repeated by heredity in their original associations. As acquired characters they were produced when the testes were active and the brain and nervous system irritated by sexual excitement, as inherited characters they only develop when these conditions are present or approaching. On this hypothesis there is no need for a double set of determinants in both male and female. The determinants, the living elements, are the same in both, but their action depends on the condition of the generative organs, and of the whole body.

(Schluss folgt.)

Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe[1]).

Von **Jean Massart**,
Professor an der Universität Brüssel, Assistent am botanischen Institute.

I. Allgemeinheit der nicht-nervösen Reflexe.

Alle Vorgänge, welche sich im lebenden Protoplasma eines Organismus abspielen, können zum mindesten von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden. Man kann entweder die chemische Seite der Frage ins Auge fassen und die stofflichen Veränderungen studieren, sowie die zur Ausführung notwendige Kraft, oder man untersucht vom Standpunkt der Reizbarkeit, durch welche Reize eine Reaktion eintritt.

Diese zweite, physiologische Seite der ganzen Frage ist von denjenigen, welche sich mit dem Chemismus beschäftigten, beinahe ganz vernachlässigt worden, gerade so, als ob sie vergessen hätten, dass nichts in einem Lebewesen spontan ist, dass alle Veränderungen, selbst die unbedeutendsten, durch Reize bedingt sind, folglich dem Gebiet der Reizbarkeit zugezählt werden müssen. Mit einem Worte, jede protoplasmatische Thätigkeit ist ein elementarer Reflex, der auf seine größte Einfachheit zurückgeführt ist.

Bei den Metazoen ist ein eigener Apparat vorhanden, welcher die verschiedenen Teile des Organismus miteinander verbindet und so den Zusammenhang herstellt zwischen der Stelle der Reizung und der, welche die Reaktion hervorbringen soll. Aber dem Nervensystem unterstehen bezüglich ihrer Reizbarkeit nicht alle Zellen der Metazoen. Die freien Zellen (Leukocyten, Spermatozoen, Wanderzellen des Bindegewebes) stehen in keiner Verbindung mit dem Nervensystem. Ueberdies hat das Nervensystem durchaus nicht die allgemeine Leitung über alle Vorgänge in den Zellen, mit denen es sich verbindet; es reguliert nur die gröberen Vorgänge (Kontraktion, Drüsensekretion etc.), und es giebt dem Tiere nur Auskunft über die gröbsten Abänderungen der

---

1) Auf Wunsch des Herrn Verfassers übersetzt aus den „Annales de l'Institut Pasteur“ (25 août 1901).

Außenwelt (Licht, Schall, Stoß etc.). Alle feineren Vorgänge entziehen sich seinem Einfluss; die Zellen teilen und entwickeln sich und gewinnen ihre spezifischen Eigenschaften, das Gefäßendothel nimmt die Mikroben auf und verdaut sie ohne irgend eine Mithilfe von seiten des Nervensystemes. Es sei ferner erwähnt, dass bei den Tieren während der ersten Teilungen des Eies die Nerven fehlen. So entbehrt die Gastrula der Echinodermen vollständig aller Nerven, zur Zeit, wo sie schon frei schwimmt und sich in der Außenwelt zurecht finden muss. Kurzum, die nervösen Reflexe stellen selbst bei den höheren Tieren die Ausnahme dar; wenn die Mehrzahl der Physiologen ihnen eine so hervorragende Stellung einräumt, so geschieht es einfach deshalb, weil ihre Wirkungen viel auffälliger sind. Endlich giebt es neben den Metazoen, wo die nervösen Reflexe gewöhnlich die ganze Aufmerksamkeit auf sich lenken, eine ganze Menge niederer Lebewesen (Schizophyten, Flagelaten, Infusorien, Rhizopoden etc.) und Pflanzen, bei denen ausschließlich nicht-nervöse Reflexe vorhanden sind[1]).

So ausgedehnt auch das Bereich der nicht-nervösen Reflexe sein mag, so hat es dennoch seine ganz bestimmten Grenzen. Und man fragt sich, warum Loeb (1890 und 1891)[2]) und seine Schule sich bemüht, missbräuchlich gleiche Bezeichnungen einzuführen für Begriffe, welche sich in den reinen und einfachen Erscheinungen der Reizbarkeit nicht ähneln. Welchen Vorteil könnte es haben, mit demselben Worte „Tropismus“ ganz verschiedene Reaktionen zu bezeichnen, wie die Ortsveränderungen, welche die Insekten vollführen, um sich dem Lichte zu nähern und die Krümmung, durch die *Phycomyces* (Pilz) sein Ende gegen den Lichtreiz richtet? Liegt es nicht auf der Hand, dass die lange Reihe nervöser Vorgänge, welche die Ortsbewegung eines Insektes herbeiführt, nichts zu thun hat mit den Protoplasmaveränderungen, welche sich im Mycel eines Pilzes abspielen? Die Wissenschaft hat bei derartigen Vergleichen nichts zu gewinnen; sie beruhen auf einer willkürlichen Verwirrung der Termini, welche schließlich eine Verwirrung der Begriffe herbeiführt.

II. Analyse eines nicht-nervösen Reflexes.

A. Die Phasen des Reflexes. Selbst der einfachste Reflex ist viel komplizierter als er auf den ersten Blick erscheint. In einigen genau studierten Fällen konnte man nicht konstatieren, dass dieselben Protoplasmateile einmal den Reiz aufnehmen und dann die Reaktion vollführen können. Bei der Mehrzahl der grünen einzelnen Organismen, Flagellaten, Zoosporen der Algen, wird das Licht durch den

1) Nach meiner Kenntnis hat Errera (1894) zuerst die Erscheinungen der Reizbarkeit der Pflanzen erklärt: „Ueber Reflexe ohne Nerven“.

2) Das alphabetisch geordnete Litteraturverzeichnis findet sich am Schlusse des Aufsatzes.

Augenpunkt (Oceellus) wahrgenommen, während durch die Geißelbewegung die Körperaxe parallel zum Licht gestellt wird. Es muss also eine Uebertragung des Reizes vom Augenpunkt zu den Geißeln auf einem unbekannten Wege stattgefunden haben (Engelmann 1882).

Der Vorgang ist noch viel verwickelter, wenn die Erregung aus dem Inneren kommt. Nehmen wir beispielsweise folgenden Fall. Viele Pflanzen bringen vertikale Stengel hervor, welche sich lange verlängern können, ohne sich zu verzweigen, wenn nur die Endknospe unverletzt ist. Sobald aber die Spitze verletzt ist, entwickeln sich Adventiv-Knospen. Das gleiche Resultat wird erzielt bei einem mit seiner Spitze versehenen Stengel, bei dem man aber eine Ringelung macht (d. h. unterhalb der Endknospe in der Höhe von ungefähr 1 cm alle oberflächlichen Gewebe fortnimmt, so dass nur noch das Holz übrig bleibt).

Die unter der Ringelung gelegenen Knospen fangen sogleich zu treiben an. Dieses Experiment lehrt, dass die Endknospe einen Reiz aussendet, der das Wachstum der seitlichen Knospen verhindert; sobald aber dieser Reiz nicht mehr ausgesandt wird (Decapitation, nach dem Abschneiden der Spitze) oder nicht mehr zu den Adventivknospen gelangen kann (nach der Ringelung), erwachen diese sofort. Aus anderen Experimenten, deren Einzelnheiten der Kürze halber übergangen werden, folgt, dass der Reiz nicht direkt zu den seitlichen Knospen gelangt, er wird vielmehr erst von einem sensiblen Organ aufgenommen, welches dann die Empfindung auf die Reaktionsorgane überträgt. Wir haben dann an diesem Hemmungsreflex folgende fünf Phasen zu untersuchen:

Reizung — Reizleitung — Empfindung — Empfindungsleitung — Reaktion.

In den einfachsten Fällen, wo der Reiz von außen kommt, sind die beiden ersten Termini zu streichen; der nicht-nervöse Reflex umfasst dann nur drei Phasen:

Empfindung — Empfindungsleitung — Reaktion.

Ein solcher Reflex ist auf seine einfachste Form zurückgeführt. Sicherlich umfasst eine jede der fünf Phasen auch noch eine Unzahl nicht wahrnehmbarer Protoplasmaveränderungen. Die Reiz- und Empfindungsleitung ist sicherlich keine einfache Leitung im physikalischen Sinne, sondern ihre Langsamkeit lässt vermuten, dass sie von zahlreichen chemischen Umwandlungen begleitet ist, entsprechend ebenso vielen kleinen Elementarreaktionen. Wir kennen weder die Protoplasmaveränderungen in dem Augenblicke, in dem der Reiz wahrgenommen und zur Empfindung wird, noch die ununterbrochene Kette der Veränderungen, welche später die Reaktion herbeiführen. Wir werden übrigens später noch auf diesen unentwirrbaren Knäuel der Protoplasmaveränderungen zurückkommen müssen. Wir müssen uns augenblicklich

damit begnügen, dass der erste Schritt zur tieferen Erkenntnis dieser Erscheinungen von Czapek (1898) gemacht worden ist, der fand, dass die Wurzelspitze unmittelbar nach der Reizung eine größere Menge aromatischer, oxydabler Körper enthält, so lange als eine Verminderung der Sauerstoff übertragenden Stoffe (oxydierende Fermente) besteht.

B. Dauer und Stärke der Perioden. Nehmen wir nun einen Reflex an, der durch einen gut zu handhabenden äußeren Reiz hervorgebracht und durch eine unzweideutige Reaktion beendet wird, deren Beginn, Ende und Stärke wir leicht feststellen können: z. B. die Krümmung der Wurzel unter dem Einfluss der Schwere oder der Centrifugalkraft (Czapek 1891 und 1898), oder die Krümmung des Stengels bei Beleuchtung von einer Seite (Wiesner 1878, 1880). Es handelt sich zunächst darum, die Dauer und Stärke zu messen. Wir müssen dann den Reflex in begrenzte Unterabteilungen zerlegen, ohne auf die Phasen zu achten, die wir nicht festgestellt, sondern einfach angenommen haben. Weil a) die Reizleitung, b) die Empfindung, c) die Empfindungsleitung voneinander nicht unterschieden werden können, so müssen wir auf einmal die ganze Zeit vom Ende des Reizes bis zum sichtbaren Anfang der Reaktion messen. Außerdem umfasst diese „Latenzzeit“ die ersten Veränderungen, welche sich im Reaktionsapparat vom ersten Augenblick bis zum Sichtbarwerden der Reaktion abspielen.

1. Erregung (und Empfindung). Es versteht sich von selbst, dass wir uns das Studium der Erregung angelegen sein lassen, weil es uns nicht möglich ist, die Empfindung zu analysieren. In Wirklichkeit ruft nicht die Reizung die Reaktion von seiten des Organismus hervor, es ist vielmehr die stattgehabte Veränderung des Mediums, es ist einzig und allein die Störung, welche der Reiz im Protoplasma hervorruft. Die Empfindung aber verbirgt sich unseren Untersuchungsmitteln. Anstatt die Protoplasmaveränderungen zu studieren, müssen wir uns mit der Untersuchung ihrer unmittelbaren Ursache begnügen.

Sehr selten sind im großen und ganzen die Fälle, in denen man die Reizung von der Wahrnehmung trennen kann. *Noctiluca*, (Flagellaten) z. B., wenn sie in den Wogen zu leuchten beginnen und das Meerleuchten erzeugen, reagieren sie nicht auf die Bewegung des Wassers, sondern gegen eine Formveränderung der Zelle. Ein Beweis dafür ist, dass das Leuchten besteht, so lange man die Zelle sanft deformiert, ohne die geringste Erschütterung; — wird aber die Flüssigkeit, in der sich die Flagelaten befinden, stark geschüttelt, so bleibt alles dunkel (Massart 1893).

a) Schwelle der Dauer und Stärke. Damit ein Reiz wirksam werde, genügt es nicht, dass er bestimmte Eigenschaften habe, auf die wir noch zurückkommen werden, sondern er muss auch ein Minimum der Dauer und Stärke haben. Man bezeichnet diese kleinsten

Werte mit dem Namen „Schwellenwert". Es ist wesentlich die Schwelle der Dauer (Zeitschwelle) von jener der Stärke (Intensitätsschwelle) zu unterscheiden. Eine Pflanze, welche einen kurzen Augenblick selbst einem sehr starken Licht ausgesetzt ist, wird nicht reagieren. Ebenso kann man eine Wurzel während einer unbestimmten Zeit einer Centrifugalkraft unter 0,001 gr unterwerfen, ohne dass etwas geschieht (Czapek 1895, 1).

b) Gipfel der Dauer und Stärke. Es giebt ein Maximum der Dauer, über welches hinaus der Reiz aufhört wirksam zu sein, oder ein Maximum der Stärke, welches man ungestraft nicht überschreiten darf, ohne dass der Reiz unwirksam wird. So hat man z. B. oft festgestellt, dass die Organismen, welche mehreremal hintereinander und in kurzen Zeitabständen auf einen bestimmten Reiz reagiert haben, nach und nach die Fähigkeit zu reagieren verlieren. Man muss zweifelsohne nur die Ermüdung hierfür beschuldigen, da ja dieselben beinahe erschöpften Individuen von neuem reagieren werden, wenn man den Reiz verstärkt. *Noctiluca*, welche nach einer großen Zahl schwacher Erschütterungen aufgehört hat ihr Licht auszusenden, wird wieder leuchten, wenn die Erschütterung viel stärker wird. Was den Gipfel der Stärke anbelangt, so scheint es, dass man ihn logischerweise gelten lassen muss. Es verhält sich ohne Zweifel mit den Erscheinungen der Reizbarkeit wie mit allen anderen vitalen Vorgängen, sie haben ein Minimum, Optimum und Maximum (Errera 1896). Allein die Bestimmung des Maximums ist schwer auszuführen oder selbst unmöglich, weil der Reiz auch seinen gewöhnlichen Erfolg bei jener Stärke hervorbringt, welche dem Protoplasma bereits schädlich ist. Die Paramäcien (Infusorien) z. B. bewegen sich auch dann noch zur Kathode, wenn selbst ihr Körper unter der Kraft des elektrischen Stromes bereits zu zerfallen anfängt (Ludloff 1895).

c) Umkehr. Vermehrt sich die Wirksamkeit des Reizes von seiner Schwelle bis zur schädlichen Stärke in ununterbrochener Weise? Man könnte eine ganze Reihe von Thatsachen anführen, die sich mit einer solchen Anschauung in Uebereinstimmung befinden. Z. B. *Polytoma Uvella* (Flagellate) ist sehr empfindlich gegen Kaliumkarbonat, eine Lösung von 0,0069 % ($^5/_{100\,000}$ mol) zieht sie schon deutlich an; die Erregung wird immer stärker und stärker in dem Maße, als die Konzentration wächst, bis sie so stark geworden ist, dass der Organismus augenblicklich abstirbt (Lösung von 10 %). Andere Organismen hingegen verhalten sich in mehr zweckmäßiger Weise. Viele niedere Lebewesen des Meeres (Bakterien, Flagellaten, Infusorien) bewegen sich, sobald sie in eine im Vergleich zum Meerwasser hypotonische Lösung gebracht werden, nach einer stärkeren Lösung hin. Sobald aber die Lösung hypertonisch wird, sieht man sie sofort ihren Weg umkehren, als ob sie immer in einer Lösung verbleiben wollten, welche den gleichen

osmotischen Druck ausübt, wie ihr gewohntes Medium (Massart 1891, 1). Dasselbe beobachtet man bei einem schwachen Lichte. Viele grüne Flagellaten und Zoosporen von Algen richten sich mit ihrer vorderen Spitze gegen das Licht, sobald aber seine Intensität stark wird, kehren sie ihm das hintere Ende zu: die Schwimmbewegungen veranlassen jetzt die Flucht der Organismen. Diese haben demnach die Neigung, sich auf ein Licht von mittlerer Stärke zuzubewegen (Strasburger 1878). Andere Beispiele sind die folgenden: die Paramäcien (Infusorien) fliehen sehr niedrige und sehr hohe Temperaturen (Mendelsohn 1895), die aeroben Bakterien suchen eine mittlere Sauerstoffspannung auf. In allen diesen verschiedenen Fällen ist die Richtung, nach welcher sich die Reaktion vollzieht, veranlasst durch die Intensität des Reizes. Je nachdem sie sich erhebt, vermehrt sie die Reaktion bis zu einer gewissen Stärke, von der ab sie dieselbe vermindert. Bei einer bestimmten Stärke bleibt die Reaktion aus, sobald man diese überschritten hat, tritt sie wieder ein, aber in umgekehrter Richtung; es tritt Umkehr ein.

Im Gegensatz zu den vorhergehenden Beispielen findet man bei *Volvox* (Flagellate), dass die Dauer der Reizung die Umkehr hervorruft. Die frischen und noch niemals durch den elektrischen Strom erregt gewesenen Individuen gehen zur Kathode, nach einer bestimmten Zeit der Einwirkung kehren sie sich um und wenden jetzt ihren vorderen Pol gegen die Anode (Carlgren 1899).

Man könnte leicht noch einige andere Beispiele von Organismen anführen, welche selbst befähigt sind die Stärke des ihnen am besten zusagenden Reizes zu unterscheiden, und welche zu reagieren aufhören, sobald sie sich unter diesen optimalen Bedingungen befinden. Nichtsdestoweniger wird die Zahl dieser Fälle immer eine sehr geringe bleiben, so dass wir weit davon entfernt sind, diesem Phänomen jenen Charakter der Allgemeinheit zuzuerkennen, wie es Verworn (1900) thut.

2. Leitung und Reaktion. Die Psychologen haben den Namen der Reaktionszeit jener Zeit gegeben, welche zwischen der Reizung und Reaktion verstreicht. Sobald es sich um nicht-nervöse Reflexe handelt, die gewöhnlich viel langsamer verlaufen als die von den Psychologen studierten Erscheinungen, kann man oft einen ersten Zeitabschnitt unterscheiden, während welchem nach außen hin sich nichts zeigt (Latenzzeit), und einen zweiten, in dem sich die sichtbare Reaktion abspielt. Weil diese letzte Zeit nur für die Art der Reaktion, die wir unter dem Namen der Aktion noch viel weiter unterscheiden werden, bestimmte Grenzen hat, nennen wir sie Aktionszeit (temps de riposte).

a) Latenzzeit. Verschiedene Experimente zeigen, dass die Latenzzeit durch die Dauer und Stärke der Reizung verändert wird. Die Zahlen, welche von Czapek (1898) für den Geotropismus der Wurzel der Lupine angegeben worden sind, sind auf alle Fälle beweisend.

b) Aktionszeit. Sie scheint nicht abhängig zu sein von der Erregung, welche die Reaktion hervorruft, aber sie wird sehr stark beeinflusst durch alle jene Reize, welche Interferenzen veranlassen (siehe weiter unten), während sich die Reaktion vollzieht.

c) Stärke der Aktion. Sie folgt dem wohlbekannten Weber'schen Gesetze.

3. Erinnerungszeit. Es giebt noch eine letzte Zeit, über welche ein Wort zu sagen wichtig ist. Es ist die Zeit, während welcher der Organismus das Gedächtnis für eine Empfindung bewahrt, auf welche er nicht reagieren konnte. Nehmen wir den Fall, eine Wurzel sei horizontal gelagert, so schickt sie sich an, ihre Spitze nach unten zu krümmen. Sobald aber die Wurzel in Gips eingeschlossen wird, kann sie diese Reaktion nicht ausführen. Nach einer hinlänglichen Dauer der Erregung entzieht man die also eingegipste Wurzel dem richtenden Einfluß der Schwere (dazu genügt eine Drehung auf einem Klinostaten mit horizontaler Axe). Nach einigen Stunden befreit man das ganze Organ, indem man es auf dem Klinostaten lässt, und man konstatiert, dass die Wurzel trotz der beträchtlichen Zeit, die verstrichen ist, eine Erinnerung an die Empfindung bewahrt hat, da sie doch noch jetzt ihre Krümmung ausführt (Czapek 1898).

III. Natur der Reize.

Die Reihe der Reize aufzuzählen, welche die reizbaren Organe der Lebewesen ohne Nerven in Erregung versetzt, heißt nichts anderes als ihre Sinne aufzählen. Man wird sehen, dass diese Aufzählung viel länger ist, als man gewöhnlich meint.

Man teilt im allgemeinen die Reize in innere und äußere ein. Aber nichts ist schwieriger als diese Unterscheidung in bestimmten Fällen. Wenn ein Leukocyt angezogen wird von den Substanzen, welche aus einer Zelle im Stadium des Zerfalles diffundieren, wenn er durch die Berührung des Kapillarendothels erregt wird und sich durch die Zellinterstitien hindurch schiebt, so reagiert er auf Reize, die für ihn äußere, für das Gesamttier aber innere sind. Wie wird man den Reiz nennen, auf den die Zellen eines jungen *Asterias*embryo nach der Bildung einer Anhäufung in Kugelform (Morula) reagieren, wenn sie sich alle in der Peripherie in einer einzigen Lage anordnen (Blastula), eine Reaktion, mit welcher jede Zelle auf die Erregung antwortet, welche ihr ihre Nachbaren zusenden? Es giebt keinen thatsächlichen Unterschied zwischen dem, was sich in den Zellen dieses Embryo abspielt, und dem, was wir für die Adventivknospen kennen gelernt haben, welche gleichfalls ihre Reize von anderen, aber viel weiter entfernten Zellen empfangen. (Siehe Seite 11.)

Es wäre vielleicht besser, die Bezeichnung „inneren Reize" nur auf jene zu beschränken, welche, entstanden in einer Zelle, die Wahr-

nehmung und Reaktion von seiten der anderen Teilchen derselben Zelle veranlassen. Z. B. die rhythmischen Kontraktionen der einzelligen Organismen, die Bildung der Pseudopodien bei den Leukocyten, die Bewegungen der Spermatozoen werden wenigstens zum Teile von wirklichen inneren Reizen beherrscht. Nach dieser Definition dürfen wir den Namen innere Reize nur jenen allein beilegen, von denen wir die Erfolge an einzelligen Organismen feststellen, oder aber an Zellen, denen jede Berührung, jeder Zusammenhang irgendwelcher Art mit anderen Elementen fehlt.

Wir müssen also auch weiterhin der alten Definition folgen und innere Reize alle jene nennen, welche aus dem Organismus selbst kommen und deren Natur uns unbekannt ist, dagegen sie zu den äußeren Reizen zählen, in dem Maße, als unsere Kenntnisse genauer werden und wir es dahin bringen werden, ihre Natur zu bestimmen. Wir haben es ja mit chemischen Substanzen zu thun, welche die Phagocyten gegen die alten Zellen führen; warum zögern wir dann, diese Reize den anderen chemischen Reizen zuzuzählen? Welchen vernünftigen Grund würde es geben, sie in dem „Winkel der Verstoßenen" zu lassen, wohin wir die inneren, zu wenig bekannten verweisen?

Schließlich noch eine Bemerkung bezüglich der Terminologie. Man hat die treffende Gewohnheit durch ein zusammengesetztes Wort den gesamten Reflexvorgang zu bezeichnen. Also Phototaxismus bezeichnet einen Taxismus, hervorgebracht durch Einwirkung des Lichtes; Chemiotropismus bezeichnet einen Tropismus, der durch eine chemische Substanz bedingt wird. Ich werde für jeden Reiz den Terminus (in Klammern) angeben, womit man den Reiz durch ein zusammengesetztes Wort bezeichnen könnte, welches den ganzen Reflex veranschaulicht. Meistens habe ich nur das übliche Wort gebraucht, einigemal, sobald es sich um noch nicht benannte Reize handelt, wird es nötig sein, einen neuen Terminus einzuführen.

* * *

a) Innere Reize. — Diese Reize sind sehr schwierig einzuteilen; wir haben nicht die geringste Kenntnis von ihrer thatsächlichen Natur. Deshalb müssen wir uns begnügen, sie in zwei Gruppen zu teilen; die erste umfasst die, welche vom Alter, die zweite diejenigen, welche von der Form der Organe abhängig sind.

1. Alter (Chrono-). Diese Erscheinungen spielen sich nur in einem bestimmten Zeitpunkt des Lebens ab; sie sind daher durch Reizungen bedingt, welche nur in diesem bestimmten Zeitpunkt vorhanden sind. So wechselt oftmals die Stellung der Blätter mit ihrem Alter. Der typischste Fall hierfür findet sich bei *Yucca* (Webber 1895), wo die Blätter anfangs aufrechtstehend sich allmählich mehr ausbreiten und zuletzt ihre Spitze nach unten wenden. Ein anderes charakteristisches Beispiel für den Einfluss des Alters wird durch die Wickelranken der

Bryonia und anderer Kletterpflanzen geliefert, welche keine Stütze erfasst haben, welche also von aussen nicht erregt worden sind, und die sich dennoch mit eintretendem Alter korkzieherartig einrollen.

2. Form (Morpho-). Alle die unzählbaren Reaktionen, welche die embryonalen Umwandlungen bestimmen und die wechselseitige Stellung der Organe bedingen, sind ganz gewiss durch innere Reize hervorgebracht, von denen die einen vom Alter, die anderen von einer vorherbestehenden Form abhängen. Aber alle diese Dinge sind noch immer zu unklar, als dass man nach dieser Richtung hin mehr als eine Hypothese aufzustellen vermöchte. Man könnte höchstens irgend welche inneren Reize angeben, deren Ursache leichter zu ermitteln wäre.

A. Einfluss der Spitze (Acro-). Wir haben bereits den hemmenden Einfluss der Stengelspize auf die Adventivknospen erwähnt. Eine ähnliche Wirkung findet sich auch bei den Wurzeln. Solange die Spitze der Hauptwurzel unverletzt ist, sind die Seitenwurzeln horizontal oder schräg gerichtet (Sachs 1874); schneidet man aber die Hauptwurzel an der Spitze ab, so krümmen sich alle Sekundärwurzeln nach unten.

B. Polarität (Polo-). Meistens zeigen die Pflanzen eine Polarität derart, dass an jedem Organteile, wie klein er auch sei, sein proximales und distales Ende ausgezeichnet erscheint (Vöchting 1878, 1884, 1892). Wie man auch die Stecklinge von Weidenästen orientieren mag, seien sie mit dem oberen oder unteren Ende in die Erde versenkt, sie werden immer am proximalen Ende (d. i. jenem, welches gegen die Wurzel gerichtet war) die stärksten Wurzeln und am distalen Ende die stärksten Knospen erzeugen. Das Gleiche gilt von den Wurzelstecklingen von *Monstera deliciosa* (Aracaee), wo sich die neuen Wurzeln in der Nähe des distalen Endes entwickeln. In diesen verschiedenen Fällen reagiert das Organ auf eine ihm eigentümliche Polarität.

C. Krümmung (Campto-). Sobald ein pflanzliches Organ, welches sich z. B. unter dem Einfluss der Schwere gekrümmt hat, diesem Reize entzogen wird, bevor die Krümmung endgültig fest geworden ist, so sieht man sie wieder vollständig verschwinden. Der gekrümmte Teil hat also einen Reiz erzeugt, auf den das Organ durch seine Wiederaufrichtung reagiert hat. Vöchting (1882) nannte diese Erscheinung Rectipetalität. Die Krümmung kann auch einen späteren Erfolg haben. Bei einer geraden Wurzel bilden sich die Seitenwurzeln in gleicher Weise auf allen Seiten. Sobald aber die Wurzel gekrümmt wird, sendet sie einen Hemmungsreiz aus, welcher die Entwicklung aller auf der konkaven Seite gelegenen wurzelbildenden Zellen verhindert (Noll 1900)[1]. Sie erzeugt demnach einen

1) Fasst man sämtliche von Noll angestellten Experimente ins Auge, so zeigt sich bestimmt, dass es sich hier um einen Hemmungsreiz auf die Zellen

Reiz, der alle seitlichen Wurzeln der gekrümmten Wurzel zwingt, sich der Konvexität entsprechend zu krümmen.

* * *

b) Aeußere Reize. Die äußeren Reize, welche bei der Reizbarkeit der Organismen ohne Nerven ins Spiel kommen, können in drei Gruppen eingeteilt werden: mechanische, physikalische und chemische.

1. Mechanische Reize. Diese Gruppe umfasst alle jene Reize, welche durch direkte Einwirkung eine Verschiebung des Organismus herbeizuführen streben.

Verworn (1900) vereinigt unter dem Namen Barotaxis alle jene Reaktionen, die durch einen einseitig wirkenden Druck hervorgerufen werden. Er unterscheidet Thigmotaxis, Rheotaxis und Geotaxis; er stützt sich auf die Anschauung von Jensen (1892), nach welcher die Schwerkraft vor allem bei den niederen Wasserorganismen durch die Unterschiede der hydrostatischen Drucke wirkt. Diese Anschauung ist wahrscheinlich unrichtig.

a) Schwere (Geo-). In diese Abteilung gehört auch die Centrifugalkraft, welche in derselben Weise wie die Schwere wirkt. So krümmen sich die Wurzeln gegen die Erde (sie folgen der Richtung der Schwere), hingegen krümmen sie sich nach der Außenseite einer im Kreise rotierenden Scheibe, sie folgen also auch hier der Richtung der Kraft. Nach neueren Untersuchungen scheint es wahrscheinlich, dass die Schwerkraft infolge jenes Druckes wahrgenommen wird, welchen das Herabsinken der in den Zellen enthaltenen dichteren Körner auf das seitliche Protoplasma erzeugt (Němec 1900, Haberlandt 1900).

b) Flüssigkeitsstrom (Reo-). Viele Zellen sind sehr empfindlich für die Strömungen der Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden (Jönsson 1883, Stahl 1884, 1).

c) Kompression (Piezo-). Eine allgemeine Kompression kann wie ein Reiz wirken (Pfeffer 1893). Die Pflanze hat trotz des Widerstandes, welchen sie antrifft, das Bestreben, zu wachsen, und übt einen Druck aus, der bis auf 12 Atmosphären steigen kann.

d) Berührung (Hapto-)[1]. Man muss eine Verwechslung zwischen allgemeiner Kompression und einem scharf begrenzten Druck vermeiden, bei welch letzterem die Reizung nicht durch den Druck im eigentlichen Sinne hervorgerufen wird, sondern, wie Pfeffer (1883) gezeigt hat, durch die Differenz des Druckes, welchen benachbarte

der konkaven Seite handelt, und nicht, wie er annimmt, um einen begünstigenden Einfluss auf die Zellen der konvexen Seite.

1) Es ist viel richtiger, den Terminus Hapto- beizubehalten, der von Errera (1884) herrührt, als den Terminus Thigmo, der von Verworn (1889, 2) gebraucht wird.

Stellen tragen. So führen die Wurzeln, welche auf eine allgemeine Kompression durch eine starke Wachstumsvermehrung reagieren, bei einer Berührung eine Krümmung aus, welche sie von dem Reize entfernt (Darwin 1882).

Die Erregbarkeit durch Berührung ist verbreitet; unter dem Einflusse einer Berührung krümmen sich die Wickelranken der Kletterpflanzen, es leuchtet *Noctiluca*, die Hyphen von *Polyporus* (Pilz) vermindern ihr Wachstum, die Spirillen stellen die Bewegung ein und platten sich gegen den berührenden Körper ab, die Leukocyten der Wirbeltiere strecken ihre Pseudopodien gegen den Reiz aus, die Spermatozoiden einer großen Anzahl von Tieren und selbst der Algen werden durch Berührung zur Befruchtung ins Ei geleitet.

Die Berührungsempfindlichkeit ist oft von einer außerordentlichen Feinheit. Das Streichen mit einem Faden von 0,00025 mgr genügt, um die Wickelranke von *Sicyos* (Cucurbitacaee) zu erregen (Pfeffer 1885). Der minimale Widerstand durch die Oberflächenspannung eines Flüssigkeitstropfens genügt zur Hervorbringung von Berührungsempfindungen sowohl bei Leukocyten (Massart und Bordet 1890), als auch bei vielen Bakterien und Flagellaten (Massart 1890).

e) Erschütterung (Sio-). Wohl unterschieden von der durch Berührung hervorgerufenen Reizung ist jene, welche durch die Erschütterung veranlasst wird. Die Wickelranken, welche selbst auf eine sehr feine Berührung antworten, ertragen die heftigsten Erschütterungen ohne die geringste Reaktion; andererseits reagiert die Sinnpflanze viel besser auf einen Stoß als auf einen Druck.

f) Zug (Elco-). Hegler (Pfeffer 1891) hat Beispiele von Pflanzen beschrieben, welche auf Zug reagieren. Die Reaktion besteht in einer Abnahme der Geschwindigkeit des Längenwachstumes und in einer Vermehrung der in den Organen enthaltenen widerstandsfähigen Elemente (Fasern etc.).

2. Physikalische Reize. Beinahe alle physikalischen Kräfte können bei den nervenfreien Lebewesen Reaktionen auslösen. Eine Ausnahme besteht nur für den Magnetismus und die X-Strahlen.

a) Licht (Photo-)[1]. Die Reizbarkeit durch Licht ist sehr weit verbreitet. Sie existiert nicht nur bei beinahe allen mit einem Chromophyll versehenen Lebewesen, sondern auch meist bei einer großen Anzahl ungefärbter Organismen.

b) Dunkelheit (Scoto-). Gewöhnlich wirkt die Dunkelheit nicht als Reiz, worin sie sich vom Licht unterscheidet. Sie wirkt einfach wie das mehr oder minder vollkommene Fehlen des Lichtes. Dennoch giebt es einige besondere Fälle, wo sie wie ein eigenartiger

1) Es wäre besser, immer den Terminus „photo-“ zu gebrauchen, um das Licht zu bezeichnen, als bald „photo“, bald „helio“ zu sagen.

Reiz wirkt. So wirkt sie auf die Zellen der Chloroplasten von Pflanzen. Die Chloroplasten nehmen bei Dunkelheit eine von jener verschiedene Stellung ein, welche sie bei Licht inne haben, aber die beiden verschiedenen Stellungen stehen in keinem gegensätzlichen Verhältnis zu einander (Stahl 1880).

c) Wärme (Thermo-). Dieser Reiz ist noch allgemeiner als das Licht, er bedingt direkt zahlreiche Aktionen, er übt einen sehr auffälligen Einfluss auf die Richtung und den Verlauf beinahe aller Reaktionen aus, schließlich ist er unerlässlich dafür, um das Protoplasma in reaktionsfäkigem Zustande zu versetzen[1]). Am häufigsten sind die Reaktionen beschleunigt bei einer mittleren Temperatur, während sie sich bei höheren oder niedrigeren Temperaturen wieder verlangsamen.

d) Kälte (Cryo-). Gleichwohl giebt es einige Fälle, in denen die Kälte nicht einfach wie die Abwesenheit von Wärme wirkt, sondern wo sie eine eigene Wirkung ausübt. So beschleunigen sich bei *Stylonychia Mytilus* (ein hypotriches Infusor) die Ciliarbewegungen viel mehr unter dem Einfluss der Kälte (6°), wie unter dem der Wärme (30°). Selbst für die randständigen Cilien übertrifft die Reizung durch Kälte jene, welche Temperaturen von 30° bewirken (Pütter 1900).

e) Hertz'sche Wellen (Hertzo-). *Phycomyces* (Pilz) führt eine Krümmung aus, die ihn von der Quelle der Schwingungen entfernt (Hegler 1891). Die Wellen hatten ein Länge von 0,75 bis 2 m.

f) Elektrizität (Elektro-)[2]). Ihre Wirkung auf die höheren Pflanzen ist weit davon entfernt, hinlänglich bekannt zu sein. Was ihren Einfluss auf die niederen Organismen anbelangt, so ist er durch die Arbeiten von Verworn (1889) aufgeklärt worden. Viele Rhizopoden, Flagelaten und Infusorien nehmen unter der Einwirkung des elektrischen Stromes eine bestimmte Richtung ein, sei es nun gegen die Anode oder gegen die Kathode.

g) Osmotischer Druck (Tono-)[3]). Viele einzellige Organismen und Pflanzen führen verschiedene Reaktionen aus, die durch den osmotischen Druck des sie umgebenden Mittels bedingt sind. Die Reaktionen bestehen in Bewegungen und in Veränderungen des intra-

---

1) Af. Klercker (1891) unterscheidet Thermotropismus (Reaktion durch strahlende Wärme) und Caloritropismus (Reaktion durch geleitete Wärme). Es ist sicher, dass im Organismus die Wärme — auf welche der beiden Arten sie auch zu den Zellen gelangt ist — gänzlich in geleitete Wärme umgewandelt wird. Es scheint mir daher diese Untersuchung nicht gerechtfertigt zu sein.

2) Es bietet keinen Vorteil, die zwei Termini „Elektro-“ und „Galvano-“ beizubehalten.

3) Ich sehe keinen Vorteil darin, den alten Terminus „Tono-“ durch den Terminus „Osmo-“ (Rothert 1901) zu ersetzen.

cellulären Druckes. Die niederen Meeresorganismen werden viel häufiger durch zu starke, als durch zu schwache Lösungen gereizt (Massart 1891). Bei den Pflanzen haben alle untersuchten Zellen gleichmäßig gegenüber hypo- und hypertonischen Lösungen reagiert (van Ryssel-berghe 1899).

Im Gegensatz zur Ansicht von Pfeffer (1888) und Verworn (1900) ist die erregende Wirkung der Lösungen nicht mit den chemischen Eigentümlichkeiten des gelösten Körpers verknüpft. Man muss sich mit Rothert (1901) fragen, ob sie nicht ihren Grund im Wasseraustritt aus dem Protoplasma hat, mit anderen Worten, ob die Wahrnehmung, welche die Zellen haben, sobald sie in eine stärkere Lösung, als die für sie übliche gebracht werden, nicht von einem Austritt des Wassers durch das Protoplasma hindurch herrührt, und ob sie unter umgekehrten Bedingungen eine Durchtränkung mit Wasser nicht merken. Selbst wenn die Sache erwiesen wäre, wenn die Empfindlichkeit für Konzentrationen nur ein gesonderter Fall der Empfindlichkeit für den wechselnden Wassergehalt wäre, so müsste man dennoch die Unterscheidung zwischen den zwei Arten der Reizung (Rothert 1901) vorläufig aufrecht erhalten, bis es möglich wäre, für alle Reize die Erregung durch die Wahrnehmung zu ersetzen.

3. Chemische Reize. Chemische Reize (Chimio-), d. h. jene, bei denen die chemischen Eigenschaften der Substanzen — mit Ausschluss ihrer mechanischen oder physikalischen Eigentümlichkeiten — allein im Spiel sind; sie sind wahrscheinlich die wichtigsten von allen für die Regulation der Thätigkeiten des Organismus.

Für die Mehrzahl derselben müssen wir uns damit begnügen, zu entscheiden, ob ein Reiz chemischer Art vorliegt, ohne die Einzelnheiten feststellen zu können. Mitunter erzeugen die verschiedensten Körper, zwischen denen irgend ein gemeinsames Merkmal nicht zu bestehen scheint, dieselben Wirkungen; z. B. diejenigen Substanzen, welche eine Anziehung auf Bakterien ausüben und jene, welche das Leuchten bei *Noctiluca* hervorrufen. Sehr häufig wissen wir gar nicht, welches die wirksamen chemischen Körper sind. So erscheint die Zellteilung bei verletzten Phanerogamen mit allen ihren Eigenartigkeiten als eine Reaktion auf einen chemischen Reiz, aber man weiß nicht, welche diese Substanzen sind (Massart 1898).

Es giebt nur wenige Fälle, in denen eine ganz bestimmte Reaktion durch einen einzigen Körper oder eine kleine Gruppe von Körpern hervorgerufen wird.

a) Sauerstoff (Aero-). Es giebt sehr charakteristische Reaktionen, in denen er nicht durch andere Körper ersetzt werden kann. Sobald es sich um bewegliche Organismen handelt, gehen sie beinahe immer auf den Sauerstoff zu, wenigstens bis zu einer bestimmten Spannung (Engelmann 1881). Gleichwohl beschrieb vor kurzem

Rothert (1901) ein Bacterium, welches den Sauerstoff in jeder Konzentration flieht.

b) Alkalien (Alcalio-) und Säuren (Oxy-). Bei den Alkalien hat man nicht oft eigenartige Wirkungen beobachtet. Kleine Amöben, welche in dem sie gewöhnlich umgebenden Medium die Gestalt von Schnecken mit einem einzigen breiten vorderen Pseudopodium haben, werden strahlig, sobald man sie in eine alkalische Lösung bringt Verworn (1896). *Euglena*, *Eutreptia* und andere nachverwandte Flagellaten ziehen ihren Körper in charakteristischer Weise zusammen (s. ausführlicher später), außerdem schwimmen sie vermittels der Geißeln. In einem neutralen Medium kommen die beiden Bewegungsformen nebeneinander vor, sobald man aber der Flüssigkeit ein wenig Alkali hinzufügt, verlangsamen sich die Schwingungen der Geißeln und hören bald auf, während die Kontraktionen sich verstärken. Es genügt, die Flüssigkeit anzusäuern, um die Geißelbewegungen wieder erscheinen zu sehen; jetzt ist aber die Zelle starr.

c) Narcotica (Narco-). Diese Reize sind nicht durch ihre chemische Konstitution kenntlich gemacht, aber durch die Art, in der sie die Reizbarkeit verändern; alle diese Körper bewirken eine hervorragende Verlangsamung der Reflexe. Nach allem, was wir wissen, richtet sich ihre Wirkung auf die Empfindung; es ist daher jedenfalls unlogisch, ihre Wirkungen der Kategorien der „Lähmung" zuzuzählen, wie es Verworn (1900) thut. Außerdem giebt es keinen Fundamentalunterschied zwischen einer Reizerscheinung und einer Lähmungserscheinung. Sehen wir nicht, dass die Wärme einfach nach der Höhe der Temperatur das Wachstum einer Pflanze sehr stark beschleunigt, oder es bis zum vollständigen Stillstand verlangsamt? Es giebt also hier nicht zwei verschiedene Reize. Noch mehr; ist eine schwächende Erregung, nicht eine Reizung von der gleichen Art wie eine verstärkende oder hemmende Reizung? Sind nicht die Abschwächung, Verstärkung, Unterdrückung eines Reflexes im Verlaufe der Ausführung gleichfalls Reflexe, die durch eine quantitative Veränderung der Reaktion in Erscheinung treten?

Eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen „Reizerscheinungen" und „Lähmungserscheinungen", wie sie Verworn macht, hat daher keine weitere Berechtigung. Nach unserer Meinung wären die Narcotia der Kategorie der Reize zuzuzählen, wie die anderen chemischen Körper. Wenn es nicht so wäre, so müsste man auch die Bezeichnung Reiz für den Sauerstoff weglassen, wenn er die Bewegungen gewisser anaerober Bakterien hemmt. Alle diese Agentien sind echte Reize, selbst wenn der Reflex, den sie hervorrufen, eine Abschwächung oder Hemmung einer anderen Reaktion bewirkt.

d) Wasser (Hydro-). Das Wasser ist für das Zustandekommen aller Lebenserscheinungen unentbehrlich. Aber abgesehen von diesem

allgemeinen Einfluss bringt es noch ganz spezielle Wirkungen hervor. Im dampfförmigen Zustande führt es bei der Mehrzahl der Pflanzen Krümmungen herbei; die Wurzeln der Phanerogamen wenden sich der feuchteren Stelle zu (Sachs 1872). Um wie ein Reiz zu wirken, muss der Dampf nicht notwendig in ungleichmäßiger Weise verbreitet sein, der Grad Feuchtigkeit oder Trockenheit der Atmosphäre kann gleichfalls die Pflanzen beeinflussen, besonders in Bezug auf die Verdickung der Cuticula (Kohl 1886). Im flüssigen Zustande hat das Wasser gleichfalls sehr deutliche Wirkungen. Ein und dieselbe Pflanze wird sehr verschiedene Eigenschaften zeigen, je nachdem sie in feuchter Luft oder in Wasser gewachsen ist. Bisweilen kann man selbst an einem langgestreckten Blatte (z. B. *Stratiotes aloides*) sehen, dass es in seiner unteren unter das Wasser getauchten Hälfte die Eigentümlichkeiten einer Wasserpflanze hat, während der aus dem Wasser hervorragende Teil die Eigenschaft der Landpflanze zeigt. Irgend eine annehmbare Erklärung dafür, auf welche Art die Pflanze in diesem Falle die Anwesenheit des Wassers fühlt, ist noch nicht gegeben worden.

Es ist die Frage erlaubt, ob das Wasser mit seinen so verschiedenen Wirkungen wirklich der Gattung der chemischen Reize zugezählt werden soll. Vielleicht wirkt es bald wie eine Oxydulverbindung des Wasserstoffes bald wie eine gelöste und ionisierte Substanz, während in anderen Fällen der Organismus auf den Transpirationsstrom reagiert. (Fortsetzung folgt.)

Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus".

Von **J. Reinke.**

In Anlass meines, auf der diesjährigen Naturforscherversammlung in Hamburg gehaltenen und in Nr. 19 des Biol. Centralblattes abgedruckten Vortrages wurde ich von befreundeter Seite auf das vor kurzem erschienene Buch von Bütschli, Mechanismus und Vitalismus, Leipzig 1901, Engelmann, aufmerksam gemacht. Ich verschaffte mir diese Schrift sofort und las sie, um sie dann mit dem Gefühl einiger Enttäuschung zur Seite zu legen. Ich fühlte mich enttäuscht, weil das Buch nach meinem Dafürhalten viel weniger zur Förderung des im Titel genannten Problems beiträgt, als ich gehofft und erwartet hatte.

Um dies Urteil in vollem Umfange begründen zu können, bedürfte es eines Kommentars zur Schrift Bütschli's, der dieser an Umfang mindestens gleich käme. Da hiervon keine Rede sein kann, werde ich mich möglichst kurz zu fassen suchen. Ich glaube aber, dass im Interesse einer Klärung unserer Anschauungen über Mechanismus und

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Massart Jean

Artikel/Article: Versuch einer Einteiliing der nicht-nervösen Reflexe. 9-23