

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 43 (1934)
Heft: 2

Artikel: Beitrag zur Kenntnis unmittelbarer Torsionen bei Helianthus, Viola und Papaver
Autor: Staub, Helen
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-29104>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 28.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Beitrag zur Kenntnis unmittelbarer Torsionen bei *Helianthus*, *Viola* und *Papaver*.

Von *Helen Staub*.

(Arbeiten aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich,
II. Serie, Nr. 15.)

Eingegangen am 16. Oktober 1934.

Inhalt.

	Seite
<i>Einleitung</i>	192
<i>A. Versuche zur Wachstumsfrage</i>	194
a) an intakten Organen	194
I. <i>Helianthus annuus</i>	194
II. <i>Viola canadensis</i> und <i>V. odorata</i>	196
III. <i>Papaver glaucum</i> , <i>P. somniferum</i> , <i>P. Rhoeas</i>	199
b) an decapitierten Organen	199
I. <i>Helianthus annuus</i>	199
II. <i>Viola canadensis</i> und <i>V. odorata</i>	201
III. <i>Papaver glaucum</i> und <i>P. somniferum</i>	201
c) an Stücken	202
I. <i>Helianthus annuus</i>	202
II. <i>Viola canadensis</i>	203
III. <i>Papaver glaucum</i> , <i>P. Rhoeas</i> , <i>P. somniferum</i>	203
<i>Uebersicht</i>	204
<i>B. Rotation</i>	206
a) an Stücken	206
I. <i>Helianthus annuus</i>	206
II. <i>Viola canadensis</i>	215
III. <i>Papaver Rhoeas</i>	222
b) an decapitierten Organen	222
I. <i>Helianthus annuus</i>	222
II. <i>Viola canadensis</i> und <i>V. odorata</i>	223
III. <i>Papaver glaucum</i> und <i>P. somniferum</i>	223
c) an intakten Organen	224
I. <i>Helianthus annuus</i>	224
II. <i>Viola odorata</i> und <i>V. canadensis</i>	225
III. <i>Papaver glaucum</i> , <i>P. somniferum</i> , <i>P. Rhoeas</i>	225
<i>Erörterung</i>	225
<i>Zusammenfassung der Ergebnisse</i>	237
<i>Zitierte Literatur</i>	238

Einleitung.

Durch eine drehende Bewegung um die Längsachse, wobei seine Querschnitte eine Verschiebung gegeneinander erfahren, wird ein Körper tordiert. In der Natur weisen viele Pflanzen tordierte Organe auf. (Blatt- und Blütenstiele, Internodien, Fruchtknoten u. a. m.) Die äusserlich gleiche Erscheinung kommt auf verschiedenem Wege zustande. Bei der grossen Duktilität lebenden pflanzlichen Gewebes ist eine Drehung infolge von aussen an dem Organ angreifenden Kräften leicht möglich. Solche Torsion ist passiv entstanden. Aus dem gleichen Grunde können auch innere Spannungen in dem Organ zu einer Drehung führen. Sie entsteht durch aktive Vorgänge in der Pflanze, ist aber als Torsion mittelbar. Während in diesen Fällen das Zustandekommen der Torsion ohne weiteres verständlich ist, sind die Zusammenhänge verdeckter bei unmittelbaren Torsionen, die als direkte Reizreaktionen ausgeführt werden. Auf sie ist im folgenden einzugehen. Viel beobachtet ist das Tordieren toter Gewebe; es beruht auf Hygroskopie speziell strukturierter Zellwände.

Die oben erwähnten mittelbaren Torsionen sind Folge von Wachstumsvorgängen, die an sich zur Organkrümmung führen würden, aber, da ihnen ungleicher Widerstand der Gewebe — sei es infolge ihrer räumlichen Anordnung oder einer schon vorhandenen Krümmung — entgegenwirkt, indirekt die Drehung veranlassen. *Rawitscher* (1932) bezeichnet sie, da sie von Kräften in dem Organ selbst ausgehen, als aktive, aber mittelbare Torsionen. *Gradmann* (1927) nennt sie passiv, in deutlichem Gegensatz zu den eigentlichen, unmittelbaren Reizdrehungen.

Die unmittelbaren Torsionen gehören einem interessanten Gebiet pflanzlicher Lebensäusserung an, den Orientierungsbewegungen, die die Pflanze auf äussere, gerichtete Reize hin ausführt. Sie werden sowohl durch Licht- als durch Lagereiz veranlasst. *Frank* hat sie als erster als solche erkannt und auf eine «innere, aktive Kraft» zurückgeführt (1870, 1873). Sie setzen eine Eigenschaft voraus, die den sich nur durch Krümmungen orientierenden Organen abgeht, die physiologische Dorsiventralität. Ihr zufolge verhalten sich die Seiten des Organes ungleich. Es ist die Dorsalseite, die, aus jeder Lage, durch die einsetzende Bewegung wieder nach oben gelangt. Die Mechanik der Bewegung ist noch keineswegs klargelegt. Die heutigen Anschauungen über das Zustandekommen von Reizdrehungen gehen auf *Schwendener* und *Krabbe* (1898) zurück, die sich experimentell und theoretisch mit der Frage befassten. Sie widerlegten die Vorstellungen ihrer Zeit, nach welchen die Orientierungstorsionen auf gesteigertem Wachstum der peripheren Gewebe gegenüber dem Mark (*Sachs* 1874) oder auf einer spiralig um das Organ herum verlaufenden Wachstumszone

(A m b r o n n 1884) oder auf Kombination von Krümmungen (N o l l 1892) beruhen sollten. Die beiden Autoren führen in ihrer grundlegenden Arbeit aus, dass das Wachstum der einzelnen Zellen in schiefer Richtung verlaufen muss, damit es zu Torsionen kommen kann. Sie beziehen tortische Reizbewegungen ausschliesslich auf Wachstumsvorgänge mit dem Hinweis darauf, dass dasselbe Organ die Drehung beliebig nach beiden Seiten ausführen kann, dass also « in der Organisation der hierher gehörigen Pflanzen keinerlei Faktoren weder in Strukturverhältnissen der Zellwände, noch in irgendwelchen andern Momenten gegeben sein können, die eine Torsion bedingen. Es müssen vielmehr nicht nur die Ursachen der Torsion, sondern auch die Bedingungen, welche die Richtung bestimmen, jedesmal unter dem Einfluss äusserer Kräfte neu geschaffen werden. » (S. 258.) Diese äusseren Kräfte, Licht- und Schwerereiz, beeinflussen « durch Vermittlung des Protoplasmas das Membranwachstum der einzelnen Zellen in schiefer Richtung ». « Alles übrige ist nach der mechanischen Seite dunkel. » Da R a w i t s c h e r (1932) eine ausführliche Besprechung und Zusammenstellung der älteren und neueren Arbeiten über Reizdrehungen gibt, kann hier auf eine weitere chronologische Darstellung verzichtet werden. Die seit S c h w e n d e n e r erschienenen Mitteilungen befassen sich hauptsächlich mit der Art der Reizung, sowie dem zeitlichen und örtlichen Auftreten und dem Verlauf der Torsionen. R a w i t s c h e r weist darauf hin, dass die Beantwortung der Frage, wie eine Ablenkung des Wachstums der Elemente in eine zur Längsachse schiefe Bahn eintreten kann, noch kaum versucht wurde. Der Autor gibt selbst einen « Versuch zur Aufhellung der Mechanik tortischer Reaktionen », der auch das Wesen der Dorsiventralität einbezieht. R a w i t s c h e r nimmt Wachstum als Bewegungsfaktor an, rechnet aber mit Polarisierung, d. h. innerer Verschiedenheit im Querschnitt, und weicht darin von der zitierten Auffassung S c h w e n d e n e r s ab.

Die hier mitzuteilenden Untersuchungen gingen aus von der aus der Literatur gewonnenen Annahme, dass Torsionen Wachstumsbewegungen seien. Sie sollten die vor allem durch C h o l o d n y (1926, 1927) und W e n t (1928) bekannt gewordenen Beziehungen zwischen Wuchsstoff und Reizkrümmungen für Wuchsstoff und Reizdrehungen behandeln. Es wurde aber während des Arbeitens immer zweifelhafter, ob dem Wachstum tatsächlich eine entscheidende Rolle bei dem Zustandekommen der Torsion zukomme. Darum wurden, statt Wuchsstoff zuzuführen, sukzessiv die dem Wachstum günstigen Faktoren ausgeschaltet. Nunmehr beantwortete sich die Wachstumsfrage mit immer mehr Wahrscheinlichkeit in einem der bisherigen Auffassung entgegengesetzten Sinne. Dieser Etappe entsprechen die drei gleichsam absteigenden Stufen des ersten Teiles (A) : Beobachtungen a) am intak-

ten Organ, *b*) am decapitierten Organ, *c*) am « Stück ». Im zweiten Teil (B) werden die gleichen Stufen, aber in umgekehrter Reihenfolge, zurückgelegt. Von den vereinfachenden Versuchsbedingungen wird zu den komplexeren des natürlichen Geschehens emporgeschritten und dabei der im Experiment isoliert erkannte Mechanismus als der auch unter natürlichen Bedingungen wirksame aufgezeigt.

Wenn auch die Ergebnisse des zweiten Teiles nachträglich die Methodik des ersten überflüssig erscheinen lassen können, so mag eine gekürzte Mitteilung doch den Wert einer sorgfältigen Auseinandersetzung mit der bisher ausschliesslich üblichen Charakterisierung der Torsion als Wachstumsvorgang haben. Um verständlich zu sein, ist im ersten Teil die Bewegung noch als Torsion bezeichnet — erst im zweiten Teil wird, auf den mitgeteilten Ergebnissen fussend, die aktive Bewegung ihrer Natur gemäss Rotation genannt und von der Torsion unterschieden.

Die Untersuchungen wurden teils an Hypokotylen von *Helianthus annuus*, teils an Blattstielen von *Viola* durchgeführt. Zu Parallelversuchen dienten ausserdem Knospenstiele von *Papaver*. Die Ergebnisse zeigten eine überraschende Gemeinsamkeit im Verhalten der drei Versuchsobjekte. Darum werden die übereinstimmenden Einzelheiten erst in der Erörterung besprochen und auch ausschliesslich dort erst mit Mitteilungen aus der Literatur verglichen.

A. Versuche zur Wachstumsfrage.

a) An intakten Organen.

I. *Helianthus annuus*. Die Samen wurden auf Filtrierpapier in der Dunkelkammer angekeimt, dann in Sägmehl gepflanzt und, wo nichts anderes bemerkt ist, am Fenster gezogen. Die Versuche wurden im geheizten oder sommerlich warmen Raum, nahe dem Fenster und in der Dunkelkammer ausgeführt. Torsionen der teils phototropisch, teils nur epinastisch gekrümmten Hypokotyle wurden durch Reizung in Flankenlage mittels Horizontallegen der Töpfe erreicht. Auf den Töpfen waren vier Sektoren durch Tuschestriche abgegrenzt. Auf zweimal tägliche Drehung der Töpfe um 90° und 180° antworteten junge, freibewegliche Keimlinge während 1—3 Tagen nur mit Aufrichtung durch Krümmung; dann erst kam es zu Torsionen.

Gut zur Beobachtung war eine Anordnung, bei der das Hypokotyl in der gewünschten Lage zwischen zwei Glasplatten lag, die durch Plastilinpflockchen soweit voneinander getrennt waren, dass sie keinen Druck ausüben konnten. Die Kotyledonen standen frei vor. Die Deckplatte verhinderte die Aufrichtung.

An dem radiär-symmetrischen Hypokotyl von *Helianthus annuus* lässt sich die Torsion nur erkennen, wenn vor dem Versuch eine Seite

markiert wurde. Eine gerade Markierungslinie verläuft nach der Reaktion im Sinne der Bewegung als teilweise, ganze oder mehrfache Spirale um das zylindrische Hypokotyl, das keinerlei Unebenheiten aufweist. Markiert wurde im allgemeinen die Dorsalseite, d. h. die Konvexseite. Beim austretenden Keimling ist eine solche infolge der Spitzenkrümmung vorhanden; später kann irgendeine der Flanken durch Reizkrümmung dazu werden.

Bei Ablesung nach 5½ bis 7 Stunden hatten die reagierenden freibeweglichen Hypokotyle die Torsion von 90° bzw. 180° ausgeführt. Diese nahm an Grösse auch bei längerer Dauer — über Nacht, einige Tage — meist nicht mehr zu. Wurde die Lage weiter verändert, so traten an anderer Stelle, apikalwärts, neue Torsionen auf. Seltener setzten sie die schon vorhandene fort. Während eines Versuches wurde etwa halbstündlich protokolliert. Bei einem der Hypokotyle, das sich in Flankenlage zwischen Glasplatten befand, war der Beginn der Torsion nach 2 Stunden wahrnehmbar; nach 3 Stunden und 40 Minuten waren 90° erreicht und die Drehung damit zum Stillstand gekommen. Es scheint dies annähernd das Minimum der Reaktionszeit zu sein.

Um ein Mass für den Wachstumszustand der tordierenden Hypokotyle zu gewinnen, wurden mit Tuschepunkten Zonen markiert und diese vor und nach der Reaktion mit Millimeterpapier gemessen. Ein Beispiel veranschaulicht das Ergebnis. Die zugleich auf Wachstum und Torsion zu beobachtende Pflanze stand zwei Tage aufrecht am Fenster

Tabelle 1.

Helianthus annuus. Wachstumsmessung.

Zonen	Zonenlängen in mm				Letzter Zuwachs
	13. XII. 11 Uhr	15. XII. 16 Uhr	16. XII. 17. 30 Uhr	18. XII. 10 Uhr	
1	2	2	2,5	2,5	0
2	1,5	1,5	2	2	0
3	2	2	2	2	0
4	1,5	2	2	2	0
5	2	2,5	2,5	2,5	0
6	1,5	2	2	2	0
7	2	3	3	3	0
8	2	4	4	4,5	0,5
9	1,5	3,5	4,5	5	0,5
10	2	8	10	11	1
11	2	6,5	10	12	2
12	2	4	6,5	9	2,5
13	—	2,5	4,5	7,5	3
14	—	2,5	4,5	8,5	4
15	—	2,5	5	9	4
16	—	2,5	3	4	1

Tabelle 1 a.
Bewegung.

	Lage	Krümmungs-		Torsions-	
		Ebene	Zone	Grösse	Zone
15. XII. 16 Uhr	I	—	—	—	—
16. XII. 11.30 „	I	vertikal	8—9	0	—
17. XII. 17.30 „	II	vertikal	9—11	0	—
17. XII. 10 „	III	horizontal	9	0	—
		vertikal	10—11		
17.30 „	IV	horizontal	8	0	—
		vertikal	12—14		
18. XII. 10 „	I	horizontal	8—9	90°	10—13
		vertikal	12		
17.15 „	II	horizontal	9	90°	10—13
		vertikal	11—16		

und wurde dann am selben Ort frei in Flankenlage gebracht. Ein Spiegel hinter ihr sorgte für zweiseitige Belichtung. Die lateinischen Ziffern in der Tabelle beziehen sich auf die vier Sektoren des Topfes. Der angegebene war jeweils zuoberst. Vom 16. Dezember, 11.30 Uhr ab, wurde der Topf nach jeder Ablesung um 90° gedreht. Zone 1 zirka 1 cm über der Basis, Ventralseite markiert (Tabelle 1 und 1 a).

Die Torsion liegt noch in der Wachstumszone, unterhalb der maximalen Streckung. Dieses Ergebnis wurde immer wieder durch Torsionen in der apikalen Hälfte bestätigt. Häufig waren sie in, oder gerade unter oder über dem Krümmungsknie. Fünf Ausnahmen wurden notiert: Drehung im basalen Teil. Hypokotylllänge 5—9 cm.

Das Bild, das sich aus den Beobachtungen an intakten *Helianthus*-Keimlingen ergab, stimmt im wesentlichen mit den aus der Literatur bekannten Angaben überein: es sind die apikalen, in Längsstreckung begriffenen Zonen, welche nach der Reizung die Torsion aufweisen. Gewisse Bedenken erregten nur die fünf Ausnahmen, bei denen der basale Teil tordiert war.

II. *Viola canadensis* und *V. odorata*. Die Versuchspflanzen wurden durch Teilung grosser, alter Stöcke gewonnen. Sie wurden im Gewächshaus getrieben. Die Temperatur im Laboratorium zeigte Intervalle von 18—28° C, ohne dass Unterschiede im Verhalten wahrnehmbar wurden. Zur phototropischen Reizung befanden sich die Pflanzen in einem an drei Seiten verdunkelten Impfkasten und erhielten Licht durch die dem Fenster zugekehrte vierte Glaswand. Für genügende Luftfeuchtigkeit sorgten Wasserschalen und saugendes Filtrierpapier an den Seitenwänden. Auf den Töpfen waren wie bei *Helianthus* Sektoren unterschieden.

Durch öfteres Drehen der aufrechten Töpfe sollten an den Stielen Phototorsionen hervorgerufen werden. Sie erzielten sich auf diese

Weise ziemlich leicht. Sie lassen sich aber nicht eindeutig nur auf den Lichtfaktor zurückführen; denn die auftretenden Lichtkrümmungen waren so stark, dass sich die jüngsten Stiele über Tag in ihrer ganzen Länge fast waagrecht gegen das Fenster ausrichteten und den Rand des Blumentopfes zum Teil liegend berührten. Bei den ältern Stielen wurde die Horizontale vom apikal gelegenen Krümmungsknie an eingenommen. Nachts erfolgte Aufrichtung. Es ist also mit Kombination von Lage- und Lichtreiz zu rechnen.

Als Beispiel für ein mit den andern wesentlich übereinstimmendes Ergebnis von Zonenmessung vor und nach der Torsion diene das folgende (Zonen basal beginnend).

Tabelle 2.
Viola canadensis. Wachstumsmessung.

Zonen	4. II. 16 Uhr	5. II. 10 Uhr	6. II. 11 Uhr	9. II. 11 Uhr	27. II. 16 Uhr
1	6	6	6	6	—
2	5	5	5	5	—
3	5	5	5	5	5
4	5	5	5	5	6
5	5	6	5	6	6
6	5	6	7	7	7
7	5	6	7,5	8	8
8	5	6	7,5	9	9
9	5	6	7,5	9	10
10	5	7	7,5	10	11
11	5	6,5	8	11	12
12	5,5	7	9	12	13

Tabelle 2 a.
Bewegung.

	Krümmungs-Zone	Torsions-	
		Grösse	Zone
5. II. 10 Uhr .	zwischen 6 u. 8	110°	zwischen 2 u. 12
6. II. 11 Uhr .	" 9 " 12	" ¹	" 4 " 12
9. II. 11 Uhr .	" 8 " 12	"	" 4 " 6
27. II. 16 Uhr .	" 9 " 12	"	" 3 " 6

¹ Torsionswert unverändert.

Die Pflanze war am 4. Februar, 16 Uhr, 5. Februar, 10 Uhr, 16 Uhr, 6. Februar, 11 Uhr, 7. Februar, 11 Uhr, um je 180° gegenüber ihrer früheren Stellung zum Lichteinfall gedreht worden. Die Torsion erscheint in der Wachstumszone und ist auffallend steil. Am 9. Februar ist sie flach zusammengedrängt im basalen Teil. Auf diese « Wanderung » wird in der Erörterung einzugehen sein.

Während in vielen Fällen die Torsion im apikalen Teil erschien, zum Teil unter bedeutender Streckung desselben, häufig, wie bei *Helianthus*, innerhalb, unter- oder oberhalb des Krümmungsknies, liess sich bei einigen Zonenmessungen doch nur geringes oder kein Wachstum, sogar Verkürzung im Gebiet der Torsion finden. Hierbei blieb der Torsionswert allerdings einige Male unter 90°. Wenige Torsionen waren im basalen Teil.

Durch direkte geotropische Reizung liessen sich leicht Torsionen gewinnen. Die Töpfe wurden horizontal gelegt und jeweils um 90° gedreht. Besser gelang die Reizung, wenn die Töpfe aufrecht blieben, die Stiele aber durch Sonneriedraht seitlich niedergehalten wurden. Das eine Ende des Drahtes wurde in die Erde gestossen, das andere in lockerer Spirale ein- bis zweimal um den Stiel gelegt.

Bei jeder Versuchsanordnung traten *an den jüngsten Stielen nur Krümmungen* auf. Erst nach mehreren Tagen kam es bei ihnen zu Torsionen. Dieselben sind nicht bei einer gewissen Stiellänge zu erwarten, weil ältere Stiele nicht lang zu sein brauchen — wohl aber bei einem gewissen Alter bzw. Entwicklungszustand. Und hierfür liess sich ein zuverlässiges Merkmal finden: Torsionen werden bei Blatt- und Blütenstielen von *Viola* erst möglich, wenn sich der zentrale Leitzylinder so weit gegen die innere Rinde differenziert hat, dass er sich ganz oder in Stücken herausziehen lässt.¹

Es wurden 359 Stiele (199 tordierte, 160 untordierte) auf den Zusammenhang zwischen Ausziehbarkeit des Leitzylinders und Auftreten von Torsionen untersucht. Tab. 3 enthält das Ergebnis. Viele der Stiele waren noch zu keinem Versuch verwendet worden.

Tabelle 3.
Viola. Torsionsfähigkeit und Gewebedifferenzierung.

Grösse der Torsion	Leitzylinder ausziehbar		
	ganz	in Stücken	nicht
10° — 180°	43 %	50 %	7 %
0	16,3 %	28,1 %	55,6 %

Die Tabelle lässt eine offenbare Beziehung zwischen der Differenzierung des Leitzylinders und der Torsion erkennen: 93 % der tordierten, aber nur etwa 45 % der untordierten Stiele hatten ganz oder teilweise ausziehbare Zentralzylinder. Dieser Zustand stellt also die Vorbedingung zur Torsion, nicht deren Folge dar.

¹ Leicht ausziehbare Leitzylinder fand ich ausserdem bei *Asperula odorata*, *Plantago major*, Radieschen, *Phyteuma spec.*, *Oxalis esculenta* und *O. acetosella*, verschiedenen *Primula*-Arten. Molisch (1931, S. 4) erwähnt sie für *Plantago media* und *P. lanceolata*, *Stellaria*-Arten und *Arabis albida*, Sachs (1882, S. 153) für *Plantago major* und *Primula sinensis*.

Trotzdem auch bei *Viola* Torsionen zusammen mit starker Streckung des Stieles auftreten, hat sich der bei *Helianthus* angedeutete Eindruck verstärkt: *Torsionen gehören nicht in das Alter maximalen Wachstums — dem sind Krümmungen eigen. Es muss eine sehr wesentliche Gewebedifferenzierung vorangegangen sein, um sie möglich zu machen.*

III. *Papaver glaucum*, *P. somniferum*, *P. Rhoeas*. Die Pflanzen waren eingetopft und im Freiland eingegraben. Die Reizung des Knospensstieles liess sich erreichen, indem derselbe in Flankenlage oder mit der Konvexseite nach unten an in die Erde gestossenen Stäben angebunden oder aber durch Fadenschlingen in Reizlage frei fixiert wurde. Die Knospensstiele wurden erst von etwa 45 mm Länge an zum Versuch verwendet. Die Torsion von 90° resp. 180° war bei Ablesung nach ungefähr sieben Stunden fast immer vorhanden. Die Konvexseite wurde mit einem Tuschestrich markiert. Nachdem die ursprüngliche Konvexseite nach oben gelangt war, nahm die Drehung an Wert nicht mehr zu. Es gelang den Stielen nach einigen Tagen, sich aufzurichten. Längen- und Zonenmessungen mit Millimeterpapier zeigten, dass der Stiel während der Reaktion beträchtlich wuchs. Als Beispiel sei angeführt:

Tabelle 4.
Papaver glaucum. Torsionsgrösse aus verschiedener Reizlage.

3. VI. 8.45 Uhr		3. VI. 17.30 Uhr			4. VI. 9 Uhr
Länge	Lage	Länge	Torsion	Ort der Torsion	Länge
91	d	97	180°	70 m unter der Knospe	105
95	Fl	105	80°	85 m " " "	105

d = Dorsalseite unten, Fl = Flanke unten.

Die Torsionen sind hier im basalen Teil des Stieles, für welchen, nach andern Protokollen, kein Wachstum mehr anzunehmen ist. Weitere Versuche ergaben aber, dass auch Torsionszonen bedeutend verlängert wurden.

Im zeitlichen und örtlichen Verlauf bietet sich bei *Papaver* dasselbe Bild, wie es für die intakten Organe von *Helianthus* und *Viola* beschrieben wurde. Die Drehung geschieht am lebhaft wachsenden Stiel.

b) An decapitierten Organen.

I. *Helianthus annuus*. Decapitiert wurde durch Entfernung der Keimlingsspitze und der Kotyledonen, samt 3—5 mm des Hypokotyles. Das Skalpell wurde in Paraffinöl getaucht, um die Schnittfläche gut abzuschliessen und diese ausserdem durch eine Kappe aus Stanniol vor Eintrocknen geschützt. Der Topf kam in Horizontallage, das Hypokotyl zwischen Glasplatten, wie dies für die intakten Pflanzen auf Seite 194 angegeben ist. Das Material entsprach dem dort beschriebenen. Bei Ablesung nach 4½ Stunden waren Torsionen von 180° ausgeführt.

Als Beispiel sei ein Versuch erwähnt, bei welchem zweimal decapitiert wurde, um Wuchsstoffwirkung auszuschliessen. Alle Töpfe waren nach dem ersten Decapitieren in Horizontallage gebracht worden, und zwar so, dass die Keimlinge eine geotropische Aufkrümmung, die auf Grund von noch im Gewebe befindlichem Wuchsstoff möglich war, im Sinne der schon vorhandenen phototropischen Krümmung ausführen würden. Nach dem zweiten Decapitieren wurden bei Nr. 4, 5 und 6 apikal, in sich im Abstand von etwa 3 mm überschneidende Querschnitte Glimmerplättchen eingefügt, um weiterhin Zufuhr von Wuchsstoff aus einer allfällig neugebildeten physiologischen Spitze auszuschalten. Nrn. 2, 3, 5 und 6 kamen in Flankenlage zwischen Glasplatten. Nr. 1 (ohne Glimmer) und Nr. 4 (mit Glimmer) dienten als Kontrollen, indem sie um 180° gedreht wurden, nun also abwärts zeigten. Bei Beendigung des Versuches zeigte 1 eine minime, 4 keinerlei Aufrichtung. Die folgende Tabelle enthält das weitere Versuchsergebnis.

Tabelle 5.
Helianthus annuus. Bewegung.

28. IV. 15 Uhr			30. IV. 10 Uhr	
Nr.	Lage	Glimmer	Torsions-	
			Grösse	Zone
2	l. Fl.	ohne	90°	1
3	l. Fl.	ohne	0	—
5	l. Fl.	mit	90°	4
6	r. Fl.	mit	90°	3

1 (r) Fl. = linke (rechte) Flanke unten.
1. Decap. 28. IV. 11 Uhr. 2. Decap. 28. IV. 15 Uhr.

Die Zonenmessung an Nr. 6 ergab folgende, mit den andern übereinstimmende Werte in mm :

Tabelle 5a.
Wachstumsmessung.

Zonen v. unten	28. IV. 11 Uhr	28. IV. 15 Uhr		30. IV. 10 Uhr	
	Zonenlänge	Zonenlänge	Zuwachs	Zonenlänge	Zuwachs
1	5	5	0	5	0
2	5	5	0	5,1?	0,1?
3	4,5	4,5	0	4,5	0
4	4,5	4,5	0	4,5	0
5	5	5,5	0,5	5,2	—0,3
6	5	5,5	0,5	5,5	0
7	5	5,5	0,5	5,5	0
8	4,5	4,5	0	4,5	0
9	4,5	4,5	0	decap.	—

28. IV. 15 Uhr: Krümmungsknie Zone 4—6.

Aus den Beobachtungen an decapitierten Hypokotylen von *Helianthus* geht zum mindesten hervor, dass Torsionen von gleichem Werte und in gleicher Zeit wie an stark wachsenden Organen auch an solchen ausgeführt werden, bei denen Wuchsstoffzufuhr verhindert und durch Millimeterpapier eine Streckung nicht messbar ist.

II. *Viola canadensis* und *V. odorata*. Versuchsanordnung wie die auf Seite 196 beschriebene. Decapitiert wurde durch Entfernen der Blattspreite, sowie einiger mm des Stieles. Die Schnittfläche wurde mit Vaseline verstrichen. Zonen- und Längenmessungen während mehrerer Tage ergaben entweder keine Verlängerung (21 Exemplare) oder geringe Verlängerung von 0,5 bis maximal 3 mm (25 Exemplare) und auch Verkürzungen. Bei allen drei Erscheinungen traten Torsionen auf, die denen an Stielen mit Spreite nicht nachstanden.

Decapitieren der *Viola*-Blattstiele hemmt also gleich wie bei *Helianthus*-Hypokotylen das Wachstum, ohne dass dadurch, hier wie dort, die Torsionsmöglichkeit beeinträchtigt würde.

III. *Papaver glaucum* und *P. somniferum*. Versuchsanordnung wie die auf S. 199 für die intakten Pflanzen beschriebene. Die Schnittfläche wurde mit Vaseline verstrichen. Die Torsion trat durchwegs ein. Über Zonenmessung und Ort der Torsion gebe folgende Tabelle Aufschluss.

Tabelle 6.
Papaver glaucum. Wachstumsmessung.

Zonen	6. VII. 15. 45 Uhr	8. VII. 14. 30 Uhr	Zuwachs in 2 Tagen
oben 1	4	5	1
2	5	5	0
3	5	5	0
4	5	5	0
5	5,5	6 ¹	0,5
6	5	5 ²	0
7	4	4	0
8	5	5,5	0,5
9—14	5	5	0
15	5,5	5,5	0
16	5	5,5	0,5

¹ Krümmungsknie.
² Torsion 90°.

Die Ergebnisse mit decapitierten *Papaverschäften* stehen durchaus im Einklang mit den an den andern beiden Versuchsobjekten erzielten. Trotz keiner oder geringer Verlängerung oder Verkürzung wird die Torsion gleich wie an unversehrten, namhaftes Streckungswachstum aufweisenden, ausgeführt.

Die in Teil b) dargelegten empirischen Feststellungen über das Verhalten der decapitierten Organe ergaben gehemmtes Wachstum, aber intaktes Torsionsvermögen und erweckten dadurch Zweifel an

der Annahme, dass Torsionen Wachstumsbewegungen seien. Allerdings ist Messung mit Millimeterpapier eine viel zu grobe Methode, um entscheidend sein zu dürfen. Doch haben schon verschiedene neuere Arbeiten gezeigt, dass bei Dikotylen Entfernung der Endknospe das Wachstum der Längsachse bedeutend oder völlig hemmt. (Beyer 1925, Heyn 1931, Söding 1926, 1931, Kisser 1931.) Um mehr Gewissheit in dem zur Frage stehenden Problem zu gewinnen, wurde versucht, ob auch bei weiterer Ausschaltung von Wachstumsbedingungen die Torsion ausgeführt werde. Hierzu wurde die Methode an « Stücken » gewählt, die im folgenden Abschnitt beschrieben wird.

c) An Stücken.

Die Bezeichnung « Stücke » bezieht sich im folgenden auf decapitierte und von der Pflanze getrennte, gekrümmte Hypokotyle von *Helianthus*, Blattstiele von *Viola*, Knospenstiele von *Papaver*. Die Versuchsanordnung liess keine Wasseraufnahme zu, um die Stücke am Wachstum zu verhindern. Sie wurden ohne Fixierung in Flankenlage zwischen zwei durch Plastilinpflockchen voneinander getrennte Glasplatten gelegt (45×80 mm) und diese auf die Etagen kleiner Drahtgestelle, unter teilweise mit Filtrierpapier ausgekleidete Glasglocken gestellt (« trockene Anordnung »).

Die obere Glasplatte übte keinen Druck aus. Sie diente zur Aufzeichnung der Lage des Stückes vor und nach dem Versuch. Diese Anordnung war optimal zum Gelingen und zur Beobachtung von Torsionen. Sie wurde, soweit nichts anderes bemerkt ist, in den weiter mitzuteilenden Versuchen angewendet. Alle Schnitte wurden mit in Paraffinöl genetzten Skalpelln geführt; dadurch gelingt ein sofortiger Abschluss der Schnittfläche. Auch bei hohen Temperaturen blieben die Stücke turgeszent. Die Reaktion verlief ebensogut bei Tageslicht wie im Dunkeln.

I. *Helianthus annuus*. Die Versuchsanordnung war ausschliesslich die zwischen Glasplatten, bei welcher die Stücke völlig unfixiert lagen. Die protokollierte Länge der Stücke, welche die Drehung ausführten, betrug zwischen 35 und 120 Millimetern, ungerechnet die im Sägemehl zurückbleibende Basis des Hypokotyles. Die Temperatur des Raumes lag zwischen 18° — 28° C. Die Bewegung wurde bei einem Versuch bei 5° — 7° C ebenfalls in weniger als 7 Stunden ausgeführt. Temperaturunterschiede beeinflussen sie also nicht entscheidend.

Der erste Versuch brachte eine Ueberraschung. Die Stücke hatten die Drehung ausgeführt, doch war keine Torsionslinie zu sehen: die Tuschelinie verlief vollkommen gerade auf der nunmehrigen Oberseite des Hypokotyles. Es musste also jeder Querschnitt der Längsachse um den genau gleichen Betrag gedreht worden sein. Dieses Verhalten blieb sich gleich bei allen noch während Monaten fortgesetzten Versuchen.

Zur Kontrolle der Versuchsanordnung in bezug auf Wachstum trotz der Verhinderung von Wasserzufuhr, wurde das Augenmerk auf geotropische Krümmungen gerichtet. Die Deckplatten wurden fortgelassen. Die Reaktion verlief wie gewohnt. Die Zonen zeigten vor und nach dem Versuch gleiche Werte. Minimale, in der Ausgangslage aufwärts gerichtete Krümmungen blieben erhalten, oder flachten ab. Neue geotropische Krümmungen zeigten sich nicht. Dieses Verhalten stimmt durchaus mit der Mehrzahl vieler ohne Längenvergleiche vorgenommenen Versuche überein.

II. *Viola canadensis*. Bei der Anordnung zwischen Glasplatten verhielten sich Stücke von *Viola*-Blattstielen in genau gleicher Weise wie *Helianthus*-Stücke. Sie rotierten um 90° in der ganzen Länge. Die Reaktion wurde nach 6 Stunden abgelesen. Sie schritt in den folgenden 17 Stunden nicht fort. Die äussersten apikalen Enden waren nach der Drehung nach unten gekehrt. Es bietet sich also kein Anhaltspunkt für geotropische Aufkrümmung. Die Abwärtskrümmung trat im Licht wie im Dunkeln ein.

III. *Papaver glaucum*, *P. Rhoeas*, *P. somniferum*. Die erste Versuchsanordnung mit Stücken von *Papaver*-Knospenstielen gestattete diesen Wasseraufnahme. Sie wurden auf dem Rand eines wassergefüllten Suppentellers durch eine Plastilinspange so befestigt, dass das basale Ende ins Wasser ragte, das apikale Knie über den Rand vorstand, wobei sie durch eine Fadenschlinge mit Hilfe eines Reissnagels niedergehalten wurden. Die apikale Schnittfläche wurde vor Verdunsten geschützt. In etwa 5 Stunden kam es auf diese Art zu guten Torsionen. Die Torsionslinie verlief häufig im Knie. Die Reaktion blieb sich gleich, wenn die Knospe nicht abgeschnitten wurde.

Messungen der ganzen Länge mittels Millimeterpapier ergaben an Stielen, die tordiert hatten, 21mal keine Veränderung, 5mal Verlängerung von 1—2 Millimetern und 4mal Verkürzung um einen Millimeter. Die zweite Messung wurde erst nach 1—2 Tage dauernder Versuchsanordnung vorgenommen, während welcher die Stücke noch beobachtet wurden. Die Torsion veränderte ihren Wert dabei nicht mehr über den ihrer Lage entsprechenden hinaus. Dagegen kam es vielfach zur Geradestreckung des Knies und gelegentlich zur Aufrichtung.

An einigen Stücken wurde die «trockene» Anordnung angewendet. Bei Befestigung direkt an den Stäben der Drahtgestelle ergab Zonenmessung der zum Teil zweimal decapitierten Stücke keine oder sehr geringe plus- und minus-Differenzen. Die Torsion war bei Ablesung nach 7 Stunden vorhanden. Die Anordnung mit freier Lage zwischen Glasplatten zeitigte Rotationen der Stücke wie bei *Helianthus* und *Viola*. Die Bewegung wurde auch von 150 mm langen Stielen durchaus parallel ausgeführt.

Ueberblick.

Die in Teil A mitgeteilten Beobachtungen betreffen den Wachstumszustand der tordierenden Organe. Uebereinstimmend ergibt sich für alle drei Versuchsobjekte :

1. dass jüngste Organe (die schon lebhaft Reizkrümmungen ausführen) zu Torsionen noch nicht befähigt sind. An *Viola* zeigte sich am deutlichsten, dass Torsionen erst nach beträchtlicher Differenzierung der Gewebe auftreten;
2. dass es an decapitierten Organen, bei welchen durch makroskopische Messung Wachstum nicht nachzuweisen ist, an der Pflanze und isoliert (Stücke) in gleicher Zeit zu Torsionen in gleichem Betrage kommt wie an stark wachsenden Organen.

Die Angaben von 2 zeigen eine bemerkenswerte Unabhängigkeit der Reaktion vom Wachstumszustand. Es wurde daher durch Messungen und entsprechende Gestaltung der Versuchsbedingungen der Entscheid zu erbringen versucht, ob bei den Reizdrehungen der Versuchsobjekte Wachstum der Bewegungsfaktor sei — oder nicht.

Die Messungen sollten hauptsächlich über den Wachstumszustand der Organe Auskunft geben; denn es war nicht anzunehmen, dass Messungen in der Längsrichtung das Problem des Torsionsmechanismus direkt erreichen würden. Die Bewegung tritt ja tangential zur Längsachse in Erscheinung. Sie wurden zuerst mittels Millimeterpapier an markierten Zonen von 2 und 5 Millimetern vorgenommen. An decapitierten Organen zeigte sich geringer oder kein Zuwachs. Dies Ergebnis stimmt mit Angaben von Wiesner (1881, S. 64) überein, der an (etiolierten) *Helianthus*keimlingen 48 Stunden nach dem Decapitieren Nullzuwachs und nur minimale Krümmungsfähigkeit fand. Ebenso betont Beyer (1925) für *Helianthus* als Folge des Decapitierens Hemmung, dann völliges Erlöschen des Wachstums. — An Stücken, die an Wasseraufnahme verhindert waren, die Drehung aber unvermindert gut ausführten, liess sich keinerlei Verlängerung feststellen. Wegen der zu geringen Feinheit der Methode kann jedoch nicht einwandfrei verneint werden, dass Wachstum stattfand. Es wurden daher viele Kontrollen am Horizontalmikroskop vorgenommen, doch scheiterten alle Versuche, Längs- und Querunterschiede vor und nach der Reaktion festzustellen. Dies wird erklärlich durch Untersuchungen von M. Fliry (1932), die erst nach Abschluss der hier beschriebenen Experimente veröffentlicht wurden: Messungen mit dem Horizontalmikroskop an Hypokotylen von *Helianthus annuus* ergaben, dass die Entfernung der Keimlingsspitze « eine sehr grosse, bleibende Wachstumshemmung » zur Folge hat, dass also keine physiologische Spitze regeneriert wird.

Zur Entscheidung der Wachstumsfrage gab die « trockene Methode an Stücken », die keine Wasseraufnahme zuließ, die besten Resultate.

Die Stücke konnten nach vollzogener Reaktion um 180° umgelegt werden und führten dann vielfach am zweiten und dritten Tage die Drehung nochmals aus. Es lässt sich einwenden (S a c h s 1893, S. 969), dass auch wo Wasserzufuhr von aussen unterbleibt, turgeszente Organe infolge Wasserverschiebung innerhalb der Gewebe wachsen können. Turgeszenz ist jedoch eine *conditio sine qua non* zur Ausführung der aktiven Drehung; in diesem Punkte liess sich das Experiment nicht weiter modifizieren. Es ist aber auf alle Fälle nach der heutigen Auffassung nur berechtigt von Wachstum zu reden, wenn auch Baustoffe in die Membran gelangen. Bei den verwendeten Altersstadien von *Helianthus* wurden darum Jod- und Orzinfärbungen zur Prüfung auf vorhandene Reservestoffe vorgenommen: Stärke zeigte sich nur in den Stärkescheiden und Stomata, Inulin gar nicht.

Gegen Wachstum bei der gegebenen Anordnung spricht auch, dass sich bei den ganz freiliegenden Stücken im allgemeinen keine geotropische Aufkrümmung der Enden zeigte. Ausser auf die erwähnte, durch Fliry mikroskopisch untersuchte Hemmung durch Decapitieren ist noch auf die Ergebnisse von N e m e c e k (1922) hinzuweisen, wonach die in den Versuchen gegebene Horizontallage an sich eine beträchtliche Wachstumshemmung zur Folge hat. R a w i t s c h e r (1932, S. 75) erwähnt dieselbe nach N e m e c e k für *Helianthus annuus* mit 21,4 %. Dagegen fand Ch o l o d n y (1927, S. 616) für *Helianthus* keinerlei Beeinflussung des Wachstums durch die Horizontallage.

Immer wieder vorgenommene Plasmolyse-Versuche an Organen, die die Drehung intakt, decapitiert oder als Stücke ausgeführt hatten, gaben kein einheitliches Ergebnis. Meist blieb, auch wenn dieselben sofort nach Beendigung der während ihres Verlaufes beobachteten Drehung vorgenommen wurden, die Torsion ganz erhalten. Verwendet wurden verschiedene Konzentrationen von Rohrzucker, NaCl, KCl, KNO_3 . Dieses Verhalten stimmt ebenfalls nicht mit dem von Wachstumskrümmungen, die in der ersten Phase in gewissem Betrage rückgängig zu machen sind, überein. Es wird erst einer Erklärung zugänglich durch die im weitem mitzuteilenden Ergebnisse.

Es ergibt sich aus dem Gesagten, dass bei entsprechender Versuchsanordnung reagierende Stücke äusserlich keine Anzeichen für Wachstum aufweisen, und dass dem Wachstum entgegenwirkende Faktoren die Reaktion nicht hemmen: Das macht wahrscheinlich, dass die *Bewegung nicht durch Wachstumsvorgänge bewirkt wird*. Um die Frage weiter abzuklären, mussten andersgeartete Versuche unternommen werden, über welche in Teil B berichtet wird.

B. Rotation.

Die im Teil B beschriebenen Versuche beziehen sich zuerst auf genaue Beobachtung der Versuchsobjekte während der Drehung; dann auf Eingriffe, die die Bedeutung der Rindenschicht darlegen, schliesslich auf Funktion und Eigenschaft der zentralen Gewebe. An decapitierten und intakten Organen wird geprüft, ob die im Experiment mit Stücken gewonnenen Vorstellungen auch beim normalen Geschehen an der Pflanze gelten.

a) An Stücken.

I. *Helianthus annuus*. Zu den verschiedenen Versuchen zwischen Glasplatten ohne Wasseraufnahme wurden insgesamt etwa 900 Stücke verwendet. Versuchsanordnung und Material entsprechen den früher beschriebenen (S. 202).

Krümmungen und Verlagerungen während der Drehung. Unter Krümmungen sind hier durchwegs ausschliesslich in der Horizontale verlaufende Bewegungen verstanden. Aufwärts gerichtete Krümmungen traten nur als Ausnahme auf und werden speziell erwähnt. — Die Stücke lagen frei zwischen den Glasplatten und ohne dass die obere irgendwelche Hemmung ausübte. Sie diente lediglich zur Aufzeichnung der Lage mittels Tusche, vor und nach der Reaktion. Die beiden Tuschebilder zeigten folgende Unterschiede :

- a) Nach der Reaktion ist die apikale Krümmung stärker als zu Beginn des Versuches. Sie verläuft in der Horizontalen. Öfters, doch nicht so regelmässig wie die apikale, ist in der gleichen Ebene eine basale Krümmung zu verzeichnen. In einigen Fällen ist die anfängliche Krümmung vermindert.
- b) Oft ist das ganze Stück seitlich verlagert; gelegentlich auch um einige mm aufwärts.
- c) Liegt das Stück zu Beginn auf der linken Flanke (d. h. links von der Konvexseite aus betrachtet), so erfolgt die Krümmung und Verlagerung nach rechts; also im Sinne der Drehung, die die Dorsalseite auf dem kürzesten Wege nach oben geführt hat. Umgekehrt wird von der rechten Flanke aus nach links verlagert. Von der Dorsalseite aus ist die Drehung um 180° sowohl nach rechts wie nach links gerichtet.

Verlagerungen wurden 61mal protokolliert. Erschütterungen, die Lagenänderungen hätten zur Folge haben können, wurden natürlich peinlich vermieden. Dass es Eigenbewegungen sind, geht ausserdem aus dem über die Richtung Gesagten hervor. Von der Deckplatte wurden eine Anzahl der Tuschebilder durchgepaust. 127 Pausen von *Helianthus annuus* dokumentieren die Regelmässigkeit der eben beschriebenen Erscheinungen. Es muss bei ihrer Betrachtung beachtet werden, dass die Krümmung, die nach der Reaktion scheinbar in der gleichen Rich-

tung wie die der Ausgangslage verläuft — parallel zu den Glasplatten — nicht, wie die Zeichnung vortäuscht, einfach eine Verstärkung der ursprünglichen ist; denn während der Drehung ist die Flanke, auf welcher das Stück lag, zur Konvexseite geworden, die Dorsalseite nach oben gelangt. Sobald diese Lage erreicht war, blieb die Bewegung, von Ausnahmen abgesehen, stehen. Wie auf S. 202 bereits geschildert wurde, zeigten die freibeweglichen Stücke keine Torsionslinie; die auf der Konvexseite vor dem Versuche angebrachte Tuschelinie verlief nachher schnurgerade in der Mitte der Oberseite. Nur selten wird die Drehung ausgeführt, ohne dass sich auch eine Veränderung in der Lage des Stückes ergibt. Hierauf, wie auf einige Ausnahmen des geschilderten Verlaufes, wird später eingegangen.

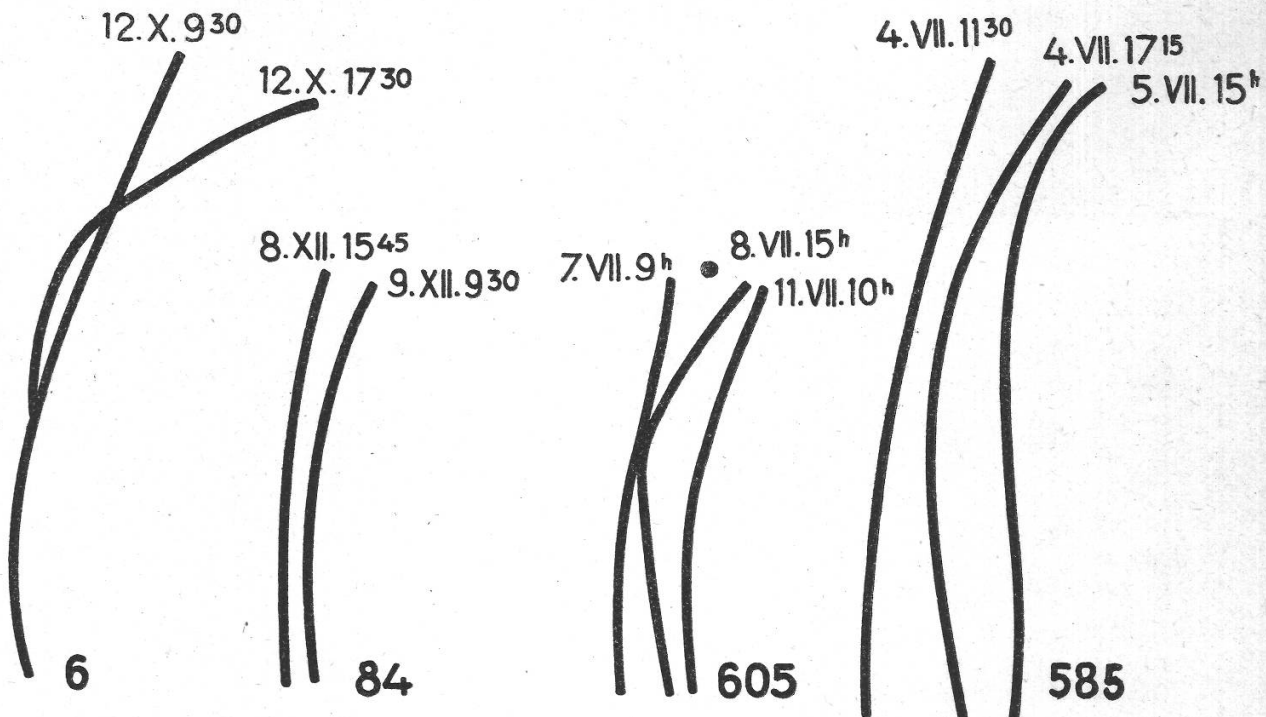


Abb. 1.

Helianthus annuus. Hypokotylstücke. Krümmung und Verlagerung während der Drehung. Natürliche Grösse.

Nr. 6 und Nr. 84 sind Beispiele des normalen Verlaufes, wie er in über 90 % der positiven Reaktionen eintritt: die Drehung stoppt, sobald die Dorsalseite nach oben gelangt ist. Die Bilder zeigen die am häufigsten auftretenden, seitlichen, die Rotation begleitenden Bewegungen:

Nr. 6: nur apikale Krümmung. Die Drehung betrug auf der ganzen Länge 90°.

Nr. 84: apikal schwache Krümmung; Verlagerung um etwas weniger als die Breite des Stückes.

Nr. 605 und Nr. 585 geben Ausnahmefälle wieder, in denen die Drehung über den zu erwartenden Stand hinausging. Dabei ist die Verlagerung eine beträchtliche.

Nr. 605: am 8. Juli apikale und basale Krümmung. Noch keine Verlagerung: Drehung etwas über 90°. Am 11. Juli betrug die Drehung 270°. Die Verlagerung ist im Vergleich zu Nr. 84 etwa proportional dem Drehungswerte.

Nr. 585: 4. Juli, 17 Uhr 15: Drehung 180°. 5. Juli: Drehung 360°. Dabei zeigt sich ebenfalls zugleich mit der Drehung eine eigentliche Lokomotion, so dass das ganze Stück um etwa 10 mm nach rechts verlagert ist.

Immer also wird die Drehung gleichmässig auf der ganzen Länge ausgeführt, nichts erinnert an eine Torsion, es ist reine Rotation, wobei das Stück sich oft nicht nur auf der selben Stelle dreht, sondern zugleich über die Unterlage hinbewegt.

Apikale seitliche Krümmungen und in etwas geringerem Masse Verlagerungen, schienen charakteristisch für positive Reaktionen. In welchem zeitlichen und inneren Zusammenhang stehen sie mit der Drehung? Darüber konnte nur Beobachtung und Registrierung während dem ganzen Verlauf der Reaktion Einblick verschaffen. — Im folgenden sei das Protokoll von fünf Stücken wiedergegeben (vgl. dazu Abb. 2).

Tabelle 7.

Helianthus annuus. Bewegung.

Versuchsbeginn 10.10 Uhr, 29. II. Pr. Nr. 395 a.

Nr. 236, Länge 51 mm				Nr. 237, Länge 58 mm			Nr. 238, Länge 48 mm		
Zeit	R	K ¹	V	R	K ¹	V	R	K ¹	V
10.40 Uhr	0	0	0	0	0	0	△?	0	0
11.30 "	0	a u. b	0	0	0	0	70°	a △	0
12.00 "	△?	id.	0	0	a	0	id.	id.	0
12.30 "	id.	"	0	0	id.	0	90°	"	0
13.00 "	"	"	0	0	"	0	id.	"	0
13.30 "	60°	"	0	0	"	0	"	"	0
14.00 "	id.	"	0	0	"	0	"	"	0
14.50 "	"	"	0	0	"	0	"	"	0
15.25 "	"	"	0	0	"	0	"	"	0
16.10 "	"	"	0	0	"	0	"	"	0
16.40 "	90° — △	"	0	0	"	0	"	"	0
17.20 "	id.	"	0	0	"	0	"	"	0

Lage: linke Flanke. R = Rotation. K = Krümmung. V = Verlagerung. a = apikal. a—m = apikal bis Mitte. b = basal. id. = unverändert. △ = geringe Veränderung. → = Verlagerung nach rechts. ← = Verlagerung nach links. l. (r.) Fl = auf linker (rechter) Flanke liegend. ¹ = Es ist nur die sichtbare Zu- oder Abnahme der Krümmung angegeben. Wenn das Stück nach der jeweiligen Drehung gleich gekrümmt war wie vorher, ist dies, trotzdem eine andere Seite konvex wurde, mit id. resp. mit 0 eingetragen.

Bei Versuch 395 a war die Glasglocke verdunkelt, bei Versuch 522 nicht.

236 zeigt den häufigsten Fall: die Krümmung ist vor der Rotation wahrnehmbar. Bei **237** kommt es nur zur Krümmung, ohne Rotation. Dies wurde mehrfach festgestellt. **238** ist eine der Ausnahmen: die Bewegung setzt fast augenblicklich ein. Ausserdem wird der der Lage entsprechende Drehungswert bei sehr geringer seitlicher Bewegung erreicht. Diese letztere Erscheinung ist nicht allzu selten. Bei **665** beginnt die Bewegung mit einer leichten Geradestreckung. Dies wurde ebenfalls wiederholt registriert. Dann nimmt die Krümmung langsam zu, während die Drehung zugleich immer höhere Werte erreicht. Bei **666** ist vor der Krümmung der Beginn der Rotation und zugleich die damit verbundene Verlage-

Tabelle 7 Fortsetzung.
Versuchsbeginn 8.55 Uhr, 19. VII. Pr. Nr. 522.

Nr. 665, Länge 50 mm, linke Flanke				Nr. 666, Länge 70 mm, rechte Flanke		
Zeit	R	K ¹	V	R	K ¹	V
9.30 Uhr	0	0	0	0	0	0
10.00 "	0	behoben	0	0	0	0
10.30 "	0	id. ²	0	0	0	0
11.00 "	0	"	0	45°	0	←
11.30 "	45°	a - m	0	90°—△	0	id.
12.00 "	id.	id.	0	id.	0	"
12.30 "	< 90°	△ verstärkt	0	90°	0	"
13.10 "	id.	id.	0	id.	0	"
13.30 "	90°—△	△ verstärkt	0	"	0	"
14.00 "	id.	id.	0	"	0	←
14.30 "	"	△ b	0	"	0	"
15.00 "	"	b	0	> 90°	a u. b	"
15.30 "	"	id.	0	id.	id.	"
16.00 "	"	"	0	"	"	"
20. VII						
16.00 Uhr	90°	"	△ →	180°	behoben	←

¹ Abkürzungen siehe in nebenstehender Tabelle.

² Vorübergehende, leichte Aufkrümmung der vordersten Spitze.

rung sichtbar. — Bei allen Drehungen fallen Unterbrechungen von mehr oder minder langer Dauer auf. Ob die Rotation dabei tatsächlich ganz aussetzt, oder noch nicht wahrnehmbar ist, liess sich nicht sicher entscheiden.

Aus den mitgeteilten und weiteren Protokollen geht hervor, dass Rotation und Krümmung bzw. Streckung gleichzeitig an den reagierenden Stücken wahrnehmbar sind; wie auch, dass jede der Bewegungen einzeln auftreten kann. Drehung ohne seitliche Bewegung ist jedoch selten. Am häufigsten geht der Rotation eine seitliche Krümmung etwas voraus. Doch ist sie nicht Bedingung zum Zustandekommen der Rotation. Zwischen der Grösse der Krümmung und dem Wert der Rotation liess sich keine Beziehung finden. Die Annahme, dass gleichzeitig der gleiche Einfluss in bestimmten Geweben zur Krümmung, in anderen zur Drehung Anlass gibt, kann erst in der Erörterung dargelegt werden.

Verhinderung der Krümmung. Durch regelmässiges Auftreten — auch wo ungekrümmte oder schwach gekrümmte Keimlinge verwendet wurden, kam es zur Krümmung während der Drehung — erweckten die seitlichen Bewegungen anfänglich den Eindruck notwendiger Verknüpftheit mit dem Rotationsmechanismus. Es wurden daher mehrere Versuche angestellt, die die Stücke an ihren Enden oder auf der ganzen Länge an Krümmung verhinderten, um feststellen zu können, ob dann die Drehung unterbleibt. Drei Methoden wurden hierzu an insgesamt 89 Stücken angewandt. a) Feine Plastilinspannen wurden so

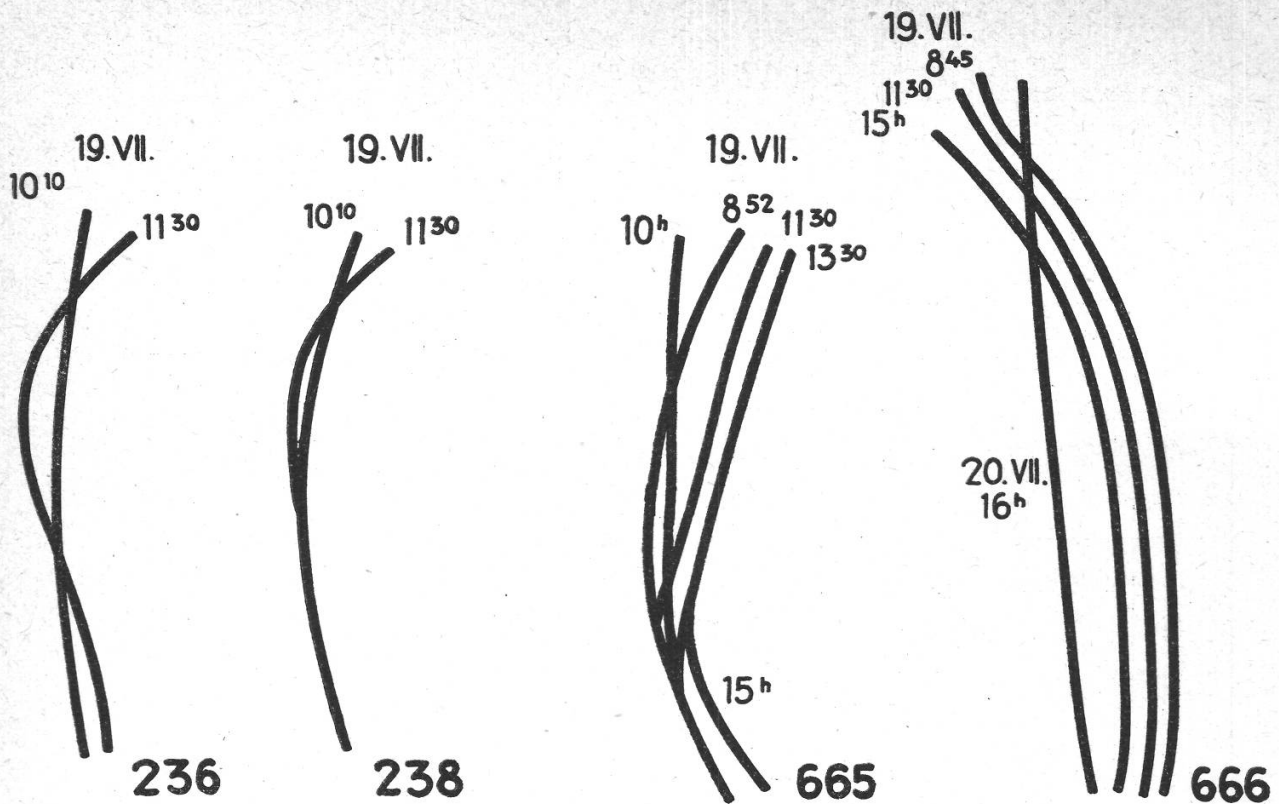


Abb. 2.

Helianthus annuus. Hypokotylstücke. Krümmung und Lageänderung während der Drehung. Natürliche Grösse.

über das Stück gebogen, dass sie es nicht berührten, aber keine weitere Bewegung zuließen. b) Es wurden Korkscheibchen von beiden Seiten an beiden Enden an das Stück gelegt und mit Plastilin an die Unterlage geheftet. c) Die Stücke wurden in Strohhalme geschoben. In die Halme waren oberseits zwei Fensterchen geschnitten, so dass eine Drehung der markierten Seite festzustellen war. — Die Ergebnisse stimmten gut überein. Durch Hemmung der Krümmung wird die Zahl der Drehungen stark herabgesetzt. Am wenigsten Einfluss hat Hemmung in der Mitte: etwas mehr als die Hälfte der Versuchsobjekte rotierten dabei. Bei apikaler oder basaler Verhinderung und bei Umzäunung auf der ganzen Länge kam es nur zu 25 %, 22,2 %, 24,7 % positiven Reaktionen. Die erhöhte Reibung kann hier freilich mitgewirkt haben. Häufig war die Drehung nicht vollständig ausgeführt. Wurden die Stücke aus der Zwangslage befreit und unverändert auf den Tisch gelegt, so drehten sich einige in den nächsten Minuten langsam, bis ihre Dorsalseite oben war. Dabei traten gelegentlich Krümmungen auf. Die meisten der Stücke konnten in keiner andern Lage als der der positiven Reaktion entsprechenden liegen. Diese rotierten nach Befreiung nicht, sondern kippten augenblicklich so, dass die Dorsalseite nach oben kam. Ob die Ursache hierzu in einer Formveränderung des Querschnitts

tes oder nur in zufolge des geotropischen Reizes eingetretener Verlagerung des Schwerpunktes liegt, konnte nicht festgestellt werden.

Unmittelbare Torsion? Es muss überlegt werden, ob es sich bei den dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuchen tatsächlich um direkte Reizbewegung handelt, die zu unmittelbaren Torsionen im Sinne *Rawitschers* (1932, S. 208) führt. Die zugleich mit der Drehung auftretenden Krümmungen könnten Verdacht erregen. Dagegen ist geltend zu machen: 1. Die Versuchsobjekte bestehen das Kriterium der physiologischen Dorsiventralität. Die Drehung stoppt, sobald die Dorsalseite nach oben gelangt ist; sie wird nicht ausgeführt, wenn die Ausgangslage so gewählt ist, dass die Dorsalseite von Anfang an nach oben zeigt. Anderes Verhalten ist Ausnahme. Von 124 reagierenden Stücken führten 114 die Drehung um 90° bzw. 180° aus, wie sie entsprechend ihrer Lage für unmittelbare Torsionen (Rotationen) zu erwarten war. Nur 10 gingen über diese Werte hinaus. Die Ausnahmen betragen somit 8—9 %. 2. Die mechanischen Bedingungen zur Veranlassung einer mittelbaren Torsion liegen bei der gewählten Versuchsanordnung nicht vor; denn es besteht keine Behinderung in der Ausführung einer weiteren Krümmung (Aufrichtung), so dass die Torsion durch Ausweichen auf die Seite des geringsten Widerstandes entstände. Auch die vorhandene Krümmung kann hier nicht angeführt werden, da das Verhalten von stark und nicht gekrümmten Hypokotylen gleich war. Die Drehung wird ferner auch ausgeführt, wenn die Deckplatte fehlt. Ebenso spielt die starre Unterlage keine Rolle: Drehung und Krümmung treten auf, auch wenn die Stücke nur auf zwei leicht gespannten Seidenfäden liegen. *Es handelt sich offenbar um aktive, unmittelbare Rotations- bzw. Torsionsbewegung.*

Zur Klärung der Frage, ob Spannungsunterschiede zwischen den beiden ausgezeichneten Seiten wesentlich für das dorsiventrale Verhalten und den Rotationsmechanismus seien, wurden eine Reihe « chirurgischer » Eingriffe in das Rindengewebe vorgenommen.

Durchtrennung und Entfernung des Rindengewebes. Die Versuchsanordnung war stets die zwischen Glasplatten. Geschnitten wurde mit einem in Paraffinöl getauchten feinen Skalpell. Spreizende Hälften wurden mit weichem Faden zusammengehalten. Drehung und Krümmung kamen dennoch zustande. Dass die Versuche nicht, wie die an intakten Stücken, gegen 100 % positive Reaktionen gaben, ist bei der Schwere der zugefügten Verletzungen nicht verwunderlich. Auch der zeitliche Verlauf war oft verlangsamt.

a) *Quereinschnitte.* Schon frühere Versuche hatten gezeigt, dass zwei sich überschneidende apikale Quereinschnitte die Drehung nicht verunmöglichen. Die Versuche wurden ausgedehnt, um zu sehen, ob sie unterbleibt bei vielfacher Unterbrechung des Gewebezusammenhanges

durch Querschnitte auf der ganzen Länge. Sie wurde jedoch ausgeführt bei :

- a) 1—7 Quereinschnitten auf einer beliebigen Flanke;
- b) 2 Quereinschnitten auf zwei gegenüberliegenden Flanken;
- c) mehreren Quereinschnitten auf allen Flanken zugleich, in der Weise, dass jeder weitere Schnitt um 90° gegenüber dem vorigen versetzt wurde, so dass die Schnitt in einer unterbrochenen Spirale um das Stück herumliefen.

Wie mikroskopische Kontrollen ergaben, waren bei den Versuchen fast alle Schnitte durch die ganze Rinde geführt, viele von ihnen hatten einzelne Gefässbündel durchgetrennt und endigten zum Teil erst im zentralen Mark. Die Tabelle eines Versuches mit der zuletzt genannten Schnittfolge gibt das Nähere an.

Tabelle 8.

Helianthus annuus. Bewegung quer eingeschnittener Stengelstücke.

Nr.	4. VII. 11.30 Uhr			4. VII. 17.15 Uhr			5. VII. 15 Uhr		
	Länge mm	Lage	Zahl der Quereinschnitte	R	K	V	R	K	V
586	51	r. Fl.	7	△	0	0	90°	0	←
587	41	d	5	0	b	0	180°	a u. b	0
588	68	l. Fl.	8	△	0	0	90°	a	0
589	40	d/l. Fl.	4	0	0	0	0	0	0
590	56	l. Fl.	6	90°	a	→	180°	id.	id.
591	55	d	6	△	b	0	180°—△	b	0

R = Rotation; K = Krümmung, ¹ s. Tabelle 7; V = Verlagerung; r. Fl., l. Fl. d = auf rechter, linker Flanke, Dorsalseite liegend; a = apikal; b = basal; →, ← Verlagerung nach rechts, nach links.

β) *Längseinschnitte*. Durch Aufteilung in der Längsrichtung wurde ebenfalls versucht, aktive und eventuell passive Stengelzonen zu unterscheiden. Die Stücke wurden hierzu an dem einen oder andern Ende halbiert oder gevierteilt, und nachdem diese Strecken mit Baumwollfaden umwunden waren, in Reizlage gebracht. Die Reaktion gelang gut bei basaler Aufspaltung auf ein Drittel oder die Hälfte der Gesamtlänge und nach einigen Fehlschlägen ebenso bei Vierteilung des apikalen Teiles. Es liess sich also bei dem verwendeten Material kein dem Wachstum entsprechender Unterschied zwischen den älteren und den jüngeren Teilen des Hypokotyles in bezug auf Beweglichkeit finden. Eine Zusammenstellung der Reaktionen von apikal gevierteilten Hypokotylen zeigt Tab. 9.

Zur Untersuchung, ob Gewebespannungen innerhalb des Rindengewebes in tangentialer Richtung bei der Bewegung mitwirkend seien, wurden Längsschnitte vom obersten zum untersten Ende durchgezogen. Die Drehung wurde ausgeführt trotz 1, 2, 5 solcher durch die ganze

Tabelle 9.

Helianthus annuus. Bewegung apikal gespaltener Stengelstücke.

Nr.	Länge in mm	Apikale Schnittlänge	Lage	Versuchs- dauer in St.	R	K	V
227 a	55	8	1. Fl.	24	90°	a—m	0
228	50	7	1. Fl.	6	> 90°	0	→
229	65	13	1. Fl.	17½	< 90°	0	→
230	60	11	d	17½	< 90°	0	0
231	57	12	1. Fl.	17½	0	0	0
232	61	11	1. Fl./d	48	> 90°?	a. u. b.	0
233	61	7	d	48	90°? 270°?	→	0

>, < geringe plus- bzw. minus-Differenz. Abkürzungen sonst wie Tabelle 8.

Rinde und zum Teil bis ins Mark gelangender Schnitte. Präparate zur mikroskopischen Kontrolle von Stücken, die rotiert hatten, fielen bei der Herstellung zum Teil auseinander, so lose war der Zusammenhang zwischen den einzelnen Sektoren. Die Rotation geschah trotz der mehrfachen Unterbrechung des Rindengewebes ganz parallel wie an intakten Organen. Der Versuch wurde wiederholt an decapitierten Hypokotylen mit Wurzeln. Diese drehen sich bei der Reaktion nicht mit, wirken als Hemmnis, wodurch das Hypokotyl tordiert wird. *Die Torsionslinie verläuft ganz scharf gezeichnet ohne Verschiebungen über die Verletzungen hin.* Dies zeigt, dass die Annahme, Torsionen beruhten auf einer spiralgig um das Organ verlaufenden Wachstumszone, in welcher die Zellen während der Reaktion eine Streckung in der Richtung ihrer Diagonalen erführen, nicht zutreffen kann. Denn dass das Wachstum längs der Spirale jenseits der Verwundung so genau übereinstimmend fortgesetzt wird, ist nicht anzunehmen. Die folgende Tabelle gehört zu diesem Versuche.

Tabelle 10.

Helianthus annuus. Torsion nach Durchtrennung des Rindengewebes.

Nr.	25. IV. 11.30 Uhr			25. IV. 17 Uhr		26. IV. 10.45 Uhr	
	Länge mm	Lage	Zahl der Längs- einschnitte	T	B	T	B
362	67	1. Fl.	4	0	0	90°	a Kr
363	65	1. Fl.	3	0	0	< 90°	a Kr
364	60	1. Fl.	4	0	0	< 90°	a△Kr
365	51	1. Fl	5	0	0	90°	a Kr
366	75	1. Fl./d	4	0	0	90°	a Kr
367	60	1. Fl.	4	0	0	0	0 *
368	60	1. Fl.	4	0	0	100°	a Kr**

* schlaff. ** Streifen an beiden Flanken im obern Drittel auseinanderklaffend; Mitte vierfach gespalten. T = Torsion. B = seitliche Bewegung.

Auch wo der Schnitt durchgehend auf der ganzen Länge und Breite geführt wurde, sei es durch die beiden Flanken, sei es, dass der Schnitt durch die Dorsal- und Ventralseite verlief, wurde von den wieder dicht zusammengefügt und mit Baumwollfaden umwickelten Hälften die Rotation von 90° und 180° ausgeführt, wobei die Begleiterscheinungen, Krümmungen und Verlagerung, wie gewohnt auftraten.

γ) Entfernung von Epidermis und Rinde. Zur Kontrolle, ob der in Erscheinung tretende Dehnungsunterschied zwischen Epidermis und Rindenparenchym Bedeutung im Rotationsmechanismus habe, wurden Versuche mit Stücken angesetzt, welchen die Epidermis allseitig vorsichtig abgezogen worden war. Sie führten die Drehung gut aus. Mikroskopische Kontrollen zeigten, dass die Epidermis vollständig fehlte und die hypodermalen Schichten zum Teil stark verletzt waren, so dass der Umfang mannigfache Unebenheiten aufwies. Stücke, denen die Epidermis abgezogen war, führten nach Anbringung von mehreren Längseinschnitten die Drehung ebenfalls vollständig aus.

In weiteren Versuchen, bei denen sowohl dorsal als ventral die ganze Rinde bis so nahe als möglich an den Gefässbündelring entfernt worden war, kam es gleichfalls noch bei mehreren Stücken zu der gewohnten Drehung. Nach diesen Ergebnissen konnten weder Dehnbarkeitsunterschiede zwischen dorsalem und ventralem Rindengewebe, noch solche zwischen Epidermis und Rindenparenchym als ausschlaggebend für den Drehungsmechanismus angesehen werden. Dass dem Rindengewebe überhaupt keine primäre Rolle zukommt, ergibt sich aus einer grösseren Versuchsserie, bei der die Rinde allseitig entfernt wurde und doch immer noch einzelne Stücke Rotationen von 45° , 90° und 180° ausführten. Dabei traten, und ebenso an rindenfreien Stücken, die sich nicht drehten, die seitlichen Krümmungen, Streckungen und Verlagerungen wie an intakten Stücken auf.

Es wird somit die Drehung nicht verhindert durch :

1. *mehrere Längseinschnitte durch das Rindengewebe von einem Ende zum andern;*
2. *Vierteilung des apikalen oder basalen Endes;*
3. *vollständige Trennung in zwei Längshälften und Wiedervereinigung derselben;*
4. *Entfernung der Epidermis;*
5. *Entfernung der Rinde.*

Rotation. In allen Versuchen mit unfixierten intakten oder verletzten Stücken verläuft die Tuschemarkierung der physiologischen Dorsalseite, die zu Beginn des Versuches gegen die Unterlage bzw. um 90° davon abweichend auf eine der Seiten gerichtet war, nach der Reaktion immer noch ausschliesslich als Gerade. Wurde die Reaktion im vollen Umfang ausgeführt, so ist die Markierung genau in der Mitte

der nunmehrigen Oberseite; in allen Sonderfällen, bei denen die Dorsalseite nicht ganz nach oben oder aber darüber hinaus gelangte, ergibt sich ebenfalls, dass jeder Punkt des Umfanges um denselben Betrag gedreht worden ist. Eingehende Beobachtung während der Reaktion zeigt, dass auch in ihrem Verlauf keine Verschiebung der Querschnitte gegeneinander eintritt. *Die Bewegung ist ihrem Wesen nach eine Rotation.* Eine Gegenüberstellung von Versuchen mit unfixierten Stücken, welche rotieren, mit solchen, bei denen, unter sonst gleicher Anordnung, die Stücke fixiert sind und tordieren (siehe Tab. 10 : Versuch mit Stücken samt Wurzeln), macht augenfällig, dass die *Mechanik der Reiztorsion ebenfalls Rotation ist. Die Bewegung tritt in derjenigen Strecke als Torsion in Erscheinung, in welcher sie aus mechanischen Gründen gestaut wird.* Die Rotation läuft in die Torsion aus, wo ihr Fixierung oder Starrheit basaler Gewebe entgegenwirken. *Die Torsion kommt sekundär zustande.* Um das Wesen der Reizdrehung zu erfassen, muss nicht sie, sondern die Mechanik der pflanzlichen Rotation aufgezeigt werden. Beim Nachdenken über diese Frage ergab sich eine Vorstellung, zu deren experimenteller Prüfung Stiele von *Viola* am besten geeignet waren. Es ist im nächsten Kapitel darüber zu berichten. Einige Kontrollversuche mit *Helianthus*-Stücken ergaben nachträglich im wesentlichen gleiche, aber weniger übersichtliche Resultate.

II. *Viola canadensis*. Es sei zunächst das Verhalten von Blattstiel-Stücken von *Viola* bei derselben Anordnung, wie sie für *Helianthus* verwendet und beschrieben wurde (unfixiert, zwischen Glasplatten, ohne Wasseraufnahme) mitgeteilt. Der Stielquerschnitt von *V. canadensis* ist morphologisch dorsiventral, sichelförmig. Die gerillte Seite ist die Dorsalseite. Es wurde Material verwendet, bei welchem teils die morphologische Ventralseite, teils die morphologische Dorsalseite durch Reizkrümmung konvex war. In den Tabellen ist die Lage auf die Konvexseite als Dorsalseite bezogen, die morphologische Dorsiventralität also nicht berücksichtigt. Tab. 11 gehört zu einem Versuch mit intakten Stücken.

Tabelle 11.

Viola canadensis. Morphologische und physiologische Dorsiventralität der Blattstiele.

Nr.	15. II. 10. 15 Uhr			15. II. 17. 30 Uhr			16. II. 10. 30 Uhr	
	Länge mm	Lage	Rillen- seite	Rotation	Ort der Krümmung	Rillen- seite	Rotation	Ort der Krümmung
v 7	78	l. Fl.	kkav	90°	a u. b	unten	id.	a ♡
v 8	78	r. Fl.	kvex	90°	a	oben	id.	a ♡
v 9	74	l. Fl.	kkav	90°	a u. b	unten	id.	a ♡
v 10	80	r. Fl.	kvex	a 90° b < 90°	a u. b	oben	a < 90° b > 90°	a u. b ♡

kkav = konkav. kvex = konvex. R = Rotation. a = apikal. b = basal. ♡ äusserstes Ende abwärts gewendet. l(r) Fl = auf linker (rechter) Flanke liegend.

Aus dem Versuch geht hervor, dass *Blattstielstücke* von *Viola canadensis* gleich wie *Hypokotylstücke* von *Helianthus* rotieren. Sie zeigen dabei *dorsiventrales Verhalten*, denn die Bewegung geht nicht weiter, nachdem die Dorsalseite nach oben gelangt ist. *Dorsalseite ist aber nicht eine morphologisch ausgezeichnete Seite, sondern die jeweilige Konvexeite*: Es handelt sich um *physiologische, induzierte Dorsiventralität*. Alle weiteren Versuche bestätigten dies Ergebnis; auch wo eine der morphologischen Flanken zur Konvexeite geworden war, verhielt sie sich im Versuch als Dorsalseite.

Tab. 12 gibt einen Versuch wieder, bei dem ein Ende des Stückes in der angegebenen Länge gevierteilt und mit Baumwollfaden zusammengebunden wurde.

Tabelle 12.

Viola canadensis. Bewegung doppeltgespaltener Stiele.

Nr.	Länge mm	Lage	Einschnitt		Nach 24 Stunden		
			Lage	Länge	R	K	V
v 23	92	l. Fl.	b	16	90°—△	a ¹	0
v 24	64	l. Fl.	b	11	90°	a, a √	0
v 25	81	l. Fl.	a	11	0	0	0
v 26	87	r. Fl.	a	19	0	a u. b	0
v 29	57	l. Fl.	a	8	0	0	0
v 30	70	r. Fl.	a	12	90°	a u. b	←
v 31	70	l. Fl.	a	14	90°	b	→

Abkürzungen wie in Tabelle 8 und 11. Glocke verdunkelt. ¹ basal Streckung.

Der Eingriff hinderte die Rotation nicht. Sie trat wie bei *Helianthus* ein, und zwar ebenfalls in gewohnter Weise zugleich mit seitlichen Krümmungen und in einigen Fällen mit Verlagerung.

So eindeutig sich die Rotation auch bei beiden Versuchsobjekten feststellen liess — ihr Mechanismus blieb noch völlig im Dunkel. Selbst die Vorstellung des äusserlich wahrnehmbaren Vorganges wird dem an Wachstumsbewegungen, also Bewegungen in der Längsrichtung, gewöhnten Sinn nur langsam vertraut. Es wurde nach einem bildhaften Vergleich dafür gesucht, und dieser in der Bewegung der beiden Figuren eines Wetterhäuschens gefunden. Wie diese langsam einander folgen, so sieht man auch bei Beobachtung der pflanzlichen Rotation an unfixierten Stücken zwei markierte Seiten sich während der Drehung in stets gleichen Abständen folgen. Pflanze und Wettermännchen führen die Bewegung sowohl hin- wie rückläufig aus. Wäre mehr als eine äussere Übereinstimmung des Vergleiches denkbar? Bei dem Wetterhaus wird die Bewegung hervorgerufen durch auf Feuchtheitsaufnahme oder -verlust beruhender Längenänderung einer gedrehten Schafdarmsaite, die als zentrale Achse dient. Könnten auch bei der Pflanze die motorischen Kräfte von den zentralen Partien ausgehen?

Dieser Gedanke steht im Widerspruch zu der bisherigen Auffassung. Noch in der modernsten Darstellung steht der Satz: « Die genau im Zentrum des Organes befindlichen Teile kommen für die Ausführung der Bewegung wohl kaum in Betracht » (R a w i t s c h e r 1932). Die in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse führen zu andern Vorstellungen. Die Drehung findet statt, auch wenn die Rinde stark verletzt, in ihrem Quer- und Längszusammenhang mehrfach unterbrochen oder entfernt ist. Das dynamische Gewebe muss also zentraler liegen. Im Bau von *Viola* ist morphologisch eine klare Differenzierung zwischen einer zentralen Achse und dem Rindengewebe gegeben. Besteht Übereinstimmung zwischen der erwähnten Rotation der Schafdarmseite und der Rotation bei *Viola*, so muss sich ein Stielstück drehen, wenn gleichzeitig an den beiden freigelegten Enden seines Leitzylinders gezogen wird. Der Versuch gelang augenblicklich. Es zeigte sich bei öfterer Wiederholung, dass sich Stiele mittleren Alters am besten eignen. Bei ihnen lässt sich das freie Ende mehrmals beträchtlich ausziehen, wodurch das ganze Stück um 45—90—180° gedreht wird. Lässt man die Spannung zurückgehen, so erfolgt Inversdrehung.

Welche Ursache könnte dieselbe Wirkung, die hier mit groben mechanischen Mitteln erreicht wurde, im Geschehen der Pflanze haben? Die Schafdarmsaite rotiert, wenn sie Feuchtigkeit aufnimmt bzw. abgibt. In Verfolgung dieses Gedankenganges wurden herausgenommene Leitzylinder auf ihr Verhalten unter analogen Umständen geprüft. Zu dem Versuche dienten eine Serie Standgläser mit gut schliessenden Korkzapfen. In die Zapfen wurde eine sehr kleine Briefklammer gehängt und der Leitzylinder eingeklemmt. Bei einem Teil der Standgläser wurde der Boden einige Zentimeter hoch mit Chlorkalk bedeckt, bei den andern mit Wasser. Innen wurde zu Dreivierteln des Umfanges mit Filtrierpapier ausgekleidet. An den Leitzylindern wurden mit Vaseline in verschiedener Höhe zwei kurze Stückchen Garn waagrecht als Zeiger angeklebt. Das typische Verhalten bei diesem Versuche war folgendermassen: Augenblicklich oder nach kurzem Zögern beginnt der über CaCl_2 gebrachte Leitzylinder sich zu drehen. Die Drehung hat entweder für beide Zeiger den gleichen Betrag oder aber der obere bleibt gegen den unteren zurück. Meist werden 90°, 180°, 270° oder deren Zwischenwerte erreicht. Grössere Werte sind selten.

Während der Drehung oder auch vor Beginn derselben zeigt der Leitzylinder ein mehrfach aussetzendes heftiges Zittern. Zugleich krümmt sich fast immer das freie Ende in Beträgen, wie sie bei dem Versuch zwischen Glasplatten die seitlichen Krümmungen aufweisen. Nach 10—40 Minuten stoppt die Bewegung ganz. Wird der Leitzylinder nun über Wasser gebracht, indem die Zapfen der beiden Standgläser vertauscht werden, so kommt es nach kurzer Pause zu rückläufiger Drehung. Dieselbe erreicht entweder den gleichen Betrag wie

über CaCl_2 oder bleibt etwas dahinter zurück; selten überschreitet sie ihn. Wird neuerdings über CaCl_2 übertragen, so verläuft die Bewegung wieder im ersten Sinne. Es treten über Wasser ebenfalls an dem freien Ende Krümmungen auf. Häufig ist ein Ausgleich der mitgebrachten Krümmung.

Der geschilderte Verlauf wurde mehrfach dadurch gestört, dass das freie Ende von der Glaswand angezogen und festgehalten wurde. Bei paarweiser Anordnung zweier Leitzylinder in der gleichen Klammer überkreuzten sich diese augenblicklich, um danach starr auseinanderzuweichen. Sie führten keine Drehung mehr aus. Während zwei Tagen war diese Erscheinung so stark, dass keine Rotationsversuche gelangen. Auch die freien Enden eines über ein Skalpell gelegten Leitzylinders zogen sich an und prallten dann auseinander. Zum Vergleich wurde ein mit Wollstoff geriebener Glasstab in einigen Zentimeter Abstand über die Leitzylinder bewegt. Sie schnellten in die Höhe und blieben an ihm haften. Ebenso abgeschnittene Blattspreiten. Auch Spreiten an der Pflanze folgten allen Bewegungen eines geriebenen Glasstabes. Dessen Anziehungskraft war an späteren Tagen bedeutend verringert. Eine Erklärung wurde in dem Ionisierungsgrade der Luft gesucht.

Tabelle 13.

Viola canadensis. Drehbewegung isolierter Leitzylinder.

Nr.	Drehung über CaCl_2	Dauer in Minuten	Drehung über H_2O	Dauer in Minuten
1	+ 45° + 60°	17	— 60° — 85°	20
2	0 + 30°	13	0 — 60°, + 30°	25
3	+ 30° + 90°	44	1	
4	+ 120°	20	— 110°	53
5	0 + 90°	29	0 — 45°	10 ¹
6	+ 45° + 135°	38	— 45° — 135°	20
7	0 + 180°	20	— 45° — 150°	15

¹ Basales Ende steigt und wird an der Wand gehalten.

Tabelle 13 gibt die Resultate aus einem Versuch wieder, bei welchem Stiele von ungefähr 9 cm Länge verwendet wurden. Alle kamen von derselben Pflanze. Die Leitzylinder wurden zuerst in Gläser mit CaCl_2 gehängt und nachdem die Bewegung einige Zeit aufgehört hatte,

über Wasser gebracht. Alle waren am apikalen Ende eingeklemmt. Die Drehungswinkel wurden geschätzt. + vor der Winkelzahl bedeutet Drehung im Uhrzeigersinn, — = Drehung entgegen dem Uhrzeigersinn. Die obere Zahl entspricht der Drehung des oberen Zeigers, die untere der des unteren.

Bei 1 und 2 ist die — Drehung über Wasser etwas grösser als die + Drehung über CaCl_2 . Es mag mit einem vorangegangenen Wasserverlust zusammenhängen, denn beide Stiele waren seit zwei Stunden vor dem Versuch abgeschnitten.

In Tab. 13 ist der Drehungssinn über CaCl_2 im Uhrzeigersinn, über Wasser entgegen dem Uhrzeigersinn bei allen verwendeten Leitzylindern. Es interessierte festzustellen, wie das Verhalten von Leitzylindern ist, welche aus Stielstücken genommen werden, die vorher in einem Versuch zwischen Glasplatten rotiert hatten. Leider war zu diesem Versuch nur noch sehr wenig brauchbares Material vorhanden. Tab. 14 gibt eine Zusammenstellung der Ergebnisse. Das Material war dabei nicht ganz gleichwertig; die Daten wurden an verschiedenen Tagen gewonnen.

Tabelle 14.

Viola canadensis. Rotation von Stielstücken und ihrem Leitzylinder.

Nr.	Stielstücke		Leitzylinder, Rotation	
	Lage	Rotation	über CaCl_2	über H_2O
v 111	l. Fl.	0	0	—
v 112	l. Fl.	> — 45°	— 700°	— 180°
v 114	l. Fl.	— 90°	+ 100°	—
v 116	l. Fl.	— 90°	+ 350°	1
v 118	r. Fl.	+ 90°	0	1
v 122	r. Fl.	+ 90°	— 75°	—
v 123	r. Fl.	+ 90°	0	1
v 130	l. Fl.	— 90°	+ 135°	—
v 131	l. Fl.	— 90°	+ 90°	— 80°
v 134	r. Fl.	+ 90°	— 45°	1
v 135	l. Fl.	— 90°	+ 270°	—

¹ Die Leitzylinder wurden zuerst über H_2O gebracht, rotierten aber nicht.

Das Verhalten von 112 ist ungeklärt. Aus den andern Nummern ergibt sich, dass *Wasserentzug eine der Bewegung des geotortischen Reizversuches entgegengesetzte Drehung verursacht. Die Reizdrehung muss demnach auf Wasseraufnahme beruhen.* Die Versuche über CaCl_2 und Wasser machten es wahrscheinlich, dass diese Veränderung *in der Membran, als Quellungsvorgang*, und nicht im Innern der Zelle eintritt. Um hierüber Sicherheit zu gewinnen, wurde die Versuchsanordnung auch auf in siedendem Wasser abgetötete Leitzylinder angewendet. Es stand nur noch altes, wenig gutes Material von *Viola odorata*

zur Verfügung. Die Reaktion über CaCl_2 unterschied sich einzig durch etwas trägen Verlauf gegenüber der geschilderten von nicht abgetötetem Material. Die Drehungen von 90° setzten ebenfalls mit Zittern ein, das freie Ende krümmte sich. Da bei dem abgetöteten Material der Turgor aufgehoben ist, ist die Annahme, dass es sich um *Wasseraufnahme in die Membran* handelt, gerechtfertigt. Eine mit den dargelegten Ergebnissen verbundene, theoretische Vorstellung von durch die Reizlage bedingter Membranquellung als Ursache der Reizdrehung wird unter Zuziehung neuerer Ergebnisse der Membranforschung in der Erörterung zu geben versucht.

Bei der geschilderten Versuchsanordnung zeigen *Viola*-Leitzylinder ein so gleiches Verhalten wie die eingangs erwähnte, gedrehte Schafdarmsaite, dass eine solche zu einem Modell mit zwei kleinen Röhren zur Aufnahme von CaCl_2 und Wasser und gut eingepassten Zapfen verwendet wurde. Als Zeiger wurden an zwei Stellen feine Drahtstücke um die Saite gelegt und durch Ziehen an beiden Enden befestigt. Auf der einen Seite wurden die beiden übereinanderstehenden Drahtenden mit roter, auf der andern mit gelber Seide übersponnen. Die Bewegung lässt sich an ihnen leicht ablesen.

Die gleiche Bewegung führt auch gedrehtes Garn aus, wenn es vor dem Einhängen über das Hygroskopikum befeuchtet wird. Die Bewegung läuft entgegen der Schrägstruktur des Fadens oder der Saite. Die Schrägstruktur ist als Ursache der Bewegung unter den gegebenen Bedingungen anzusehen. Ihr entspricht die schräge Anordnung der Mizellarreihen in den Zellmembranen. (H a b e r l a n d t 1924, S. 143.) Eingehende Untersuchungen müssen ergeben, welche Gewebe an der Drehung lebender Organe aktiv beteiligt sind. In einigen Kontrollen zeigten feine Rindenstreifen von *Viola* über Chlorkalk Drehung; dieselbe war aber im Gegensatz zu der der Leitzylinder unübersichtlich, ungeordnet und ging rasch in spiralförmige Einrollung und Auftrocknung der Streifen über. Die peripheren Partien unterstützen möglicherweise den motorischen Vorgang, der — im Falle von *Viola* — rein zentral gelegenen Bewegungsgewebe.

Die Annahme, dass die Rotationsbewegung von zentralen Partien, resp. von Elementen der Leitbündel ausgehe, wurde durch die Versuche mit isolierten Leitzylindern über Chlorkalk befestigt, da die dabei auftretenden Drehungs- und Krümmungswerte denen der intakten Stücke zwischen Glasplatten entsprachen. Sie hatte sich schon aus einigen früheren Versuchen ergeben, worin Blattstielstücke, von welchen die Rinde soweit als möglich ringsherum entfernt worden war, so dass die innerste Schicht den Leitzylinder nur noch zum Teil umhüllte, streckenweise aber ganz fehlte, zwischen Glasplatten die seitlichen Bewegungen ausführten. Unter den wenig zahlreichen Versuchen wurden dabei zwei Rotationen von 120° und 180° festgestellt. Auch herausgezogene Leit-

zylinder zeigten zwischen Glasplatten bei Ablesung des Versuches (noch nicht eine Stunde nach Versuchsbeginn) seitliche Einkrümmung. Da eine gute Markierung an ihnen nicht gelang, konnte Rotation nicht nachgewiesen werden. An Rindenhohlzylindern mit Stärkescheiden dagegen, denen der zentrale Leitzylinder vorsichtig herausgezogen worden war, kam es nie zur Rotation oder zu seitlichen Bewegungen. Vereinzelt zeigten sich leichte Auf- oder Abwärtskrümmungen der äussersten Enden. Das Verhalten blieb sich gleich, als, um ein Widerlager zu schaffen, Grashalme oder Schweinsborsten statt der Leitzylinder eingeschoben wurden. Diese Angabe bezieht sich auf 45 Hohlzylinder.

Einer zuerst an *Viola* beobachteten Erscheinung sei noch Erwähnung getan. Sie lässt sich als « *Schnelltorsion* » charakterisieren. An etwa 15 Blattstielen von *Viola canadensis* und *Viola odorata* kam es zu spontanen Torsionen von 30—90° in der Sekunde oder doch fast augenblicklich, nachdem sie von der Pflanze abgeschnitten oder decapitiert worden waren und noch in der Hand gehalten wurden. Krümmungen wurden dabei nicht gesehen. Ob es sich dabei um Auslösung vorhandener Spannungen handelt, z. B. Dehnung oder Kontraktion im Leitzylinder, wie sich dieser Vorgang in dem Seite 217 beschriebenen Versuche als möglicher Rotationsfaktor zeigte und wodurch die Bewegung in Parallele zu den Overbeckschen (1926) Schnellkrümmungen zu setzen wäre oder eher um infolge von Verwundung und Erschütterung entstehende rapide Veränderungen in den Membranen, die die sonst langsam verlaufende Bewegung plötzlich werden liessen, muss noch dahingestellt bleiben. Eine einzige direkte Beobachtungsmöglichkeit in dieser Richtung bot sich, als bei der Vorbereitung zu einem Quellungs-Entquellungsversuch eine Schnelltorsion von links nach rechts in der apikalen Hälfte eines sehr langen Stieles auftrat. Der Stiel wurde sofort quer halbiert, an der apikalen Hälfte der Leitzylinder oben auf etwa 19 mm, unten auf etwa 17 mm freigelegt, in der Mitte blieb die Rinde auf etwa 27 mm erhalten. Über CaCl_2 wurde die Schnelltorsion langsam rückgängig gemacht und überkompensiert, danach über Wasser langsam rotierend wieder die gleiche Stellung wie nach der spontanen Torsion erreicht. Wieder über CaCl_2 kehrte der Richtungssinn von neuem um. Dieser Beobachtung nach wäre *Quellung* das spontane Geschehen bei der Schnelltorsion.

Es wurde aber nicht nur spontanes Zustandekommen, sondern auch momentanes Verschwinden von Torsionen, entstanden an einer noch nicht zu Versuchen verwendeten Pflanze, festgestellt. Dies erfolgte, als der Stiel etwa 2 cm unter der Torsionsstrecke durchschnitten wurde (vier Exemplare). Ob mit spontaner Entquellung gerechnet werden kann oder ob Quellung von Membranen mit entgegengesetzter Schrägstruktur wirksam wurde oder ob es sich um Entspannungsvorgänge handelt, müssen auch hier spätere Feststellungen ergeben.

III. *Papaver Rhoeas*. Wie in Teil A erwähnt, rotieren Blütenstiele von *P. Rhoeas* ohne Wasseraufnahme zwischen Glasplatten in gleicher Weise wie Blattstielstücke von *Viola* und Hypokotyle von *Helianthus*. Dabei treten seitliche Krümmungen und Geradestreckung, sowie Verlagerung im Sinne der Drehung auf. Bei einem Versuche ging die Drehung bei zwei Exemplaren während drei Tagen auf 270° , wobei die Lokomotion etwa einen Zentimeter betrug. Im allgemeinen stoppte die Rotation, sobald die Dorsalseite nach oben gelangt war.

Bei sehr dicken, kurzen Stielen mit starkem Knie (Umfang 15 mm, Krümmung 180°) trat die Drehung erst nach drei oder vier Tagen auf, und zwar als Torsion oberhalb des Knies. Schlanke Stiele von 80 bis 151 mm Länge und einer Nicklage von etwa 90° , sowie fast aufgerichtete, deren Blüte voll erschlossen war, und ganz gestreckte mit entblätterter Blüte rotierten auf ihrer ganzen Länge gleichwertig.

Auch bei *Papaver* verhindert Entfernung von Epidermis und Rinde die Rotation nicht.

« Schnelltorsion », « Schnellrotation » und spontanes Zurückgehen der Torsion zeigten sich ebenfalls bei einigen Exemplaren.

b) An decapitierten Organen.

Die folgenden Beobachtungen wurden vorgenommen, um zu prüfen, ob die an Stücken gewonnenen Vorstellungen auch für das Verhalten der Organe an der Pflanze Geltung haben.

I. *Helianthus annuus*. Zur Erzielung von Torsionen wurden die Töpfe horizontal gelegt und das unter Paraffinölabschluss decapitierte und mit Stanniolkappe versehene Hypokotyl zwischen zwei Glasplatten gebracht, die durch Plastilin voneinander getrennt waren. Auf der Deckplatte wurde die jeweilige Lage mit Tusche aufgezeichnet.

Die Torsionen ergaben oft einen Wert von 180° statt den der Lage entsprechenden 90° . Bei Entfernung der Deckplatte oder beim basalen Durchschneiden des Hypokotyles gingen solche Torsionen fast immer sofort auf 90° zurück. Da die decapitierten Hypokotyle an der Pflanze sich meist bis zur Berührung der Deckplatte aufkrümmten, ist es wahrscheinlich, dass die Torsion nur zu 90° durch aktive Rotation zustande kam, während der Überwert einer durch mechanische Bewegungshemmung herbeigeführten mittelbaren Torsion gleichkommt. Daher ging diese durch rechtzeitige Behebung des äusseren Druckes zurück. Die verbleibenden 90° änderten ihren Wert auch im Plasmolytikum nicht mehr.

Mehrere Exemplare wurden während der Reaktion fortlaufend beobachtet. Sie führten lebhafte seitliche Bewegungen aus. Sei es, dass nach etwa 2 Stunden (in dem frühesten Fall schon nach 1 Stunde) eine Verstärkung der Krümmung in der ursprünglichen Richtung (vgl. hierzu aber Seite 206 f.) einsetzte, die sich, mit längeren Pausen,

immer wieder um etwas vermehrte, während langsam der Beginn der Torsion sichtbar wurde. Sei es, dass anfänglich die vorhandene Krümmung zurückging, wobei es zu völliger Geradestreckung und auch zu Überkrümmung kam, und dann rückläufig wieder für einige Zeit genau die Ausgangsstellung eingenommen wurde, ehe die Krümmung weiterging. Eine Ablesung in diesem Moment erweckt den Anschein, als ob die Rotation bzw. Torsion ohne seitliche Bewegung ausgeführt worden wäre.

Die in Versuchen mit Stücken registrierten Bewegungen treten also ebenfalls an decapitierten Hypokotylen an der Pflanze auf.

II. *Viola canadensis* und *V. odorata*. Versuchsanordnung und Resultat ist in Teil A, b), in bezug auf die Wachstumsfrage beschrieben worden. Hier sind noch Einzelheiten zu erwähnen, deren Bewertung für den eingenommenen Standpunkt in der Erörterung Platz finden wird.

An den an der Pflanze befindlichen Stielen kann sich die Rotation nicht rein auswirken, es kommt zur Torsion. Solche wurden sowohl im apikalen als im mittleren als im basalen Drittel der Stiellänge erstmals verzeichnet. Im weiteren Verlaufe « wanderte » die Torsion. Selten apikalwärts, meist — es ist dies auch der in der Literatur vielfach beschriebene Fall — basalwärts. Gelegentlich nahm der Wert des Drehungswinkels dabei zu oder er verringerte sich, in der Regel blieb er unverändert.

Als « *Kontakttorsionen* » sollen die im Verlaufe der Arbeit mehrfach beobachteten Torsionen von 30—750° an oder nahe von Berührungsstellen bezeichnet werden. Sie wurden das erstemal bei gegenseitiger Berührung der Stiele wahrgenommen, ebenso wenn Holz, Draht, Glasstäbe und Korken mit den Stielen in Berührung gebracht wurden. Ob sie infolge des Kontakts direkt an der Berührungsstelle entstehen oder aber hier sichtbar werden, weil die Rotation infolge der starken Reibung gehemmt wird, ist noch nicht klar.

III. *Papaver glaucum* und *P. somniferum*. Die Torsion befindet sich bei *Papaver*, wie bei den andern Versuchsobjekten, meist innerhalb, ober- oder unterhalb des Knies.

Im Knie fiel beim Ablesen des Versuches öfters eine Verdickung und Abflachung auf, so dass die Stelle en miniature an den Kopf einer Natter erinnerte. Ob diese Querschnittsveränderung eine Folge der Rotation ist oder zu dem in der Literatur beschriebenen ungleichen Dickenwachstum bei Horizontallage gehört, ist noch dahingestellt. Doch muss bedacht werden, wie gering nur noch das Wachstum der decapitierten Schäfte war. Eine gleiche Beobachtung scheint von Scholtz (1892, S. 386) gemacht worden zu sein; er spricht von der « Anschwellung » tordierender Stengel von *P. hybridum*.

c) *An intakten Organen.*

Um die Bedeutung der Versuchsergebnisse an « Stücken » festzustellen, wurden sie auch am Verhalten der intakten Pflanzen nachgeprüft.

I. *Helianthus annuus*. Es zeigten sich dieselben Erscheinungen wie an decapitierten Hypokotylen und an « Stücken », nur dass die Rotation in eine tordierte Strecke auslaufen muss. Bei fortwährender Beobachtung während der ganzen Reaktion wurden die schon beschriebenen seitlichen Bewegungen verzeichnet. Der folgende Protokollauszug betrifft einen Versuch mit intakten Keimlingen, der gleichzeitig auch mit decapitierten (siehe S. 222 f.) und mit Stücken (siehe S. 208 f.) durchgeführt wurde. Das Hypokotyl befand sich zwischen Glasplatten zur Verhinderung einer Aufkrümmung, mit der rechten Flanke nach unten. Länge 50 mm. Die Kotyledonen standen frei vor.

Tabelle 15.

Helianthus annuus. Bewegung der intakten Pflanze. Beginn 11.10 Uhr.

Zeit	Torsion	Seitliche Bewegung
11.35 Uhr	0	Geradestreckung
12.00 "	0	unverändert
12.30 "	0	Krümmung über die ursprüngliche Lage hinaus
13.00 "	△	Krümmung verstärkt
13.30 "	id.	Krümmung weiter verstärkt
14.00 "	60°	Krümmung unverändert
14.50 "	90°	Krümmung verstärkt

Lage der Torsionen apikal bis Stengelmittle.

Beim Abheben des Deckglases und beim Abschneiden des Hypokotyles ging die Torsion nicht zurück. Das Protokoll ist wesensgleich mit dem in B, a), für Stücke Mitgeteilten. Die dort gemachten Beobachtungen gelten also für das normale Geschehen an der Pflanze.

« Kontakttorsionen » wurden ebenfalls bei intakten *Helianthus*-Hypokotylen verzeichnet.

In bezug auf das Wesen der *Dorsiventralität* interessierte es, festzustellen, ob die Dorsalseite morphologisch bestimmt sei oder einfach identisch mit der jeweiligen Konvexseite. Es wurden daher die in der Dunkelkammer ausgekeimten Pflänzchen am Fenster so orientiert, dass durch die Lichtkrümmung je bei einigen Exemplaren eine andere Seite konvex wurde. In den folgenden Versuchen zwischen Glasplatten verhielt sich stets die durch die Reizung konvex gewordene Seite als Dorsalseite, einerlei, ob sie ursprünglich dorsal, d. h. Konvexseite oder ventral oder Seitenflanke gewesen war. Bei nicht vorher phototropisch oder geotropisch gekrümmten Keimlingen erwies sich die anfängliche

Oberseite als Dorsalseite. Die Dorsiventralität wird also bei Reizkrümmung uminduziert.

II. *Viola odorata* und *V. canadensis*. Auch bei *Viola* zeigte das Verhalten des Stieles mit Spreite an der Pflanze keine Besonderheit gegenüber dem decapitierten Stiel oder dem als Stück zwischen Glasplatten reagierenden, nur dass die Reaktion als Torsion gestoppt wird. Die Torsionen wanderten und wurden aufgelöst. Kontakttorsionen waren häufig. Sie zeigten sich an besonders kräftigen Stielen und erreichten Werte von 180° , 270° , 540° . Auch das dorsiventrale Verhalten folgt wie bei « Stücken » nicht dem morphologischen Bau, sondern der Induktion durch Reizkrümmung.

III. *Papaver glaucum*, *P. Rhoeas*, *P. somniferum*. Wenige Versuche mit Stielen samt Knospen an der Pflanze, die schon auf S. 199 beschrieben sind, ergaben auch im besondern keine Unterschiede im Verhalten gegenüber decapitierten Schäften und « Stücken ».

Erörterung.

Die mitgeteilten Versuchsergebnisse stimmen für alle drei Versuchsobjekte so weitgehend überein, dass sie gemeinsam besprochen werden können. Mit bekannten Anordnungen durchgeführte Experimente ergaben Beobachtungen, die zum grossen Teil in der Fachliteratur schon von verschiedenen Autoren mitgeteilt worden sind. Ihre Deutung ist in dieser Arbeit aber eine andere, da die Versuche mit unfixierten und verletzten Stücken nicht Wachstum, sondern mit grosser Wahrscheinlichkeit Membranquellung als mechanischen Faktor erscheinen lassen. Von diesem Gesichtspunkt aus werden die Einzelheiten unter Hinzuziehung einschlägiger Literatur am Schlusse kurz besprochen.

Vorerst muss die Möglichkeit einer Bewegung durch Konsistenzänderung in den Membranen des lebenden Organes geprüft werden. Wie bekannt, sind in toten Geweben hygroscopische Mechanismen, bei welchen Schrumpfung und Quellung der Membranen die Bewegungsursache bilden, äusserst leistungsfähig. Sie führen zu Krümmungen und Torsionen. Ueber die dabei wirksame spezielle Wandstruktur und die gegenseitige Lage der Zellen berichtet von Guttenberg (1926) in ausführlicher Zusammenfassung. Die Frage, ob nicht der Drehungsmechanismus bei toten und bei lebenden Organen übereinstimmen könnte, während der Unterschied in den Umständen läge, unter denen die Bewegung ausgelöst wird, liegt nahe. Schwendener und Krabbe (1898) haben sie verneint. Soweit sie sich gegen einen strukturell bedingten Mechanismus wendet, ist ihre Argumentation schon in der Einleitung zitiert. Ausserdem halten sie hygroscopische Vorgänge bei der Reizdrehung im lebenden Geschehen für ausgeschlossen, « denn

da sich alle Wände hier fortdauernd in wasserdurchtränktem Zustand befinden, so fehlen eben die Bedingungen zu einer ungleichen, mit einem sichtbaren Effekt verbundenen Quellung nach verschiedenen Richtungen » (S. 257). Denselben Standpunkt vertritt auch Pfeffer (1904, S. 543). Diese Ansicht, derzufolge einzig Wachstum die Drehung veranlassen soll, ist in der Torsionsliteratur zur Tradition geworden. Gewiß ist sie aber heute wieder der Erörterung wert, nachdem die Kolloidchemie die physikalisch-chemischen Eigenschaften der Zellmembranen und dadurch ihre Bedeutung im vitalen Geschehen in helleres Licht gerückt hat.

Auch experimentelle botanische Untersuchungen zeitigten schon Ergebnisse, die — was Krümmungen anbelangt — im Widerspruch zu Schwendeners Annahme stehen. Sie zeigen, dass Änderung des Wassergehaltes der Membranen als Bewegungsfaktor im lebenden Zustand der Organe wirksam ist, da sie die Einkrümmung und Wiederentfaltung von Blattspreiten, wie auch das Sich-Senken und -Heben von Blattstielen und Sprossen bei Frost bzw. Tauwetter bedingt. Hannig (1908) wies an *Rhododendron Himalaya* nach, dass diese Bewegungen weder durch Wachstum, noch durch Turgorschwankungen entstehen. Sie werden ebensowohl von narkotisierten und toten wie von lebenden Blättern ausgeführt. « Sie müssen demnach auf Grössenänderungen der toten Membran beruhen, und diese können nur durch Quellung oder Entquellung zustande kommen » (S. 156). Ebenso kommt Steinbrinck (1910) nach Untersuchungen über die Ursache der Krümmungen lebender *Selaginella*-Achsen zu dem Schlusse, dass bei lebenden oder mit Wasser imbibierten Geweben Membranschrumpfung als mechanischer Faktor in Wirksamkeit treten kann. Loev (1926) fand, dass bei vielen Arten von Monokotylen die von ihr untersuchten Entfaltungszellen bei den Trockenbewegungen durch Entquellung bzw. Quellung der Membranen das Einrollen bzw. Ausbreiten der Spreiten bewirken. Dieser Schluss wurde wiederum nur dort gezogen, wo lebende und tote Blätter die gleiche Reaktion ausführten. Hofmeister (1867, S. 279) bezieht die bei steigender Temperatur einsetzende Aufwärtsbewegung der Nadeln von *Pinus strobus* und *P. excelsa* Wall., wie auch der Blätter von *Euphorbia Lathyris* auf erhöhte Imbibitionsfähigkeit der Membranen (s. a. S. 329). Auch Bünnig (1928/29) weist im Bericht über die von ihm untersuchten Seismoreaktionen an Staubgefässen und Narben auf eine mögliche aktive Mitbeteiligung der Zellwandquellbarkeit hin (S. 471, 474). Guttentberg (1926) führt in einer Zusammenfassung über Bewegungsgewebe aus: « Hier liegt also ein deutlicher Beweis dafür vor, dass auch in lebenden oder toten, wasserführenden Geweben durch äussere Einflüsse in den Membranen selbst ein Wasserverlust eintreten und als mechanischer Faktor zur Geltung kommen kann. » (S. 111.) Andererseits wird von ihm, für kollenchyma-

tische Bewegungsgewebe mit deutlicher Innenlamelle und einer mächtigen Zwischensubstanz, Quellung der quergetüpfelten Längswände zur Erklärung der Entfaltungsbewegungen mit herangezogen, auch als hauptsächlichster Faktor für möglich gehalten (S. 168/169). Auch *Bencke-Jost* (1923, S. 229) und *Ziegenspeck* (1928) ziehen diese Erklärung in Betracht.

Aus den erwähnten Arbeiten geht zur Genüge hervor, dass die Membranen des lebenden Organes veränderlichen Wassergehalt aufweisen, dass also nicht, wie *Schwendener* und *Krabbe* voraussetzten, ihr Quellungsvermögen endgültig erschöpft zu sein braucht. Wenn gewisse Krümmungen auf hygroskopischem Mechanismus beruhen, ist ein gleiches für die Rotationstorsion denkbar. Es stellt sich die Frage, ob unter den zur Reizdrehung führenden Umständen ein solcher Mechanismus spielen wird. Es sei versucht, die in dieser Arbeit mitgeteilten Beobachtungen in Zusammenhang zu bringen mit neueren Resultaten physico-chemischer Methoden, da sich daraus ein möglicher Verlauf in der gedachten Weise aufzeigen lässt. Dass das Bild vorläufig nur sehr grobe Züge haben kann, ist bei dem Mangel weiterer experimenteller Einblicke und Bestätigungen unvermeidlich. Es ist folgendes. Die kolloidchemische Forschung hat ergeben, dass der « normale » Quellungszustand der hydrophilen Gele in den Organismen auf Ionenantagonismus beruht. Wird ein solches Gleichgewicht gestört, so verändert sich der Konsistenzgrad des Geles. (*Höber* 1924, S. 280.) Der « normale » Imbibitionsgrad der Membran ist also nur *einer* der möglichen Zustände. Bietet die geotropische und phototropische Reizung Anlass zu seiner Veränderung? Die experimentellen Ergebnisse von *Brauner* (1927, 1928) und *Brauner* und *Bünning* (1930) weisen den Weg zu konkreter Betrachtungsweise des Problems. *Brauner* zeigt, dass Lageänderung eines pflanzlichen Organes in wenigen Minuten starke, sich stundenlang erhaltende elektrische Potentialunterschiede zwischen seiner Ober- und Unterseite hervorbringt. Er nimmt zur Erklärung an, dass durch die neue Lage eine Ionenwanderung gegen die physikalische Unterseite einsetzt, wobei die Anionen vorwiegend von den Membranen adsorbiert werden, die einwertigen Kationen sie aber passieren können und dabei deren Unterseite positiv aufladen. Indem sich dieser Vorgang an allen übereinanderstehenden Membranen wiederholt, muss eine Potentialdifferenz zwischen der Ober- und Unterseite des ganzen Organes entstehen: geoelektrisches Phänomen. An *Helianthus*prossen betrug das Potentialgefälle etwa vier Millivolt. Es tritt ebenfalls bei einseitiger Belichtung auf. Das legt nahe, an einen Zusammenhang mit den unter gleichen Umständen sichtbar werdenden Reizbewegungen zu denken. Und eine weitere Deutung der *Brauner*schen Ergebnisse kann zur Übereinstimmung mit den auf S. 219 beschriebenen Versuchen führen, bei welchen Leitzylinder aus

Viola-Blattstielstücken, die sich bei geotortischer Reizung von links nach rechts bzw. von rechts nach links gewendet hatten, über dem Hygroskopikum im umgekehrten Sinne drehten. Daraus wurde gefolgert, dass geotortische Reizung Membranquellung bewirke. Es sei abgesehen von der wahrscheinlichen Permeabilitätsänderung der Plasmahaut durch den geoelektrischen Effekt, und das Augenmerk auf die Membran selbst gerichtet. Die permeierenden, einwertigen Kationen müssen während der Passage eine direkte Wirkung auf sie ausüben. Wie bekannt, haben sie quellungsfördernde Eigenschaft. Das Wasserstoffion muss zur Ansäuerung der Imbibitionsflüssigkeit beitragen. Damit wäre der Anlass zur Quellung gegeben, die im weiteren zur Formänderung der Membranflächen infolge ihres Spiralbaus und zur Bewegung des Organes führt. Einen Hinweis auf die Kompliziertheit solcher Vorgänge im Zellgeschehen liefert wieder eine Arbeit Bra u n e r s (1930) über Quellung organischer Häute. Seine Versuche wurden an Testen von *Aesculus hippocastanum* ausgeführt und ergaben, dass die Wirkung verschieden ist nach Wertigkeit und Konzentration der Ionen und chemischer Beschaffenheit der Membranen. Dass die Gewebe tot waren, hebt die Arbeit nicht aus dem Rahmen der hier besprochenen Frage, denn das membranelektrische Phänomen tritt sowohl an lebenden wie an toten, an natürlichen wie künstlichen Membranen auf (s. a. B r a u n e r und A m l o n g 1933). Es ist an sich eine rein physikalische Erscheinung. Aus dem Gesagten wurde die Annahme gewonnen, dass durch einseitige Reizung in den Membranen Veränderungen hervorgerufen werden können, die zur Bewegung Anlass geben.

Nach den an einigen hygroskopischen, toten Organen gemachten Untersuchungen (s. G u t t e n b e r g 1926, S t e i n b r i n c k 1906) beruht die Torsion auf Volum- und Formveränderung schräg strukturierter Zellwände, welche sich bei Wasseraufnahme, resp. Abgabe, senkrecht zu den Porenreihen weiten, bzw. zusammenziehen. Ein gleicher Zusammenhang zwischen Schrägstruktur und Rotation zeigt sich auch in den gedrehten Garnen und Darmsaiten, die bei Feuchtigkeitsaufnahme und -verlust rotierten. In allen diesen Fällen hat Quellung stets Drehung in der einen strukturbedingten Richtung, Entquellung Inversdrehung zur Folge. Aus den an lebenden Organen ausgeführten und hier mitgeteilten Versuchen lässt sich noch nicht sagen, wie es möglich ist, dass das gleiche Organ je nach seiner Ausgangslage bei der angenommenen Quellung die Drehung nach den zwei entgegengesetzten Seiten ausführen kann. Sicherlich liegen die Dinge komplizierter als in den bisherigen Modellversuchen und an den untersuchten toten Organen. Nach F r e y (1928) kann in der Membran die spiralige Feinstruktur mit gleich grosser Wahrscheinlichkeit in links- oder rechtsschräger Richtung zustande kommen und nebeneinander entstehen. Dadurch wäre die Möglichkeit der Rechts- und Linkswendung eines ganzen Or-

ganes bei Quellung seiner schräg strukturierten Elemente gegeben. Gewiss greifen noch andere Faktoren ein. Es hat sich während der Versuche zu dieser Arbeit wiederholt ein Gedanke aufgedrängt, der in diesem Zusammenhang mit aller Vorsicht erwähnt sei: Bei *Helianthus* und *Viola* erwies sich die Dorsiventralität als mit der Reizkrümmung induziert. Zuerst krümmt sich eine beliebige Seite konvex, sofern sie die dem Licht abgewendete, bzw. die der Erde zugewendete ist. Wird danach das nicht zu junge Organ in veränderter Lage dem gleichen oder einem andern Reiz ausgesetzt, so unterscheidet sich nunmehr die konvexe Seite in ihrem Verhalten als Dorsalseite. Das zweitemal wirkt derselbe Reiz somit anders auf dasselbe Organ als das erstemal. Heisst das nicht, dass die ausgezeichnete Seite in einer mit der Reizbeantwortung zusammenhängenden Eigenschaft verändert worden ist? Das heisst in dem hier verfolgten Gedankengang: Ist die Quellbarkeit ihrer Elemente in bezug auf die der Gegenseite modifiziert? Dann läge das Wesen der physiologischen Dorsiventralität in einem ungleichen Zustand der Membranen auf den ausgezeichneten Seiten. Der zur Rotationsquellung führende Reiz wird nunmehr auf die Querschnittshälften ungleiche Wirkung ausüben. Es lässt sich folgendes annehmen: Die Quellbarkeit der Membranen der Dorsalseite muss infolge Quellung bei der ersten Reizung herabgesetzt sein. (Inwiefern auch Wachstum in diesen Zusammenhang gehört, wird weiter unten gesagt.) Die Ventralseite quillt in den entscheidenden Membranen stärker. Ihre Form wird eine gewisse Veränderung erfahren. Wird das Imbibitionswasser zum Teil von der Gegenseite bezogen,¹ so wird das Gewicht, auf jeden Fall aber wird der Umfang grösser als der der Dorsalseite. Dadurch wird der Schwerpunkt verlagert, und es entsteht in geotropischer Reizlage ein Drehmoment. Die Überlegung zeigt, dass dabei, in allen vier möglichen Lagen, die Drehung an Richtung und Wert so erfolgen muss, wie es aus der Erfahrung bekannt ist, vorausgesetzt, dass das Rotationsmoment gross genug ist. Wie beträchtlich die Formänderung der Membranen bei Quellung sein kann, lässt sich aus den Angaben von Schwendener (1898), Steinbrink (1906), Jost (1923, S. 220) beispielsweise ersehen. Die Anwendung der gemachten Voraussetzung auf die phototropische Drehung ergibt eine analoge Situation zu dem von Schwendener (1898, Bd. II, S. 369) dargelegten Versuch, bei welchem sich ein aufrecht stehender Zylinder, der aus drei Längsstreifen von verschiedenen Metallen bestand, bei Erwärmung, infolge des ungleichen Ausdehnungsbestrebens seiner Bestandteile, drehte und krümmte. Bei diesem Modellversuch war die Drehung gering. Mit quellbaren Substanzen, deren grosse potentielle Energie be-

¹ Pringsheim (1931) findet an Hypokotylen von *Helianthus annuus*, dass bei verhinderter Wasseraufnahme eine Wasserverschiebung in der Querriechung von aussen nach innen stattfinden dürfte. (S. 768.)

kannt ist (Pütter 1911, Pfeffer 1904), müsste die Bewegung stärker sein.

Rawitscher (1932) rechnet zur Erklärung der Dorsiventralität und tortischer Reaktionen mit einer Polarität des Organquerschnittes in der Weise, dass die Zellen der Oberhälfte Sprosspol-, die der Unterhälfte Wurzelpolcharakter hätten. Demzufolge würde bei dem wachsenden Organ in Reizlage die Längsstreckung der Elemente aus der apikalen Richtung ungleich abgelenkt, und zwar bei denen des Sprosspoles durch ein negativ-geotropisches (positiv-phototropisches), bei denen des Wurzelpoles durch ein positiv-geotropisches (negativ-phototropisches) Reaktionsbestreben. Dadurch erhielte das ganze Organ ein einseitig wirkendes Drehmoment, und es wäre erklärlich, dass es, je nach der Ausgangslage, die Drehung von links nach rechts oder von rechts nach links ausführt. Auch bei der von Rawitscher angenommenen Querpolarität könnte es bei einem nicht auf Wachstum, sondern auf Quellung schräg strukturierter Elemente beruhenden Mechanismus zu einem Drehmoment kommen, falls das von Brauner und Büning (1930) aufgezeigte Verhalten von Spross und Wurzel elektrischen Aufladungen gegenüber Gültigkeit im natürlichen Geschehen hat: Im elektrischen Feld krümmt sich der Spross von der Kathode fort, seine positiv geladene Seite wird konvex; die Wurzel krümmt sich zur Kathode, ihre negativ geladene Seite wird konvex. Hiermit stimmt überein (Brauner, 1927), dass beim geoelektrischen Effekt bei Wurzeln gleich wie bei Sprossen die Unterseite gegenüber der Oberseite positive Ladung zeigt. Gleiche Ladung bewirkt in den beiden Organtypen entgegengesetztes Verhalten. Es wäre damit als Folge der Kationenpassage bei geo- oder phototropischer Reizung nur in Rawitschers Querschnittssprosshälfte eine Dehnung zu erwarten, und hieraus könnte ein Drehmoment resultieren. Die Arbeit von Hedwig Hartmann (1932) bestätigt die Angaben von Brauner und Büning allerdings nicht. Die Autorin konnte in ihren Versuchen keine Unterschiede im Verhalten von Spross und Wurzel im elektrischen Feld auffinden. So müssen diesen Widerspruch abklärende weitere Versuche abgewartet werden.

Wie oben dargelegt, ergab sich aus den Versuchen zu dieser Arbeit die Auffassung, dass die physiologische, labile Dorsiventralität auf Unterschieden im Membranzustand der Gegenseiten beruhen könnte. Diese Unterschiede wurden auf die durch die vorangegangene Reizung im Organ entstehende elektrische Polarität zurückgeführt. Dagegen liesse sich einwenden, dass auch bei epinastisch gekrümmten Organen die Konvexseite Dorsalverhalten zeigt. Es sei daran erinnert, dass der Wuchsstoff als organische Säure bestimmt worden ist (Kögl und Haagen Smit, 1931). Went (1932) hat dieses Ergebnis mit dem geoelektrischen Effekt von Brauner und seinen eigenen Versuchen

zu einer Theorie der tropistischen Krümmungen verwertet : Der Wuchsstoff gelangt dank seines Säurecharakters auf die Unter- bzw. Schatten-seite des Organes. Er bewirkt Erhöhung der Wanddehnbarkeit und gibt dadurch den Anstoss zum Wachstum. Aber nicht nur bei tropistisch, sondern auch bei epinastisch gekrümmten Organen wird der Wuchsstoff auf die Konvexseite in grösserer Menge als auf die Gegenseite gelangt sein. Es lässt sich also auch bei diesen ein gleiches Potentialgefälle vermuten. Unter diesem vorläufig hypothetischen Gesichtspunkt befremdet ihr dorsiventrales Verhalten nicht mehr.

Aus dem Gesagten ergibt sich ein naher Berührungspunkt zwischen Wachstum und der angenommenen Reizquellung, der in einer gleichartigen ersten Phase bestände : Beeinflussung der Membrandehnbarkeit durch Ionen. Erst die zweite Phase brächte den entscheidenden Unterschied : Bei der wachsenden Membran irreversible Einlagerung von Baustoff, bei der quellenden Membran reversible Einschiebung von Wasser. Es sei noch darauf hingewiesen, dass schon Hofmeister (1867), fussend auf Nägeli's Mizellartheorie, mit Quellung und Entquellung der Zellmembranen als Reaktion auf Aussenreize rechnete : « Die Empfindlichkeit der Zellmembran gegen solche Reize ist eine im Pflanzenreich allgemein verbreitete Eigenschaft » (S. 301) und « Diese Vorstellung führt die Erscheinung des Wachsens und des durch äussere Einflüsse gesteigerten Aufquellens auf eine und dieselbe hypothetische Ursache zurück ».

So ist der Standpunkt, der gewonnen wurde aus den hier vorgelegten Versuchen über die Entstehung von Reiztorsionen und aus Arbeiten der neuesten Zeit (Went, Kögl und Haagen Smit, Brauner) in seinen Grundzügen eine Rückkehr ins vergangene Jahrhundert. Eine verwandte Anschauung findet sich bei Loeb (1913). Er sagt bei Besprechung der Tropismen : « Ich möchte aber hier vorwegnehmen, dass ich auf Grundlage der Identität der heliotropischen Erscheinungen bei Pflanzen und Tieren bezweifle, dass die Wachstumsvorgänge bei Pflanzen die wirklichen Vorbedingungen der heliotropischen Erscheinungen sind, sondern dass es sich in beiden Fällen primär um Beeinflussung der Spannung oder des Kontraktionszustandes des Protoplasmas durch das Licht handelt » (S. 454).

Wie gezeigt wurde, ist in jugendlichen Pflanzenzellen aber nicht nur mit einer Zustandsänderung der Plasmakolloide, sondern auch der Membrankolloide zu rechnen.

Botanischerseits wird durch die in dieser Arbeit vertretene Annahme das von Pütter (1911) aufgeworfene allgemein-physiologische Problem, ob eine prinzipielle oder nur zufällige Uebereinstimmung zwischen den Bewegungsmechanismen tierischer Muskeln und kontraktile pflanzlicher Membranen besteht, um eine gewisse Parallele zur Milchsäure-Quellungstheorie bereichert.

Hier sind noch die in den Versuchen zutage getretenen Einzelheiten auf ein übereinstimmendes oder möglicherweise widersprechendes Verhalten zu der Quellungsannahme zu prüfen.

Die erste an *Helianthus* und *Viola* gemachte Feststellung war, dass jüngste Achsenorgane wohl Reizkrümmungen, aber keine Torsionen ausführen. Gleiche Beobachtungen auch für andere Versuchsobjekte finden sich fast in allen Berichten über Torsionen nebenbei verzeichnet: « für fast alle zygomorphen Blüten », Blätter von *Robinia Pseudacacia*, *Viola tricolor* (Schwendener und Krabbe, 1898), Sprosse von *Pharbitis*, Ranken (Rawitscher 1928/29), Sprosse von Windepflanzen (Pfeffer 1904). Die Erscheinung zeigte sich mit besonderer Deutlichkeit in Versuchen von Noack (1921). Bei geotropischer Reizung traten Torsionen erst an Blütenstielen auf, deren Wachstumsfähigkeit nahe am Erlöschen war, so dass Krümmungen nur noch schwach ausgeführt wurden. Stolley (1928) und Zollikofer (1929) geben an, dass erst ältere Stiele von *Tussilago Farfara* tordieren. Es handelt sich hier nicht um die Induktion der Dorsiventralität, sondern um einen bestimmten Zeitpunkt in der individuellen Entwicklung, vor welchem nur Krümmung, nach welchem aber auch Rotation möglich ist. Bei den mitgeteilten Versuchen entstand die Vermutung, dass dieser Zeitpunkt übereinstimmt mit dem der Ausbildung spiraliger Feinstruktur der Wände. Wie bekannt, ist eine solche bei jungen, isotropen Membranen noch nicht festzustellen, die Anisotropie wird erst durch die fernere Ausbildung herbeigeführt. (Hofmeister 1867, S. 344, Pfeffer 1904, S. 70, Dippel 1908.) Dies wäre ein Beweis für die entscheidende Bedeutung der Membranstruktur für die vitale Drehung und würde in Uebereinstimmung stehen mit den über die hygroskopischen Bewegungen bekannten Tatsachen. Histologische Untersuchungen werden die Richtigkeit der Vermutung entscheiden müssen. Eine Angabe von Remer (1900, S. 15) gibt vorläufig einen bejahenden Hinweis. Er stellte fest, dass die später zur Trockentorsion führenden Grannenzellen von *Anthoxanthum odoratum* im Jugendzustande, d. h. solange Zellwandverdickung und Tüpfel fehlten, noch keine Torsion des Organes in quellend oder entquellend wirkenden Mitteln anstrebten.

Ebenso zahlreich wie die Angabe, dass Torsionen an ganz jungen Organen noch nicht auftreten, findet sich die Anmerkung, dass sie nur von noch wachsenden ausgeführt werde. Die eigenen Versuche ergaben Rotation an stark wachsenden, wie an am Wachstum behinderten Pflanzenteilen. Aber auch bei der als mechanisch wirksam angenommenen Quellung müssen den Wachstumsbedingungen ähnliche Umstände vorausgesetzt werden. So eine physikalisch und chemisch jugendliche Beschaffenheit der Membran (Brauner bemerkt, dass der geoelektrische Effekt weitgehend von chemischen Veränderungen

in der Membran beeinflusst wird. 1928), Ionenreichtum und Strömungsmöglichkeit im Innern der Zelle.

Die Schrägstruktur der Zellwände bietet eine Möglichkeit zur Ausführung der Rotation. Deren Wert bestimmt die Dorsiventralität. Sie erwies sich bei *Helianthus* und bei *Viola* als durch die Reizkrümmung induziert. Rawitscher (1928, S. 751) macht die gleiche Angabe für Papaverknospenstiele. Es ist auf S. 229 dargelegt worden, wie eine mit der Krümmung entstehende Veränderung der Membranen einer Querschnittshälfte die labile Dorsiventralität verursachen kann. Stolley (1928, S. 101) steht dieser Vorstellung nahe mit dem Gedanken, dass die Dorsiventralität möglicherweise als Folge der Krümmung entsteht.

Eine typische Erscheinung ist das « Wandern » der Torsion. Es wurde bei allen drei Versuchsobjekten beobachtet. Schwendener und Krabbe (1898) erwähnen sie für Blütenstiele von *Delphinium*, *Aconitum* u. a. m. (S. 285—293), Zollikofer (1929) für *Tussilago Farfara* und *Cyclamen*. Schwendener und Krabbe führen für *Viola* aus, wie die von der Spitze zur Basis wandernde Torsion auf der schon durchlaufenen Strecke wieder rückgängig gemacht, aufgelöst wird. Nach der älteren Auffassung ist die Torsionsstelle der Ort der Bewegung, nach den hier mitgeteilten Versuchen, die die Bewegung als Rotation sichtbar werden liessen, ist sie vielmehr der Ort, an welchem die Bewegung gestaut wird. Die Stauung weicht bei der « Wanderung » immer mehr zurück, indem, nach der Annahme, die Membranquellung sich in der nächsten Strecke fortsetzt und Rotation zur Folge hat. Bei einigen während der Reaktion an fixierten decapitierten und an intakten *Helianthus*-Hypokotylen gemachten Beobachtungen ergab sich, während sich die tordierte Strecke immer mehr basalwärts verschob, besonders deutlich der Eindruck, als ob die Quellung etwa von der Mitte an langsamer vor sich ginge. Die Lage des oberen Teiles blieb dabei unverändert, die Dorsalseite wurde dort nicht über den Scheitelpunkt hinaus gedreht. Auflösung von Torsionen zeigte sich hingegen bei älteren Blattstielen von *Viola*. Dieser Vorgang besonders ist leichter durch Änderung im Quellungszustand zu denken als durch Wachstum.

Angaben über « Schnelltorsionen » und « Kontakttorsionen » fanden sich in der Fachliteratur nicht. Eine Erklärung für die beiden Torsionsarten kann noch nicht gegeben werden. Ausgeschlossen ist auch hier nicht eine Beeinflussung des Membranzustandes durch die Berührung, da Zug, Druck, Verletzung im allgemeinen zu einem Potentialgefälle mit galvanometrischer Negativität der gereizten Stelle führen. (Stern 1924.)

Bei allen drei Objekten zeigten sich in Flankenlage während der Rotation seitliche Bewegungen, d. h. die Achsen krümmten oder streck-

ten sich in der Horizontalebene. Die Erscheinung ist in Teil B für *Helianthus* intakt, decapitiert und als Stück ausführlich beschrieben. Sie liess zuerst an die von de Vries (1872) bei seinem Flankenlagenversuch angegebenen Vorgänge denken, die ihm zur Bestimmung des Epinastiebegriffes dienten. Es liegt aber keine Übereinstimmung vor, denn während der Rotation wird allmählich die auf die ursprüngliche Konvexseite folgende Flanke, bei Drehung um 180° auch noch die nächste, gekrümmt. Es kann sich also nicht um Nachwirkung des Streckungsvermögens der epinastischen Seite handeln. Stark (1916) erhielt bei seinen Kontaktversuchen mit Bestreichen der Achse ebenfalls pendelnde Krümmungen. Ob gleichzeitig Rotation eintrat, ist aus seiner Versuchsanordnung nicht zu erkennen. Dass aber bei den hier besprochenen Versuchen die seitliche Bewegung nicht Folge der Berührung bei Markierung sein kann, geht daraus hervor, dass die nicht markierten *Viola*-Stiele sie ebenfalls ausführten. Gradmann (1921, 1925) beobachtete bei sich überkrümmenden Ranken in Horizontalstellung gleichzeitig pendelnde Bewegungen und Torsionen von etwa 90° . Er führt letztere auf Lastwirkung zurück, da sie unterblieben, wenn die Spitze entfernt wurde. In den eigenen Versuchen ergab sich folgende Deutung: Die Folge der Reizlage ist Quellung bestimmter Zellmembranen. Wo diese Schrägstruktur haben, kommt es zur Rotation des Organes, bei Quer- oder Längsstruktur dagegen muss Verlängerung oder Verkürzung eintreten. So kommt es gleichzeitig zur Krümmung der Enden und zur Rotation des ganzen Organes. Diese Annahme fand ihre Bestärkung in den Versuchen über Kalziumchlorid und über Wasser, wo die Leitzylinder ebenfalls, zugleich mit der Drehung, Krümmungen der freien Enden ausführten und beide Bewegungen in ihren Werten ungefähr den im Reizversuch festgestellten entsprachen.

Bei allen drei Versuchsobjekten hatte Decapitieren keine hemmende Wirkung auf die Drehung. Ebenso sah Czapek (1898, S. 279) Torsionen an decapitierten Blütenstielen von *Aconitum napellus*, und Stolley (1928) macht gleiche Angaben für Blütenstiele von *Tussilago* und Infloreszenzenachsen von *Oxalis*. Beste Resultate hatten die eigenen Versuche bei decapitierten und von der Pflanze getrennten «Stücken». Auch Rawitscher (1928) und Schulz (1921) erhielten Torsionen an fixierten Stücken von *Papaver*-Schäften und folgerten daraus, dass diese selbst perzipieren und reagieren.

Orientierungstorsionen wurden in der ältern Literatur als Musterbeispiele zweckbestimmter Bewegungen angeführt. Die Versuchsanordnung mit Stücken und ihre guten Resultate lassen nicht an dergleichen denken. Das Stück reagiert dabei ausser Zusammenhang mit seiner Funktion als Blatt- oder Sprossträger. Es handelt sich auch kaum um ein ausschliesslich vitales Geschehen. Polarisierung elektrolytgetränkter

Membranen (= geoelektrischer Effekt), Veränderung der Permeabilität und des Quellungszustandes durch Ionen, Formänderung bei der Quellung, dadurch Auftreten eines Drehmomentes, sind rein physikalische Vorgänge, die sich ebenso an einem gleichgestalteten, leblosen, kolloidalen Körper auswirken müssten.

Die Versuche mit unfixierten Stücken zeigten, dass die eigentliche Bewegung bei der Reizdrehung Rotation ist und die Torsion nur durch deren Stauung zustande kommt. Gleichzeitig mit der Rotation trat eine zum Teil nicht unbeträchtliche Lokomotion der Stücke auf. Sie bewegten sich um das Zwei- bis Fünffache ihres Durchmessers auf der Unterlage hin. Zuerst wurde angenommen, dass diese Verschiebung zustande käme durch Krümmung der beiden Enden und nachfolgende Ausstreckung des ganzen Stückes, wodurch auch die Mitte aus ihrer ersten Lage entfernt werden müsste. Dieser Verlauf kann auch in den Versuchen einige Male eingetreten sein, z. B. wenn Verlagerung ohne Drehung auftrat, bei direkter Beobachtung zeigte er sich aber nie, vielmehr rollte das ganze Stück sehr langsam auf der Unterlage hin. Die Mechanik dieser Bewegung wäre ähnlich wie bei einem Rhönrad in fortlaufender Schwerpunktsverlagerung zu suchen. Wie eine solche auftreten könnte, ist an Hand der angenommenen Dorsiventralitätserklärung auf S. 229 dargestellt. Hier interessiert ein Vergleich mit Gradmann (1927, S. 270/72). Er legte Sproßspitzen von 12 verschiedenen Windepflanzen frei auf Wasser. « Es traten jedoch in keinem einzigen Fall Torsionen auf, wohl aber fortgesetzte Drehung der Sprosse um ihre eigene Achse. » Das Ergebnis war gleich mit *Oxalis tetraphylla*. Es könnte sich um die in den eigenen Versuchen aufgezeigte Rotation handeln. Doch sind nicht zu übersehende Unterschiede vorhanden. Gradmann erwähnt für die Infloreszenzstiele von *Oxalis*: « Sie bildeten bald eine Krümmung nach einer Seite, soweit sie nicht schon von Anfang an gekrümmt waren. » Im folgenden wird diese Krümmung nur als durch negativ geotropisches Wachstum der Unterseite entstanden angegeben. Es sind also stets aufwärts gerichtete Krümmungen, nicht seitliche. (Sollte die bei den Versuchsbedingungen wohl mögliche Wachstumskrümmung die seitlichen Krümmungen gedämpft haben?) Gradmann erklärt die Drehung nicht als Rotation an sich, sondern dadurch, dass der Spross sich jeweils nach erfolgter geotropischer Aufkrümmung so zur Seite gelegt habe, dass die Krümmungsebene sich der Horizontalen mehr oder weniger näherte. Die nunmehrige Unterseite krümmte sich von neuem auf, und es kam nach einiger Zeit wieder zur Drehung. Diese Darstellung ist für die eigenen Versuche in allen Teilen unzutreffend. Die Bewegung setzte sich bei Gradmann stets fort, sie war also nicht durch Dorsiventralität bedingt.

In mehreren Versuchsserien ergab sich, dass nicht nur intakte Stücke reagieren, sondern dass die Drehung ebenfalls eintritt, wenn

an ihnen die Rindenschichten in Längs- oder Querrichtung verletzt sind oder fehlen. Demnach müssen die aktiven Zellen zu den Bestandteilen des Zentralzylinders bzw. der Gefässbündel gehören. Diese könnten nach der gewonnenen Vorstellung in der Bewegung eine dominierende Rolle haben zufolge: *a)* ausgeprägter Schrägstruktur der Zellwände, *b)* scheidenartiger Anordnung, *c)* Jonenreichtum im Phloem und den Geleitzellen. Der zweite Gedanke ist in Übereinstimmung mit der Darlegung von N ä g e l i und S c h w e n d e n e r (1877), die Torsionen darauf zurückführen, dass « die quadratischen Flächenelemente konzentrischer Schichten das Bestreben haben, rhombisch zu werden ». Auch S t e i n b r i n c k (1888) sieht nach sorgfältigen anatomischen Untersuchungen die Ursache für Trockentorsionen in dem « Windungsbestreben der Elemente, die in konzentrischen Lagen geordnet sind » (S. 393). Es ist zu erwähnen, dass auch für Reizkrümmungen einzelne Autoren — B a r t h (1894), v. G u t t e n b e r g (1926, S. 178), C h o l o d n y (1926), W i e s n e r (1881, S. 126) — in Berichten über Versuche mit ausgebohrten Rindenholzzylindern und isolierten Zentralzylindern auf ein aktives Verhalten der letzteren und Passivität der ersteren hinweisen. Die Autoren beziehen ihre Ergebnisse auf Wachstumsvorgänge, sie lassen sich nicht ohne weiteres mit den hier mitgeteilten vergleichen.

Die an den untersuchten Organen übereinstimmend gewonnenen Ergebnisse können nicht mehr als eine vorläufige Klärung und Vereinfachung der so ungewissen Vorstellungen über pflanzliche Torsionsbewegungen sein. Weitere Untersuchungen müssen ergeben, ob Rotation beruhend auf Quellung noch jugendlicher Zellmembranen auch als Ursache von Torsionen an Blattorganen, windenden Stengeln und Fruchtknoten in Betracht kommt. Unter diesem Gesichtspunkt methodisch wichtige Angaben finden sich bei B e e k m a n (1924) in einer Arbeit über die in der Natur stets auftretenden vielfachen Stengeldrehungen an *Psilotum Bernhardi*. Sie werden von B e e k m a n auf Wachstum und Gewebearordnung zurückgeführt und gehören daher nicht in den Rahmen dieser Besprechung. Das gleiche Material führt aber im Experiment noch eine nach dem Autor ursächlich andere Torsionsbewegung aus. Diese lässt sich an isolierten Stengeln durch Wasserentzug oder -zufuhr leicht und beliebig oft erhalten und wird von B e e k m a n durch Quellungsvorgänge in den Membranen erklärt. Er machte bei diesen Versuchen interessante Feststellungen über die Einwirkung von verschiedenen Plasmolytica auf die Zellwände und deutete dadurch auch von dem erwarteten Drehungssinn abweichende Reaktionen. Die homodromen Torsionen an Windepflanzen werden neuerdings von K o n n i n g (1933) wieder ausschliesslich in Beziehung zu Wachstum und Wuchsstoffwirkung gesetzt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Untersuchungen bezogen sich auf Geo-Torsionen. Versuchsobjekte waren *Helianthus annuus* (Hypokotyle), *Viola canadensis* und *V. odorata* (Blattstiele) und verschiedene *Papaver*arten (Blütenstiele). Die Drehung wurde veranlasst durch Horizontallage, bei welcher eine Flanke oder die Dorsalseite nach unten gekehrt war. Die Drehung ging, von Ausnahmen abgesehen, nicht weiter, nachdem die Dorsalseite nach oben gelangt war. Es handelte sich also um unmittelbare Reizdrehungen.

Bei allen drei Objekten kam es in sehr jugendlichem Zustand nur zu Reizkrümmungen, erst später werden Drehungen möglich. Dieser Zeitpunkt liess sich speziell für *Viola* bestimmen: Die Torsion tritt erst auf, wenn sich der Zentralzylinder so weit gegen die Rinde differenziert hat, dass er sich ganz oder wenigstens in Stücken herausziehen lässt. Folgerung: Die Drehung hängt mit Gewebedifferenzierung zusammen und wahrscheinlich, im Sinne der unten ausgesprochenen Hypothese, mit der Ausbildung spezieller Zellwandstrukturen.

In erster Linie wurden die Beziehungen zwischen Wachstum und Reizdrehung aufzudecken gesucht. Die Objekte wurden in drei Wachstumszuständen verwendet: intakt an der Pflanze; decapitiert an der Pflanze; ein- und zweimal decapitiert und von der Pflanze getrennt als « Stücke ». Die Torsion wies bei allen drei Anordnungen in gleicher Zeit den gleichen Betrag auf. Verhinderung von Wuchsstoffzufuhr und von Wasseraufnahme beeinflussen die Reizdrehung somit nicht. Folgerung: Die Mechanik der Reizdrehung bei den untersuchten Objekten beruht nicht auf Wachstum.

An unfixierten Stücken verlief die Markierung der Dorsalseite nach dem Versuch genau in der Mitte der nunmehrigen Oberseite. Während dem Verlauf der Reaktion kam es in keinem Zeitpunkt, an keiner Stelle zu einer Verschiebung der Organquerschnitte gegeneinander. Das Stück drehte sich langsam und gleichmässig in seiner ganzen Länge um den gleichen Betrag. Folgerung: Die eigentliche Bewegung unter den beschriebenen Umständen ist Rotation. Die in der Natur an den Organen sichtbar werdende Torsion ist eine sekundäre Erscheinung. Sie tritt auf, wo die Rotationsbewegung durch natürliche oder künstliche Fixierung aufgehalten wird.

Die Rotation kam an « Stücken » zustande trotz mehrerer Quer- oder Längseinschnitte durch die ganze Rinde, trotz vollständiger Trennung in zwei Längshälften und Aufeinanderbinden derselben (*Helianthus*), trotz Vierteilung der apikalen oder basalen Enden (*Helianthus* und *Viola*), in einigen Fällen trotz Entfernung von Rinde und Epidermis (*Helianthus*, *Viola*, *Papaver*). Folgerung: Die aktiven Zellen können nicht der Rinde angehören.

Zentralzylinder aus Blattstielen von *Viola*, in Standgläsern frei über Chlorkalk aufgehängt, führten Drehungen in gleichen Werten aus, wie sie experimentell bei geotortischer Reizung der intakten Organe erreicht werden. In Standgläsern über Wasser verlief die Bewegung danach in umgekehrtem Sinne. Abgetötete Zentralzylinder zeigten gleiches Verhalten. Diese Drehungen müssen auf Wasserabgabe bzw. -aufnahme durch hygroskopische, schrägstrukturierte Zellmembranen beruhen. Leitzylinder von Stücken, welche bei geotortischer Reizung die Rotation in der einen Richtung ausgeführt hatten, drehten sich in den Standgläsern über Chlorkalk im entgegengesetzten Sinne, danach über Wasser wieder im Sinne der geotortischen Reaktion. Hypothese: Die Reizdrehung beruht auf Quellung bestimmter Membranen. Bei den untersuchten Objekten gehören sie Geweben des Zentralzylinders an. Eine theoretische Erwägung über die Möglichkeit einer durch die Reizung hervorgerufenen Membranquellung ist in der Erörterung dargelegt.

Die Untersuchungen wurden im Institut für Allgemeine Botanik an der Universität Zürich zwischen Oktober 1930 und Juli 1932 ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Frl. Prof. Dr. Clara Zolliker für das Interesse, mit dem sie die von ihr angeregte und geleitete Arbeit unterstützte und förderte, sowie Herrn Prof. Dr. Alfred Ernst, als Direktor des Instituts für Allgemeine Botanik, meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Zitierte Literatur.

- Ambrohn, H.: 1884. Ueber helictropische und geotropische Torsionen. Ber. D. bot. Ges. 2.
- Barth, R.: 1894. Die geotropische Wachstumskrümmung der Knoten. Diss. Leipzig.
- Beekman, W. E.: 1924. Ueber die Torsion des Stengels von *Psilotum* Bernhardi. Rec. trav. bot. néerl. 21.
- Benecke, W. und Jost, L.: 1923/24. Pflanzenphysiologie, Bd. II. Jena.
- Beyer, A. d.: 1925. Untersuchungen über den Traumatropismus der Pflanzen. Biol. Centralbl. 45.
- Brauner, L.: 1927. Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jhb. wiss. Bot. 66.
- 1928. Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jhb. wiss. Bot. 68.
- 1930. Untersuchungen über die Elektrolyt-Permeabilität und Quellung einer leblosen natürlichen Membran. Jhb. wiss. Bot. 73.
- Brauner, L. und Bünning, E.: 1930. Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. Ber. D. bot. Ges. 48.
- Brauner, L. und Amlong, H. U.: 1933. Zur Theorie des geoelektrischen Effekts. Protoplasma 20.
- Bünning, E.: 1928/29. Ueber Seismoreaktionen von Staubgefäßen und Narben. Zeitschr. f. Bot. 21.

- Cholodny, N.: 1926. Neue Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jhb. wiss. Bot. 65.
- 1927. Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zentralbl. 47.
- Czapek, F.: 1898. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jhb. wiss. Bot. 32.
- Dippel, L.: 1898. Das Mikroskop und seine Anwendung. 2. Aufl. Braunschweig.
- Fliry, M.: 1932. Zur Wirkung der Endknospe auf die Hypokotylstreckung des Dikotylenkeimlings. Jhb. wiss. Bot. 77.
- Frank, A. B.: 1870. Die natürliche waagerechte Richtung von Pflanzenteilen usw. Leipzig.
- 1873. Zur Frage über den Transversalgeotropismus und den Heliotropismus. Bot. Ztg. 31.
- Frey, A.: 1928. Das Wesen der Chlorzinkjodreaktion und das Problem des Faserdichroismus. Jhb. wiss. Bot. 67.
- Gradmann, H.: 1921. Die Ueberkrümmungsbewegungen der Ranken. Jhb. wiss. Bot. 60.
- 1925. Die Bewegungen der Ranken und die Ueberkrümmungstheorie. Jhb. wiss. Bot. 65.
- 1927. Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen. Jhb. wiss. Bot. 66.
- v. Guttentberg: 1926. Die Bewegungsgewebe. Hdb. der Pflanzenanatomie, hgg. von K. Linsbauer. Bd. 5.
- Haberlandt, G.: 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 6. Aufl.
- Hannig, E.: 1908. Ueber hygroskopische Bewegungen lebender Blätter bei Eintritt von Frost und Tauwetter. Ber. D. bot. Ges. 26 a.
- Hartmann, H.: 1932. Reaktionen von Koleoptilen und Wurzeln im elektrischen Feld. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanze. 19.
- Heyn, A. N.: 1931. Die Mechanik der Zellstreckung. Rec. trav. bot. néerl. 28.
- Höber, R.: 1924. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig. 5. Aufl.
- Hofmeister, W.: 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Hdb. der physiologischen Botanik. Leipzig.
- Kisser, J.: 1931. Wuchsstoffe, Wundstoffe und im Licht entstehende Hemmungsstoffe als Ursachen von tropistischen Krümmungen. Forschungen und Fortschr. 7.
- Kögl, F. und Haagen Smit, A.: 1931. Ueber die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. Kon. Ak. Wet. Amsterdam. 34.
- Konning, H. C.: 1933. Het winden der slingerplanten. Diss. Utrecht.
- Loeb, J.: 1913. Die Tropismen. Hdb. der vergl. Physiologie, hgg. von Winterstein. Bd. 4.
- Loev, L.: 1926. Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Flora N. F. 20.
- Molisch, H.: 1931. Botanische Versuche ohne Apparate. Jena.
- Nägeli, C. und Schwendener, S.: 1877. Das Mikroskop. Leipzig. 2. Aufl.
- Nemecek, R.: 1922. Ueber die Abhängigkeit des Längenwachstums der Wurzeln und des Stengels von ihrer Lage. Oesterr. bot. Zeitschr. 71.
- Noack, K.: 1921. Ueber Orientierungsbewegungen der Schaublütenstiele in der Gattung Hydrangea. Jhb. wiss. Bot. 60.
- Noll, F.: 1892. Die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe. Flora Suppl. 76.
- Overbeck, F.: 1926. Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmungen und des Wachstums der Keimwurzeln von *Vicia Faba*. Zeitschr. f. Bot. 18.

- Pfeffer, W.: 1904. Pflanzenphysiologie. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig.
- Pringsheim, E. G.: 1931. Untersuchungen über Turgordehnungen und Membranbeschaffenheit. Jhb. wiss. Bot. 74.
- Pütter, A. 1911. Vergleichende Physiologie. Jena.
- Rawitscher, F.: 1928. Das Nicken der Mohnknospen. Jhb. wiss. Bot. 67.
- 1928/29. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Kreisens und Windens der Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. 21.
- 1932. Der Geotropismus der Pflanze. Jena.
- Remer, W.: 1900. Beiträge zur Anatomie und Mechanik tordierender Grannen bei Gramineen. Diss. Breslau.
- Sachs, J.: 1874. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig.
- 1882. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
- 1893. Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Bd. II. Leipzig.
- Scholtz, M.: 1892. Die Nutationen der Blütenstiele der Papaver-Arten und der Sprossenden von *Ampelopsis quinquefolia* Michx. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanze. 5.
- Schulz, H.: 1921. Ueber Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte. Jhb. wiss. Bot. 60.
- Schwendener, S.: 1898. Ueber Quellung und Doppelbrechung veget. Membranen. Gesammelte bot. Mitteilungen. Bd. I. Berlin.
- Schwendener, S. und Krabbe, G.: 1898. Ueber die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Gesammelte bot. Mitteilungen. Bd. II. Berlin.
- Söding, H.: 1926. Ueber den Einfluss der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. Jhb. wiss. Bot. 65.
- 1931. Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. Jhb. wiss. Bot. 74.
- Stark, P.: 1916. Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jhb. wiss. Bot. 57.
- Steinbrinck, C.: 1888. Ueber die Abhängigkeit hygroskopischer Spannkkräfte von der Zellwandstruktur. Ber. D. bot. Ges. 6.
- 1906. Ueber Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Centralbl. 26.
- 1910. Ueber die Ursachen der Krümmungen einiger lebender Achsenorgane infolge von Wasserverlust. Ber. D. bot. Ges. 29.
- Stern, K.: 1924. Elektrophysiologie der Pflanzen. Berlin.
- Stolley, I.: 1928. Ueber die Ursachen der Bewegungen einiger Blütenstiele. Jhb. wiss. Bot. 67.
- de Vries, H.: 1872. Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzenteile. Arbeiten d. bot. Instituts Würzburg. I.
- 1892. Monographie der Zwangsdrehungen. Jhb. wiss. Bot. 23.
- Went, F. W.: 1928. Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl. 25.
- 1932. Eine botanische Polaritätstheorie. Jhb. wiss. Bot. 76.
- Wiesner, J.: 1881. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien.
- Ziegenspeck, H.: 1928. Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumserscheinungen bei Pflanzen. Bot. Archiv. 21.
- Zollikofer, C.: 1929. Untersuchungen zur floralen Bewegung von *Tussilago Farfara*. Zeitschr. f. Bot. 21.