

ISSN 0073-8417

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

**BIOLOGIE**

SERIE 14 · NUMMER 32 · 1981

FILM B 1420

- **Zusammenwirken von Geotropismus und  
Phototropismus bei der Haferkoleoptile**  
Aufnahmen von H. GRADMANN  
aus den Jahren 1925 und 1926



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 24 m, 2 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1925/26, veröffentlicht 1981.

Der Film wurde aus Forschungsaufnahmen zur Veröffentlichung der Ergebnisse zusammengestellt.

Die Aufnahmen entstanden durch H. GRADMANN. Bearbeitet und veröffentlicht durch das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD.

*Zitierform:*

GRADMANN, H.: Zusammenwirken von Geotropismus und Phototropismus bei der Haferko-  
leoptile. Aufnahmen von H. GRADMANN aus den Jahren 1925 und 1926. Film B 1420 des IWF,  
Göttingen 1981. Publikation von H. GRADMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14,  
Nr. 32/B 1420 (1981), 18 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Dr. H. GRADMANN, Hennentalweg 6, D-7400 Tübingen.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (0551) 202202

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

HANS GRADMANN, Tübingen

Film B 1420

**Zusammenwirken von Geotropismus und Phototropismus  
bei der Haferkoleoptile**  
**Aufnahmen von H. GRADMANN aus den Jahren 1925 und 1926**

Verfasser der Publikation: HANS GRADMANN

Mit 9 Abbildungen

*Inhalt des Films:*

**Zusammenwirken von Geotropismus und Phototropismus bei der Haferkoleoptile.** Der Film zeigt, wie nach Einwirkung eines phototropischen oder geotropischen Reizes auf eine (nahezu) ruhende Koleoptile eine entsprechende (positiv phototrope oder negativ geotrope) Reaktion und anschließend eine Folge von Gegenreaktionen mit Überkrümmungen auslöst, werden von periodischen Schwankungen um eine Gleichgewichtslage, die beim Nachlassen des Wachstums immer kleiner werden und zu einem Stillstand in der Ruhelage führen, ein Prozeß, den man heute als „Regelung durch Rückkoppelung“ bezeichnet.

Es zeigt sich ferner, daß bei zunehmender Temperatur sowohl Reiz wie Reaktion zunehmen, allerdings die Reaktion in geringerem Maße, weil sie den Anforderungen des Reizes nicht ständig zu folgen vermag. Es muß daher unter sonst gleichen Bedingungen eine Amplitude geben, auf die größere Amplituden zurückgehen, kleinere sich verstärken, bis eine konstante Schwingung in der Ebene der Reizung erreicht ist. Da die Haferkoleoptilen aber wie die meisten Keimlinge nach allen Richtungen gleich reagieren, gilt das für Schwankungen in allen Richtungen, bis sie überall den Grenzwert erreicht haben und aus unterschiedlichen Schwankungen eine vollendete Kreisbewegung geworden ist.

Wenn man weiß, daß der Übergang von pendelförmigen zu kreisförmigen Bewegungen nach ganz bestimmten Gesetzen verläuft (Drehung der Ellipsen) und beim Ausschalten von Geo- und Phototropismus dieser Übergang genau in der gleichen Weise abläuft, so kann man nur daraus schließen, daß auch bei den autonomen (oder „endonomen“) Bewegungen Überkrümmungen maßgebend beteiligt sind. Tatsächlich ist auch schon lange bekannt, daß auch bei den autotropen Bewegungen Überkrümmungen die Regel sind.

*Summary of the Film:*

**Combined Effects of Geotropism and Phototropism on the Oat Coleoptile.** The film shows the positive phototropic or negative geotropic reaction, respectively, of an almost dormant oat coleoptile, following exposure to a phototropic stimulus. This is followed by a series of countermovements with overshoot movements, which result from periodic oscillations

around an equilibrium position. These countermovements become smaller as growth slows down and end in a standstill at a normal position. This process of reaction and counterreaction is now called regulation by feedback.

In addition, it is shown that with increasing temperature, both stimulus and reaction become larger. However, the reaction increases more slowly, because it cannot keep up with the demands of the stimulus. There must, therefore, be an amplitude to which – under otherwise constant conditions – larger stimulus amplitudes return and to which smaller amplitudes increase, until a constant oscillation at this level of stimulus is reached. Since the oat coleoptile (as is the case in most shoots) reacts in all directions equally well, this is true for oscillations in all directions: until the upper limit is reached and a perfectly circular movement results from the different oscillations.

If one knows that the transition from swinging to circular movement occurs according to certain specific laws (turning of ellipses) and that the transition occurs in the same way on removal of geo- and phototropism, so must one conclude that overshooting is also the determinant factor by autonomic (or „endonomic“) movements. In fact it has long been known that overshooting is normal for autotrophic movements.

#### *Résumé du Film:*

**Effets conjoints du géotropisme et du phototropisme chez la coléoptile avoine.** Le film montre, sous l'influence d'une excitation phototropique ou géotropique sur une coléoptile (pratiquement) au repos, une réaction afférente (positive phototrope ou négative géotrope), puis une série de mouvements opposés avec contorsions, déclenchés par des oscillations périodiques autour d'une position d'équilibre. Les oscillations s'amenuisent lorsque la croissance se ralentit et s'arrêtent dans la position de repos, processus qualifié aujourd'hui de «régulation par réaction».

On constate en outre que lorsque la température augmente, l'excitation de même que la réaction s'intensifient, la réaction toutefois dans une mesure moindre car elle ne peut répondre en permanence aux sollicitations de l'excitation. Il doit par conséquent exister, dans des conditions par ailleurs identiques, une amplitude vers laquelle tendent à la fois les amplitudes plus grandes et les amplitudes plus petites, jusqu'à obtention d'une oscillation constante à l'échelle de l'excitation. Or, comme les coléoptiles avoine, de même que la plupart des germes, ont des réactions similaires dans toutes les directions, ce phénomène s'applique aux oscillations dans tous les sens, jusqu'à ce que la valeur limite ait été atteinte de toutes parts et que les différentes oscillations aient abouti à une oscillation en cercle accomplie.

Comme on sait maintenant que la transition entre les oscillations de pendule et les oscillations en cercle répond à des lois bien précises – rotation des ellipses – et que cette transition se déroule exactement de la même façon lorsqu'on arrête le géotropisme et le phototropisme, on peut en déduire que les contorsions jouent un rôle capital, même dans les mouvements autonomes – ou endonomes. En fait, il est connu depuis longtemps que les contorsions sont de règle, même dans les mouvements autotropes.

#### **Allgemeine Vorbemerkungen**

Über die kreisenden Bewegungen der Windepflanzen, die wie die Bohne sich mit ihrem ganzen Körper um eine Stütze schlingen, und der Rankenträger, die sich mit besonderen Organen, den fadenförmigen, oft auch verzweigten Ranken an der Stütze festhalten wie die Erbse, haben sich bedeutende Forscher frühzeitig ihre Gedanken gemacht, in wechselndem Erfolg. Während CESALPINO schon im 16. Jahrhundert

([3]) wenigstens den äußeren Ablauf dieser Bewegungen richtig schilderte und auch ihren Sinn als das Suchen nach einer Stütze zutreffend deutete, hinderte das TREVIRAN ([26]) noch 1799 nicht daran, zu erklären: „Wenn man in einer beträchtlichen Entfernung von einem Weinstock eine Stange setzt, so verändert derselbe sofort seinen Lauf, bis er jene Stange umschlungen hat.“

Als dann 1812 KNIGHT ([19]) die Entdeckung machte, daß die Ranken von *Parthenocissus quinquefolia* ihre Stütze (einen Baumstamm oder eine Mauer) durch negativen Phototropismus finden, übertrug er diese Vorstellung auf alle Ranken und Windepflanzen, ohne sich die Vorgänge näher anzusehen.

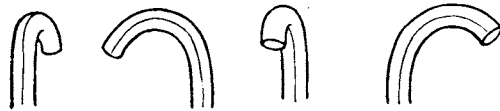


Abb. 1. Vier Stadien einer Kreisbewegung nach links: Krümmungen nach hinten, links, vorn und rechts: die aufgetragene Linie bleibt immer auf derselben des Organs

Zu wesentlichen Fortschritten führte ein Preisausschreiben der Tübinger Medizinischen Fakultät vom Jahre 1826 über das Zustandekommen des Umschlingens einer Stütze durch Ranken und Windepflanzen. Die beiden preisgekrönten Arbeiten von HUGO MOHL ([20]) und PALM ([21]) kamen gleicherweise zu dem Schluß, daß wenigstens bei den Windepflanzen die Kreisbewegung nicht nur für das Finden, sondern auch für das Umschlingen einer Stütze verantwortlich ist. Aber MOHL, der große Denker, nahm fälschlicherweise an, daß die Kreisbewegungen der Spitze durch Torsionen der unteren Stengelteile bewirkt würden und daß es sich dabei um vorübergehende Dehnungen des Gewebes in verschiedenen Richtungen („Variationsbewegungen“) handle, während PALM, in diesem Fall der gründlichere Beobachter, richtig erkannte, daß die Bewegungen in wechselnden Krümmungen bestehen, und zwar aus Krümmungen, die durch ungleiches Wachstum zustande kommen („Wachstumsbewegungen“ oder „Nutationen“). Was sich aber durchsetzte und 40 Jahre lang die herrschende Meinung blieb, war die Ansicht des berühmten HUGO MOHL und nicht die besser begründete des weniger bekannten PALM, trotz der Bestätigung durch DUTROCHET 1844 ([5]), bis 1865 ein anderer großer Denker, CHARLES DARWIN, sich mit der Sache befaßte und die Frage auch experimentell klärte: man braucht nur den Gipfel einer kreisenden Windepflanze oder auch eine Ranke am Grunde zu befestigen und auf einer Seite mit einer Tuschelinie zu versehen, um zu erkennen, daß das Organ dabei in der Regel keine Torsion erleidet: nach Ablauf einer Runde liegt die Linie immer wieder auf derselben Seite (s. Abb. 1). Das Kreisen besteht hier in einer fortlaufenden Krümmung nach verschiedenen Himmelsrichtungen wie bei einem Turner, der die Übung des „Rumpffrollens“ macht, ohne dabei die Schultern zu verdrehen.

Die Meinung, allein durch eine solche „autonome Nutation“ werde das Umschlingen einer Stütze bewirkt, wurde 1883 durch BARANETZKI ([2]) widerlegt, der nach-

wies, daß auch negativer Geotropismus im Spiele war. Anders wäre die Tatsache, daß nur senkrecht oder schief stehende Stützen von den Windepflanzen in der Richtung nach oben umwunden werden, auch gar nicht zu erklären. Aber BARANETZKI hat auch beobachtet, daß bei den meisten Windepflanzen, die ja in der Regel eine bestimmte Winderichtung einhalten, die geotropische Aufkrümmung mit einer entsprechenden Flankenkrümmung verbunden ist (bei den Linkswindern nach links und bei den Rechtswindern nach rechts), so daß er von einem Transversalgeotropismus sprechen konnte, bei dem durch den Schwerereiz nicht die Unterseite, sondern eine mehr oder weniger seitwärts gerichtete Flanke zu verstärktem Wachstum angeregt wird. Damit scheint aber klar, daß bei solcher Abhängigkeit von der wechselnden Lage zur Schwerkraft von einer gleichmäßigen „rotierenden Nutation“ (JULIUS SACHS [24]) nicht gelten. Die folgenden Jahrzehnte brachten keine wesentlich neuen Befunde (wenn wir von den Klinostatenversuchen SCHWENDENERS ([25]) absehen, die aber nur wenig Beachtung fanden). Es erfolgten nur Diskussionen darüber, ob die Kreisbewegung bei den verschiedenen Objekten durch rotierende Nutation oder durch geotropische Reaktionen zustande käme, obwohl die „Theorie der rotierenden Nutation“ über das Zustandekommen der Kreisbewegungen eigentlich gar nichts aussagt, sondern den Vorgang nur äußerlich beschreibt.

Wir können RAWITSCHER ([23]) nur zustimmen, wenn er in seinem Buch über den Geotropismus der Pflanzen (1932, S. 298) feststellt, daß unser Wissen über das Zustandekommen der Kreisbewegungen damals noch sehr unvollkommen war und daß erst das Jahr 1920 zu neuen Fortschritten führte. Daß RAWITSCHER für den Einsatz einer neuen Entwicklung gerade das Jahr 1920 wählte – das Jahr, in dem ich meine Überkrümmungstheorie aufstellte, während seine eigenen Untersuchungen auf diesem Gebiet erst 1923 einsetzten – das könnte darauf hindeuten, daß er dieser Theorie eine wesentliche Bedeutung zuschrieb, wenn er sie auch nicht voll anerkannte. Ein gründliches Eingehen auf sie ist schon deshalb geboten, weil die von mir stammen- den Filme gerade den Zweck hatten, diese Theorie zu veranschaulichen.

### Untersuchungsmethoden

Den Anstoß zu meinen Untersuchungen gab mein hochverehrter Lehrer HERMANN VÖCHTING in Tübingen, der mir im Sommer 1914 als Thema für eine Zulassungsbearbeitung zum Staatsexamen eine Arbeit von FITTING ([6]) über die Bewegungen der Ranken gab. Fitting hatte in diesen Untersuchungen vor allem das Zustandekommen der Umschlingung einer Stütze durch den Berührungsreiz (den „Haptotropismus“ der Ranken) geklärt und die vorausgehenden Kreisbewegungen nur kurz behandelt. Aber gerade diese Kreisbewegungen haben mich durch ihre Schönheit und überraschende Gesetzmäßigkeit angezogen und nicht mehr losgelassen. Dabei kam mir eine neue Beobachtungsmethode zustatten. Man hatte früher die Bewegungen der Rankenspitzen an einer darüber waagrecht befestigten Glasplatte verfolgt mit Hilfe einer daraufgestellten Visiervorrichtung, die eine genau senkrechte Projektion ermöglichte. Man kann auf diese Visiervorrichtung verzichten, wenn man dafür sorgt, daß die hell beleuchtete Rankenspitze sich vor einem dunklen Hintergrund abhebt. Dann spiegelt sich die Pupille des beobachtenden Auges, und man braucht nur das

Auge so zu halten, daß die Rankenspitze in den Mittelpunkt des Pupillenbildes fällt, und die senkrechte Projektion ist gewährleistet. Man braucht also nur den Punkt, an dem die Rankenspitze auf der Glasplatte erscheint, durch einen Tuschepunkt zu markieren und die Messung ist erledigt. Das Verfahren ist nicht nur rasch und einfach durchzuführen, es führt auch zu genauen Ergebnissen, wie die folgenden Figuren zeigen. (In all diesen Figuren entsprechen die Punkte den beobachteten, die von

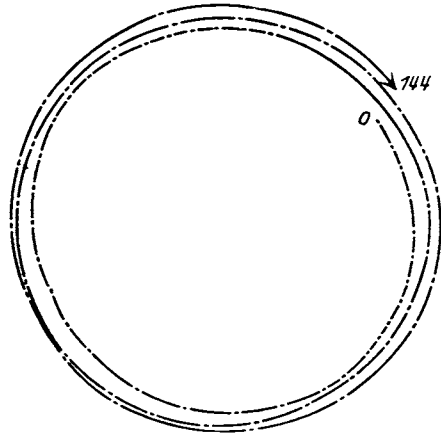


Abb. 2. Normale kreisförmige Bewegung einer Ranke von *Sicyos angulatus*. Bahn der Spitze, von oben gesehen, während 144 Minuten, auf 1/4 verkleinert

Zeit zu Zeit auf durchscheinendes Papier übertragen und durch Pfeile miteinander verbunden wurden. Die Beobachtungen konnten währenddessen auf einer erneuerten Glasplatte weitergehen. Die Bewegungen in senkrechter Richtung konnten in gleicher Weise an einer senkrecht aufgestellten Glasplatte verfolgt werden.)

Die ganz regelmäßigen Kurven trifft man in der freien Natur kaum an, weil da meist verschiedene Vorgänge zusammenwirken. Es kreisen nicht nur die Ranken, sondern auch die Sprosse, die die Ranken tragen, nach demselben Prinzip, aber um eine andere Achse und in anderem Rhythmus. Deshalb kann man die Gesetzmäßigkeit der Teilvorgänge nur erkennen, wenn man sie getrennt untersucht. So wurden die Ranken unserer Versuchspflanze *Sicyos* immer an der Basis senkrecht befestigt, und wo das Gewicht der überhängenden Spitze die Krümmungen der unteren Rankenteile stark beeinflusst, was bei den meisten Ranken der Fall ist, kann man sich einfach dadurch helfen, daß man sie soweit verkürzt, daß sie ihr Gewicht selbst tragen können. Es zeigte sich, daß die Bewegungen dann viel regelmäßiger ablaufen (Abb. 2). So haben wir die Ranken bei unseren Versuchen zur Zeit ihres lebhaftesten Wachstums etwa auf die Hälfte verkürzt, um ein Bild von den reinen Wachstumsbewegungen zu bekommen.

So war es möglich, durch Isolierung von Teilvorgängen und genügend rasche Aufeinanderfolge der Beobachtungen fortlaufende Kurven zu erhalten, auch in Fällen, wo frühere Autoren die Nutationen als unverständliche Zickzackbewegungen beschrieben haben.

Meine Untersuchungen wurden zwar nach einigen Wochen durch einen Weltkrieg unterbrochen, aber nach meiner Rückkehr an Weihnachten 1918 mit wachsender Begeisterung fortgesetzt.

### Die Flankenkrümmung der Windepflanzen

Zufällig ergab sich, daß bei der Wiederaufnahme meiner Untersuchungen am Tübinger Botanischen Institut eine Anzahl *Bowiea*-Pflanzen (*B. volubilis*) vorhanden waren, die mir Herr Professor SIERP freundlicherweise zur Verfügung stellte. Von *Bowiea* war schon bekannt, daß sie nur eine schwache Flankenkrümmung nach links zeigt, und daß sie gelegentlich auch im anderen Sinn, rechtsherum kreisen kann. Mir war es oft nicht möglich, an einer zur Ruhe gekommenen Spitze nach geotropischer Reizung überhaupt eine Abweichung von der senkrechten Aufrichtung festzustellen, aber es war ein Kleines, die Sprosse durch aufeinanderfolgende Reize in verschiedener Richtung nach Belieben zum Rechts- oder Linkskreisen zu veranlassen, nur daß das Rechtskreisen von geringer Dauer war. Daraus schien hervorzugehen, daß der negative Geotropismus allein schon genüge, eine Kreisbewegung herbeizuführen, und die Flankenkrümmung nur die Aufgabe habe, ein Winden in konstanter Richtung zu erleichtern. Der Nachweis, daß bei *Bowies* die Kreisbewegung allein durch geotropische Reaktionen, ihren Überkrümmungen und den dadurch bewirkten Gegenkrümmungen zustandekommen kann, schien mir gelungen zu sein, und die Arbeit fand eine ungewöhnlich positive Aufnahme. War diese „Überkrümmungstheorie“ zutreffend, so mußte sie erst recht für die Kreisbewegungen der Ranken gelten, bei denen eine Flankenkrümmung noch nie beobachtet worden war. In der Tat haben die nachfolgenden Untersuchungen an Ranken noch wesentlich genauere positive Ergebnisse gebracht, und deshalb wird sich unsere folgende Darstellung vorwiegend auf Beispiele an Ranken stützen.

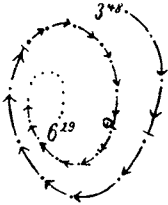


Abb. 3. Vertikal befestigte Ranke, auf 6 cm zurückgeschitten. Spitze von oben 3<sup>44</sup>–6<sup>29</sup> p. m. Temperatur 1<sup>h</sup>: 26,5°, 6h 50': 23°



Abb. 4. Bewegungen eines Rankenstumpfs (von oben gesehen), der unmittelbar vorher 10 min nach vorn umgelegt worden war: geotropische Reaktion, Rückreaktion und Übergang zu schmalen Ellipsen



Von der pendelförmigen zur kreisförmigen Bewegung

Zunächst ergab sich eine weitere Erfahrung ganz von selbst aus der Notwendigkeit, die Versuche in einem Gewächshaus durchzuführen, das bei Nacht immer stark abkühlte. Dabei zeigte sich eine starke Abhängigkeit der Bewegungsamplitude von der Temperatur: gelegentlich konnte schon im Lauf des Nachmittags bei einem Rückgang der Temperatur eine Verkleinerung der Kreise beobachtet werden (Abb. 3), und am Morgen waren die meisten an der Basis senkrecht befestigten Rankenstrümpfe gerade aufgerichtet. Damit war nun die Möglichkeit gegeben, den Einfluß des Schwerreizes auf die unbewegte Ranke festzustellen. So zeigt sich in Abb. 4 nach einem Umlegen von 10 Minuten Dauer nach vorn eine eindeutige negativ geotropische Reaktion nach hinten, gefolgt von weiteren geotropischen Gegenreaktionen nach hinten und wieder nach vorn in zunächst abnehmendem Ausmaß.

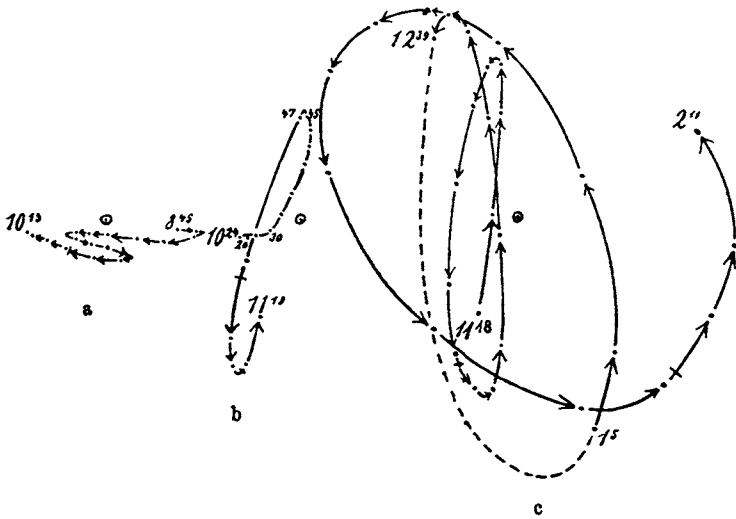


Abb. 5. Vertikal befestigte Ranke, um 8<sup>h</sup> auf 8 cm zurückgeschnitten, 10<sup>16</sup> für 5 min umgelegt. Spitze von oben: a) 8<sup>45</sup>–10<sup>15</sup>, b) (10<sup>20</sup>–11<sup>18</sup>, 11<sup>18</sup>–2<sup>11</sup>. Temp. von 8<sup>h</sup>: 19° bis 1<sup>h</sup>: 26,5°. 6<sup>h</sup>: 23°

Abb. 5 zeigt einen entsprechenden Vorgang, ausgehend von einer noch nicht ganz beruhigten „Pendelbewegung“ von rechts nach links und wieder zurück – sagen wir in West-Ost-Richtung (5a), nach einem Umlegen von 5 min Dauer gegen Süden in seinem weiteren Verlauf: Zunächst setzt sich das west-östliche Pendeln noch eine Zeitlang fort (5b), bis etwa 10 min nach Beginn der Reizung eine energische Bewegung nach Norden einsetzt, wieder gefolgt von Gegenbewegungen, die sich jetzt (5c) nach allen Seiten verstärken, während die Temperatur von 19°C auf 26°C ansteigt. Wir beobachten also nicht nur beim Rückgang der Temperatur eine Verkleinerung, sondern auch bei Erhöhung der Temperatur eine Zunahme der Ausschläge, aber nicht im gleichen Maße. Die Reizgröße ist proportional dem Sinus des Ablenkungswinkels (Reizmengengesetz), die Reaktionsgröße est aber außerdem noch abhängig von den Wachstumsmöglichkeiten (wie Wasser- und Energievorräte, Ge-

webswiderstände u. s. w.), und deshalb müssen bei zunehmendem Reiz die Reaktionen hinter den Anforderungen des Reizes immer mehr zurückbleiben: starke Reize haben verhältnismäßig schwache und schwache Reize verhältnismäßig starke Reaktionen zur Folge, und so muß es bei jeder bestimmten Temperatur eine Reizgröße

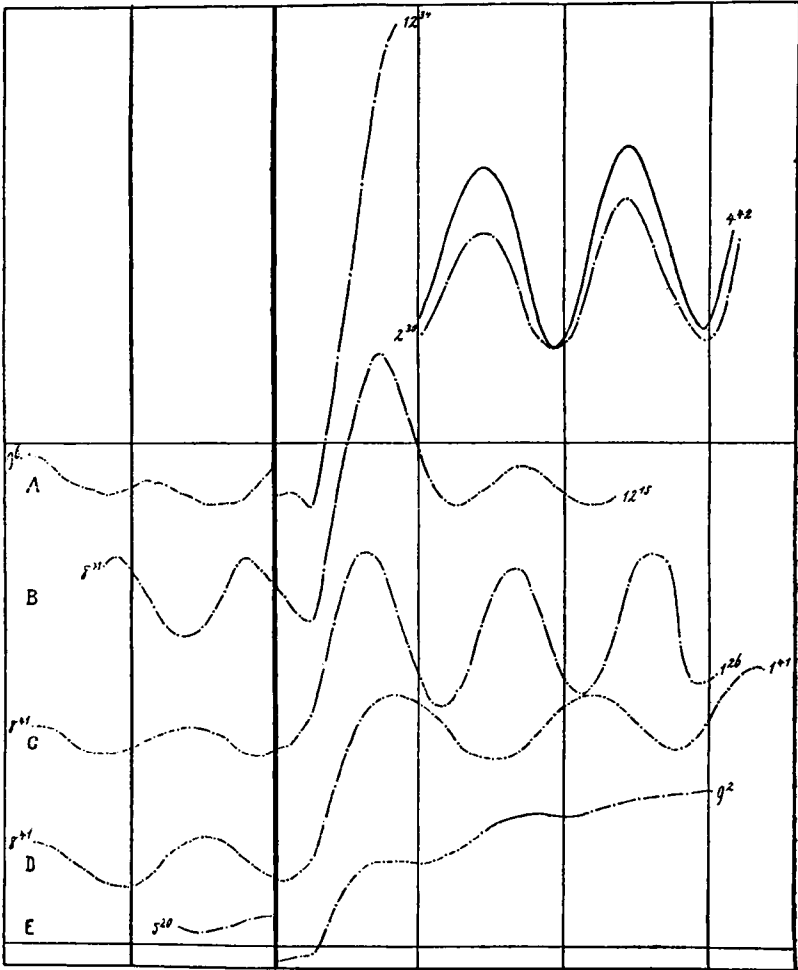


Abb. 6. Bewegungen von 5 Rankenstümpfen. Abszisse: Zeit (senkrechte Linien Stundenabstände. Alle Ranken wurden umgelegt (dicke Linie) und die Bewegungen in der Richtung des Umlegens auf der Ordinate abgetragen. Überall geotropische Aufrichtung, die unmittelbar in Pendelbewegungen übergeht. (Bei Ranke A zweistündige Unterbrechung)

(Ausgangsstellung) geben, die einen gleich großen Ausschlag nach der Gegenseite bewirkt, und alle schwächeren Ausschläge müssen sich so lange verstärken, bis dieses Ziel erreicht ist und die Bewegung mit konstanten Schwingungen weitergeht.

Zu einer solchen theoretisch abzuleitenden Bewegung in der Ebene der geotropischen Aufrichtung kann es aber in Wirklichkeit nicht kommen. Die Bewegungen der Lebewesen sind allen mathematischen Formulierungen zum Trotz nie ganz exakt vorherzusagen, weil es immer auch kleine zusätzliche Einflüsse gibt, die wir nicht voraussehen können. Weicht nun eine Ranke bei ihrer geotropischen Aufrichtung auch nur geringfügig ab, so ergibt sich daraus ein etwas größerer Ausschlag nach der Gegenseite, also quer zur ursprünglichen geotropischen Reaktion und eine Reihe weiterer Gegenausschläge, die sich so lange verstärken, bis überall der Gleichgewichtswert erreicht und die Pendelbewegung zur regelmäßigen Kreisbewegung geworden ist (s. Abb. 2).

Man könnte dann vereinfachend sagen, daß in jedem Zeitpunkt die in der Bewegung hinten liegende Flanke sich deshalb am stärksten verlängert, weil sie eine Phase (einen Viertelumlaufl) früher Unterseite war. Dann müßte also die Phasendauer gleich der Reaktionszeit sein. In Wirklichkeit stellte sich heraus, daß die Phasen immer etwas länger dauerten als die an einer ruhenden Ranke festgestellte Reaktionszeit. Das ergibt sich einfach daraus, daß zwar der Beginn der Reaktion im allgemeinen dem Beginn der Reizung in bestimmtem Abstand folgt, nicht aber das Ende der Reaktion dem Ende der Reizung, die Reaktion vielmehr etwas länger dauert, und darum dauert es auch etwas länger, bis die Gegenbewegung sich durchsetzen kann.

Wir sehen uns jetzt noch das Verhalten einiger Rankenstümpfe an, die zunächst um eine senkrechte Achse kreisten, dann aber durch Umlegen um  $90^\circ$  in ihren Bewegungen gestört wurden: die fünf Ranken der Abb. 6 wurden durch den neuen Reiz in ganz verschiedenen Bewegungsstadien getroffen, teils in der Nähe eines Kulminationspunktes, teils während der aufsteigenden oder absteigenden Bewegung. In allen Fällen setzt sich die alte Bewegungsform noch etwa 10 Minuten lang fort und wird dann (nach Ablauf der Reaktionszeit) von einer kräftigen negativ geotropischen Reaktion unterbrochen, die sich unmittelbar in rhythmischen Bewegungen fortsetzt. Die neue Periodik besteht also keineswegs in einer automatischen Fortsetzung der vorhergehenden Periodik, sondern bedeutet einen Neuanfang mit einer geotropischen Reaktion und einer Folge von Überkrümmungen. Wohl sind die Amplituden je nach dem Alter und Entwicklungszustand der betreffenden Ranke individuell verschieden, und die ursprüngliche Synchronie geht rasch verloren, aber überall schließen sich an die willkürlich gesetzten Reaktionen periodische Gegenbewegungen von nahezu konstanter Dauer an. (Das Bild gibt zugleich eine Vorstellung von dem Zusammenwirken geotropischer und autotropischer Reaktionen. Denn nur die Bewegungen nach oben sind geotropisch, die Abwärtsbewegungen sind rein autotropische Rückkrümmungen.)

Bis jetzt haben wir uns der Übersichtlichkeit halber nur mit der Abhängigkeit der Überkrümmungsbewegungen vom negativen Geotropismus beschäftigt. Aber es ist leicht zu sehen, daß es viele Pflanzenorgane gibt, deren Ruhelage auch von der herrschenden Lichtrichtung mitbestimmt wird, insbesondere Keimlinge und Sproßgipfel, Blatt- und Blütenstiele. Sie stellen sich auf eine bestimmte mittlere Ruhelage ein, um die die in lebhaftem Wachstum begriffenen Teile ihre Kreise beschreiben. Abb. 7

läßt dieses Verhalten bei den Haferkeimlingen erkennen, die im Ruhestand eine deutliche, wenn auch schwache Neigung gegen die über der Mitte befindliche Lichtquelle zeigen, während die rasch reagierenden Spitzen um diese Ruhelage schwanken.



Abb. 7. Übergang von einer experimentell erzeugten Reizbewegung zu Überkrümmungsbewegungen. Daueraufnahme von 6 Keimlingen von *Helianthus annuus* nach vorausgegangenem Umlegen nach links. Licht von oben Mitte. Dauer der Aufnahme: 9 Stunden

Als neuerdings wieder nachgewiesen werden konnte, daß sich Kreisbewegungen auch bei der Ausschaltung äußerer Reize durch Drehung um die horizontale Klinostatenachse fortsetzen (GRADMANN [8], RAWITSCHER [22]), glaubten manche Autoren, auf die Vorstellung einer gleichmäßig rotierenden Nutation zurückkommen zu müssen. So könnte man denken, wenn man nur die vollendete Kreisbewegung im Auge hat und nicht ihr Zustandekommen unter dem Einfluß äußerer Reize, die die ständig wechselnde Lage der Linie stärksten Wachstums bestimmen. Eine gleichmäßig um ein Organ wandernde Wachstumszone kann nicht ständig wechselnde Ausschläge hervorrufen. Aber es gibt ja auch einen Autotropismus, die weit verbreitete Fähigkeit, auf eine Abweichung von einer bestimmten Wachstumsrichtung mit einer Gegenbewegung zu antworten, und wenn diese Reaktionen ebenfalls über das Ziel hinausschießen, so müssen sie auch zu regelmäßigen Kreisbewegungen führen. Bei normalem Wachstum wirkt sich der Autotropismus dadurch aus, daß er die Ruhelage zwischen den äußeren Tropismen mitbeeinflusst und damit auch die Kreisbewegungen um diese Ruhelage.

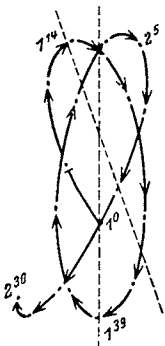


Abb. 8. Elliptische Bewegungen eines Rankenstumpfs mit der charakteristischen Drehung der Achse. Spitze von oben: 1<sup>h</sup>-2<sup>30</sup>

In der bisherigen Darstellung haben wir uns aber noch um eine sehr charakteristische Erscheinung nicht gekümmert, die Dehnung der „Ellipsen“ im Sinne der Spitzenbewegung, die wir in allen Fällen des Übergangs zur regelmäßigen Kreisbewegung beobachten (Bsp. Abb. 4 u. 5). Würden die Bewegungen in der Längsrichtung und die schwächeren Querbewegungen die gleiche Zeit erfordern, so müßten die Ellipsen immer breiter werden, ohne ihre Richtung zu ändern. Die Drehung der Achse

beruht sichtlich darauf, daß die schwächeren Reaktionen quer zur Hauptrichtung eine kürzere Zeit in Anspruch nehmen. Das illustrieren wir durch die Wiedergabe einer weiteren, besonders regelmäßigen Aufnahme (Abb. 8), an der dieser Zusammenhang leicht abzulesen ist. Damit verlieren allerdings die Umläufe ihren Charakter als Ellipsen und werden zu Schleifen, deren Achse sich im Sinne der Spitzenbewegung (hier im Sinne des Uhrzeigers) weiterbewegt. Das kann verschiedene Ursachen haben, vor allem aber die, daß, wie schon bemerkt, zwar die Größe der Reaktion streng abhängig ist vom Sinus des Ablenkungswinkels von der Senkrechten (nachgewiesen durch die Kompensationsmethode), die Größe der Reaktion aber auch von anderen Reaktionsbedingungen abhängig ist, und dann der Stärke des Reizes um so weniger folgen kann, je höher dieser ansteigt. Wenn sich aber nun gezeigt hat, daß die Kreisbewegung und ihr Zustandekommen genau denselben Gesetzen folgt bei Drehung um die horizontale Klinostatenachse, wo Geotropismus und auch Phototropismus ausgeschaltet sind und nur der Autotropismus übrig bleibt (Abb. 9 nach GRADMANN [8]), so scheint uns das die beste Bestätigung der Überkrümmungstheorie, die die Kreisbewegungen auf Tropismen irgendwelcher Art und ihre Überkrümmungen zurückführt.

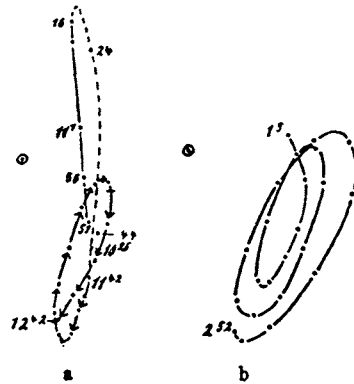


Abb. 9. Kreisbewegung durch Autotropismus. Rankenstumpf seit dem Vortage am die horizontale Klinostatenachse gedreht. 10<sup>26</sup>–11<sup>01</sup> Klinostat angehalten. Dann bei Weitergang des Klinostaten stark geotropische Reaktion mit anschließenden rein autotropischen Überkrümmungsbewegungen. a) 10<sup>26</sup>–12<sup>32</sup>. b) 1<sup>05</sup>–2<sup>52</sup>. Temperatur ansteigend von 8<sup>15</sup> (13°) bis 2<sup>40</sup> (24°)

### Überkrümmungsbewegungen als Regelungsvorgänge

Wenn ein Keimling die lotrechte Einstellung dadurch gewinnt, daß er auf jede Abweichung von der Senkrechten – dem „Sollwert“ – mit einer Bewegung in Richtung auf den Sollwert antwortet, die über diesen hinaus oder an ihm vorbei führt, und diese „Überkrümmung“ dann zu einer Gegenreaktion führt, so ist das eine negative „Rückkoppelung“, und wenn auf diese Weise eine Kreisbewegung entsteht, deren Amplitude mit zunehmendem Alter des betreffenden Stengelteils immer geringer wird, bis er nach Aufhören des Wachstums in der senkrechten Stellung verharret, so ist das eine typische „Regelung“. Auf diese Weise gewinnen aber alle Teile einer Pflanze ihre endgültige Lage zum Erdradius und meist auch zur Lichtrichtung – die Seitenzweige, Blatt- und Blütenstiele u.s.w. – wobei auch Torsionen mitwirken können, und wo die Regelung rasch genug vor sich geht, können Blüten und Blätter dabei dem Lauf der Sonne folgen. Schon DARWIN hat festgestellt, daß diese „Zir-

nutationen“ zum Wesen einer höheren Pflanze gehören, und auch JOHNSON nennt sie heute wieder „intimately connected with plant life“ (JOHNSON and HEATHCOTE [18]).

Diese Bewegungen variieren sehr stark, sie gehen, wie wir sahen, bei Nacht zurück und nehmen bei gutem Wachstum tagsüber um so mehr zu. Manche Forscher haben offenbar Bedenken, diese Vorgänge als Überkrümmungsbewegungen anzuerkennen, weil sie meinen, es widerspreche dem Satz von der Erhaltung der Energie, wenn man annehme, daß ein Ausschlag nach der einen Seite einen noch stärkeren Ausschlag nach der Gegenseite hervorrufen könne. Aber dieser Satz gilt, wenn Gegenstände von bestimmtem Energiegehalt miteinander reagieren, und ein Lebewesen ist kein solcher Gegenstand, sondern ein „offenes System“, das ständig Energie aufnimmt und wieder abgibt. Ein Reiz wie der geotropische hat nicht die Aufgabe, für die Reaktion die Energie zu liefern, sondern nur, sie auszulösen.

Auch beim Menschen und den Tieren sind solche periodischen Bewegungen, die immer wieder über das Ziel hinausschießen, allgemein verbreitet. Die Nahrungsaufnahme und Verdauung, die Herztätigkeit und der Blutkreislauf, die Ausscheidung und die Fortpflanzung werden mehr oder weniger streng geregelt, besonders auch die äußeren Bewegungen, wie wir sie bei den Pflanzen verfolgt haben. Wir bemerken solche bei dem Versuch, einen abstehenden Finger oder den ausgestreckten Arm ganz ruhig zu halten. Hier sind kleine Amplituden von Vorteil, und eine Vergrößerung in höherem Alter, weil dann die Gegenreaktionen zu spät einsetzen, wird zum lästigen Zittern, in erhöhtem Maße dann, wenn wir durch krampfhaftes Anspannen der Muskeln zu dämpfen versuchen, weil dann die Überkrümmungen um so größer ausfallen.

In anderen Fällen können gerade große Amplituden vorteilhaft sein, wenn die Ausschläge auch noch zu anderen Zwecken genutzt werden, so die periodischen Schwingungen des Fischschwanzes zum Schwimmen, die Flügel der Insekten und Vögel zum Fliegen und die Gliedmaßen gehender und laufender Tiere zur Fortbewegung auf dem Boden. Alle diese Bewegungen haben Regelungen durch Rückkopplung zur Grundlage, und auch hier zeigt sich wieder eine Parallele zum Pflanzenreich: Die Kletterpflanzen, bei denen das Kreisen um eine mehr oder weniger aufgerichtete Achse nach oben führt, die Kreisbewegungen aber zugleich auch das Auffinden einer Stütze ermöglichen, und zwar um so besser, je weiter sie ausgreifen. Darum finden wir hier eine geradezu ideale Ausbildung der Kreisbewegungen, und da die Klettertätigkeit die Blätter und Blüten in die verschiedensten Lagen bringt, müssen diese wieder besonders ausgiebige Überkrümmungsbewegungen machen, um eine günstige Lichtlage zu erreichen. Das sind auch die Ursachen, die die Beobachtung gerade der Kletterpflanzen so reizvoll machen.

### **Einwände gegen die Überkrümmungstheorie**

Es wäre unrecht, wollten wir nicht wenigstens kurz auf die Bedenken gegen die Überkrümmungstheorie eingehen. Wenn wir von Lateralgeotropismus absehen, der ja nur bei den Windepflanzen vorkommt und bei manchen von Ihnen (wie bei *Boewia*) nur eine untergeordnete Rolle spielt, so kann man, wie gesagt, das Wesen der

Überkrümmungstheorie so kennzeichnen, daß in jedem Augenblick die Flanke sich am stärksten verlängert, die einen Viertelumlauf vorher Unterseite war. RAWITSCHER ([22]) glaubte diesen Satz dadurch widerlegt zu haben, daß er den normalen Umlauf für die Zeit eines halben Umlaufs durch eine entgegengestellte senkrecht Glasplatte aufhielt und danach eine Fortsetzung der Kreisbewegung ungefähr in der normalen Form feststellen konnte. Gleichzeitig beobachtete er während des Anhaltens eine Torsion der angehaltenen Spitze, und stelltenun eine neue Theorie auf, wonach der horizontal liegende Sproß unter dem Einfluß der Erdanziehung Torsionen erleide, sog. „Geotorsionen“, und durch diese Torsionen dauernd eine andere Flanke von der Außenseite der Krümmung nach oben geführt werde. Demnach wären Torsionen das Primäre und die Krümmung nach verschiedenen Seiten die Folge. Kurz darauf wird aber bei der Besprechung des BARANETZKI-Versuchs sehr klar ausgeführt, daß es bei freischwebenden waagerechten Sprossen von *Calystegia* zu keinen Torsionen kommt: „Diese treten nur dann auf, wenn das Nutieren durch Glasplatten in der angegebenen Weise verhindert wird.“ Den dabei entstehenden Spannungen weicht aber der Sproß, wie RAWITSCHER schon vorher in Übereinstimmung mit BARANETZKI festgestellt hat, durch sog. antidrome Torsionen aus. Dabei wird die Hinterseite nach oben gekehrt. Das bedeutet, daß gleichzeitig die Unterseite zur Hinterseite wird, also der gleiche Erfolg, der auch bei der ungestörten Bewegung eintritt. Dann ist es kein Wunder, daß die Bewegung nach Entfernung des Hindernisses ungefähr in der gleichen Weise weitergeht. Daran kann auch das Hinzutreten einer geotropischen Flankenkrümmung nicht viel ändern. Denn auch bei ihr kommt es zur Torsion bei Behinderung der normalen Bewegung.

Beanstandet wird auch die Annahme des Verfassers, daß eine Ablenkung von der Ruhelage durch Überkrümmung eine ebenso große und sogar noch größere Abweichungen nach der Gegenseite herbeiführen könne, mit der Begründung, daß derartige Überkrümmungen für die Windepflanzen nicht festgestellt und auch sonst in der Pflanzenwelt (!) wohl kaum bekannt seien. Aber erstens begründe ich meinen Standpunkt nicht durch Annahmen, sondern durch Messungen, wie die wenigen hier wiedergegebenen Abbildungen wohl zur Genüge erkennen lassen, und im übrigen ist es gewöhnlich so, daß neue Erkenntnisse vorher noch nicht bekannt waren. Wenn ich mir überlege, was RAWITSCHER zu dieser kategorischen Ablehnung veranlaßt haben könnte, so bleibt mir nichts übrig als der Verdacht, er habe vorausgesetzt, der geotropische Reiz auch die Energie für die Reaktion liefern müsse, eine Vorstellung, mit der wir uns schon im letzten Abschnitt auseinandergesetzt haben.

### Das Schicksal der Überkrümmungstheorie

Nachdem schon CHARLES DARWIN erkannt hatte, daß die Wachstumsbewegungen (Zirkumnutationen) eine allgemeine Erscheinung in der Pflanzenwelt sind und für diese 1921 durch die Veröffentlichung der Überkrümmungstheorie eine allgemeine, auf Beobachtung und Messung begründete Erklärung gegeben war, hätte man erwarten können, daß die Gegner der neuen Theorie den Versuch gemacht hätten, ihre Abneigung zu begründen, entweder durch den Nachweis von Fehlern in der theoretischen Begründung oder durch eine Nachprüfung der experimentellen Grundlagen,

was sehr einfach hätte geschehen können. Aber nach RAWITSCHERS Stellungnahme geschah kaum noch etwas dergleichen, und man begnügte sich im allgemeinen damit, die Frage nach dem Sinn und Zustandekommen der Zirkumnutation nach wie vor als ein ungelöstes und schwer lösbares Problem zu behandeln, bis in den 60er Jahren, reichlich 40 Jahre hernach, die schwedischen Forscher A. JOHANNSON und D. ISRAELSSON ([16]) auf die Überkrümmungstheorie zurückkamen und sie weitgehend bestätigten. Geprüft wurde die Überkrümmungstheorie und als Gegenstück dazu die Theorie der autonomen, nur auf inneren Vorgängen beruhenden „Oscillations“, die sich von äußeren Reizen unabhängig entwickeln, aber mit solchen zusammenwirken können.

Die Untersuchungen wurden an Keimlingen von *Helianthus annuus* mit einer bisher unerreichten Schärfe durchgeführt: zuerst wurde für jede Theorie ein mathematisch formuliertes Modell aufgebaut und dann berechnet, was sich unter verschiedenen Einflüssen (einmaligen Reizen von verschiedener Dauer, periodischen und fortlaufenden Reizen) für Veränderungen ergeben müßten; dann wurde auf Übereinstimmung mit den wirklichen Befunden geprüft. Dabei ergaben sich

- a) für die Überkrümmungstheorie, die die periodischen Nutationen ausdrücklich auf Rückkoppelung bekannter Reizvorgänge zurückführt (feedback motions):  $7 \times$  pro und  $2 \times$  contra,
- b) für die Theorie eines inneren Oscillators, der ebenfalls auf Rückkoppelungsvorgänge zurückgehen muß (wobei man auf vage Vermutungen angewiesen ist):  $2 \times$  pro und  $3 \times$  contra.

Zu dieser Methode bemerken die Verfasser ([16]), S. 961) mit Recht, daß ein Pro zwar für ein Modell spricht, ohne seine Gültigkeit zu beweisen, ein Contra jedoch beweist, daß es falsch ist. Das Letztere gilt freilich nur für echte Widersprüche zwischen Berechnung und Beobachtung: wenn beidemal von denselben Voraussetzungen ausgegangen wird. d. h. in unserem Fall, von den Bedingungen, auf denen die Kreisbewegungen tatsächlich beruhen. Es gibt aber auch scheinbare Widersprüche zu einer Theorie, wenn bei der Kontrolle zusätzliche Faktoren das Bild verändern, wenn es Objekte gibt, wie die Windepflanzen, mit festliegender Winderichtung. Dann wird man versuchen, von der Beobachteten Flankenkrümmung in Gedanken zu abstrahieren, oder noch besser von einem Objekt ausgehen, das diese zusätzliche Wirkung nicht zeigt, wie etwa den Ranken. Scheibare Widersprüche ergeben sich auch, wenn verschiedene Abschnitte eines nutierenden Organs sich in verschiedenem Rhythmus bewegen, was häufig der Fall ist. Dann wird man versuchen, ob man nicht die der Untersuchung dienenden Abschnitte so klein wählen kann, daß sie einheitlich reagieren.

Wird aber auch nur ein echter Widerspruch gefunden, so ist die Theorie bestimmt falsch. So ist es möglich, daß während einer einfachen geotropischen Aufrichtung eine Zone verstärkten Längenwachstums rings um den Stengel herumläuft. Ebenso sind damit unvereinbar die zunehmenden deutlichen Ausschläge, die unter konstanten Bedingungen zu einer konstanten Kreisbewegung führen. Deren Entstehung – allein durch Rückkopplungsvorgänge innerhalb der Pflanze – ist theoretisch durchaus möglich. Mit dieser Möglichkeit rechnen offenbar auch die schwedischen For-



scher, wenn sie von einem „damped oscillatory system“ sprechen (JOHNSON u. HEATHCOTE [18], S. 372). Daß ein solches Regelungssystem tatsächlich vorhanden ist, scheidet mir nach dem Nachweis der autotropen Bewegungen und ihres charakteristischen Ablaufs außer Zweifel. Dann ist aber nicht die Frage, welches der beiden Modelle das richtige ist, sondern wie beide zusammenwirken. Es ist der Vorteil der Überkrümmungsbewegungen, daß damit verschiedene Bedürfnisse gleichzeitig berücksichtigt werden können, indem ein Kreis um eine gemeinsame Gleichgewichtslage erfolgt, und daß ein Organismus sich dadurch auch wechselnden Bedürfnissen anpassen kann. Die Überkrümmungsbewegungen sind verständlich als Spezialfall eines allgemeinen Regelungsprinzips (GRADMANN [13]). Hoffen wir, daß das neue Beweismaterial die Ungläubigen zu überzeugen vermöge.

### Erläuterungen zum Film<sup>1</sup>

*Licht beidseitig; Zeitraffung 1 : 10000*

Die Koleoptilen zeigen kurz nach dem Hervortreten aus dem Boden lebhaft Schwankungen, die in den älteren Teilen allmählich zur Ruhe kommen. Dabei wird eine Scheitelung erkennbar, die beweist, daß für die Einstellung nicht nur die Schwerkraftwirkung, sondern auch die Lichtrichtung maßgebend ist (negat. Geotropismus und posit. Phototropismus).

*Licht von links; Zeitraffung 1 : 5000*

Phototropische Krümmung nach links herrscht zunächst vor. Während diese unten ihrem Ende zugeht, werden die kurzfristigen Rückkrümmungen an der Spitze wieder sichtbar: Wechsel zwischen phototropischen Überkrümmungen nach links und geotropischen nach rechts.

*Licht von rechts; Zeitraffung 1 : 2500*

Kurzfristige Schwankungen noch deutlicher. Krümmung nach rechts.

*Licht von links; Zeitraffung 1 : 5000*

Krümmung nach links.

*Licht von oben; Zeitraffung 1 : 5000*

Wiederaufrichtung der jüngeren Teile, während die unteren Teile wegen Nachlassens des Wachstums gekrümmt bleiben.

*Licht von oben; Zeitraffung 1 : 2500 und 1 : 5000*

Geotropisch-phototropische Aufrichtung mit zweimaliger Überkrümmung, erst nach rechts, dann zurück nach links mit beginnender Rückkrümmung nach rechts. Bemerkenswert ist, daß die Reaktionen auf die neue Reizlage bei allen betroffenen Keimlingen gleichzeitig erfolgen, die nachfolgenden Schwankungen wegen kleiner Unterschiede der Reaktionsfähigkeit mehr und mehr auseinandergehen, so daß das Ganze ein Bild ungeordneter Bewegung ergibt, während sie bei jedem einzelnen Keimling gesetzmäßig vor sich geht (wie bei den Ranken von Fig. 6).

<sup>1</sup> Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

## Literatur

- [1] ANDERSEN, H., and A. JOHNSON: Entrainment of Geotropic Oscillations in Hypocotyls of *Helianthus annuus*. – An Experimental and Theoretical Investigation. Ed. Soc. Physiol. plant. Scandinavica (1972), 52–61.
- [2] BARANETZKI, J.: Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'acad. Imp. des Sciences de St. Petersbourg, Ser 7, 31 (1883), 1–73.
- [3] CESALPINO, A.: De plantis libri XVI (1583).
- [4] DARWIN, Ch.: On the movements and habits of climbing plants. J. Linn. Soc. Bot. 9 (1865, printed 1867), 1–118.
- [5] DUTROCHET, H.: Recherches sur la volubilité des tiges des cerains végétaux. Ann. Sci. nat. sér. 3, Bot. 2 (1844), 156–167.
- [6] FITTING, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jb. f. wiss. Bot. 38 (1903).
- [7] GRADMANN, H.: Die Bewegungen der Windepflanzen. Z. f. Bot. 13 (1921), 337–393.
- [8] GRADMANN, H.: Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jb. f. wiss. Bot. 60 (1921), 411–457.
- [9] GRADMANN, H.: Die Bewegungen der Ranken und die Überkrümmungstheorie. Jb. f. wiss. Bot. 65 (1926), 224–278.
- [10] GRADMANN, H.: Die Überkrümmungsbewegungen etiolierter Keimpflanzen. Jb. f. wiss. Bot. 66 (1927).
- [11] GRADMANN, H.: Die Kreisbewegungen der Ranken und Windepflanzen. Die Naturwiss. 15 (1927), 345–352.
- [12] GRADMANN, H.: Das Winden und Ranken der Pflanzen. Ergebn. der Biol. 5 (1929), 166–218.
- [13] GRADMANN, H.: Die Rückkoppelung als Urprinzip der Lebensvorgänge. Bayer. Akad. d. Wiss. Sonderschr. H. 1 (Preisarbeit) (1963).
- [14] ISRAELSSON, D. and A. JOHNSON: A Theory for Circumnutations in *Helianthus annuus*. Physiologia plantarum 20 (1967), 957–976.
- [15] JOHNSON, A. and D. ISRAELSSON: Application of a Theory for Circumnutations to geotropic Movements. Physiologia plantarum 31 (1968), 282–292.
- [16] JOHNSON, A. and D. ISRAELSSON: Phase-shift in Geotropical Oscillations. – A Theoretical and Experimental Study. Physiologia plantarum (1969), 1220–1237.
- [17] JOHNSON, A.: Aspects on gravity-induced movements in plants. Quarterly Review of Biophysics 4, 2/3 (1971), 277–320.
- [18] JOHNSON, A. and D. HEATHCOTE: Experimental Evidence and Models on Circumnutations. Z. f. Pflanzenphysiol. 70 (1973), 171–405.
- [19] KNIGHT, Th. A.: On the motions of the tendrils of plants. Philosoph. Transact. (1812).
- [20] MOHL, H.: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. (1827).
- [21] PALM, L. H.: Über das Winden der Pflanzen. (1827).
- [22] RAWITSCHER, F.: Beiträge zum Windeproblem. Z. f. Bot. 16 (1924), 1–34.
- [23] RAWITSCHER, F.: Der Geotropismus der Pflanzen. Jena 1932.
- [24] SACHS, J.: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887.
- [25] SCHWENDENER, S.: Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1881.
- [26] TREVIRANUS, G. R.: Physiologische Fragmente 1799. II.

## Abbildungsnachweis

Abb. 1: Aus H. GRADMANN [7]; Abb. 2–9: Aus H. GRADMANN [13].