

## 17. F. W. Oliver: Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben.

Vorläufige Mittheilung.

Eingegangen am 23. April 1887.

Eine interessante Uebersicht, die im Jahre 1884 von KLEBS<sup>1)</sup> über verschiedene wichtige Beiträge, betreffend die Continuität des Protoplasmas von Zelle zu Zelle, geschrieben worden, schliesst folgendermassen: „Jedenfalls eröffnen diese neuen Untersuchungen über den Zusammenhang des Protoplasmas benachbarter Zellen der weiteren Forschung ein neues hochinteressantes Feld.“ Es kann nicht geläugnet werden, dass in dem Lichte dieser Untersuchungen von GARDINER<sup>2)</sup>, RUSSOW<sup>3)</sup> und anderen viele unserer Fundamental-Anschauungen über Pflanzenmechanik eine tiefgreifende Modification erleiden müssen.

Auf keinem Gebiete der Pflanzenphysiologie werden jene Resultate eine grössere Umwälzung hervorrufen als auf jenem, das die Mittel zur Fortleitung des Reizes behandelt, die bei so vielen reizbaren Organen sich findet.

Mit Vorliegendem hoffe ich durch einen Bericht über verschiedene Experimente, die an den reizbaren Narben der Gattungen *Mimulus* und *Martynia* ausgeführt worden sind, zu zeigen, dass bei diesen Pflanzen jedenfalls die Thatsachen entschieden zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass die Fortleitung des Reizes über jedwede Entfernung eine Folge jener Continuität des Protoplasmas von Zelle zu Zelle ist.

Diese Frage ist seit den Entdeckungen GARDINERS nicht mehr ernstlich behandelt worden; und die allgemein anerkannte Theorie ist diejenige, wie sie PFEFFER<sup>4)</sup> formulirt hat, und welche hauptsächlich auf DUTROCHET's<sup>5)</sup> und seine eigenen<sup>6)</sup> Untersuchungen gegründet ist.

1) KLEBS, Botanische Zeitung. 1884. pag. 448.

2) W. GARDINER, Phil. Trans. R. Soc. pt. III. 1883. pag. 817.

3) RUSSOW, Sitzb. d. Dorpater Nat. Ges. 1882. pag. 250.

4) W. PFEFFER, „Ueber Fortleitung d. Reizes bei *Mimosa pudica*.“ Jahrb. f. wiss. Botanik. IX. 1873/74.

5) DUTROCHET, „Memoires pour servir etc.“ 1837. tome 1. pag. 534.

6) PFEFFER, Physiolog. Untersuchungen 1873.

PFEFFER's Theorie von der Fortleitung des Reizes bei *Mimosa pudica* ist in Kürze die folgende: Wenn ein Gelenk eines Blättchens berührt wird, so erleiden die reizbaren Zellen innerhalb der direkten Berührungsfläche einen Verlust an Wasser. Ihr Protoplasma gestattet dem Wasser einen leichteren Durchgang als vor dem Reiz und die Folge davon ist das Austreten eines gewissen Flüssigkeitsquantums in die Interzellularräume.

Zugleich ziehen sich die Zellwände kraft ihrer Elasticität auf eine entsprechende Ausdehnung zusammen, und die Folge hiervon ist eine Verkürzung der reizbaren Seite des Gelenkes. Die Bewegung ist nicht auf das gereizte Gelenk beschränkt, sondern die andern Blättchen an dem secundären Blattstiel falten sich der Reihe nach zusammen und schliesslich theilt sich der Reiz dem Hauptgelenke des Blattes mit, — das in Folge dessen sich senkt. Das wird durch den Eintritt einer gewissen Quantität desjenigen Wassers in den Xylemtheil des Gefässbündels hervorgebracht, welches aus den umgebenden reizbaren Zellen ausgetreten ist. Dieser Eintritt bewirkt eine Störung des hydrostatischen Gleichgewichts innerhalb des Bündels, welche bei ihrer Fortpflanzung längs des Bündels die andern Gelenke reizt, welche sie passirt. In derselben Weise kann ein Reiz von einem Blatt zu einem andern durch den Stamm fortgeleitet werden. — PFEFFER sagt zu wiederholten Malen in seiner Mittheilung <sup>1)</sup> „dass bei *Mimosa pudica* die Fortpflanzung des Reizes allein auf einer durch das Gefässbündel vermittelten Wasserbewegung beruht“. Das gründet sich auf die folgenden Versuche:

I. Wenn alles Parenchym in einer Zone durch Ablösen von Stamm oder Blattstiel entfernt wird, so kann der Reiz noch über die verletzte Stelle fortgeleitet werden. Dieser Versuch rührt von DUTROCHET <sup>2)</sup> her. Er schliesst, dass der Reiz sich durch das Gefässbündel fortpflanzt.

II. Wenn ein Schnitt derart in den Stamm gemacht wird, dass ein Gefässbündel durchschnitten wird, so findet eine Bewegung der benachbarten Blätter statt, wenn ein Wassertropfen aus dem Schnitt hervordringt. Das Hervordringen eines Tropfens ist ein augenscheinlicher Beweis für eine Störung, welche in dem Xylem stattfindet, und welche die benachbarten Blätter reizt.

III. PFEFFER <sup>3)</sup> hat gezeigt, dass der Reiz sich über jeden beliebigen Theil des secundären Blattstieles fortpflanzen lässt, welcher unter der Einwirkung von Aether oder Chloroform gestanden, und dessen Blättchen mit der Zeit jede Empfindlichkeit gegen Berührung verloren

1) PFEFFER, „Ueber Fortpflanzung d. Reize etc.“ Jahrbuch f. wiss. Botan. IX.

2) DUTROCHET, loc. cit. p. 545. Tom. I. Auflage 1837.

3) PFEFFER, Physiologische Untersuchungen. pag. 64.

haben. Die Fortpflanzung des Reizes muss demgemäss eine rein mechanische sein, d. h. von der Bewegung des Wassers herrühren. — Es lässt sich nicht daran zweifeln, dass bei *Mimosa* der Reiz sich längs der Gefässbündel fortpflanzt; und dann ist es auch durchaus nicht unmöglich, dass eine genügende Störung des hydrostatischen Gleichgewichts im Bündel den Reiz von einem Teil zum andern fortzupflanzen vermag. Aber dass der Druck des Wassers ausserhalb der Gelenkzellen genügt, um eine solche Störung hervorzurufen, ist sehr zweifelhaft. Der Versuch, in welchem der Reiz über eine chloroformirte Schichte fortgepflanzt wurde, beweist nicht, dass er nicht durch protoplasmatische Stränge von Zelle zu Zelle fortgeleitet wurde; denn, wie VINES<sup>1)</sup> hervorgehoben hat, folgt nicht aus der zeitweiligen Aufhebung der Empfindlichkeit des Protoplasmas eine solche auch für dessen Leitungsvermögen. BERT's<sup>2)</sup> Bemerkungen wollen zeigen, dass die Zellen von *Mimosa* nur einen Verlust ihrer Empfindlichkeit gegen Berührung erleiden, und dass ihre spontanen Bewegungen unter dem Einfluss von anästhetischen Mitteln sich fortsetzen. Dadurch erscheint es sehr wahrscheinlich, dass bei *Mimosa pudica* der Reiz durch die lebenden Zellen des Phloems fortgesetzt wird.

PFEFFER erkennt jedoch in einem vor Kurzem erschienenen Beitrag<sup>3)</sup>: „Zur Kenntniss der Contactreize“ die Thatsache an, dass, im Lichte der neueren Untersuchungen von GARDINER und RUSSOW, diese Continuität des Protoplasmas als erheblicher Faktor bei der Fortleitung des Reizes in einigen Fällen auftreten kann. Bezüglich des Falles von *Mimosa pudica* hält er an seiner Theorie fest, und citirt<sup>4)</sup> zu deren Gunsten die Argumente, die ich oben kurz erwähnt habe. Er sagt jedoch, dass für Ranken und die Drüsenhaare von *Drosera* eine andere Erklärung für die Fortpflanzung gegeben werden müsse. Er deutet<sup>5)</sup> auf mehrere Möglichkeiten hin, von welchen die auf die Continuität des Protoplasmas gegründete die wahrscheinlichste zu sein scheint.

Was ich selbst über diesen Gegenstand als Beweis bieten kann, stützt sich ganz und gar auf das Studium reizbarer Narben bei den folgenden Pflanzen: *Martynia lutea* und *proboscidea*, *Mimulus cardinalis* und *luteus*. Die Untersuchung, wovon Vorliegendes einen Theil bildet, wurde vergangenen Juli im Botanischen Institut zu Tübingen auf Anregung von Herrn Prof. PFEFFER in Angriff genommen, und ich ergreife diese Gelegenheit, um demselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das Wohlwollen, das er mir während meines mehr-

---

1) S. H. VINES, Lectures on the Physiology of plants. 1886. pag. 586.

2) PAUL BERT, Mem. de la Soc. d. sc. phys. et nat. de Bordeaux IV. 1866.

3) PFEFFER, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen. I. Bd. 4. Heft. pag. 483.

4) loc. cit. pag. 527.

5) loc. cit. pag. 528.

wöchentlichen Aufenthaltes dorten erwiesen, und für seine schätzbaren Rathschläge, die er mir während meiner Untersuchungen hat angedeihen lassen. Meine ausführlichere Schrift über diesen Gegenstand wird, wie ich hoffe, innerhalb des nächsten Jahres in England erscheinen.

Bis jetzt ist ganz wenig ernstlich an der Untersuchung des Bewegungsmechanismus bei diesen Narben gearbeitet worden. Die Thatsache ihrer Empfindlichkeit gegen Berührung ist schon lange bekannt; (vide MEDIKUS<sup>1</sup>), CH. MORREN<sup>2</sup>) und HENDERSON<sup>3</sup>), aber mit Ausnahme von MORREN's<sup>4</sup>) Schrift über *Goldfussia anisophylla* erschien keine Abhandlung von Bedeutung, bis KABSCH<sup>5</sup>) nicht gerade eingehend hierüber berichtete, und HECKEL<sup>6</sup>) eine lange Mittheilung: „Du mouvement végétal“ veröffentlichte, welche im Allgemeinen über die beweglichen Organe der Blüten handelt.

Auf HECKEL's Resultate werde ich später in kritischer Weise zurückkommen. In zahlreichen Lehrbüchern über Pflanzenphysiologie finden sich Anspielungen auf die Beweglichkeit der Narben; so bezeichnet PFEFFER<sup>7</sup>) deren Bewegungsmechanismus als „noch nicht kritisch bearbeitet.“

Bei den Gattungen *Martynia* und *Mimulus* ist der Bau des Griffels und der Narbe identisch. Der Griffel ist eine Fortsetzung des Gipfels des Fruchtknotens und ist im Querschnitt kreisförmig. Er (d. h. der Griffel) ist überdeckt von zwei breiten Lamellen, welche im Zustand der Empfindlichkeit eine divergente Lage einnehmen. Diese Narbenlamellen sind beziehungsweise dorsal und ventral gelagert mit Bezug auf die Symmetrie der zygomorphen Blüthe. Sie sind reizbar gegen Berührung nur auf der Innenseite, und als Folge eines solchen Reizes bewegt sich jede Lamelle durch einen Winkelraum von etwa 60°, und beide bleiben in der Medianebene fest zusammengepresst. — Jede Lamelle ist auf der Innenseite von einer Epidermis mit wohlentwickelter Cuticularschicht bedeckt, deren Zellen — in ihrer Verlängerung parallel der Axe der Lamelle — in Warzenhaare ausgezogen sind, deren Lumen keineswegs von dem der Epidermiszelle, zu welcher das Haar gehört, durch eine Querwand abgeschnitten ist. Die Epidermis der Aussenseite besitzt keine Haare. Das innere Gewebe der Lamelle besteht aus etlichen 15 oder 20 Schichten ausserordentlich dünnwandiger pris-

1) MEDIKUS, — Pflanzen-Physiologie. — 1803. I. pag. 4.

2) CH. MORREN, „Recherches sur le mouvement et l'anatomie des étamines du *Sparmannia africana*.“ Acad. Roy. d. sc. Bruxelles. 1841. pag. 39.

3) HENDERSON, Annales & Mag. nat. Hist. 1841. pag. 51.

4) CH. MORREN, „Sur le mouvement et l'anat. du style de *Goldfussia anisophylla*.“ Acad. roy. d. sciences d. Bruxelles. 1839.

5) KABSCH, Bot. Ztg. 1861. pag. 353.

6) E. HECKEL, Compt. rend. 1874. Bd. 79. p. 49. „Du mouvem. végétal“. 1875.

7) PFEFFER, Pflanzenphysiologie. II. Band. pag. 245.

matischer Zellen. Im Durchschnitt erkennt man, dass dieses Gewebe ausserordentlich stark mit Intercellularräumen versehen ist. Das ist besonders charakteristisch, und bei keinem Fall beweglicher Narben habe ich dieses Charakteristikum als fehlend gefunden. Dies gilt auch von *Strobilanthes (Goldfussia) isophylla*.

Im Längsschnitt erscheinen diese Zellen als stark verlängerte parenchymatische Zellen, die in Längsreihen angeordnet und von einander durch wenig schiefstehende und sehr dünne Wände getrennt sind. Seitlich hängen diese Zellreihen nur leicht zusammen, in feinen Durchschnitten treten die Intercellularräume namentlich deutlich hervor. Hierbei möge beachtet werden, dass Herr EDUARD HECKEL von Montpellier in seinem „Mouvement végétal“ besonderen Nachdruck auf die Abwesenheit der Intercellularräume in diesen Organen legt. Er sagt<sup>1)</sup>: „Il est à remarquer que le parenchyme à cellules prismatiques et contigues ne présente pas d'espaces intercellulaires“ und ein wenig weiter unten<sup>2)</sup>, wo er über MICHELI's Kritik<sup>3)</sup> betreffend seine eigene Abhandlung schreibt, stellt er die Möglichkeit einer Wasserauspressung von den reizbaren Zellen kategorisch in Abrede, da Intercellularräume sich hier nie finden. Er macht MICHELI in Wahrheit lächerlich, weil derselbe die Anwendung der PFEFFER'schen Theorie auf den Fall mit den Narben befürwortet. Als Thatsache steht fest, dass MICHELI völlig im Recht war, wenn er die Gegenwart von Intercellularräumen hier annahm, und wie HECKEL sie hat unbeachtet lassen können, begreife ich nicht.

In der Mitte zwischen der oberen und unteren Epidermis der Lamelle läuft ein einfacher axillarer Strang von spiralförmig verdickten Tracheiden, welcher ungefähr drei Viertel der Lamellenlänge durchsetzt. Dieses Tracheidenbündel ist in der Regel unverzweigt, aber bei *Martynia lutea* gabelt es sich gelegentlich. Im Querschnitt zeigt es an der Basis der Lamelle etliche 8 oder 10 Tracheiden. In jeder dieser Narben läuft das Bündel von jeder Lamelle jene Seite des Griffels hinab, zu welcher die Lamelle gehört, so dass ein Querschnitt des Griffels an jedem Punkt zwei Bündel auf den gegenüber liegenden Seiten zeigt. Axillar in dem Griffel liegt das schwammige Leitungsgewebe für die Pollenschläuche, — den Griffelkanal darstellend. Es findet sich keinerlei Verbindung oder Verästelung zwischen den Gefässbündeln, so weit sie bis zu dem Fruchtknoten sich hinabziehen. (Figur 1). Auf die Wichtigkeit dieses Punktes wird später verwiesen werden.

Die Reizbarkeit beschränkt sich auf die prismatischen Zellen auf

1) E. HECKEL, „Du mouvement végétal.“ Paris 1875. pag. 89.

2) loc. cit. pag. 94.

3) MICHELI, Archives des sc. phys. et nat. de Genève du 15. Février 1875.

der inneren Seite der Lamellen. Diese Eigenschaften theilen zweifelsohne manche Zellschichten. Es ist mir gelungen, eine protoplasmatische Continuität von Zelle zu Zelle durch die Schlusswände dieser prismatischen Zellen hindurch nachzuweisen. In Folge der ausserordentlichen Dünnhheit dieser Wände war es mir unmöglich, zu entscheiden, ob der zusammenhängende Protoplasmafortsatz die Wand wie eine Siebplatte durchdrang oder nicht. Durch Anwendung von Schwefelsäure und HOFFMANN's Bläuungsmethode<sup>1)</sup> konnte man wahrnehmen, dass eine Continuität unzweifelhaft existirt.

Was nun die Fortleitung des Reizes anbetrifft, so gilt: Wenn eine Narbenlamelle von *Martynia lutea* auf ihrer Innenseite mit einer Nadel gereizt und daran gehindert wird, aufwärts in die Contractionsstellung sich zu bewegen (z. B. mit einer zarten Pincette) und folglich — selbst auch nur an ihrer Basis — die gegenüberliegende Lamelle zu berühren (und dieselbe so direkt zu reizen), so findet eine nach aufwärts ge-

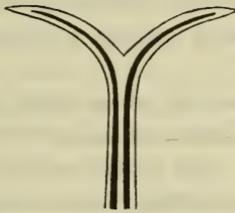


Fig. 1. Schematischer Längsschnitt des oberen Theils des Griffels und der Narbe von *Martynia*. Der Verlauf der Gefässbündelstränge ist tief schwarz dargestellt.

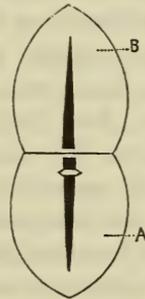


Fig. 2. Schematische Ansicht der Narbenlamellen von *Martynia* von oben gesehen. Lamella A ist operirt. Die Gefässbündelstränge sind tief schwarz dargestellt.

richtete Bewegung der gegenüberliegenden Lamelle statt, und dieselbe wird eine eben so scharf markirte Contractionsbewegung erleiden, als wie wenn sie selbst direkt gereizt worden wäre. Es findet demgemäss eine Fortpflanzung des Reizes von einer Narbenlamelle zur andern statt. Das lässt sich leicht wahrnehmen bei *Martynia lutea*, *M. proboscidea* und *Mimulus cardinalis*. Aber bei *Mimulus luteus* ist es mir nicht gelungen, eine solche Fortleitung nachzuweisen, wengleich ich sehr oft unter den günstigsten Verhältnissen Versuche gemacht habe. PFEFFER<sup>2)</sup> erwähnt, *Mimulus*-Narben verhielten sich wie die Filamente von *Berberis*- und *Cynara*-Staubgefässen — d. h. es finde keine Fortpflanzung des Reizes statt. Wahrscheinlich hat er nur *M. luteus* untersucht, was den Widerspruch erklärt.

1) c. f. GARDINER. loc. cit.

2) PFEFFER, „Ueber Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*.“ pag. 38.

Der folgende Versuch zeigt, dass die Fortpflanzung des Reizes vollständig unabhängig ist von dem Tracheidenstrang. Zu diesem Zweck eignet sich *Martynia* in Folge ihrer Grösse am besten als Versuchsobjekt. Mittelst eines besonders hierzu verfertigten Messers wurde ich in den Stand gesetzt, in eine Lamelle einen kleinen Transversalschlitz zu machen (vgl. Fig. 2), wobei ich das Gefässbündel in jener Lamelle durchschnitt und zugleich die benachbarten Gewebe möglichst unversehrt liess. Diese Operation kann man sich durch zeitweiliges Chloroformiren der Narbe erleichtern. Hat die Narbe ihre normale Ruhelage wieder eingenommen, so zeigt sich, dass, wenn die Lamelle A (die verletzt worden ist) mit einer Nadel oberhalb des Spaltes gereizt und an einer Bewegung nach oben, wie vorhin beschrieben, gehindert wird, die Lamelle B sich aufwärts bewegt, gerade wie wenn keine Verletzung ausgeführt worden wäre. In ähnlicher Weise bewegt sich, wenn B gereizt wird, A ganz wie gewöhnlich nach oben. Ich habe diesen Versuch viele Male wiederholt und finde meiner Ansicht vollkommen Genüge geleistet, nämlich dass eine Fortpflanzung des Reizes statt hat, auch wenn das Gefässbündel durchschnitten worden ist. Der Reiz pflanzt sich auf irgend einer andern Bahn als durch das Gefässbündel fort.

Es muss hier hinzugefügt werden, dass in jedem Falle, wo eine Fortleitung nach erfolgter Verletzung beobachtet wurde, die verletzte Lamelle mikroskopisch untersucht wurde, und dass, sobald es sich irgendwie herausstellte, dass das Bündel zufällig nicht vollkommen durchschnitten worden war, oder wenn — wie dies zeitweise der Fall bei *Martynia lutea* war — das Bündel sich vielleicht unterhalb der Einscheidestelle verzweigte, so dass noch ein ununterbrochener Uebergang längs der Tracheiden für den Reiz übrig blieb, das Ergebniss als unbrauchbar verworfen wurde. Es wurde grosse Mühe darauf verwendet, dass keine direkte Berührung zwischen den Lamellen (an deren Basen) während der Ausübung des Reizes stattfinden konnte, was natürlich den Werth einer jedweden Folgerung aus dem Versuch aufheben würde. Dasselbe lässt sich an *Mimulus cardinalis* zeigen.

Nachdem ich diesen Versuch zu wiederholten Malen ausgeführt hatte, fand ich, dass HECKEL<sup>1)</sup> das Gleiche, aber mit negativen Resultaten, versucht hatte. Es gelang ihm nicht, irgendwelche Fortleitung nach erfolgtem Durchschneiden des Gefässbündels zu erkennen. Seine Resultate brachten ihn auf die aussergewöhnliche Ansicht, dass nicht allein der Reiz sich mittelst des Gefässbündels fortleitet, sondern dass die Tracheiden es gerade sind, welche das contractile Element ausmachen. Eine solche Ansicht erscheint heutzutage natürlich vollkommen veraltet, und bedarf hier keiner weiteren Diskussion.

---

1) HECKEL, loc. cit. pag. 93.

Die Vertheilung der Gefässbündel im Griffel würde an sich schon eine Fortpflanzung des Reizes von einer Lamelle zu der andern in Folge einer Bewegung des Wassers in dem Gefässbündel ausschliessen. Die zwei Bündel der beiden Lamellen hängen, wie ich gezeigt habe, nirgends auf ihrem Verlaufe zusammen, sondern erstrecken sich bis in den Fruchtknoten hinab (Fig. 1) vollkommen unabhängig von einander auf den entgegengesetzten Seiten des Griffels. In der That findet die Fortleitung von einer Lamelle zur andern ebenso leicht statt, wenn der Griffel kurz unter der Narbe weggeschnitten wird.

In Rücksicht auf meine Demonstration von der Fortleitung unter Umständen, bei welchen das Gefässbündel nicht mehr als Faktor auftreten konnte, und im Hinblick auf die nachgewiesene Continuität des Protoplasmas glaube ich nicht allzugrosser Zuversicht zu mir selbst beschuldigt werden zu können, wenn ich den Schluss hieraus ziehe, dass der Reiz sich fortpflanzt von Zelle zu Zelle vermittelt der zusammenhängenden Fortsätze des Protoplasmas. An der PFEFFER'schen Theorie halte ich vollständig fest, was den Austritt des Wassers von den contractilen Zellen in die Intercellularräume anlangt, (und hier findet sich ja, wie ich gezeigt, ein sehr deutlich entwickeltes System von Intercellularräumen); dass aber ein Gefässbündel nicht wesentlich zur Fortpflanzung des Reizes in diesem Falle erforderlich ist, das dürfte wohl PFEFFER selbst, wie ich glaube, gerne zugeben. Ob wir im Recht sind, wenn wir von den beweglichen Narben auf den Fall von *Mimosa pudica* verallgemeinernd übergehen, ist eine andere Frage, aber selbst bei *Mimosa* scheint kein wirklicher Grund vorhanden zu sein, wesshalb die Fortleitung nicht ganz dieselbe ihrer Natur nach sei, sollte auch VINES' Beurtheilung, auf die ich hindeutete, gerechtfertigt werden.

Indessen bleibt noch die Möglichkeit, dass eine hinreichende Störung des hydrostatischen Gleichgewichts im Stande sein mag, die Fortleitung von der Berührungsstelle aus zu einem andern Pflanzentheil zu veranlassen, aber dass dies in normaler Weise bei der Reizfortleitung bei *Mimosa* zutrifft, daran möchte ich nicht so leicht glauben.

Jodrell Laboratory, Kew.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Oliver F.W.

Artikel/Article: [Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben.  
162-169](#)