (Fig. 5). Die Form und die Lage der gekrümmten Basis hat somit keinerlei Einfluss auf die Reaktion der Spitze.

Zu demselben Ergebnis kommt man auch, wenn die

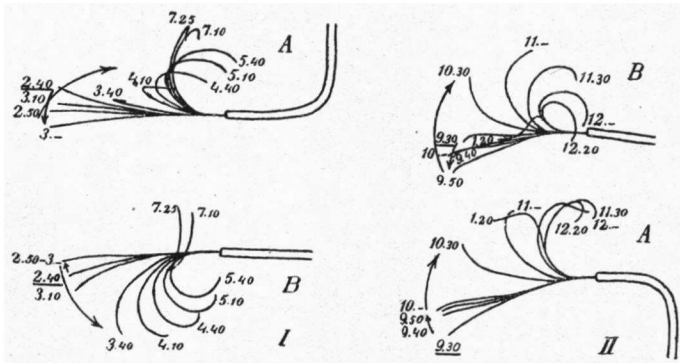


Fig. 6. *Pharbitis hispida*. A horizontale, B vertikale Projektionen Anfang des Versuchs I 2.40 p. m.; des Versuchs II 9.30 a. m.

Pflanze, mit der Basis in der oben angegebenen Zwangslage eingepipst, invers gestellt wird (Fig. 6 I). Die Reaktion geht in diesem Fall auf die gleiche Weise vor sich, wie wenn die Pflanze in der normalen Lage basal eingepipst war und in dieser Stellung belassen. Man vergleiche die Figuren 6 I und 4.

Im folgenden Versuch wird die Pflanze mit eingepipster Krümmung horizontal gelegt, sodass die linke Seite der Spitze nach unten schaut. Die stärkere Spannung der ursprünglichen Unterseite äussert sich, da das Gewicht der Spitze ihr jetzt nicht mehr das Gleichgewicht hält, in einer Ausweichung nach rechts. Zugleich sinkt die Spitze, durch ihr Gewicht ein wenig hinunter.

Da infolge der Dorsiventralität das Verlängerungsbestreben in der ursprünglichen Oberseite, d. h. jetzt rechts,

liegt und die Schwerkraft ebenso die rechte Seite im Wachstum zu fördern sucht, tritt die Transversalkrümmung sofort zu Tage. (Fig. 7 B).

Die Aufrichtung zeigt sich ziemlich rasch. Wir müssen hier bedenken, dass das Verlängerungsbestreben sich schon auf dem Wege hinunter befand, als die geotropische Induktion eben anfang. Es war somit schon ein wenig vorgeschritten, ehe diese es zum stehen brachte. Da aber infolge dieser anfänglichen Hebung die Spitze aus der maximalen Reizlage gebracht wird, erreicht die Transversalkrümmung hier einen etwas geringeren Wert als in anderen Fällen.

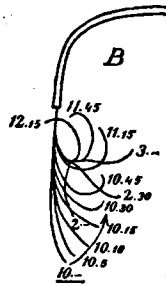
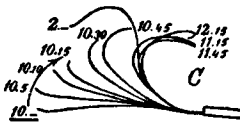


Fig. 7. *Pharbitis hispida*. C horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 10.— a. m.

In der unteren Region bleibt auch hier wieder während einer geraumen Zeit eine Schraubenkrümmung zurück.

Legen wir jetzt die Spitze mit ihrer rechten Seite nach unten. Die Spannung der ursprünglichen Unterseite äusert sich sofort in eine Krümmung nach links. Da die jet-

zige Unterseite weniger stark gespannt ist als die ehemalige, wird sie durch das Gewicht der Spitze hinunter gebeugt.

Infolge der Dorsiventralität zeigt sich anfangs eine Bewegung der Spitze nach rechts (Fig. 8 B. 9.50—10.5). Nach einer Viertelstunde hat das wandernde Verlängerungsbestreben die Oberseite erreicht (Fig. 8 B. 10.5); wieder

eine Viertelstunde später befindet es sich schon an der rechten Seite (Fig. 8 C. 10.20). Von hier wandert es jetzt mit einer bedeutend herabgesetzten Schnelligkeit weiter.

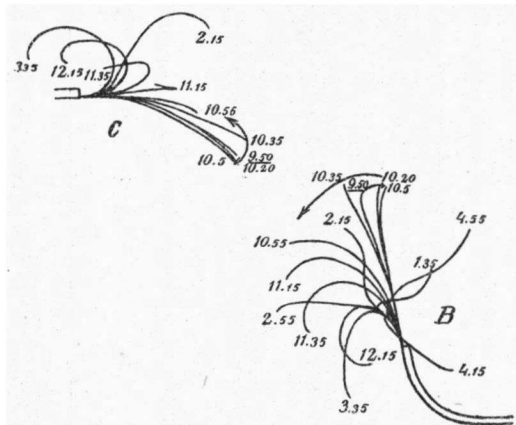


Fig. 8. *Pharbitis hispida*. C horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 9.50 a. m.

Es entsteht demzufolge eine ansehnliche Transversalkrümmung. (Fig. 8 B.).

Durch die Wanderung des Verlängerungsbestrebens nach unten wird die Spitze gehoben, wodurch zunächst in dem oberen Teil und nach und nach weiter basalwärts die Schnelligkeit der Wanderung zunimmt und nach einiger Zeit eine regelmässige Nutation kenntlich wird. In der untersten Partie bleibt aber noch lange eine Schraubenkrümmung zurück.

Ich füge hier die Beschreibung eines Versuchs ein, wobei die Spitze erst während einer Stunde mit der linken Seite nach unten gekehrt war und dann, als eine bedeutende Transversalkrümmung entstanden war, genau 180° umgedreht wurde. Zwei Stunden nach der Umkehrung zeigte sich die Spitze wieder ganz gerade. Wieder eine Stunde später hatte sie eine neue Krümmung

ausgeführt, welche genau das Spiegelbild der ersteren war.

Es wurde diese Erscheinung schon von BARANETZKY beobachtet. Ich wiederholte den Versuch, weil er die Unverwendbarkeit der von AMBRONN gegebenen Erklärung der Transversalkrümmung schlagend zeigt. Nach diesem Autor wird der Krümmungsradius eines Organs, dessen Krümmungsebene horizontal liegt, durch den Einfluss des negativen Geotropismus verkleinert. Hier aber sehen wir ihn bis unendlich zunehmen. Und es ist hierfür nicht die geringe Abweichung nach unten verantwortlich zu machen, welche unter den Bedingungen dieses Versuchs notwendig auftreten muss, denn eine genau horizontale Krümmung zeigt dasselbe; man vergleiche den im vorhergehenden Paragraphen gegebenen Fall einer auf Wasser schwimmenden Spitze, welche ihre eben gebildete Krümmung, nachdem sie umgekehrt war, gerade streckte und darauf sich in der entgegengesetzten Richtung zu krümmen anfang.

In der Auffassung AMBRONN's wandert das Verlängerungsbestreben mit einer konstanten Schnelligkeit um den Stengel herum, in welcher Lage dieser sich auch befindet; es war ihm eben die von mir aufgefundene Beeinflussung dieser Schnelligkeit von seiten der Schwerkraft noch unbekannt. Ohne diese aber ist die Erscheinung nicht zu verstehen.

Nachdem wir jetzt die Spitze in verschiedenen horizontalen Stellungen beobachtet haben, wollen wir sie zum Schluss senkrecht nach unten richten. Wie wir schon im vorhergehenden Paragraphen erkannten, ist diese Stellung die labile Gleichgewichtslage in Bezug auf den Geotropismus. Eine geringe Abweichung von ihr veranlasst eine rein negativ geotropische Emporkrümmung.

Die Dorsiventralität äussert sich auch hier, und wenn die Spitze anfangs genau vertikal stand, ist es die von ihr hervorgerufene Abweichung, welche die Richtung der

negativgeotropischen Reaktion bestimmt. (Fig. 9). Weicht die Spitze aber ein wenig von der Vertikalen ab, so gibt diese Abweichung den Ausschlag. Eine Komplikation wird dadurch veranlaszt, dass der apikale und der basale Teil sodann in verschiedenem Sinne von der Vertikalen abweichen können. Dieser Fall ist verwirklicht bei der in Fig. 10 abgebildeten Spitze, wo das Verlängerungsbestreben anfangs auf der nach oben schauenden Seite lag (in der Figur rechts). Die Spitze wurde dadurch soweit gekrümmt, dass im apikalen Teil die ursprünglich nach oben schauende Seite 2.10 nach unten gewendet ist. Da die Reaktionsfähigkeit der Spitze bedeutend grösser ist im apikalen als im basalen Teil, hat der erstere schon eine ansehnliche Krümmung ausgeführt, bevor die Reaktion im letzteren sichtbar wird. Wenn diese aber schliesslich hervortritt, wird die schon weit vorgeschrittene Krümmung des Gipfels passiv ihre Bewegungen folgen müssen.

Sobald das Ende sich der Horizontalen nähert, wird in ihm wieder die Cyclo-nastie wach, und es zeigt sich demzufolge der erste Anfang einer Transversalkrümmung. Diese ist aber noch nicht weit vorgeschritten, wenn das Ende sich infolge der Weiterkrümmung der basalen Region schon der Vertikalen nahe gebracht sieht. Die Wanderung des Verlängerungsbestrebens wird

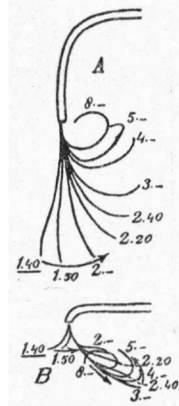


Fig. 9. *Pharbitis hispida*. A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 1.40 p. m.

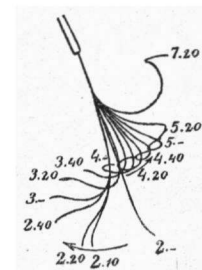


Fig. 10. *Pharbitis hispida*. Horizontale Projektion. Anfang des Versuchs 2.— p. m.

demzufolge in ihm allmählich beschleunigt, bis schliesslich eine regelmässige Nutation entsteht. Wie die Transversalkrümmung ist auch eine Schraubenkrümmung deshalb nur vorübergehend zu konstatieren. Die basale, negativ geotropische Krümmung ist bald allein übrig.

Am Ende dieser Versuchsreihe gekommen, wollen wir die wichtigsten Resultate einmal zusammenfassen.

1. Die Spitze ist, solange die Rotation normal weitergeht, immer gerade und führt keinerlei Krümmungen aus. In ihr ist aber eine Bewegungsursache vorhanden, welche sich zeigt, sobald die allseitige Schwerkraftreizung sistiert wird. Diese Bewegungsursache beruht auf einer besonderen Eigenschaft der Spitze, welche mit dem Namen *Cyclonastie* belegt wurde. In der inversen Vertikallage und in deren Nähe kann sich diese Eigenschaft nicht äussern, wofür schon im vorhergehenden Paragraphen die Komponente der Schwerkraft in der Richtung des Pflanzenteils verantwortlich gemacht wurde.

2. Während die Spitze normal nutiert, besitzt sie eine Dorsiventralität, welche durch ihre jedesmalige Lage im Raum bestimmt wird: Es hat sich gezeigt, dass es immer die Oberseite ist, welcher ein Verlängerungsbestreben innewohnt.

3. Wird die gerade Spitze in vertikale Lage gebracht, so fängt sie sofort normal zu rotieren an, d. h. es wird ein Verlängerungsbestreben in ihr wachgerufen, das mit einer konstanten Schnelligkeit um den Stengel herumwandert. Die Spitze beschreibt dabei immer weitere Kreise. Die Krümmung, welche sich anfangs über ihre ganze Länge erstreckte, zieht sich nach und nach immer mehr zusammen und ihr Maximum verlegt sich ausserdem basalwärts.

4. In horizontaler Lage ist die Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben um die Spitze herumwandert, nicht konstant. Der Einfluss der Schwerkraft äussert sich einesteils in einer Beschleunigung, andernteils in einer

Verzögerung. Die letztere ist bei den Linkswindern in der linken Seite lokalisiert. Sie veranlaszt das Auftreten der Transversalkrümmung.

§ 6. Die Dorsiventralität der Spitze.

Wie wir oben sahen, ist in der horizontal schwebenden, geraden Spitze eine Dorsiventralität verborgen, welche sich erst zeigt, wenn sie nicht länger um ihre Achse gedreht wird. Es wurde schon dargetan (§ 2), dasz es die Wirkung der Schwerkraft ist, welche ihre Äusserung verhindert. Wird die Spitze in vertikale Stellung gebracht, so zeigt sich, dasz in der Oberseite ein Verlängerungsbestreben vorhanden ist. Basalwärts ist diese Seite convex gekrümmt; in dieser gekrümmten Region liegt aber, wie aus der Nutation hervorgeht, das grösste Verlängerungsbestreben auf der Hinterseite. Dieses Verhalten legt uns den Gedanken nahe, dasz von der Pflanze nicht die Wanderung des Verlängerungsbestrebens sondern der Krümmung selbst als Gleichgewicht empfunden wird.

Die gleiche Dorsiventralität zeigt nun auch ein Teil der Ranken, wo sie ausserdem, wie das schon lange bekannt ist, durch einen Kontaktreiz zur Äusserung gebracht werden kann. Dasz sie aber auch hier von der Lage im Raum abhängig ist, hat man wohl vielfach übersehen. Eine aufmerksame Lesung der diesbezüglichen Angaben DARWIN'S (Climbing Plants) wird jedermann überzeugen, dasz dies wirklich zutrifft, wenn es auch nirgends von ihm besonders betont wird. Es folgt aber sofort aus seiner Beobachtung, dasz die Ranken auf die gleiche Weise wie die Schlingpflanzen eine rotierende Nutation ausführen, wobei also sukzessiv alle Seiten zur Unterseite und damit für Kontakt empfindlich werden. Die unmittelbare Beobachtung hat mir übrigens diese Vor-

aussetzung bestätigt. Sowohl an den Ranken einer *Passiflora*-art wie an denjenigen von *Sicyos angulatus* L. habe ich zeigen können, erstens, dass sie auf die gleiche Weise nutieren wie die Stengel der Schlingpflanzen, dass ihre Spitze somit während dieser Bewegung um ihre eigne Achse gedreht wird, und zweitens, dass in jeder beliebigen Lage, in welche sie dabei gerät, durch Reizung der Unterseite eine nach oben konvexe Krümmung ausgelöst wird. Es hat sich also herausgestellt, dass die physiologische Dorsiventralität der Ranken, ebenso wie diejenige, welche in der Spitze der Windepflanzen versteckt ist, durch die Lage im Raum bestimmt wird.

Die Lage im Raum bestimmt auch die Krümmung der Ranke, und am Ende ist diese es, welche die einseitige Empfindlichkeit bedingt. Dies stellt sich heraus, wenn die Nutation verhindert wird; die Ranke führt sodann ebenso wie die Spitze einer Windepflanze eine Transversalkrümmung aus, wenn auch mit einer geringeren Intensität. Es zeigt sich nun die konkave Seite dieser Krümmung für Kontakt empfindlich.

§ 7. Cyclonastie und Geotropismus.

Als Cyclonastie haben wir die Eigenschaft der Spitze bezeichnet, welche ein Verlängerungsbestreben oder, wie wir nach der Ausführung im vorhergehenden Paragraphen besser sagen, ein Krümmungsbestreben in einer bestimmten Richtung um den Stengel herumwandern lässt. Wie wir sahen, wird die Schnelligkeit dieser Bewegung beeinflusst durch die Komponente der Schwerkraft, welche senkrecht auf die Spitze steht, während die Komponente in der Richtung der Spitze die Grösze des Krümmungsbestrebens, in der Nähe der inversen Vertikallage bis auf 0 herabsetzt. In diesen letzteren Stellungen reagieren die Spitzen also

nur noch negativ geotropisch. Es fragt sich nun aber, mit welchem Namen wir die geotropische Reaktion in den anderen Lagen belegen müssen. Da der normale Vertikalstand die geotropische Gleichgewichtslage, die horizontale Stellung, die maximale Reizlage ist, haben wir jedenfalls mit Orthogeotropismus zu schaffen. Da aber die Richtung der Krümmung eine andere ist als bei positivem oder negativem Geotropismus und sie sich ausserdem ändert, was bei jenen eine unbekannte Erscheinung ist, so müssen wir eine andere Bezeichnung für sie wählen.

Wir können den NOLL'schen Ausdruck Lateralgeotropismus übernehmen, jedoch in einer etwas abgeänderten Bedeutung, denn die Verschiebung der Krümmung in tangentieller Richtung ist von NOLL übersehen worden, somit auch in der von ihm herrührenden Bezeichnung nicht erhalten. Erwägen wir aber, dass ein Lateralgeotropismus im NOLL'schen Sinne wohl nirgends vorkommt, so erscheint es berechtigt den Ausdruck in etwas modifizierter Bedeutung beizubehalten.

Ebenso wie bei negativem und positivem Geotropismus die Grösze der Reaktion von der Lage im Raum bestimmt wird, die Richtung aber von einer inneren Eigenschaft, so auch bei den Schlingpflanzen: die Grösze wird unmittelbar von der vertikalen Komponenten der Schwerkraft bedingt, die Richtung der Krümmung und ihre Änderung aber von der Cyclonastie.

§ 8. Geotropismus von basal nicht eingegipsten Spitzen.

Es werden uns jetzt die Erscheinungen beschäftigen, welche auftreten, wenn die basale Krümmung nicht in ihren Bewegungen verhindert wird. Einige Fälle sind schon von AMBRONN und von NIENBURG studiert.

AMBRONN hat eine Pflanze horizontal gelegt mit der Spitze nach oben. Dieser Fall ist mit Bezug auf die Transversalkrümmung wenig interessant, denn nur vorübergehend sind unter diesen Umständen die Bedingungen für ihr Auftreten erfüllt.

Sodann hat NIENBURG die Erscheinungen studiert, welche zu beobachten sind, falls der Krümmungsbogen in horizontaler Ebene liegt, wobei er zwei Fälle unterscheidet, je nachdem die linke Seite der Spitze nach oben oder nach unten gerichtet ist. Die Ausführungen sind durch instructive Figuren erläutert.

Da in diesen Lagen ganz bestimmt eine Transversalkrümmung auftritt, und dies von NIENBURG geleugnet wird, wollen wir seine Auseinandersetzung etwas näher betrachten.

Für den Fall, dass die linke Seite nach oben gekehrt ist, lautet seine Beschreibung (Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. S. 123, 124): „Die erste Bewegung, die man bemerkt, ist eine Abflachung der Nutationskrümmung (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 Versuchs fast vertikal steht (s. 11.⁰⁰ Fig. 5 und 6). Dies sind die wichtigsten der zu beobachtenden Erscheinungen“.

Der Satz: „nach 9.²⁵ erfolgt dann eine Verstärkung der Krümmung“, ist so zu verstehen, dass die Krümmung des basalen Teils verstärkt wird, hier aber eine Krümmung des Gipfelteils hinzukommt, die auch in den Figuren NIENBURG's ganz deutlich zu erkennen ist, und die jedenfalls keine negativ geotropische ist, sondern nur die BARANETSKY'sche Transversalkrümmung.

Wir wollen uns jetzt einen Augenblick mit der Deutung NIENBURG's befassen. Von der richtig observierten Abflachung des Krümmungsbogens, sagt er: „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, musz es sich um eine Wachstumserscheinung handeln“. Ob eine Bewegung gleichmässig und langsam vor sich geht, kann aber nie über seine Natur entscheiden. Auch fehlt etwas an der Beschreibung, nämlich dasz eine plötzliche, ruckweise Abflachung des Krümmungsbogens tatsächlich zu konstatieren ist, sobald die Umlagerung stattfindet. Dann müssen wir uns aber einem Versuch von SACHS entsinnen, woraus zu ersehen ist, wie eine künstlich gebogene Wurzel von *Vicia Faba* wohl den grössten Teil ihrer Biegung sofort ausgleicht, einen weiteren Teil aber erst nach längerer Zeit.

Es gibt aber noch mehr. Wenn die Pflanze umgelegt wird, so sinkt die Spitze durch ihr Gewicht unter dem Horizont. Wenn somit in den Versuchen NIENBURG's die Spitzen in horizontaler Ebene lagen, so hat er dies dadurch erreicht, dasz er die Töpfe ein wenig gedreht hat. Hierdurch aber wird die Unterseite, welcher das gröszte Verlängerungsbestreben innewohnt, ein wenig gegen die konkave Seite der Krümmung verschoben. Wenn dieses somit weiter wandert, so wird die Krümmung aufgeflacht. Und dies wird noch erleichtert, indem durch die gleichzeitige Hebung das statische Moment der Spitze verkleinert wird.

Nachdem die Abflachung ihr Maximum erreicht hat, fängt wieder eine lange währende Verstärkung des Krümmungsbogens an. Diese sucht NIENBURG zu erklären mit einem Hinweis auf die AMBRONN'schen Ausführungen. „Er (AMBRONN) wies nach, dasz 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." Die AMBRONN'sche Vorstellung reicht darum nicht hin, wie das schon SCHWENDENER (Gesamm. Bot. Abh. Bd I. Zusatz S. 453) bemerkte, weil sie keine Rücksicht nimmt auf das Zurückgehen der Nutationskrümmung. Wenn wir sie auf die normale Nutation anwenden, zeigt sich dies am schlagendsten. Hier liegt ja immer ein Verlängerungsbestreben auf der flachen Hinterseite: der Krümmungsradius wird dadurch aber nicht verkleinert, wohl werden die beiden anderen Resultate erhalten, die Verlegung der Krümmungsebene und die scheinbare antidrome Torsion. Wenn somit in dem Versuch NIENBURG's Verstärkung der Krümmung auftrat, so ist das darauf zurückzuführen, dass der Geotropismus an sich eine stärkere Krümmung veranlaszt. Ausserdem aber krümmt sich auch die gerade Spitze und dies keineswegs in einer vertikalen sondern in einer nahezu horizontalen Ebene. Auch hierin zeigt sich somit die Unzulänglichkeit dieser Vorstellung.

Da in dem anderen von NIENBURG studierten Fall die gleichen Erscheinungen zu Tage treten, brauchen wir diesen nicht von neuem einer Kritik zu unterziehen.

Wir wollen jetzt unsere eignen Versuche in dieser Richtung beschreiben. Sie sind angestellt mit *Thunbergia alata*, die sich durch ihre straffen Stengel hierfür besser eignet als die schlaffstengliche *Pharbitis*.

Wir fangen an mit dem schon von AMBRONN studierten Fall, dass die Spitze vertikal nach oben schaut. Da ist zunächst immer ein Heruntersinken der Spitze zu konsta-

tieren, wodurch der Krümmungsbogen flacher wird (Fig. 11). Die Nutation geht anfangs in der normalen Richtung weiter; doch wird, während zuvor ein viertel Umgang eine halbe Stunde oder etwas mehr brauchte, jetzt das gleiche in ca. 20 Minuten (1.10—1.30) erreicht. Das folgende Viertel braucht wiederum die gleiche Zeit (1.30—1.40 bis 1.55); das darauf folgende jedoch eine ganze Stunde. Sodann aber ist die Rotationsachse wieder in vertikale Lage gebracht, und setzt eine regelmässige Nutation ein. Jedes Viertel eines Umlaufs wird jetzt in 35—45 Minuten vollendet.

Wir finden hier somit die gleiche Erscheinung, welche wir schon im fünften Paragraphen kennen lernten, eine Beeinflussung der Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben um den Stengel herumwandert. Und auch hier beobachten wir die minimale Schnelligkeit, wenn das Verlängerungsbestreben an der rechten Seite angelangt ist. In Figur 11 B ist die infolge dessen auftretende Transversalkrümmung deutlich zu erkennen (2.10—3.40).

Est ist aber hier noch ein anderer Faktor anwesend, welcher nach 1.55 die Schnelligkeit herabsetzt. Wenn nämlich die Spitze sich nach der linken Seite zu krümmen anfängt, so sinkt sie zugleich durch ihr wachsendes, statisches Moment mehr und mehr hinunter,

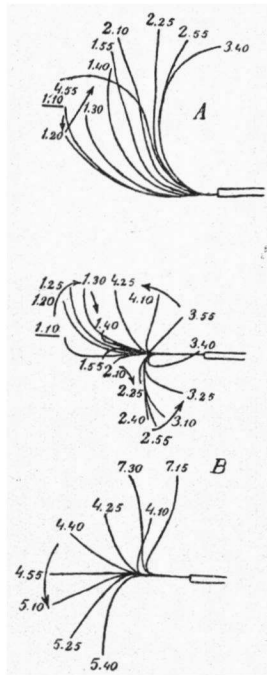


Fig. 11. *Thunbergia alata*.
A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 1.10 p. m.

und das Verlängerungsbestreben musz, wenn es die Spitze zu heben sucht, erst diesen Widerstand überwinden. Doch wird dieser Einfluss wohl nicht sehr bedeutend sein, weil er später, wenn die Rotationsachse wieder vertikal steht und das Umsinken doch auch noch stattfindet, sich nicht mehr zeigen lässt.

Dasz aber andererseits weder die Beschleunigung noch die Verzögerung die gleichen Werte erreichen als in den Versuchen im fünften Paragraphen, findet seine Ursache darin, dasz die unterste Region negativen Geotropismus zeigt; man vergleiche die Versuche am Schlusz des vierten Paragraphen. Die Spitze wird hierdurch bald so weit gehoben, dasz die Nutation wieder regelmäszig weitergehen kann.

In der unteren Partie zeigt sich die Nutation im Anfang schon erloschen: nur negativer Geotropismus ist in ihrer Emporkrümmung zu erkennen. Etwas höher finden wir geringfügige Bewegungen, die sich bald einstellen. Der anfangs gerade Teil der Spitze aber ist es, welcher jetzt das wandernde Verlängerungsbestreben zeigt.

Die Beschreibung AMBRONN's weicht von der meinigen bedeutend ab; da sie aber sehr unvollständig ist und verschiedene Fragen nicht genügend berücksichtigt, gehe ich nicht weiter auf sie ein.

Wir wenden uns jetzt zu den beiden von NIENBURG studierten Fällen.

Der Stengel wird horizontal gelegt mit der rechten Seite nach unten. Die Krümmung wird ein wenig abgeflacht und zugleich sinkt die Spitze etwas unter dem Horizont. Dadurch, dasz der Topf ein wenig gedreht wird, bringen wir die Krümmung wieder in die horizontale Ebene zurück und fangen nun unsere Aufzeichnungen an. (Fig. 12). Zunächst zeigt sich uns da die auch von NIENBURG festgestellte, weitere Abflachung des Krümmungsbogens,

über welche schon bei der Besprechung der Versuche dieses Autors das Nötige gesagt ist. Sodann wird die Krümmung wieder verstärkt, wobei sie sich zugleich über die ganze Spitze ausdehnt. Gleich vom Anfang an, zeigt sich der negative Geotropismus der basalen Region, wodurch die Spitze ziemlich schnell gehoben wird. Doch ist der Einfluss der Schwerkraft auf die Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben sich verlegt, noch leicht zu konstatieren; dieses braucht jetzt zwei Stunden für seine Wanderung von der rechten Seite auf die Unterseite (Fig. 12 B. 10.10—12.10), während vor dem Anfang des Versuchs die gleiche Bahn in einer Stunde zurückgelegt wurde; eine Schnelligkeit, welche später von neuem erreicht wird (Fig. 12 B. 2.40—3.40). Das gleiche war auch bei dem Versuch NIENBURG's der Fall, wie aus seiner Figur hervorgeht. Während dieser Zeit krümmt sich die Spitze immer weiter. Auch hier zeigt sich somit die Cyclonastie nur in dem apikalen Teil, während sie in der unteren Partie erloschen ist.

Obwohl das Gewicht der Spitze sich der Hebung entgegensetzt, und hierdurch unzweifelhaft die Zeit, bevor die Spitze wieder in die vertikale Ebene gelangt, vergrößert, ist dieser Einfluss doch nur geringfügig, wie das aus Versuchen, wobei die ganze Pflanze unter Wasser gestellt und somit das besagte Gewicht grösztenteils aufgehoben wurde, hervorgeht (vergl. S. 336). Doch kann,

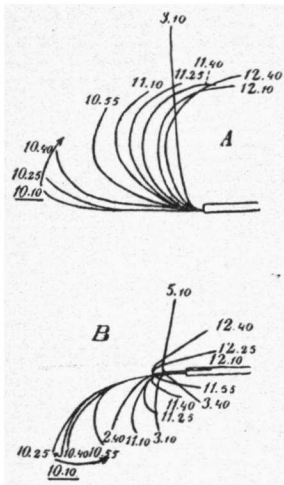


Fig. 12. *Thunbergia alata*.
A horizontale, B vertikale
Projektion. Anfang des
Versuchs 10.10 a. m.

wie wir das auch noch sehen werden, dieses Gewicht unter Umständen die Reaktion erheblich modifizieren.

Legen wir die Spitze mit ihrer linken Seite nach unten, so beobachten wir wieder die gleiche Abflachung der Krümmung und ebenso das Hinuntersinken der Spitze. Durch eine geringe Drehung des Topfes bringen wir die Spitze wieder in ihre horizontale Lage zurück.

Das Verlängerungsbestreben, das sich in dem geraden

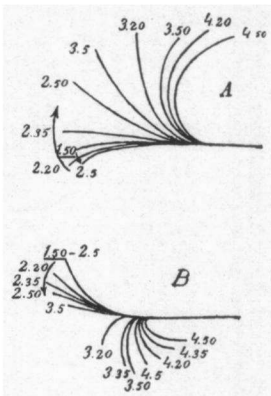


Fig. 13. *Thunbergia alata*.
A horizontale, B vertikale
Projektion. Anfang des
Versuchs 1.50 p. m.

Spitzenteil anfangs an der linken Seite befindet, wandert nach oben (Fig. 13 A); die gekrümmte Basis zeigt dabei eine Abflachung; während die Spitze sich nach unten krümmt, ist in ihr noch keine geotropische Reaktion merkbar. Nach einer Viertelstunde (A 2.5) hat das Verlängerungsbestreben schon die rechte Seite erreicht. Nun fängt auch die negativ geotropische Reaktion der basalen Partie sich zu zeigen an, und während die Spitze dadurch gehoben wird, wandert das Verlängerungsbestreben langsam weiter. Nach anderthalb Stunden (A 2.5—B 3.35) hat es

wieder einen Viertelumlauf vollbracht. Auch hier haben wir somit eine Verzögerung zu verzeichnen, wenn das Verlängerungsbestreben die rechte Seite erreicht hat, nachdem die Schnelligkeit zuvor eine Beschleunigung gezeigt hatte.

Ist von einer horizontal gelegten Pflanze die Spitze nach unten gerichtet, so kann natürlich von einer anfänglichen, rein mechanischen Abflachung nicht die Rede sein.

Dem nach unten schauenden, geraden Spitzenteil wohnt,

wie aus dem fünften Paragraphen zu ersehen ist, nur negativer Geotropismus inne, ebenso wie dem unteren Teil der gekrümmten Basis, welche in ihrem oberen Teil jedoch noch etwas von der Cyclonastie verbirgt. Dies zeigt sich darin, dass eine geringe Krümmung nach links ausgeführt wird (Fig. 14). Während diese stattfindet, macht sich auch der negative Geotropismus des untersten Teiles geltend und hebt die Spitze soweit, dass hier die Cyclonastie wieder in ihre Rechte treten kann. Die Spitze bringt es dann zu einer bedeutenden Transversalkrümmung, welche sich 2.35 (Fig. 14 B) zu zeigen anfängt; das Verlängerungsbestreben liegt währenddem auf der rechten Seite. Es wandert nur langsam weiter; 4.5, also anderthalb Stunden später, hat es die Unterseite erreicht (Fig. 14 B), also denjenigen Viertelumlauf vollbracht, wo die Verzögerung in den Vordergrund tritt. Die Rotationsachse hat sich jetzt auch wieder der Vertikalen genähert, sodass die Nutation jetzt regelmässig weiter gehen kann.

Wir haben nun noch den Fall zu betrachten, dass die Pflanze invers steht. Die Spitze sinkt durch ihr Gewicht unter dem Horizont. Dieser Spannungsunterschied der Ober- und Unterseite gleicht sich jedoch bald aus; die Spitze kommt infolgedessen wieder horizontal zu liegen.

In der ersten Viertelstunde ist noch eine Nachwirkung

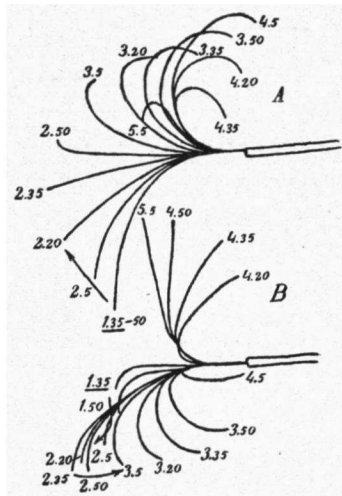


Fig. 14. *Thunbergia alata*.
A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs
1.35 p. m.

der Nutation zu konstatieren (Fig. 15 B. 1.45—2.—), danach ist sie erloschen.

In der basalen Partie zeigt sich nun bald auf der Unterseite ein Verlängerungsbestreben und erzielt hier eine negativ geotropische Krümmung. Der Fall ereignet sich hierbei, dass die beiden Schenkel der basalen Krümmung in

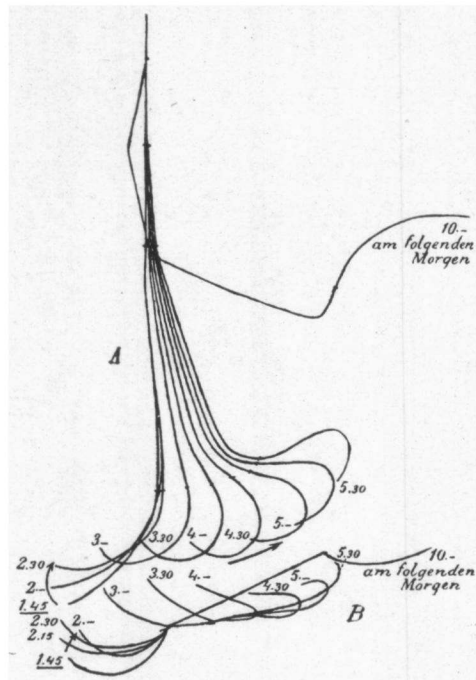


Fig. 15. *Thunbergia alata*. A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 1.45 p. m.
Die Querstriche deuten die Knoten an.

entgegengesetztem Sinne von der Vertikalen abweichen (Fig. 15). Sie führen dann jeder für sich eine Krümmung aus. Diejenige des oberen Schenkels aber wird durch die Krümmung des basalen Teils passiv gehoben und schliesz-

lich vertikal gestellt. Sie streckt sich dann und der anfangs gerade Gipfelteil, wo übrigens das Verlängerungsbestreben schon lange vorher sich geltend machte, kann jetzt eine regelmässige Nutation vorzeigen.

Im Vorübergehen sei darauf hingewiesen, dass ausser der wachstumsfähigen Spitze bei *Thunbergia* an der geotropischen Reaktion, wenn sie daran nicht, wie in den zuvor beschriebenen Versuchen, künstlich verhindert werden, auch die Knoten zwischen den Blattpaaren teilnehmen, wie die Figur 15 zeigt. In der wachstumsfähigen Spitze selbst aber tritt die Reaktion der vorhandenen Knoten nicht gesondert hervor.

In den bisher beschriebenen Versuchen wurden immer nur Pflanzen mit einer kurzen, horizontal schwebenden Spitze verwendet, deren Gewicht die Bewegungen nur unbedeutend beeinflusste. Ich werde jetzt einige Beispiele geben, welche zeigen, ein wie grosser Einfluss unter Umständen diesem Gewicht zukommt.

Zunächst einen keineswegs extremen Fall bei *Pharbitis hispida* (Fig. 16). Die Pflanze, welcher eine etwas längere, nutierende Spitze zukommt als den vorher verwendeten *Thunbergia*'s, wird in horizontale Lage gebracht, die Spitze mit ihrer linken Seite nach

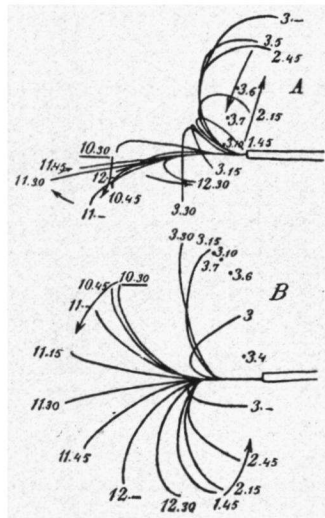


Fig. 16. *Pharbitis hispida*.
A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs
10.30 a. m.')

1) In B soll 3 zwischen 3.4 und 3.6 als 3.5 gelesen werden.

unten. Anfangs zeigt sich wenig Bemerkenswertes. Im Gipfelteil wandert das Verlängerungsbestreben von der linken Seite auf die Oberseite und sodann auf die rechte Seite, während im basalen Teil die sich streckende Nutationskrümmung durch den negativen Geotropismus in eine Krümmung in vertikaler Ebene verwandelt wird.

Bis soweit ist nichts Ungewöhnliches da. Wenn aber die Spitze sich nach links zu krümmen anfängt, zeigt sich zugleich der Einfluss des Gewichts. Die einseitige Belastung tordiert den Stengel, wodurch die Spitze heruntersinkt (A 11.45—12.—); solange diese einseitige Belastung zunimmt, sinkt auch die Spitze noch weiter herunter (A 12.30). Der negative Geotropismus der Basis kann diesen Widerstand anfangs nicht überwinden. Schliesslich aber wird die Spannung auf der Unterseite so gross, dass eine Hebung sich bemerklich macht (A 1.45). Da hierdurch aber zugleich das statische Moment der Spitze sich verkleinert, geht die Hebung immer schneller vor sich. Die Bewegung wird ausserdem noch unterstützt durch den Ausgleich der Torsion. Die Vertikallage wird demzufolge mit einer grossen Geschwindigkeit passiert. Das darauf wieder zunehmende, einseitige Übergewicht beschleunigt die Bewegung im nächsten Augenblick noch weiter. Doch wird diese bald durch eine Torsion des unteren Teils das Gleichgewicht gehalten.

Das Gewicht der Spitze kann so gross sein, dass eine einigermaßen bedeutende Hebung durch den negativen Geotropismus nicht zustande kommen kann. In diesem Fall geht die Bewegung dauernd in derselben Weise weiter, wie es in Fig. 16 für einen Umlauf angedeutet ist. Dies wurde von BARANETZKY als asymmetrische Nutation bezeichnet.

Der andere Fall, den ich noch geben will, bezieht sich auf *Ipomoea ternata* Jacq. var. *Briggsi* hort., eine schöne Schling-

pflanze mit weit schweifender Spitze. Die Pflanze wird horizontal gelegt mit ihrer Spitze nach oben (Fig. 17). Während vor dem Anfang des Versuchs ein Umlauf in vier Stunden vollendet wurde, wandert das Verlängerungsbestreben jetzt in 25 Minuten von der linken auf die obere Seite (B. 1.45—2.10) und in ungefähr drei viertel Stunde von dieser auf die rechte Seite (A. 2.10—2.45). Da angelangt fängt nun eine Krümmung nach links an, welche zur Folge hat, dass die Spitze, durch ihr wachsendes Drehungsmoment die basale Partie immer weiter tordiert und somit selbst nach und nach hinunter sinkt. (A. 2.45—3.15). Im basalen Teil fängt der negative Geotropismus in diesem Fall schon bald sich zu zeigen an. Die äußerste Spitze aber sinkt immer weiter nach unten (5.30). Schliesslich wird auch hier die Spannung so gross, dass sie, und dann mit zunehmender Schnelligkeit, gehoben wird, um an der anderen Seite der Vertikalen wieder herabzusinken. Der Fall ist hier besonders deshalb gegeben, weil er die bedeutende

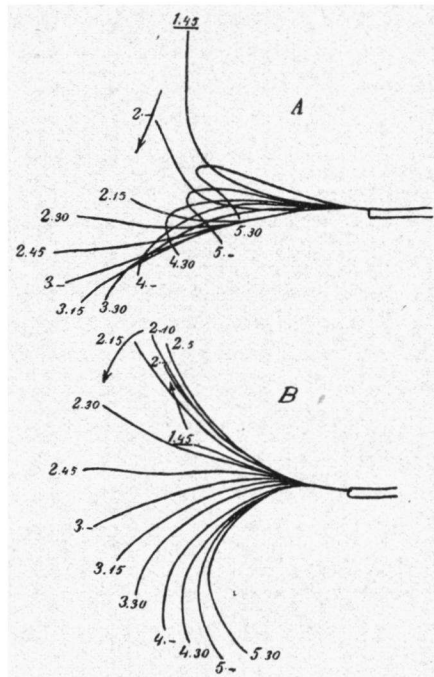


Fig. 17. *Ipomoea ternata* Briggsi.
A horizontale, B vertikale Projektion.
Anfang des Versuchs 1.45 p. m.

Transversalkrümmung, welche die Spitze während ihres langen Aufenthalts in der horizontalen Lage ausführt, zeigt.

Wie aus diesen Versuchen hervorgeht, kann das Gewicht der Spitze die Reaktion erheblich beeinflussen, und es fragt sich, ob wir die Resultate, welche die Versuche in diesem Paragraphen gezeitigt haben, nicht zum grössten Teil oder vielleicht ganz diesem Faktor zuschreiben müssen. Bei näherem Zusehen zeigt sich ja, dass die Verzögerungen und Beschleunigungen, welche die Wanderung des Verlängerungsbestrebens erfährt, nur quantitativ verschieden sind. Doch hat es sich herausgestellt, wie das schon bei der Beschreibung der Versuche angedeutet wurde, dass der Einfluss des Gewichts nur beschränkt ist.

Um mich davon zu überzeugen, habe ich eine Reihe von Versuchen ausgeführt, wobei die Pflanzen unter Wasser ihre Reaktionen ausführen mussten. Das Wasser hebt das Gewicht der Spitze nicht ganz auf, denn ihr spezifisches Gewicht ist noch etwas grösser als dasjenige des Wassers; doch ist dieser Unterschied nur unbedeutend: ein kaum sichtbares Luftbläschen kann eine Spitze, welche unter Wasser abgeschnitten wird, zur Oberfläche emporsteigen lassen. Einer über Wasser abgeschnittenen Spitze haftet stets so viel Luft an, dass sie sich dauernd im schwimmenden Zustand erhalten kann.

Da das Gewicht der Spitze, wenn die Pflanze unter Wasser gebracht wird, plötzlich aufgehoben wird, hebt diese sich nicht unbedeutend. Wird sie aber zwölf bis vierundzwanzig Stunden unter Wasser gelassen, so findet sie sich wieder in ihre horizontale Lage zurück. Das Verhalten der Pflanze während dieser Zeit ist wohl bemerkenswert. Zunächst steht die Bewegung im Wasser beinahe still, was den Gipfelteil zu einer Transversalkrümmung veranlaszt. Die Schnelligkeit der Bewegung nimmt nach und nach wieder zu, wodurch die eben gebildete

Transversalkrümmung sich gerade strecken musz. Schließlich wird eine konstante Schnelligkeit erreicht, die aber bedeutend gegen der ursprünglichen zurückbleibt, denn während zuvor für einen Umlauf $2\frac{1}{4}$ Stunden nötig waren, braucht die Spitze dazu jetzt 5 bis 6 Stunden. Ebenso zeigt sich das Wachstum herabgesetzt und auch die Länge der Wachstumszone und damit des horizontal schwebenden Gipfels sind verkürzt.

Eine Schädigung der Pflanze macht sich nach drei oder vier Tagen geltend. Sodann wird eine weitere Verzögerung der Nutation merkbar. Für meine Versuche verwendete ich nie Pflanzen, welche länger als vierundzwanzig Stunden in Wasser verweilt hatten; die Dauer eines Versuchs überstieg einige wenige Stunden nicht.

Wenn wir nun mit auf die ange-deutete Weise vorbereiteten Pflanzen unsere Versuche wiederholen, so finden wir auch hier die gleiche Verzögerung und Beschleunigung, welche oben beschrieben wurden. Als Beispiel sei hier der Fall abgebildet, dass die Pflanze horizontal liegt mit der Spitze nach unten gerichtet (Fig. 18), und zweitens die Reaktion einer Pflanze, welche mit ihrer Spitze in die horizontale Ebene gebracht ist, sodass die rechte Seite der letzteren nach unten schaut (Fig. 19). Für beide Versuche wurden Pflanzen von *Pharbitis hispida* verwendet.

Um die Projektionen zu erhalten

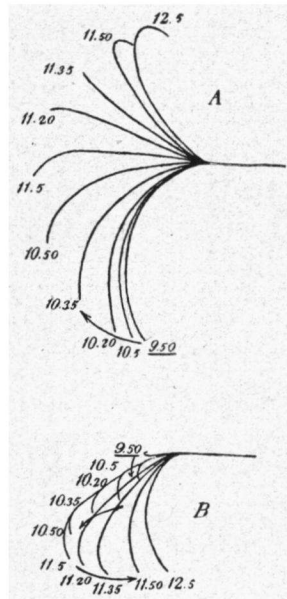


Fig. 18. *Pharbitis hispida*. A horizontale, B vertikale Projektion. Anfang des Versuchs 9.50 a. m.

wurde die ganze Versuchsaufstellung in ein groszes, gläsernes Aquarium versenkt. Nur die Camera war natürlich ausserhalb des Gefässes aufgestellt, mit ihrer Achse senkrecht auf die gläserne Vorderwand gerichtet.

Die Übereinstimmung mit den Figuren von *Thunbergia* ist so schlagend, dass von einer eingehenden Beschreibung abgesehen werden kann. Man vergleiche nur die Figuren 18 und 14; und 19 und 12. —

Wir haben in diesem Paragraphen verwickelte Erscheinungen studiert. Es hat sich

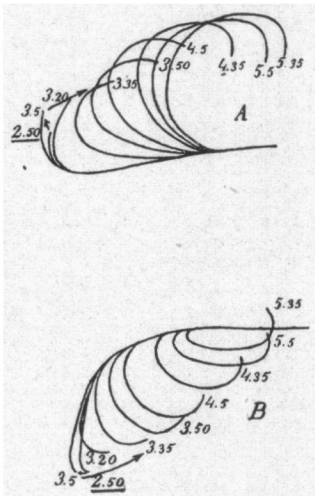


Fig. 19. *Pharbitis hispida*.
A horizontale, B vertikale
Projektion. Anfang des Ver-
suchs 2.50 p. m.

aber gezeigt, dass sie unter Anwendung der vorher aufgefundenen Tatsachen befriedigend erklärt werden können. Als solche kamen in Betracht: in der basalen Region der wachstumsfähigen Spitze die Nachwirkung der Nutation und der negative Geotropismus (s. § 4); im apikalen Teil die Beeinflussung der Schnelligkeit, womit das Verlängerungsbestreben um den Stengel herumwandert, durch die Komponente der Schwerkraft, welche senkrecht auf die Spitze gerichtet ist, und der Einfluss, welchen die Grösze dieses Verlängerungsbestrebens von der Komponenten

in der Richtung der Spitze erfährt (§ 5). Weitere Komplikationen wurden vom Gewicht der Spitze bedingt.

§ 9. Zentrifugalversuche.

NOLL hat aus seiner geotropischen Theorie der Nutation abgeleitet, dass eine Schlingpflanze, welche normal aufrecht auf der Zentrifuge um eine vertikale Achse dreht, je nach der Versuchsanordnung ihre Endknospe heben oder senken musz. Als er diese Vorhersage in seinen Versuchen bestätigt fand, erblickte er darin eine Stütze für seine Theorie.

Dasz er hierzu jedoch gar nicht berechtigt war, geht aus einer näheren Betrachtung hervor. Wenn die Pflanze sich zwischen einem Beobachter und der Achse des Apparats befindet, und dieser die Endknospe nach links gerichtet sieht, erfolgt eine Hebung; sieht er sie dagegen nach rechts gerichtet, so wird er eine Senkung feststellen können. Für einen Beobachter aber, dessen Körperachse sich im Radius der Rotation befindet, und der mit seinem Kopf nach dem Zentrum gewendet ist, wird die Bewegung immer nach links gerichtet sein, wenn er längs der Spitze zur Endknospe schaut. Dieser Beobachter jedoch befindet sich in Bezug auf die Zentrifugalkraft unter den gleichen Umständen wie einer, der auf festem Boden aufrecht steht, sich zur Schwerkraft verhält. Und da der Einfluss dieser beiden Kräfte auf die Pflanze derselbe ist, braucht man sich nicht darüber zu wundern, dass die Beobachter, wenn sie längs der nutierenden Spitze zur Endknospe schauen, beide eine Bewegung nach links beobachten.

Die von NOLL festgestellte Tatsache kann also nicht zu Gunsten seiner Theorie angeführt werden. Jede Theorie, welche die Bewegung nach links bei einer aufrecht stehenden Pflanze erklärt, wird zu gleicher Zeit eine Erklärung abgeben für diese Erscheinung auf der Zentrifuge.

NIENBURG hat aber einen Versuch angestellt, dessen Resultat nicht mit der NOLL'schen Theorie im Einklang

ist. Er stellte die Pflanze im Radius der Rotation, mit dem Topf nach dem Rotationszentrum. Es soll in diesem Fall immer nur ein normales Nutieren nach links zu beobachten sein. Dies trifft nun unzweifelhaft anfangs zu, es ist aber zu beobachten, dass auch in den Versuchen NOLL's die Nutation im ersten Moment wohl normal weiter ging. Dies ist aber nur eine Nachwirkung.

Die geotropische Reaktion tritt erst später zu Tage; und diese wird hier übereinstimmen mit derjenigen einer invers gestellten Pflanze; d. h. es wird eine negativ geotropische Krümmung auftreten, wobei die Nutation eine Zeitlang nahezu still steht.

Um mich zu überzeugen, inwieweit die Reaktionen auf der Zentrifuge wirklich zu vergleichen sind mit denjenigen, welche an Pflanzen, die nur dem Einfluss der Gravitation ausgesetzt sind, beobachtet werden können, habe ich selbst eine Reihe Zentrifugalversuche angestellt. Ich benutzte hierfür Pflanzen von *Pharbitis hispida*. Da aber, wie wir im vorhergehenden Paragraphen sahen, die Bewegungen einer ganz freien Spitze ausserordentlich kompliziert sind, dem schlaffen Stengel ausserdem schwierig eine bestimmte Lage zu geben ist, habe ich meine Aufmerksamkeit auf die Reaktion des geraden Gipfels beschränkt. Wie in den Versuchen im vierten und fünften Paragraphen, wurde die basale Krümmung eingegipst, damit ihre Bewegungen unserem Zweck nicht störend entgegentraten. Die Pflanzen standen immer zu zweien einander gegenüber auf der Zentrifuge; jede 22 cm. von der Achse entfernt. Die Zentrifuge wurde von einem Elektromotor getrieben, womit ich ihr eine Schnelligkeit von 80 Umdrehungen in der Minute gewährte. Die Zentrifugalkraft berechnet sich aus diesen Angaben auf ungefähr 1,5 g. Versuche, wobei ich grössere Kräfte verwendete, haben mir nur ausnahmsweise befriedigende Resultate gezeitigt. Die schlaffen

Stengel und ihre Brechbarkeit machen ihre Anwendung beschwerlich. Doch könnten Versuche, wobei die Spitzen wie im vierten Paragraphen zwischen Brettchen geklemmt würden, noch zu interessanten Ergebnissen leiten. Zeitmangel hat mich jedoch an ihrer Ausführung verhindert.

Ich gehe jetzt zu der Beschreibung meiner Versuche über.

Es sei zuvor noch bemerkt, dass die Achse des Apparats immer horizontal lag.

Was die Bezeichnungen oben, rechts u. s. w. betrifft, diese beziehen sich auf die ursprüngliche Lage im Raum.

I. Es wurden 3.15 zwei Pflanzen auf dem Apparat gestellt; die Spitzen standen rechtwinklig mit der Achse gekreuzt. Die Endknospe der einen ging bei der Bewegung voran, die der anderen schleppte nach. Bei der ersteren (A) befand sich die Endknospe links vom Beobachter, der sie zwischen sich und der Rotationsachse hat; bei der zweiten (B) war sie unten diesen Umständen nach rechts gerichtet.

3.30. Beide Spitzen nach unten gekrümmt.

3.45. Die Spitze A zeigt eine kaum merkliche Krümmung nach links, die Krümmung der anderen (B) hat sich verstärkt.

4.—. Die Krümmung der Spitze A ist nach oben gerichtet, die Krümmung nach unten der Spitze B hat sich noch weiter verstärkt.

4.30. Beide Krümmungen verstärkt.

4.45. Die erste Pflanze (A) 180° um ihre Achse gedreht.

5.30. Ihre Krümmung hat sich wieder nahezu gestreckt.

Hebung und Senkung der Spitze sind hier somit ebenso gut wie in den Versuchen NOLL's zu beobachten. Die erstere Spitze, welche sich hob, hatte ihre Endknospe links von einem Beobachter, der sie zwischen sich und der Rotationsachse sah; bei der sich senkenden befand sie sich rechts vom Beobachter, wenn sie zwischen ihm und der Achse hindurchging.

Wie aber schon oben angedeutet, zeigt eine horizontale Spitze, welche nicht der Zentrifugalkraft ausgesetzt ist, die gleichen Erscheinungen; dabei ist nämlich die erstere Spitze zu vergleichen mit einer, deren ursprüngliche Oberseite zur linken Seite gemacht ist. In beiden Fällen muss das Verlängerungsbestreben erst die Hälfte des Stengelumfangs umwandern, bevor die Schwerkraft sie zu einer bedeutenderen Krümmung veranlaszt. Man vergleiche § 5, Fig. 8.

Die zweite Spitze zeigt die gleiche Erscheinung, wie eine horizontale Spitze, welche mit ihrer ursprünglichen Oberseite nach rechts gedreht ist. Die Krümmung verstärkt sich vom Anfang an. Das Verlängerungsbestreben verlegt sich nur sehr langsam in der Richtung nach unten. Im Protokoll ist die letztere Bewegung nicht verzeichnet, was leicht zu begreifen ist, da sie nur allmählich einen merklichen Wert erreicht. Man vergleiche § 5, Fig. 7.

II. Zwei Pflanzen, die eine mit ihrer Spitze nach dem Rotationszentrum zu-, die andere mit ihrer Spitze von diesem abgekehrt, beide senkrecht auf die Achse. Die erstere fängt sofort zu nutieren an und hat nach drei Stunden schon einen Umlauf vollbracht und eine bedeutende Krümmung erreicht.

Die zweite krümmt sich und bewegt sich in der ersten halben Stunde einige Grade in der ursprünglichen Nutationsrichtung und wieder ein wenig zurück; darauf bleibt das Verlängerungsbestreben während drei Stunden auf derselben Seite, wodurch die äusserste Spitze sich schliesslich nach der Achse wendet. Hier fängt sodann die Nutation wieder an.

Die Übereinstimmung der ersten Spitze mit einer in normal vertikale Lage gebrachten ist unverkennbar; ebensowenig kann die Vergleichbarkeit der zweiten mit einer invers gestellten Spitze übersehen werden. Man hat nur die Beschreibungen im fünften Paragraphen und die Figuren 8 und 9 zu vergleichen.

III. Zwei Pflanzen mit der Spitze parallel der Achse. Dieser Fall unterscheidet sich namentlich dadurch von dem unter I beschriebenen, dass die Spitze hier allseitig durch die Schwerkraft gereizt wird, während die Reizung damals an zwei Seiten 0 war. Wir haben bei unseren Klinostatenversuchen schon auf eine Verschiedenheit im Verhalten unter diesen Umständen hingewiesen. Es fragt sich, ob diese auch hier festzustellen ist. Dies trifft nun tatsächlich zu. Die normal auftretende Krümmung zeigt sich nämlich nach der Achse zu abgelenkt. Die Spitze verhält sich somit einigermaßen wie ein negativ geotropisches Organ; doch ist die Cyclonastie noch zu erkennen, indem die Krümmung noch nicht genau in der Richtung der Achse zeigt.

Wir können die Resultate dieses Paragraphen kurz zusammenfassen, indem wir sagen:

Die Bewegungen, welche eine Pflanze auf der Zentrifuge ausführt, gestalten sich ganz, wie das nach unseren Befunden an Pflanzen, die in verschiedener Lage gebracht wurden um ihr Verhalten gegenüber der Schwerkraft zu zeigen, zu erwarten war.

§ 10. Die Greifbewegung.

Wir wollen jetzt unsere Aufmerksamkeit den Erscheinungen widmen, welche an einer rotierenden Spitze auftreten, wenn sie von einer Stütze an der Fortsetzung der Rotation verhindert wird. Wie wir gesehen haben, sind dadurch die Bedingungen für die Bildung einer Transversalkrümmung erfüllt. Die Spitze sucht sich somit in einer horizontalen Ebene zu krümmen. Da sie aber durch die Reibung ihrer rauhen Oberfläche an dem Kontaktpunkt, (später, wenn die Krümmung schon weiter fortgeschritten ist, an den verschiedenen Kontaktpunkten) an ihrer Stelle

gebunden ist, äussert die vermehrte Spannung sich hier nicht in merklichen Verschiebungen. Anfangs zeigt sie sich nur darin, dass die ursprüngliche Nutationskrümmung aus ihrer vertikalen Ebene in eine nahezu horizontale gedreht wird. Wenn die Krümmung sich noch weiter verstärkt, wird ausserdem der schon ausgewachsene Teil des Stengels nach der Stütze hingezogen (Fig. 20).

Schliesslich nimmt die Spannung hier wieder ab; es zieht aber dann die Spannung zwischen den Kontaktpunkten, welche die erstere immer in Grösze übertrifft, da das

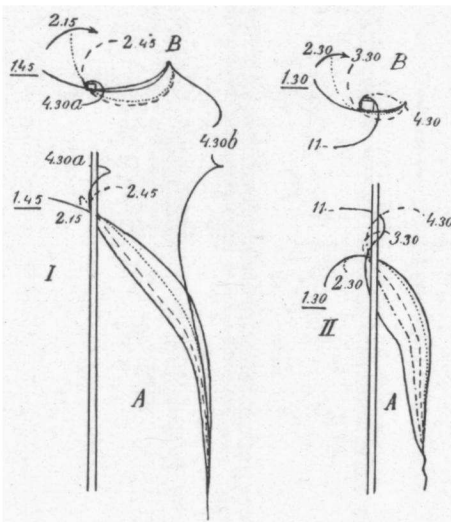


Fig. 20. I *Pharbitis hispida*. Anfang des Versuchs 1.45 p. m. 4.30 wurde die Stütze entfernt, a gibt die Stellung des Prosses bevor, b nach ihrer Entfernung wieder. II *Bowiea volubilis*. Anfang des Versuchs 1.30 p. m.

A. die horizontale, B. die vertikale Projektionen.

der Stütze zurückziehen. Dass aber dieser Punkt tatsäch-

Krümmungsbestreben in dem Gipfelteil grösser ist als basalwärts (s. § 4) den Stengel am ersten Kontaktpunkte entlang. Es sind hierzu aber nicht zwei, sondern mindestens drei Kontaktpunkte nötig, und eine grössere Spannung oberhalb des zweiten als unterhalb des ersten; denn wäre die Spannung im ersten dieser beiden Punkte stärker als im zweiten, so würde der ursprüngliche Kontaktpunkt des Stengels sich von

lich sich um die Stütze herum verschiebt, ist leicht zu beobachten, wenn wir diese Stelle an der Aussenseite des Stengels merken. An dieser Marke ist dann auch die antidrome Torsion zu beobachten, welche SCHWENDENER entdeckt hat. Diese betrug z. B. im Fall von Fig. 20 I um $4.30\ 180^\circ$, wovon sich, als der Stengel danach von der Stütze befreit wurde, 90° durch Wachstum fixiert zeigten. Es zeigte sich zugleich die ansehnliche Spannung, welche dem Stengel zu dieser Zeit noch innewohnte, indem dieser eine bedeutende Strecke zurückschnellte. Wie aber oben dargetan wurde, muss die Spannung oberhalb des zweiten Kontaktpunktes mindestens ebenso gross sein.

Dasz der Stengel einer Schlingpflanze beim Anfang des Windens an die Stütze herangezogen wird, hat schon MOHL beobachtet. Er beschreibt es in seinem Werk: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, in dem Anhang, S. 148: „Wenn..... dem Punkte des Stengels, welcher sich um seine Achse dreht, die Stelle, mit welcher eine Schlingpflanze auf einer Stütze gestossen ist, nicht ganz nahe liegt, so windet sich die Schlingpflanze nicht nur von dem Berührungspunkte aufwärts, sondern es legt sich, wenn der untere Teil des Stengels lang und sehr biegsam ist, so dass er sich leicht gegen die Stütze hinziehen lässt, auch noch eine kurze Strecke des unterhalb des Berührungspunktes liegenden Stengels, mittelst einer von oben nach unten fortschreitenden Biegung an die Stütze an.“ Die Interpretation dieser Stelle ist übrigens nicht ohne Schwierigkeiten. Sie wird aber ganz klar, wenn wir annehmen, dasz MOHL versäumt hat hinzuzufügen, dasz der Punkt, womit der Stengel anfangs die Stütze berührte, um die Stütze herum verschoben wird.

Obwohl wir somit die Greifbewegung oben in Tätigkeit sahen, können wir doch nicht sofort entscheiden, inwieweit sie tatsächlich für das Zustandekommen von Win-

dungen notwendig ist. Auch hierfür können wir aber den Beweis liefern.

Wir stellen dazu eine Pflanze von *Pharbitis hispida* mit ihrem Stengel dicht neben eine vertikale Glasplatte, jedoch so, dass die überhangende Spitze sich anfangs frei bewegen kann. Nach einiger Zeit finden wir diese dann durch ihre eigne Nutationsstätigkeit gegen die Glasplatte gepreszt.

Da das Verlängerungsbestreben in dieser Lage sich nur mit einer äusserst geringen Schnelligkeit verlegt, nimmt die Spannung in der von der Platte abgewendeten Seite stark zu. Hierdurch wird die Endknospe mit stets grösserer Kraft gegen die Glasplatte gepreszt, zugleich aber die mittlere Partie immer weiter davon abgehoben. Da aber schliesslich das Wachstum doch auf die untere Seite gelangt, gleitet die Spitze zuletzt längs der Glasplatte aus; da sie dann nicht weiter in ihren Bewegungen gehindert wird, führt die wieder einsetzende Nutation sie zunächst von der Glasplatte hinweg, dann wieder auf sie hinzu; bis schliesslich die Spitze wieder in nahezu gleicher Lage gegen sie angepreszt liegt. Bei dem Ausgleiten der Spitze fällt noch zu bemerken, dass die basale Krümmung nur zum Teil sofort ausgeglichen wird. Die Nutation hat dadurch nicht um eine genau vertikale Achse, sondern um eine geneigte statt.

Der NOLL'schen Auffassung des Windens zufolge würde die Spitze immer gegen die Glasplatte angepreszt bleiben; wie wir sehen, trifft dies nicht zu. Da der basale Teil sich stets vertikal zu stellen strebt, ist um diese Bewegung zu verhindern die grössere Spannung zwischen den höheren Kontaktpunkten tatsächlich nötig.

ZWEITER THEIL.

DIE ROTIERENDE NUTATION UND DAS WACHSTUM.

§ 1. Die Vorbereitung des Materials.

Es finden sich in der Literatur einige Angaben, aus welchen man schlieszen könnte, dasz die verschiedenen Internodien einer rotierenden Spitze jedes für sich nutieren. So sagt DARWIN, l. c. S 13. „When a revolving shoot consists of several internodes, the lower ones bend together at the same rate, but one or two of the terminal ones bend at a slower rate; hence, though at times all the internodes are in the same direction, at other times the shoot is rendered slightly serpentine.“ Letzteres trifft tatsächlich zu, aber nur bei der asymmetrischen Nutation, welche dadurch charakterisiert ist, dasz eine Verzögerung und eine Beschleunigung der Bewegung in jedem Umlauf mit einander abwechseln, nie so lange die Spitze normal nutiert. Dasz die asymmetrische Nutation aber mit solchen unregelmässigen Krümmungen gepaart gehen musz, geht zur Genüge hervor aus den Ausführungen im ersten Teil dieser Arbeit.

Auch BARANETZKY hat diese Erscheinung bemerkt, jedoch ebenso übersehen, dasz sie nur bei der asymmetrischen Nutation auftritt. Er sagt l. c. S 11: „Geht der Vorgang regelmässig vor sich, d. h. kommt das stärkste Wachsthum einer Längskante der Spitze in allen ihren Theilen immer zu gleicher Zeit zu Stande, so bleibt die ganze Krümmung fortwährend in verticaler Ebene liegen.“

Allein schon DARWIN ist aufgefallen, dass das nicht immer der Fall ist, dass vielmehr der jüngste Theil der Spitze oft anders gekrümmt ist, als der übrige Theil derselben — was DARWIN einer langsameren Nutation dieses jüngsten Theiles zuzuschreiben scheint (l. c. S. 10—11). Es ist in der That eine oft zu beobachtende Erscheinung, dass bei einer symmetrisch nutirenden Spitze das äussere Ende derselben zeitweise eine, meist enge Krümmung in horizontaler Ebene bildet, während der übrige Theil der Krümmung in verticaler Ebene liegen bleibt. Die horizontale Krümmung ist in der Regel nach vorn (d. h. in der Richtung der Nutation) geöffnet. Eine umgekehrte Richtung der hakenförmigen Krümmung ist nur ausnahmsweise zu beobachten."

BARANETZKY beschreibt somit die gleiche Erscheinung, ohne aber den Internodien dabei eine besondere Rolle zu erteilen; er unterscheidet nur die Reaktion eines Spitzentheils. Es wurde also von ihm erkannt, dass die Einteilung in Internodien für die Nutation keinen Wert hat.

Die von DARWIN und BARANETZKY beschriebene Erscheinung lässt sich vielfach beobachten, und ich werde weiterhin noch eine Methode angeben, womit man sie jederzeit experimentell hervorzurufen vermag. Sie kommt aber nur zustande, wenn die Schnelligkeit der Bewegung bedeutend herabgesetzt ist, und somit dem Geotropismus Gelegenheit geboten wird, sich zu zeigen. Da der Gipfelteil der Spitze am meisten reaktionsfähig ist, zeigt die Krümmung an jener Stelle sich am deutlichsten und am schnellsten.

Dass DARWIN und auch BARANETZKY die Abhängigkeit dieser Spitzenkrümmung von zufälligen Änderungen der Nutationsgeschwindigkeit übersehen haben, lässt sich darauf zurückführen, dass ihnen nur selten normal nutirende Pflanzen zur Verfügung standen. Dass es DARWIN an solchen wohl immer gefehlt hat, geht zur Genüge

hervor aus einer Bemerkung in seinem Werk: *The Power of Movement in Plants*. Er hatte früher in seinem Buch über die Kletterpflanzen behauptet, dass eine nutierende Spitze mehr Zeit brauchte um einen Halbkreis nach dem Fenster hinzu auszuführen als für einen Halbkreis vom Fenster hinweg. In seinem späteren Werk sagt er nun, S. 451: „Some erroneous statements are unfortunately given on this subject in the *Movement and Habits of Climbing Plants*. 1875. p.p. 28, 32, 40 and 53. Conclusions were drawn from an insufficient number of observations, for we did not then know, at how unequal a rate the stems and tendrils of climbing plants sometimes travel in different parts of the same revolution.“ Dies trifft aber nur zu für asymmetrisch nutierende Spitzen. Die normale, rotierende Nutation dagegen ist durch eine ausserordentliche Regelmässigkeit charakterisiert.

Auch aus der Arbeit BARANETZKY's würden Stellen zu zitieren sein, welche zeigen, dass es diesem Forscher ebensowenig gelungen ist, sich normal nutierende Pflanzen zu erhalten. Seite 12 lesen wir z. B. „Die zuerst und spontan entstehende Nutationskrümmung ist, wie schon bemerkt, verhältnismässig nur wenig von dem Ende der Stengelspitze entlegen. Nutirt aber eine solche Spitze längere Zeit ohne mit einer Stütze in Berührung zu kommen, so wird die in der Nutation begriffene Strecke immer länger. Das wird dadurch bestimmt, dass während die Spitze rasch in die Länge wächst, bleibt die ursprüngliche Stelle der Nutationskrümmung am Stengel beinahe unverändert... In der Regel kommt aber das Wiederaufrichten der gekrümmten Stengeltheile nur in sehr beschränktem Maasse zu Stande.... Wenn der unmittelbar gekrümmte Stengeltheil zu wachsen aufhört, so erstarrt so zu sagen seine Krümmung; — die Krümmungsebene rotirt nicht mehr und behält dauernd ihre Stellung. Die jüngere Stengelspitze

setzt aber ihre Bewegungen immer fort und zwar jetzt auf eine Weise, die wir weiter unten werden kennen lernen."

Diese Vorstellung bedarf jedoch in vielen Punkten einer Korrektur. Es trifft z. B. nicht zu, dass die nutierende Strecke immer länger wird und die ursprüngliche Stelle der Nutationskrümmung am Stengel beinahe unverändert bleibt. Im Gegenteil, die Nutationskrümmung wandert mit einer vom Wachstum bedingten Schnelligkeit am Stengel hinauf. Wahr ist es aber, dass hin und wieder geringe Krümmungen am Stengel erhalten bleiben. Und an einer dieser Stellen biegt der Stengel schliesslich durch, wenn sein Gewicht zu schwer geworden ist.

Will man somit an seinen Pflanzen dauernd die normale, rotierende Nutation beobachten können, so muss man ein Durchbiegen an diesen Stellen verhindern. Dies ist leicht zu erreichen, indem man die ausgewachsenen Teile des Stengels immer von neuem an eine Stütze aufbindet. Sodann zeigt sich auch, wie die Nutationskrümmung sich allmählig nach oben verlegt. Trifft man diese Vorkehrung nicht, dann verliert die Bewegung bald ihre Regelmässigkeit, indem die Rotationsachse in eine geneigte Stellung gerät. Die Rotation wird sodann auf der einen Stelle beschleunigt, an der anderen verzögert, und im letzteren Fall wird die Spitze sich in horizontaler Ebene zu krümmen anfangen.

Ich bereitete mein Material für alle meine Versuche immer auf dieselbe Weise vor. Die zwischen feuchtem Filtrierpapier gekeimten Samen wurden einzeln in kleine Töpfchen mit Gartenerde ausgepflanzt. Die Keimlinge, denen vielfach z. B. bei *Pharbitis* eine starke phototropische Empfindlichkeit zukommt, liess ich anfangs um Krümmungen nach der Lichtseite hin vorzubeugen, um die vertikale Achse eines Klinostaten rotieren. Um den Pfeffer'schen Klinostaten für eine grössere Anzahl Pflanzen

verwenden zu können, legte ich auf das Tischchen, welches auf den langsamst drehenden Triebzapfen aufgesteckt wurde, eine grosse und starke Glasplatte, die etwa fünfundzwanzig Töpfchen bequem einen Platz bot. Weiter liess ich das Uhrwerk des Klinostaten mittels Seiltransmission einen Tisch drehen, der im Zentrum unterseits mit einem eisernen Zapfen versehen war, welcher in einer tiefen Aushöhlung des Stativs ruhte und darin ganz leicht und regelmässig drehte. Diese Vorrichtung erlaubte mir wieder fünfundzwanzig Pflanzen rotieren zu lassen.

Die auf diese Weise erhaltenen Keimpflänzchen waren alle ganz gerade. Wurden die Pflänzchen aber grösser und fingen sie zu nutieren an, so genügte der Raum auf den beiden rotierenden Tischen nicht mehr für alle und musste ich die meisten wegnehmen. Da die älteren Pflanzen nicht merklich phototrop sind, ist auch weiterhin ein Aufenthalt auf dem Klinostaten für sie überflüssig.

Späterhin, als es sich mir zeigte, dass auch brauchbare Pflanzen zu erhalten sind, ohne dass die einseitige Lichtwirkung ausgeschlossen wird, und ich ausserdem die beiden mir zur Verfügung stehenden Klinostaten für andere Zwecke brauchte, habe ich diese Methode verlassen. Ich liess jetzt die Keimpflänzchen wachsen, wie sie wollten. Da die Pflänzchen im Gewächshaus standen, wo allseits Licht eintreten kann und für direkte Besonnung geschützt wurden, waren die phototropischen Krümmungen überhaupt nie bedeutend. Wenn dann die ersten Internodien über dem Hypocotyl, die keinen erkennbaren Phototropismus aufweisen und auch noch keine rotierende Nutation zeigen, gebildet wurden, band ich das ausgewachsene Hypocotyl auf und erreichte dadurch das gleiche wie mit der Drehung um die vertikale Achse, nämlich die Vertikalstellung der Spitze, welche nun bald mit der rotierenden Nutation anfangen wurde. Das Aufbinden setzte ich auch

weiterhin fort, jedesmal wenn wieder eine Strecke von zwei oder drei Zentimeter ausgewachsen war. Meistens nahm ich zwei Stützen, die ich gegen einander band, und wovon die eine, jedesmal wenn nötig, ein wenig gegen die andere nach oben verschoben wurde. Es war dabei nur zu beachten, dass die Stütze der Nutationsbewegung kein Hindernis im Wege stellte.

§ 2. Das erste Auftreten der rotierenden Nutation.

Ich werde mich im folgenden meist mit *Pharbitis hispida* beschäftigen, der Pflanze, welche ich am genauesten studiert habe; doch werden hin und wieder Beobachtungen an anderen Pflanzen sich einflechten lassen.

Wie das schon seit MOHL bekannt ist, zeigt auch das erste Internodium über den Kotylen keine rotierende Nutation. Zuweilen fängt diese im zweiten Internodium an, in vielen Fällen aber noch nicht. Hierüber entscheidet die Länge des Internodiums; nur wenn diese ein bestimmtes Maas überschreitet, ist dasselbe zur rotierenden Nutation befähigt. Das dritte Internodium zeigt diese Befähigung meist wohl, doch kann auch dieses unter Umständen gerade weiterwachsen.

Wie ich mich an einer grösseren Zahl Pflanzen von *Quamoclit coccinea* Mnch. überzeugen konnte, wird diese Internodienlänge und damit die Befähigung zur rotierenden Nutation stark von den äusseren Umständen beeinflusst. Ich hatte Samen gewonnen von einer etwa vier Meter hohen Pflanze dieser Art, welche in einem Gewächshaus des hiesigen Botanischen Gartens im vorigen Sommer blühte. Ich sähte diese Samen wieder im Gewächshaus aus. Die erste Probe, welche im Winter ausgesät wurde, gab mir eine Anzahl Pflanzen (30), von denen keine einzige jemals nutierte und die höchste, als sie ausgewachsen war,

kaum ein Dezimeter masz. Auszer den Kotylen trugen sie fünf bis acht Blätter und in deren Achseln vereinzelte Blüten. Hin und wieder lief auch ein Achselsprosz aus, der dasselbe Gepräge trug wie der Hauptstengel. Reife Samen dieser Pflanzen säte ich in Mai aus, zugleich mit einer weiteren Probe der Samen, welche im Winter ausgesät die Zwergpflänzchen gegeben hatten. Alle diese Samen gaben mir nun Pflanzen mit normal nutierenden Stengelspitzen und langen Internodien. Es beweist dieses Verhalten somit die leichte Beeinfluszbarekeit der inneren Struktur dieser Pflanze durch äuszere Bedingungen. Was hier aber der ausschlaggebende Faktor war, ist nicht leicht zu entscheiden. Licht und Temperatur kommen wohl in erster Linie in Betracht.

Auch DARWIN gibt verschiedene Beispiele für eine solche Beeinfluszbarekeit. So soll z. B. *Ipomoea argyraeoides* im trocknen Süd-Afrika fast immer gerade nach oben wachsen und dabei nur eine Höhe von 0,3—0,45 m. erreichen, während in der Nähe von Dublin aus Samen erhaltene Pflanzen 2,5 m. hohe Stützen bis zu ihrem Ende umschlungen.

In diesem Verbande sei noch einmal hingewiesen auf meine Klinostatenversuche mit *Pharbitis hispida*, wobei jede Nutation sich einstellte, zugleich aber auch die Wachstumsschnelligkeit abnahm. Auszerdem wurde aber auch die Länge der Wachstumszone und die Internodienlänge verkürzt. Bei einer Pflanze, die 13 Tage um die horizontale Achse gedreht wurde und die beim Anfang des Versuchs auszer dem Hypocotyl nur noch zwei Internodien von 38 und 32 mm. zeigte, fand ich die folgenden Internodienlängen in mm.:

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

Die unterste Reihe gibt die Internodienlänge einer Kontrollpflanze, welche anfangs ungefähr ebenso groß war wie die Versuchspflanze, aber während der gleichen Zeit in aufrechter Stellung weiter wachsen konnte. Die ersten vier Internodien sind bei beiden Pflanzen ausgewachsen.

Wir wenden uns jetzt wieder zu unseren jungen *Pharbitis*-pflänzchen um zunächst das erste Auftreten der Nutation aufzuspüren. Dies ist nicht leicht, und es gibt wahrscheinlich Pflanzen, welche sich hierzu besser eignen. Die erste Internodien bei *Pharbitis* bilden keine gerade Linie, sondern schliessen im Zickzack aneinander. Dann ist die Endknospe über dem letzt entfalteten Blatt hin gekrümmt. Da aber immer ein andres Blatt im Begriff steht zum letzt entfalteten zu werden, führt die Endknospe noch auf eigne Faust Bewegungen aus, welche die anfangs geringfügige Nutationsbewegungen verdecken können. Doch gelingt es schliesslich wohl, wenn wir mit unseren Projektionsverfahren jede Bewegung geduldig registrieren, einen Einblick zu erhalten. Wir können unsere mit dieser Methode erhaltenen Resultate folgenderweise zusammenfassen.

Die Krümmungen sind anfangs sehr unbedeutend und bei weitem nicht imstande die Spitze in die horizontale Lage zu bringen. Die Geschwindigkeit der Nutation ist geringer als später; doch scheinen die Differenzen nicht sehr bedeutend. Die geringste Schnelligkeit, welche ich notiert habe, ist fünf Stunden pro Umlauf. Bald wird diese Zeit jedoch auf zweiundeinhalb Stunden verkürzt, was unter den Bedingungen meiner Versuche die mittlere Schnelligkeit an erwachsenen Pflanzen ist.

Besser als *Pharbitis* ist für diese Versuche jedenfalls *Thunbergia alata* zu verwenden, deren anfangs ganz gerader Stengel das Auftreten der Nutationskrümmungen weit früher verrät. Die erhaltenen Resultate decken sich vollkommen mit den an *Pharbitis* beobachteten; doch habe

ich aus Mangel an Material nicht viele Beobachtungen an dieser Pflanze anstellen können.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denjenigen, welche wir früher erhielten, als wir den geraden Teil einer nutierenden Spitze in vertikale Lage brachten (I. § 5, Fig. 3), so ist die Übereinstimmung auffallend. Die anfänglichen Krümmungen sind dort wie hier unbedeutend und die Spitze erreicht in keinem Fall sofort die horizontale Lage. Nur die Schnelligkeit der Bewegung ist im letzteren Fall gleich vom Anfang an grösser, wenn sie auch bei der normalen etwas zurückbleibt. Auch nimmt die Grösze der Krümmung dort schneller zu. Wir haben aber zu beachten, dass die Wachstumsintensität der jungen Pflanze noch weit geringer ist als diejenige der normal nutierenden Pflanze.

§ 3. Unregelmässigkeit der Nutation.

Das Studium der Nutation bei einer älteren Pflanze ist verhältnismässig leicht. Das erste, was dabei die Aufmerksamkeit fesselt, ist die schöne Regelmässigkeit, womit die Spitze ihren Kreis beschreibt. Eine ruckweise Bewegung ist da fast nie zu beobachten. Ob man jede Viertelstunde die Lage der Spitze aufzeichnet, oder jede fünf Minuten oder jede Minute, immer findet man dieselbe Gleichmässigkeit, und ohne Zweifel würde diese bei genügend schnellen Aufnahmen sich auch noch für kleinere Zeitintervalle zeigen. Die Schnelligkeit der Bewegung ist, solange die äusseren Bedingungen sich gleich bleiben, konstant.

Als ich diese Erscheinung bemerkt hatte, habe ich die alte Frage, inwieweit das Licht die Bewegung zu beeinflussen vermag, an meinen besseren Material zu lösen versucht.

Wie aus dem im ersten Paragraphen dieses zweiten Teils gegebenen Zitat aus DARWIN's Power of Movement hervorgeht, hat dieser Forscher die Frage schliesslich wegen der Variabilität des Materials als unlöslich bei Seite gelegt.

Es liegen sodann noch einige Beobachtungen von BARANETZKY vor. Dieser sagt l. c. S 22. „Über die relative Geschwindigkeit der Nutationsbewegung zum Lichte und in umgekehrter Richtung habe ich die Beobachtungen an den symmetrisch nutirenden Stengelspitzen von *Polygonum Convolvulus*, *Pharbitis hispida* (= *Ipomoea purpurea*) und *Ipomoea sibirica* angestellt. Wie zu erwarten stand, habe ich in allen Fällen eine schnellere Nutation nach dem Lichte hin gefunden, allein der Unterschied in der Geschwindigkeit was immer nur ein geringer. Bei *Pharbitis* betrug dieser Unterschied 10 Min. (55 Min. und 45 Min.), bei *Ipomoea sibirica* 5 Min. bis 10 Min., bei *Polygonum Convolvulus* wurde er in einzelnen Nutationskreisen von 4 Min. bis 12 Min. gefunden (bei der Geschwindigkeit eines vollständigen Kreises von 1 St. 35 Min. bis 2 St. 6 Min.).“

Ich habe diese Ergebnisse nicht bestätigen können. Bei *Pharbitis* fand ich zum Licht 1 St. 7 Min., vom Licht 1 St. 12 Min., ein anderes Mal aber 1 St. 15 Min. und 1 St. 15 Min. Die Versuche wurden so vorgenommen, dasz die Pflanzen einseitig mit einer elektrischen Glühlampe belichtet wurde, einer Lichtquelle, die, wenn auch keine Bestimmung ihrer Intensität vorgenommen wurde, wahrscheinlich bei der Distanz, worauf sie benutzt wurde, wohl mit dem Tageslicht BARANETZKY's zu vergleichen war. Auch die Schnelligkeit, womit ein Umlauf im Licht und im Dunkeln ausgeführt wird, ist dieselbe. Es ist somit nicht wahrscheinlich, dasz ein Einfluss des Lichtes, wie BARANETZKY ihn will, tatsächlich vorkommt.

Auch der von BARANETZKY und anderen behauptete negative Phototropismus des Stengels ist eine recht problematische Sache. Es gibt jedenfalls eine Schlingpflanze, deren Stengel entschieden positiv phototrop ist, die von Voss studierte *Bowiea volubilis*. Auch *Loasa vulcanica* zeigte sich in meinen Versuchen positiv phototrop, wenn sie auch nicht gerade sehr empfindlich war.

Ein positiver Phototropismus wird in vielen Fällen vorgetauscht, indem die Blätter verschiedener Schlingpflanzen sich dem Lichte zuwenden, und dadurch eine einseitige Belastung hervorrufen, welche ein Durchbiegen des Stengels nach der Lichtseite ermöglichen.

Einen negativen Phototropismus konnte ich in meinen Versuchen nie feststellen. Doch bedarf diese Frage noch einer eingehenden Untersuchung.

Unregelmäßigkeiten in der Nutation werden zuweilen veranlaszt durch die Anwesenheit eines Blattes in der am stärksten gekrümmten Zone; doch sind sie meist unbedeutend. Nur an den untersten Internodien, wo die Blätter rascher ihre definitive Grösze erreichen, können sie dem Versuche wohl einmal störend entgegenreten. Die Biegungsfähigkeit zeigt sich dann an ihrer Ansatzstelle herabgesetzt.

Der Einfluss dieses Faktors ist auch deutlich zu erkennen im folgenden Fall. Eine Pflanze von *Pharbitis hispida* mit fasziiertem Stengel beschrieb mit ihrer nutierenden Spitze keinen Kreis, sondern eine Ellipse, deren lange Achse senkrecht auf die Abflachung des Stengels stand; die Spitze hob und senkte sich während eines Umlaufs zweimal. In der Richtung, wo der Stengel am leichtesten biegsam war, krümmte er sich somit am stärksten; wo die Biegung am schwierigsten, war auch die Krümmung schwächer.

Sind die Unregelmäßigkeiten in der Nutation nur unbedeutend, so wird die Form der Spitze dadurch nicht beeinflusst, und tritt die von DARWIN und BARANETZKY ange-

deutete Spitzeneinkrümmung nicht hervor. Anders jedoch wenn die Schnelligkeit der Bewegung bedeutend herabgesetzt wird.

Wir können dies experimentell erreichen, indem wir an der äussersten Spitze oder sonst irgendwo am horizontal schwebenden Teil ein kleines Gewicht anhängen. Die Spitze beugt sich dadurch sofort herab. Dann aber äussert sich sein Einfluss in der Verzögerung der Bewegung. Ein Gewicht von 50 mg. an der Endknospe einer kräftigen *Pharbitis*pflanze aufgehängt, kann die Bewegung vorübergehend zum Stehen bringen. Grössere Gewichte machen die Bewegung dauernd unmöglich. Wenn das Gewicht die oben genannte Grenze nicht überschreitet und die Spitze genügend kräftig ist, fängt die Bewegung bald von neuem an und erreicht nach kürzerer oder längerer Zeit wieder eine konstante Schnelligkeit, welche nicht oder nur wenig hinter der ursprünglichen zurückbleibt. Die Zeit, welche sie hierfür beansprucht, wird bedingt durch die Grösze des Gewichts.

Bevor die Bewegung nun wieder ihre ursprüngliche Schnelligkeit zurückerlangt hat, und namentlich anfangs, wenn die Bewegung nur unbedeutend ist, äussert sich der Einfluss der Schwerkraft in einer Transversalkrümmung der Spitze. Wenn die Nutation anfangs ganz stillsteht, ist ihr Auftreten ohne weiteres verständlich. Bleibt aber noch etwas von der ursprünglichen Bewegung erhalten, oder setzt diese von neuem ein, dann wird die Spitze wieder um ihre Achse gedreht, die Schnelligkeit genügt aber nicht um das Verlängerungsbestreben ganz zurückzudrängen. Da seine Wanderungsschnelligkeit durch die geotropische Induktion herabgesetzt wird, kann es sich in einer ziemlich bedeutenden Krümmung äussern, welche an der am meisten reaktionsfähigen Spitze den kleinsten Radius zeigt.

Dasz die unteren Regionen sich schon gerade strecken,

lange bevor die Schnelligkeit ihren ursprünglichen Wert wieder erreicht hat, ist darauf zurückzuführen, dass in ihnen das Verlängerungsbestreben bald infolge der anderen Wirkung der Schwerkraft erlischt, die Streckung geschieht sodann durch Orthonastie (Autotropismus). Schliesslich geschieht dies auch in der Spitze. Die vorhandene Transversalkrümmung wird dann, während sie allmählich flacher wird, passiv im Kreise mitgeführt, wobei sie nach einander ihre Öffnung nach unten, hinten und oben wendet.

Es macht nun auch noch einen Unterschied aus, ob das Gewicht an dem äussersten Ende oder z. B. in der Mitte des horizontal schwebenden Gipfels angehängt wird. Im ersteren Fall muss die Transversalkrümmung das Gewicht mitführen. Hierdurch kommt ein Drehungsmoment hinzu; die Krümmung zeigt sich deshalb nicht allein nach vorn sondern auch nach unten geöffnet. Im zweiten Fall ist zu beachten, dass das Gewicht an einem kürzeren Hebelarm arbeitet. Um eine gleiche Verzögerung zu erreichen, ist somit ein grösseres Gewicht nötig. Die Richtung der Transversalkrümmung wird unter diesen Umständen natürlich nicht geändert.

Ist das Gewicht so schwer, dass es die Nutation unmöglich macht, dann verwandelt sich die Transversalkrümmung schliesslich, indem das Verlängerungsbestreben sich nach und nach weiter nach der Unterseite verlegt, in eine Aufrichtung. Die Spitze fängt darauf am Ende wieder zu nutieren an. Wie weit von der Endknospe sich die Reaktion erstreckt, wird auch wieder vom Gewicht bedingt. Sein statisches Moment nimmt natürlich von der Stelle, wo es angehängt ist, nach der basalen Region hin allmählich zu. Es wird in diesen unteren Zonen somit die Reaktion weit früher verhindern als in der an sich schon besser reaktionsfähigen Spitze. Ist das Gewicht weit von der Endknospe entfernt, so tritt an der Spitze,

nachdem sie sich wieder gehoben hat, eine regelmässige Nutation hervor; anders jedoch wenn es an der Endknospe selbst oder in deren Nähe angehängt ist; dann ist nur eine asymmetrische Nutation möglich, indem das Gewicht eine Hebung immer nur kurze Zeit gewährt.

Das Gewicht kann die Spitze soweit unter dem Horizont herabziehen, dasz sie in eine Lage gerät, wo die Cyclonastie nahezu oder ganz in ihr erlischt. Sie reagiert dann auf den Schwerkraftreiz durch eine negativ geotropische Krümmung, wie das im ersten Teil § 4 nachzusehen ist. In wie weit unter dieser Reaktion auch ein Ausgleich zwischen den Spannungen in Ober- und Unterseite, als besondere Reizreaktion verborgen ist, musz späteren Untersuchungen zur Aufklärung vorbehalten bleiben. Dasz aber diesem Faktor wohl eine ziemliche Bedeutung zukommt, zeigt schon die bei der Anwendung von kleineren Gewichten auftretende Beschleunigung der Bewegung nach der anfänglichen Herabsetzung. Jedenfalls musz die Spannung, wenn schliesslich die ursprüngliche Schnelligkeit wiedererreicht ist, bedeutend zugenommen sein.

§ 4. Wachstumsmessungen.

Wir werden uns in diesem Paragraphen damit beschäftigen, wie die Längen der Nutationszone und der Wachstumszone zusammenhängen und wie die Verteilung des Wachstums durch die Nutation beeinflusst wird.

Ich beschreibe das Wachstum einer Pflanze von *Pharbitis hispida* vom Anfang an. Für die Besonderheiten, welche das Wachstum des sich streckenden Hypokotyls darbietet, musz, da sie für unsere Frage kein Interesse haben, auf die Spezialliteratur verwiesen werden.

Bei dem Anbringen der Marken habe ich mich von den Instrumenten bedient, welche VAN BURKOM dazu hat kon-

struieren lassen. Die Methode wird man in seiner Dissertation beschrieben finden.

Das Hypokotyl von *Pharbitis hispida* erreicht je nach den Umständen eine wechselnde Länge. Die Wachstumszone liegt am apikalen Ende und überschreitet kaum 4 mm.; das Maximum findet sich nahe der Spitze. In fünf Tagen betrug die Zunahme 2.1 mm.; in den folgenden fünf 1.7 mm.; dann war es ausgewachsen.

Wenn die Plumula zwischen den Kotyledonen sich wahrnehmbar zu vergrößern anfängt, ist im Hypokotyl das Wachstum nahezu erloschen. Die Pflanze tritt in ein neues Stadium.

Das erste Internodium erreicht keine bedeutende Länge. Wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, zeigt das erste Blatt ein weit schnelleres Wachstum als die später gebildeten. Eine bemerkenswerte Erscheinung ist auch die Korrelation zwischen den Kotylen und dem ersten Blatte, welche sich äusert in einer Bewegung, wodurch die anfangs einander gegenüberstehenden Kotylen seitlich ausweichen und jetzt mit dem ersten Blatte wie mit einander Winkel von ungefähr 120° einschlieszen gehen. Die gleiche Erscheinung ist übrigens an den Kiemlingen von Pflanzen mit wechselständigen Blättern vielfach zu beobachten.

Die Wachstumszone umfasst anfangs das ganze Internodium; das Maximum liegt neben der Spitze. Am ersten Tage, dasz es gemessen wurde, war es 3 mm.; ausgewachsen am zehnten Tage, masz es 19 mm..

Am dritten Tage hat das zweite Internodium eine Länge von 3.4 mm., nach neun Tagen ist es ausgewachsen und miszt dann 34.8 mm.. Das Wachstumsmaximum liegt nahe der Spitze.

Vergleichen wir die Verteilung der Wachstumsschnelligkeit am zweiten Internodium mit derjenigen am ersten,

so zeigt sich, dass in beiden die Wachstumsschnelligkeit basalwärts abnimmt, dass sie aber auch abnimmt, wenn wir vom zweiten Internodium auf das erste übergehen. Schon hier zeigt sich somit, dass bei dieser Pflanze die Abgrenzung der Internodien nicht in der Verteilung des Wachstums zur Äusserung kommt. Doch ist an den untersten Knoten selbst zuweilen eine Wachstumsstörung zu verzeichnen. Diese ganz unregelmässige Beschleunigung oder Verzögerung ist auf eine kurze Strecke beschränkt, und kann in vielen Fällen ganz fehlen.

Weder im ersten noch im zweiten Internodium war etwas von der rotierenden Nutation zu beobachten. Im dritten aber werden wir sie bald begegnen. Dasselbe ist am sechsten Tag 5 mm. lang. Bevor es ausgewachsen ist, dauert es 8 Tage und es erreicht darin eine Länge von 135 mm.. Es zeigt sich jetzt immer deutlicher, wie das Wachstum nahe der Spitze seinen höchsten Wert erreicht und basalwärts ohne Berücksichtigung der Internodiengrenzen allmählig abfällt. Dass das absolute Wachstum zunimmt, zeigt eine Vergleichung des ersten und dritten Internodiums sofort. Das erste erreicht in neun Tagen eine Länge von 19 mm., das dritte eine von 135 mm. in acht Tagen. Auch die Länge der Wachstumszone nimmt fortwährend zu. Von 3 mm. am ersten Tag wird sie zu 113 am zehnten, und wird später 150 mm. erreichen.

Am achten Tage zeigt sich zuerst die rotierende Nutation. Das Maximum der Krümmung liegt ungefähr 7 mm. von der Spitze. Eine Marke, an dieser Stelle am Stengel angebracht, zeigt, dass das Krümmungsmaximum während der drei folgenden Tage an dieser Stelle, welche sich infolge des Wachstums immer weiter von der Endknospe entfernt, erhalten bleibt. Am vierten Tag ist dasselbe dem Ende der Wachstumszone genähert. Von dem Moment an aber verschieben das Krümmungsmaximum und das

Ende der Wachstumszone sich mit der gleichen Schnelligkeit. Da die Wachstumszone ihre definitive Länge noch nicht erreicht hat, entfernt die Krümmung sich anfangs noch etwas mehr von der Endknospe. Schliesslich aber wandern alle drei mit der gleichen Schnelligkeit nach oben.

Auf diese Weise geht die Krümmung unbemerkt auf das vierte Internodium über. Dieses zeigt am zehnten Tag eine Länge von 15 mm. und wächst in acht Tagen bis 210 mm. aus.

Die gleiche Länge erreicht in derselben Zeit das fünfte Internodium, das am dreizehnten Tage 13 mm. miszt. Das sechste erreicht, ebenfalls in acht Tage, eine Länge von 220 mm..

Während dieser ganzen Zeit liegt das Wachstumsmaximum wie zuvor nahe der Spitze. In der am stärksten gekrümmten Zone zeigt sich aber noch ein zweites, wenn auch weit niedrigeres Maximum. Bevor die Nutation anfang, war von diesem zweiten Maximum nichts zu bemerken gewesen. Da es ausserdem in keinerlei Beziehung zu der Verteilung des Stengels in Internodien steht, sind wir berechtigt sein Auftreten als von der Nutation bedingt zu betrachten.

In der Tabelle I sind die Messungen verzeichnet. Es zeigt sich, dass nicht immer das zweite Maximum leicht zu erkennen ist; wenn wir aber alle Fälle zusammennehmen, so wird jeder Zweifel schwinden. In der Figur 21 sind einige grafischen Darstellungen gegeben, konstruiert nach den Ziffern der Tabelle I. Auf der Abszissenachse ist die Länge der Wachstumszone auf der halben Grösze abgetragen. Die Stellen, wo die Marken für die Messung angebracht wurden, sind nicht angegeben. Die Länge dieser Zonen ist ersichtlich aus der Tabelle I. In ihrer Mitte ist jedesmal als Ordinat die Längenzunahme in Prozenten der Anfangslänge

errichtet. Ausserdem sind die Internodiengrenzen angedeutet. Die zwei Wachstumsmaxima treten deutlich hervor,

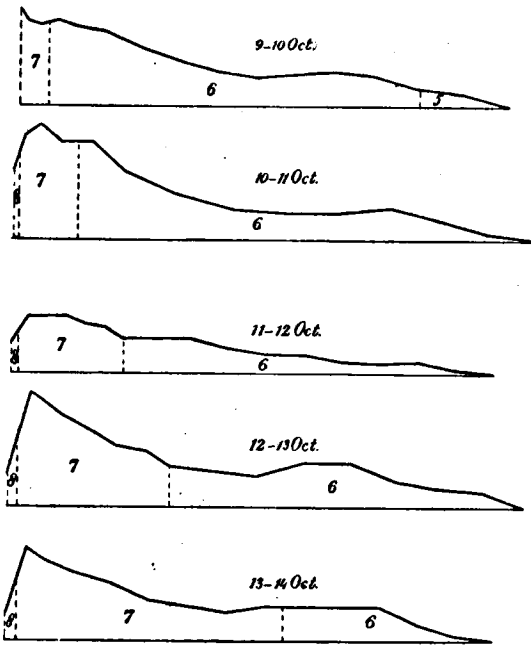


Fig. 21.

Wachstum von *Pharbitis hispida* vom 9 bis 14 October.

ebenso ihre Unabhängigkeit von der Einteilung in Internodien.

Die gleiche Erscheinung habe ich auch an einer Reihe anderen Pflanzen beobachtet, so bei *Phaseolus multiflorus*, *Mucuna urens*, *Thunbergia alata*, *Aristolochia elegans* und *gigas*, *Humulus Lupulus*. Man vergleiche die Tabellen II bis VII.

Es fragt sich, ob wir in allen diesen Fällen eine absolute Wachstumsbeschleunigung der nutierenden Zone vor uns haben oder ob vielleicht in dem Gipfelteil eine Verzögerung

rung des Wachstums stattfindet. Es wurden im ersten Teil Gründe gegeben für die zweite Alternative. Es wurde darauf aufmerksam gemacht, dass ein ausreichendes Wachstum ein Faktor der Nutation ist, dass überall eine Wachstumsverzögerung von dem Schwinden der Cyclonastie begleitet wird.

Es ist mir nicht gelungen durch das Experiment hier eine Entscheidung zu treffen. Auf welche Weise man auch die Nutation zu verhindern sucht, stets zeigt sich durch die Bedingungen des Versuchs das Wachstum so weit herabgesetzt, dass den Resultaten der Messungen keinerlei Wert zuzuerkennen ist.

Es ist dies eine eigentümliche Erscheinung, diese leichte Beeinflussbarkeit des Wachstums, welche für das Winden von groszer Bedeutung ist. Wie in den Versuchen, auf welche oben angespielt wurde, das Wachstum sich bedeutend herabgesetzt zeigte, wenn ein Gewicht von 250 mg. vertikal an der Endknospe zog, und nahezu erlosch, wenn der Stengel zur Verhinderung der Nutation in eine geräumige Glasröhre gebracht wurde, so sinkt auch in einem windenden Stengel das Wachstum in der durch die Spannung in dem oberen Teil an der Stütze herangezogenen unteren Strecke schnell auf 0 herab. Diese Erscheinung bedingt es, dass die Internodien eines windenden Stengels nie die Länge der frei nutierenden erreichen und dass sie um dicke Stützen, wo sie weit früher in ihren Bewegungen behindert werden als um dünne, darin noch bei diesen zurückbleiben. Man vergleiche hierzu KOHL, welcher die Erscheinung übrigens unrichtig gedeutet hat (Jhrb. f. wiss. Bot. Bd. XV 1884. S. 345—347).

Wenn wir die Frage, ob wir hier mit einer absoluten Wachstumsbeschleunigung zu tun haben, also nicht mit voller Bestimmtheit verneinen können, so ist für diese Antwort doch eine gewisse Berechtigung. Wir wollen sie

aber weiter bei Seitelassen, und einmal nachsehen, ob eine relative Wachstumsbeschleunigung auch in anderen Fällen, wo Bewegungen ausgeführt werden, zu verzeichnen fällt.

Dasz eine Krümmung immer von einer Vergrößerung der Wachstumsschnelligkeit begleitet wird, ist eine Auffassung, welche WIESNER niedergelegt hat in seine Abhandlung: „Die undulirende Nutation der Internodien“ (Sitzungsber. Wien. Bd. LXXVII. I Abth. 1878), und in seine gemeinschaftlich mit v. WETTSTEIN herausgegebenen: „Untersuchungen über die Wachstumsgesetze der Pflanzenorgane“ (Sitzungsber. Wien. Bd. LXXXVIII. I Abth. 1883). Die Erscheinung wird angegeben: 1. für die Krümmungen der Keimstengel bei den Dicotyledonen; 2. für die Krümmungen, welche etiolirte Stengel von *Lathyrus sativus*, *Vicia sativa*, u. s. w. an ihrer Spitze zeigen; 3. für die Krümmungen der Blütenstiele von *Anemone hepatica* und *Oxalis acetosella*. Für den Stengel der Schlingpflanzen gelang ihm der Nachweis nicht.

Eine Wachstumszunahme während der Krümmung ist auch von PFEFFER (Periodische Bewegungen der Blattoorgane, 1875) und von JOST (Jhrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI, 1898) gefunden für photo- und thermonastische Bewegungen bei den Blütenblättern von *Leontodon*, *Taraxacum*, *Crocus* und *Tulipa* und für die Blätter von *Impatiens noli tangere* und *parviflora*.

Bei den geotropischen Krümmungen ist die Erscheinung nicht immer gleich deutlich; doch ist sie in vielen Fällen einwandfrei dargetan. Man vergleiche v. LUXBURG (Jhrb. f. wiss. Bot. Bd. XL 1904).

Auch die Krümmungen, welche als Reaktion auf einen Kontaktreiz bei den Ranken auftreten, sind immer von einer Wachstumsbeschleunigung begleitet; ebenso auch die mechanische Biegung der Ranke, wie das von FITTING gezeigt wurde (Jhrb. f. wiss. Bot. Bd. XL 1904).

Die Erscheinung steht somit bei den Schlingpflanzen nicht allein; sie zeigt sich als ein Beispiel der allgemeinen Regel, dass eine Krümmung von einem beschleunigten Wachstum begleitet ist.

ZUSAMMENFASSUNG.

Es hat sich herausgestellt, dass die rotierende Nutation und die Transversalkrümmung auf die gleiche Eigenschaft zurückzuführen sind. Diese Eigenschaft wurde mit dem Namen Cyclonastie belegt.

In der gekrümmten, basalen Partie der rotierenden Spitze erlischt die Cyclonastie leicht. Wird die Spitze z. B. aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht, so lässt sich darin eine Wanderung des Verlängerungsbestrebens kaum mehr erkennen. Die basale Partie reagiert nahezu als ein negativ geotropisches Organ.¹⁾

Der apikale, gerade Teil der Spitze reagiert ganz anders. Die Wirkung der Schwerkraft zeigt sich auf zweierlei Weise. Die Komponente in der Richtung des Pflanzenteils beeinflusst die Grösze des wandernden Verlängerungsbestrebens; in der Nähe der inversen Vertikallage zeigt sich diese bis auf 0 herabgesetzt; die Cyclonastie ist dann somit erloschen. Die andere Komponente, senkrecht auf die erstere, ändert die Schnelligkeit der Wanderung. Wenn das Verlängerungsbestreben in die rechte Seite angelangt ist, zeigt sich die Schnelligkeit bedeutend verzögert, während zuvor eine Beschleunigung verzeichnet wurde. Indem das Verlängerungsbestreben längere Zeit auf der rechten Seite

1) Auch auf Stösze reagiert dieser Teil vielfach durch eine Geradestreckung, wonach die Cyclonastie ebenfalls in ihm erloschen ist, wie DARWIN und BARANETZKY das schon beobachteten.

verweilt, wird eine bedeutende Krümmung erzielt: die BARANETZKY'sche Transversalkrümmung. Diese bleibt aber nicht dauernd in der horizontalen Lage erhalten, da das Verlängerungsbestreben zwar den grössten Teil seiner Wanderungsschnelligkeit eingebüsst hat, immerhin aber nicht ganz an seiner Stelle gebunden ist. Indem es allmählig auf die Unterseite wandert wird die Endknospe gehoben.

Solange für die Cyclonastie die Bedingungen erfüllt sind, zeigt die Spitze einen besonderen Geotropismus, welchen wir als Orthogeotropismus erkannt haben. Es wurde vorgeschlagen den Namen Lateralgeotropismus für ihn beizubehalten.

Es wurde gezeigt, dass dem geraden, apikalen Teil eine Dorsiventralität innewohnt, welche erst hervortreten kann, wenn die allseitige, geotropische Reizung sistiert wird. Die ursprüngliche Oberseite ist bestrebt sich zu verlängern.

Diese Erscheinung wurde verglichen mit der Dorsiventralität der Ranken. Es stellte sich dabei heraus, dass hier infolge der Nutation jedesmal eine andere Seite die Fähigkeit nach einem Kontaktreiz sich zu krümmen erlangt. In beiden Fällen ist es immer die Oberseite, welcher das Krümmungsbestreben innewohnt.

Als Bedingung der Nutation ist eine ausreichende Länge der Wachstumszone zu verzeichnen. Sinkt diese unter ein gewisses Maas herab, so hört die Nutation auf.

Die Verteilung des Wachstums in der Spitze wird durch die Nutation beeinflusst. Es wurde gezeigt, dass in der gekrümmten Basis eine Beschleunigung des Wachstums auftritt.

Am Ende dieser Arbeit macht es mir ein Vergnügen, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went, in dessen Institut die Versuche vorgenommen

wurden, meinen tiefgefühlten Dank zu erstatten für sein immer reges Interesse, und die Gefälligkeit, womit er mir stets seine Ratschläge erteilte.

UTRECHT, August 1912.

LITERATURÜBERSICHT.

- AMBRONN, H. Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1884/85.
- BARANETZKI, J. Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mémoires de l'Acad. impér. des sciences de St. Pétersburg 1883. VII^e Série, Tome XXXI No. 8.
- CZAPEK, F. (I). Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVII, 1895.
- Ders. (II). Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXII, 1898.
- DARWIN, Ch. (I). On the movement and habits of climbing plants, 1865.
- Ders. (II). The power of movement in plants, 1880.
- DUTROCHET, M. Des mouvements révolutifs spontanés, qui s'observent chez les végétaux. Ann. des sc. nat. 2^e Série, Tome XX, 1843.
- Ders. Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux et sur la cause de ce phénomène, ibid. 3^e Série, Tome II, 1844.
- FITTING, H. Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII, 1903.
- FRIEDEL, J. Sur quelques Lathyrus volubiles à l'obscurité. Bull. de la Soc. Bot. de France. T. LVIII, 1911.
- HERING, G. Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XL, 1904.

- JOST, L. Beiträge zur Kenntniss der nyctitropischen Bewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI, 1898.
- KOHL, F. G. Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XV. 1884.
- KOLKWITZ, R. Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. d. bot. Ges. 1895.
- LUXBURG, Graf H. Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1905.
- MOHL, H. Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
- NIENBURG, W. Die Nutationsbewegungen junger Windpflanzen. Flora Bd. 102, 1911.
- NOLL, F. (I). Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Vorläufige Mitteilung. Bot. Ztg, 1885.
- Ders. (II). Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.
- Ders. (III). Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sitzungsber. der niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1901. Zweite Hälfte. A.
- PFEFFER, W. Periodische Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.
- SACHS, J. (I). Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. I, 1873.
- Ders. (II). Notiz über Schlingpflanzen. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg. Bd. II, 1882.
- SCHWENDENER, S. (I). Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1881.
- Ders. (II). Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Erwiderung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, 1882.
- Ders. (III). Zur Wortmann'schen Theorie des Windens. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1886.
- Ders. (IV). Zusatz. Gesammelte Botanische Mitteilungen I. S. 451—453. 1897.

- Voss, W. Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Bot. Ztg. 1902.
- DE VRIES, H. Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arbeit. d. bot. Instit. in Würzburg. Bd. I. 1874.
- WORTMANN, J. (I). Theorie des Windens. Bot. Ztg. 1886.
- Ders. (II). Über die rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Bot. Ztg. 1886.
- WIESNER, J. (I). Die undulirende Nutation der Internodien. Sitzungsber. Wien. Bd. LXXVII. Abth. I. 1878.
- Ders. und R. von WETTSTEIN (II). Untersuchungen über die Wachstumsgesetze der Pflanzenorgane. Sitzungsber. Wien. Bd. LXXXVIII. Abth. I. 1883.

TABELLE I.

Wachstum einer Pflanze von *Pharbitis hispida*.

Vom 30 Sept. zum 14 Oct. wurde jeden Tag einmal gemessen. Diese vierzehn aufeinander folgenden Messungen sind hier gegeben.

Die Spalte a gibt an, wie weit die Internodien sich erstrecken; b die Anfangslänge der aufeinander folgenden Zonen in mm.; b' ihre Länge nach 24 Stunden (ist nur zweimal beispielsweise gegeben); c die Zunahme in Prozenten der Anfangslänge.

30 Sept.—1 Oct.				1—2 Oct.			
a	b	b'	c	a	b	b'	c
4°	10	19.0	90	4°	10	23.0	130
	10	18.7	87		10	19.0	90
	10	17.2	72		10	17.5	75
	10	14.7	47		10	15.5	55
3°	10	13.3	33	3°	10	15.5	55
	10	12.7	27		10	13.0	30
	10	12.9	29		14	18.5	32
	10	13.6	36		13	16.9	30
	10	12.9	29		13	17.6	35
	10	12.1	21		13.3	16.5	24
	10	10.4	4		13.3	14.7	11
	20	20.0	0		48.5	48.5	0

TABELLE I.

2-3 Oct.			3-4 Oct.			4-5 Oct.		
a	b	c	a	b	c	a	b	c
5°	5	80	5°	5	110	5°	10.5	90
	5	100		5	110		10.5	81
	3	66		5	110		10.5	52
	2	100		5	90		9.5	41
	10	75		5	80		9.0	33
4°	10	60	4°	10	60	4°	16.0	28
	10	50		10	55		15.5	29
	10	40		10	45		14.5	24
	10	30		10	30		13.0	23
	10	25		10	25		12.5	20
	10	25		10	25		12.5	14
	10	25		10	25		12.5	7
	10	20		10	25		82.6	0
	10	15		10	20			
	3	33		10	14			
3°	2	40	3°	10	8	3°		
	10	12		10	6			
	121	0		25	0			

TABELLE I.

5—6 Oct.			6—7 Oct.			7—8 Oct.		
a	b	c	a	b	c	a	b	c
6°	7	114	6°	5	100	6°	5	120
	10	100		5	100		5	100
	10	75		5	100		5	100
	10	60		10	75		5	86
5°	10	45	5°	10	72	5°	5	74
	10	40		10	45		5	56
	10	34		10	45		5	54
	10	25		10	23		10	40
4°	10	20	5°	10	27	5°	10	35
	5	20		10	30		10	25
	10	28		10	30		10	25
	10	26		10	25		10	25
4°	10	24	4°	10	13	5°	10	25
	10	13		10	5		10	25
	157.5	0		10	2		10	25
				5	6		10	20
			4°	5	4		10	8
				204.5	0		10	2
							50	0

TABELLE I.

8-9 Oct.			9-10 Oct.			10-11 Oct.		
a	b	c	a	b	c	a	b	c
7° {	5	70	7° {	2	85	7° {	3.7	90
	11	145		2	75		3.5	100
	10	100		4.5	71		7.7	82
6° {	10	75	6° {	5	74	6° {	8.7	82
	9.3	51		5	70		8.5	59
	8.7	41		10	65		16.5	40
	7.8	37		10	50		15.0	27
	7.7	27		10	38		13.8	23
5° {	14	29	6° {	10	30	6° {	13.0	23
	13.5	26		10	25		12.5	28
	12.5	28		10	28		12.8	17
	12.5	16		10	30		13.0	4
	12.5	4		10	27		12.7	2
	120	0	5° {	5	20	6° {	8.5	0
				5	14			
				5	14			
				10	8			
				191	0			

TABELLE I.

11—12 Oct.			12—13 Oct.			13—14 Oct.		
a	b	c	a	b	c	a	b	c
8° {	4	25	8° {	5	30	8° {	6.5	23
	5	50		7.5	100		5	80
	5	50		7.5	80		5	70
7° {	5	50	7° {	7.5	66		5	60
	5	44		7.2	53		5	60
	5	40		7.0	49	7° {	10	50
	5	30		6.5	35		10	35
	10	30		13	31		10	30
	10	30		13	27		10	25
	10	22		12.2	38		10	30
	10	17		11.7	38		10	30
6° {	10	15	6° {	11.5	22		10	30
	10	15		11.5	17	6° {	10	15
	10	10		11	14		10	5
	10	8		101	0		162	0
	10	4						
	67	0						

TABELLE II.

Wachstum von zwei Pflanzen von *Phaseolus multiflorus*.

c = die Zunahme in Prozenten der Anfangslänge nach 6 Stunden; c' = nach 24 Stunden; c'' = in 18 Stunden.

A. 25—26 Sept.				B. 26—27 Sept.		
a	b	c	c'	a	b	c''
5 ^e {	3.5	14	71	4 ^e {	4	25
4 ^e {	2	15	100		3.5	14
	4	25	117		3.2	25
	4	37	150		10	40
3 ^e {	4	25	110	3 ^e {	10	40
	10	28	110		16	40
	10	35	120		10	45
	10	36	115		10	45
2 ^e {	10	36	90		10	50
	10	36	80		10	45
	10	32	45		10	14
	10	21	21		8.5	0
1 ^e {	10	12	12			
	10	11	11			
	7.5	4	20			
	—	—	—			

TABELLE III.

Mucuna urens.

Wachstum in 24 Stunden.

13-14 Dec.		
a	b	c
(n + 2) °	10	47
	10	63
(n + 1) °	10	45
	5	26
	5	40
	10	47
	10	40
	10	33
n °	10	36
	10	35
	10	25
	10	17
	10	2

TABELLE IV.

Thunbergia alata.

Wachstum in 24 Stunden.

2-3 April.		
a	b	c
Endkn.	4.5	44
6°	10	64
	10	60
	10	34
	10	34
	10	32
5°	10	40
	10	33
	10	17
	10	3
	—	0

TABELLE V.

Aristolochia elegans.

Wachstum in 24 Stunden.

16–17 Febr.		
a	b	c
Endkn.	10	50
(n + 2) ^e {	5	24
	5	24
	5	24
	5	26
	5	18
(n + 1) ^e {	5	18
	5	14
	5	18
	5	24
	5	12
n ^e {	10	10
	10	4
	—	—

TABELLE VI.

Aristolochia gigas.

Wachstum in 24 Stunden.

13–14 Dec.		
a	b	c
Endkn.	—	—
(n + 2) ^e {	5	50
	10	50
	10	50
	10	40
	10	40
(n + 1) ^e {	10	38
	10	31
	10	24
	10	20
	10	25
n ^e {	10	20
	10	14
	10	11
	10	17
	10	17
	10	2
	—	—

TABELLE VII.

Humulus Lupulus.

Wachstum in 24 Stunden.

22—23 April.			23—24 April.		
a	b	c	a	b	c
Endkn.	10	45	Endkn.	8	22
(n + 2) • {	12	85	(n + 3) • {	6.5	77
(n + 1) • {	10	100	(n + 2) • {	5	80
	10	91		10	80
	10	88		10	70
	10	73		10	75
n • {	10	79	(n + 1) • {	10	70
	10	80		10	68
	10	74		10	70
	10	67		10	70
	10	52		10	70
	10	30		10	52
	10	14		10	37
	10	4		10	30
	—	0		10	21
			n • {	10	7
				—	0

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite.
EINLEITUNG	281
TEIL I. DIE ROTIERENDE NUTATION UND DER GEOTROPIS-	
MUS.	
§ 1. Die Auffassungen über die rotierende Nutation	287
§ 2. Das Verhalten am Klinostaten	290
§ 3. Das geotropische Gleichgewicht	293
§ 4. Die geotropische Reaktion und die Transversal- krümmung	295
§ 5. Nutation und Geotropismus von basal eingegip- sten Spitzen	302
§ 6. Die Dorsiventralität der Spitze	321
§ 7. Cyclonastie und Geotropismus	322
§ 8. Geotropismus von basal nicht eingegipsten Spitzen	323
§ 9. Zentrifugalversuche	339
§ 10. Die Greifbewegung	343
TEIL II. DIE ROTIERENDE NUTATION UND DAS WACHSTUM.	
§ 1. Vorbereitung des Materials	347
§ 2. Das erste Auftreten der rotierenden Nutation .	352
§ 3. Unregelmässigkeit der Nutation	355
§ 4. Wachstumsmessungen	360
Zusammenfassung	367
Literaturübersicht	369
Tabellen	372