

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

II. Band.

15. Oktober 1882.

Nr. 16.

Inhalt: **Burdon-Sanderson**, Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt. — **Bertkau**, Ueber den Duftapparat von *Hepialus Hecta* L. — **Bertkau**, Ueber das Cribellum und Calamistrum. — **Penzoldt** und **Fleischer**, Ueber die Einwirkung der wichtigeren äußern Einflüsse auf den Eiweißzerfall im tierischen Organismus. — **Goossens**, Ueber articeante Raupen. — Anzeigen.

Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt.

Von Prof. Dr. **Burdon-Sanderson** in London.

Im Jahre 1873 theilte ich der Royal Society die Resultate von Experimenten mit, welche zeigen, dass der Veränderung der Form am Blatt der *Dionaea*, die der sichtbare Effekt mechanischer oder elektrischer Reizung ist, gleichwie an den reizbaren Organen der Tiere, eine elektrische Veränderung vorausgeht. In einem zweiten Aufsatz, welcher am 14. Dezember gelesen wurde, legte ich der Society den Bericht über eine Anzahl von Experimenten vor, welche im Verein mit W. Page zum größten Teil in dem Laboratorium der Royal Gardens zu Kew mit Benützung des Lippmann'schen Kapillarelektrometers angestellt wurden und deren Zweck war, die Beziehung zwischen den elektrischen Erscheinungen und dem physiologischen Process, welcher diese begleitet, aufzuklären. Seit 1873 sind dann in Deutschland verschiedene Untersuchungen bezüglich des Reizungsvorgangs der *Dionaea* und der Pflanzenreizung im Allgemeinen veröffentlicht worden. Im Jahre 1876 erschien von Professor Munk in Berlin (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*) eine umfangreiche Arbeit, welche die Erlangung einer genauern Kenntniss der elektromotorischen Erscheinungen am Blatt der *Dionaea* zum Gegenstand hatte, und auf diese folgten zwei bedeutende experimentelle Untersuchungen von Dr. Kunkel (*Pflüger's Arch.* XXV. 342).

Kurze Uebersicht der Untersuchungen Munk's. Indem Professor Munk sich auf die von mir im Jahre 1873 gemachte Entdeckung bezieht, dass das Blatt der *Dionaea* mit elektromotorischen

Eigenschaften begabt ist, und dass bei dem Zusammenklappen des Blattes eine Aenderung der Ströme entsteht, sagt er, dass seine Aufmerksamkeit zuerst 1873 auf die *Dionaea* gelenkt wurde, und dass er infolge dessen 1874 und 1875 Experimente machte, unter Benützung von über hundert Blättern, von denen nur wenige von der Pflanze, zu der sie gehörten, abgeschnitten wurden. Zunächst bespricht er die Verteilung der elektrischen Spannungen auf der Oberfläche des nicht gereizten Blattes. Nachdem er die in meiner ersten Mitteilung gemachten Beobachtungen bestätigt hat, wonach im Allgemeinen, wenn die Ableitungspunkte auf entgegengesetzten Stellen der äußern Oberfläche der Mittelrippe liegen, der von dem Blattstiel entfernteste Punkt gegen den andern Punkt positiv ist — legt er dar 1) dass der positivste Punkt nicht der vom Blattstiel entfernteste Punkt der Mittelrippe, sondern ein Punkt zwischen dem mittlern und dem entferntesten Drittel derselben ist (S. 37) und dass das Blattstielende doppelt so stark negativ gegen diesen Punkt ist, als das vom Blattstiel entfernteste Ende der Mittelrippe. Dass 2) in einer quer über der Mittelrippe, auf der äußern Blattfläche gezogenen Linie auf jeder Seite sich ein Punkt finden lässt, welcher negativ gegen alle andern Punkte ist, und dass zugleich dieser Punkt näher nach dem Blattrand zuliegt, als nach der Mittelrippe zu (S. 38); dass „die gleiche Verteilung der Spannungen an der untern, wie an der obern Blattfläche herrscht“ (S. 42) und dass „die absolute Größe der Spannungen an der obern und an der untern Blattfläche die gleiche ist“ (S. 43). In §. 3 wird festgestellt, dass der Spannungsunterschied zwischen dem negativsten und dem positivsten Punkt der untern Blattfläche gewöhnlich von 0,04 bis zu 0,05 Daniell beträgt. In §. 4 wird die Frage nach dem Sitz der elektromotorischen Kräfte besprochen, von welchen die elektromotorischen Wirkungen des Blattes abhängen.

Aus den vorhergegangenen Betrachtungen schließt er, dass, da es unmöglich ist das Blatt zu zerstückeln, um die elektromotorischen Eigenschaften seiner Teile einzeln zu untersuchen, der einzige Weg der ist, von der wohlbegründeten Annahme auszugehen, dass „so weit die gleiche Organisation, so weit die gleiche Anordnung der elektromotorischen Kräfte besteht“ (S. 47). Er sieht deshalb die Zellen als elektromotorisch wirksam an. Da die Form der Zellen nur wenig Möglichkeiten zulässt, so können wir diejenige auswählen, welche am besten mit den Tatsachen übereinstimmt, indem wir bestimmen, welche dieser Möglichkeiten, in Bezug auf die bekannte Anordnung der Zellen in dem Blatt die beste Erklärung von dem darbietet, was wirklich in der Verbreitung der elektrischen Spannung auf der Blattoberfläche beobachtet worden ist. Um zu diesem Resultat zu gelangen, bedient sich Munk einer Untersuchungsmethode, welche auf der Annahme beruht, dass es möglich ist die lebende Zelle bezüglich ihrer elektromotorischen Eigenschaften darzustellen, als einen „Zinkeylinder mit

verkupferten Mantel, der von einer gleichmäßigen Lage eines feuchten Leiters umgeben ist“ (S. 51); und dass ein Schema oder Modell, aus einer Anzahl solcher Cylinder bestehend, deren Anordnung der der wirksamen Zellen des Blattes entspricht, elektromotorische Eigenschaften zeigen würde, ähnlich denen des Organs, welches es darstellt. Um es möglichst kurz auszudrücken ist die Anordnung der Parenchymzellen des Blattes der *Dionaea* folgende: in den Flügeln laufen die Zellen alle in einer Richtung, nämlich mit den Gefäßbündeln parallel und senkrecht zur Mittelrippe. In der Mittelrippe (untere Fläche) laufen die Zellen längs der Kante (longitudinal?), aber die der obern Schichten sind gleichlaufend mit den Zellen des Flügels. Aus Gründen, auf welche wir hier nicht weiter einzugehen brauchen, (S. 86) glaubt Professor Munk, dass die Anordnung, welche die elektromotorischen Eigenschaften des Blattes bestimmt, diejenige der Zellen des Flügelparenchyms ist, deren Längsachsen mit der Oberfläche des Flügels parallel und senkrecht zur Mittelrippe laufen. Daher sollte das Blatt, wenn die Zellen die ihnen zugeschriebenen Eigenschaften besitzen, (d. h. wenn die Mitte jeder Zelle negativ zu ihren Enden ist) durch ein bilaterales Schema dargestellt werden, welches aus zwei symmetrischen Teilen besteht, die in Form den zwei Flügeln des Blattes gleichen und deren jeder aus Metallcylindern zusammengesetzt ist, welche wie die Zellen des Flügelparenchyms angeordnet sind. Eine ausführliche Auseinandersetzung der Eigenschaften, welche eine solche Vorrichtung wirklich besitzt, wird von Prof. Munk auf S. 54 und 55 gegeben. Sie stimmt in den wichtigsten Punkten bezüglich der Verteilung der elektrischen Spannung mit meinen Beobachtungen über die elektrischen Eigenschaften des ruhenden Blattes überein.

§. 5 handelt von der „Mechanik der Reizbewegung“. Munk hält dafür, dass „die Bewegung dadurch zu Stande komme, dass das reizbare Parenchym erschlafft und kürzer wird, das nicht reizbare sich aktiv verlängert“ (S. 119). Der Beweis der aktiven Verlängerung ist, dass zwei Punkte auf der untern Oberfläche des offenen Blattes in einer Linie parallel mit den Gefäßbündeln und in gemessener Entfernung von einander, sich nach der Schließung des Blattes weiter entfernt finden (S. 117).

In §. 6 (S. 123) tritt der Verfasser der Frage näher, welche uns eben beschäftigt, nämlich der Frage nach den elektrischen Erscheinungen, welche der Reizung folgen. Ich will versuchen, eine Darstellung der Experimente und der theoretischen Erklärungen zu geben, indem ich voraussetze, dass in diesen wie in dem Abschnitt über die elektromotorischen Eigenschaften des ungeretzten Blattes, Beobachtungen und Theorien so verwickelt sind, dass es etwas schwer ist, sie zu trennen.

Die Art der Untersuchungsmethode war immer dieselbe. Die Ableitung geschah entweder von den beiden Enden der untern Fläche

der Mittelrippe, wie in meinen ersten Experimenten im Jahre 1873, oder von der Mittelrippe und einem Punkt der untern Oberfläche des Blattflügels ihr gegenüber. Die Bewegung des Blattes war nicht behindert, es konnten daher nur sehr wenige Reizungen vor Schluss des Blattes beobachtet werden.

Eine kurze Uebersicht der Methoden und Ergebnisse zeigt die folgende Tabelle:

Ableitungspunkte	Vor der Reizung	Reizungseffekt
(1) S. 125 a) entfernteres Ende b) näheres Ende der untern Fläche der Mittelrippe	b negativ gegen a	„Positive Schwankung mit negativem Vorschlag“ (Vorschlag = $\frac{1}{3}$ des Ruhestromes).
(2) S. 131 a) positivster Punkt der Mittelrippe b) näheres Ende	b stark negativ gegen a	Derselbe. (Vorschlag = $\frac{1}{2}$ des Ruhestromes) Schwankung schwächer als in (1).
(3) S. 132 a) entfernteres Ende b) positivster Punkt	a negativ gegen b	Derselbe. Starker Vorschlag, Umkehr des Ruhestromes. Schwankung noch schwächer als in (2).
(4) S. 145 zwei in derselben Querlinie nach außen von der Mittelrippe gelegene Punkte von denen a) der nähere, b) der entferntere ist.	b negativ gegen a	Derselbe. Spurweiser Vorschlag. Positive Schw. „desto größer, je größer der Abstand der Elektroden“.

Professor Munk's Erklärung der Reizschwankung geht natürlich von seiner Anschauung über die elektromotorische Tätigkeit der einzelnen Zellen aus. Wenn die Schwankung in einer einzelnen Phase bestände, könnte man dies mit der Annahme erklären, dass alle Zellen des Flügelparenchyms auf dieselbe Art durch Reizung afficirt werden. Da sie jedoch den Charakter einer Doppelschwankung darstellt, d. h. aus zwei aufeinanderfolgenden Phasen von entgegengesetzten Zeichen besteht, muss man annehmen, entweder, dass alle elektromotorischen Elemente der Struktur gleichmäßig, aber nicht gleichzeitig afficirt werden, da die Reizungsveränderung von dem Ort der Reizung in der Art fortgepflanzt wird, dass sie zuerst die elektromotorischen Elemente in der Nähe der einen Elektrode dann der andern afficirt; oder dass alle elektromotorischen Elemente zu derselben Zeit gleichartig afficirt werden und dass Veränderungen von

entgegengesetzten Zeichen in jedem Element aufeinanderfolgen; oder endlich, dass zwei Arten elektromotorischer Elemente vorhanden sind, welche durch Reizung in entgegengesetzter Richtung afficirt werden, wobei die Veränderung in der einen Art ihren Höhepunkt später erreicht als in der andern.

Nur die dritte dieser drei Alternativen scheint Professor Munk zulässig. Die erste verwirft er aus dem Grund, weil, wenn sie wahr wäre, der Charakter der Reizungsschwankung durch den Ort der Reizung beeinflusst werden müsste, was nach seinen Erfahrungen nicht der Fall ist. So sollte z. B. bei der zweiten und dritten Versuchsform der Erfolg ein anderer sein, je nachdem das Blatt durch Berührung der höhern, entferntern Haare gereizt wird. Nach Professor Munk gibt es keinen Unterschied weder in diesem oder andern ähnlichen Fällen (S. 136) und er schließt daher, dass die „Doppelschwankung“ nicht der Fortpflanzung des Reizungseffekts von dem Ort der Reizung zuzuschreiben ist. „Danach kann weder die complicirte Schwankung in irgend einer Beziehung zum Ort der Reizung stehen, noch kann überhaupt von diesem Ort der Erfolg der Reizung, innerhalb der Genauigkeitsgrenzen unserer Untersuchung, irgendwie abhängig sein“ (S. 138). Die zweite Alternative verwirft er aus dem Grunde, weil in der vierten Versuchsform der Vorschlag, wenn er überhaupt vorkommt, sehr unbedeutend ist und sehr häufig ganz fehlt, d. h. der Reizungseffekt nur aus einer Phase besteht, was nicht der Fall sein könnte, wenn jede Zelle erst eine Abnahme, dann eine Zunahme ihrer elektromotorischen Kraft erlitte und wenn alle gleichzeitig tätig wären. Die dritte Alternative wird durch Ausschließung angenommen, d. h. dass die beiden Arten der elektromotorischen Elemente durch Reizung in entgegengesetzter Weise afficirt werden, dient, wie Professor Munk denkt, zur Erklärung des Charakters des Reizungseffekts in allen von ihm beobachteten Fällen.

Die Untersuchungen von Kunkel sind gleich denen von Munk auf zwei Fragen gerichtet, nämlich auf die Unterschiede der elektrischen Spannung, welche in jedem unversehrten Blatt bemerkbar sind, und auf die elektromotorischen Erscheinungen, welche der Reizung in den reizbaren Organen der Pflanzen folgen. Was die erste Frage betrifft, so schließt er aus Untersuchungen über die mit dem Imbibitionsprocess verbundenen elektrischen Veränderungen (welche, da sie vor kurzem veröffentlicht worden sind, nicht beschrieben zu werden brauchen), dass alle Unterschiede, welche sich zwischen den verschiedenen Theilen der Blattoberfläche zeigen mögen, dem „Unterschied in der Benetzbarkeit“ der abgeleiteten Blattflächen zuzuschreiben sind. Die Richtung dieses Effekts hat Kunkel durch Experimente bestimmt. Wenn ein Tropfen Wasser auf die grüne Blattfläche zwischen die Nerven gebracht wird und eine Zeitlang darauf stehen bleibt, und das Blatt nun durch eine andere gleiche Fläche

und den Tropfen abgeleitet wird, so ist die längere Zeit benetzt gewesene Stelle immer positiv gegen die nur kürzere Zeit benetzte (S. 359). Wenn, nachdem eine Elektrode in Berührung mit einer gewöhnlichen Fläche gebracht ist, die andere auf einen Nerv applicirt wird, so ist die Stromesrichtung der normalen entgegengesetzt. Der Nerv ist zuerst negativ, aber der Spannungsunterschied nimmt schnell ab und ist bald umgekehrt (S. 360). Mit andern Worten, wenn der Strom eines Blattes oder eines andern gleichen Gebildes von zwei Flächen abgeleitet wird, von denen die eine benetzbarer als die andere ist, so ist die erstere positiv gegen die letztere, vorausgesetzt, dass beide Elektroden gleichzeitig angelegt wurden.

Von diesen Betrachtungen, deren Bedeutung und Interesse anerkannt werden müssen, da sie zeigen, welche Resultate von Imbibitionsprocessen, die auf der Ableitungsoberfläche stattfinden, entstehen können, zieht der Autor Schlüsse über die Natur der elektromotorischen Reizveränderungen in den Organen der Pflanzen, mit specieller Rücksicht auf Mimosa. Der Reizungseffekt am Blattstielwulst der Mimosa wird folgendermaßen von Kunkel beschrieben (auf Grund der mit dem Kapillarelektrometer gemachten Beobachtungen, wobei der Strom durch an seinen entgegengesetzten Enden befestigte Fadenelektroden abgeleitet worden ist). Er soll in einem „Vorschlag“, in welchem die Basis negativ wird, bestehen, welcher von einem größern „Ausschlag“ in der entgegengesetzten Richtung gefolgt ist. Drei Experimente sind zur Bestätigung des Obigen mitgeteilt, auf welche die Theorie gegründet ist, dass die plötzliche Veränderung der Wasserverteilung (Wasserverschiebung) an verschiedenen Teilen des Blattstielwulstes, welcher die aktiven Bewegungen des Blattes von Mimosa hervorbringt, auch die Ursache der beobachteten elektrischen Veränderungen ist. Als Beweis dieser Theorie dient die Tatsache, dass im Allgemeinen „Wasserverschiebungen in imbibirten Körpern“ von elektrischen Erscheinungen begleitet sind. Er gesteht, dass er nicht im Stande ist, die fraglichen wahrgenommenen Erscheinungen mit „einzelnen Phasen prävalirender Wasserverschiebungen“ in Verbindung zu bringen (S. 378). Er denkt jedoch, dass der erste „Vorschlag“ nicht von Wasserverschiebung herrührt, sondern von der Tatsache, dass die Diffusionsprocesse, welche durch die Anlegung der Elektroden entstehen, durch Veränderungen in dem Protoplasma gestört werden. Es muss bemerkt werden, dass diese in dem Schlussparagraph des Aufsatzes enthaltenen Erklärungen nicht ganz in Uebereinstimmung mit der allgemeinem Auseinandersetzung auf Seite 371 sind. An einer Stelle heißt es, dass „die an pflanzlichen Teilen beobachteten elektrischen Erscheinungen durch Wasserverschiebung bedingt sind“; an der andern, dass der Vorschlag bei der Mimosa nicht auf Wasserverschiebung zurückzuführen ist, sondern auf die Störung dieser einfachen „Diffusionsvorgänge“ durch „Alteration des Protoplasmas“.

Aus den vorhergehenden Seiten ergibt es sich, dass die beiden Beobachter, Professor Munk und Dr. Kunkel, welche beide die elektromotorischen Erscheinungen, die mit dem Reizungsprocess verbunden sind, untersucht haben, zu entgegengesetzten Schlüssen, betreffs der Natur derselben, gelangt sind. Nach Munk steht die elektromotorische Tätigkeit der Pflanzenzelle in keiner unmittelbaren Beziehung zu dem Wasser, welches sie enthält (S. 158). Kunkel's Hauptschluss ist, dass dieselben durch Diffusionsprocesse veranlasst werden. Munk gibt als Resultat seiner Beobachtungen einen komplizierten Plan über die Verteilung der elektrischen Spannung auf der Oberfläche des Blattes der *Dionaea* (S. 40 Figg. 14 u. 15). Kunkel geht von der Voraussetzung aus, dass elektrische Spannungsunterschiede in unbeschädigten und unberührten Blättern durchaus nicht existiren (S. 372). Nach Munk sind die elektromotorischen Tätigkeiten des Blattes Elektromotoren zuzuschreiben, welche den elektromotorischen Molekülen von du Bois-Reymond entsprechen, mit der Ausnahme, dass ihre Zeichen umgekehrt sind (S. 51). Kunkel erwähnt diese Hypothese nur um sie bei Seite zu legen (S. 371). Sie stimmen, um es kurz zu fassen, nur in einer Hinsicht überein. Ihre Beschreibungen der Erscheinungen sind klar genug, um es ziemlich gewiss erscheinen zu lassen, dass sie beide denselben Process gesehen haben. Was aber die physiologische Natur der Erscheinungen betrifft, ist der Widerspruch vollkommen.

Beschreibung der angewandten Methoden und Instrumente. Die Methoden, welche bei dem Studium der elektromotorischen Tätigkeiten eines reizbaren lebenden Gebildes, — sei es Pflanze oder Tier — angewandt werden, kann man in vier Gruppen zusammenstellen, je nachdem man sich ihrer bedient: a) um während der Periode der Beobachtung die äußern Bedingungen von Temperatur, Feuchtigkeit u. s. w., welche dem kräftigen Leben am förderlichsten sind, aufrecht zu erhalten; b) zur Untersuchung der Spannungsunterschiede, welche zu einer und derselben Zeit zwischen verschiedenen Teilen der Oberfläche des Organs vorhanden sind; c) zur Untersuchung der aufeinanderfolgenden, sich nach der Reizung einstellenden Zustände (Spannungsunterschiede), in Beziehung auf ihre Dauer, und ihre Zeitverhältnisse zu andern Erscheinungen oder Processen, welche ihnen vorangehen oder sie begleiten; d) zur Reizung oder sonstiger zeitweiliger Modifikation der physiologischen Zustände des Organs.

a) Durch vorläufige Experimente wurde festgestellt, dass die zur Tätigkeit des Blattes günstigsten Bedingungen sind 1) dass die Temperatur des Blattes von 32 bis 35° C., und 2) dass die Luft beinahe mit Wasserdampf gesättigt sei. Zu diesem Zweck wird die Pflanze in eine große feuchte Kammer gestellt, welche ich in den *Proceed. of the R. Society* beschrieben und abgebildet habe. b) Es ist nötig das Blatt, sei es an der Pflanze oder nicht, so zu befestigen, dass es sich nicht mehr be-

wegen kann. Um dies zu erreichen wird Gyps, der unmittelbar vor Gebrauch mit Wasser gemischt ist, zwischen die Flügel, an beiden Enden der Mittelrippe so aufgelegt, dass der Zwischenraum zwischen beiden überbrückt wird. Ein Stückchen trocknen Holzes wird von dem Rand des einen Blattflügels bis zum Rand des andern gelegt und die Enden werden mit Gyps an die Randstacheln gekittet. Das auf diese Weise zubereitete Blatt kann sich nicht schließen. c) Hinsichtlich der benutzten nicht polarisierbaren Elektroden, des Galvanometers, des Kompensators und des Pendel-Rheotoms wird der Leser auf den erwähnten Aufsatz verwiesen, wo sich detaillirte Abbildungen dieser Instrumente finden. Zur vorläufigen Untersuchung wurde das Kapillarelektrometer benutzt. Die zweckmäßigste Form des Instruments ist diejenige von Prof. Lovén in Stockholm¹⁾. Es ist nicht allein für gröbere Zeitmessungen nützlich, sondern auch zur vorläufigen Bestimmung der elektromotorischen Kräfte, wenn die zu untersuchenden elektrischen Zustände vorübergehend sind, und zu gleicher Zeit so unregelmäßig, dass das Rheotom nicht angewandt werden könnte. Zu diesem Zweck ist es besser, den elektromotorischen Wert jeder Schwankung mit Hilfe des Kompensators zu messen, als ihm, wie v. Fleischl²⁾ es getan, aus dem Kompensationsdruck zu folgern. Es hat außerdem den großen Vorteil, dass die Bewegungen der Quecksilbersäule photographirt werden können.

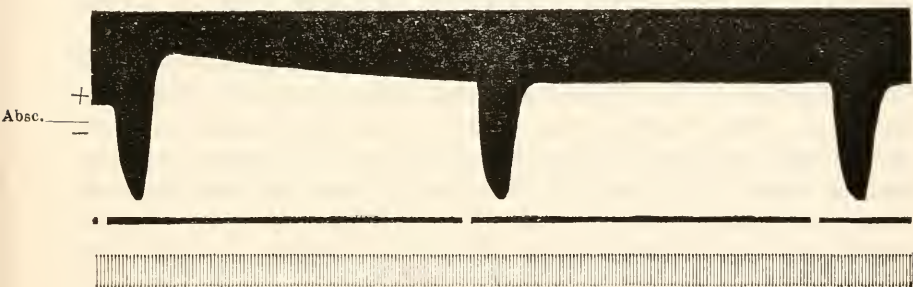
Elektromotorische Eigenschaften des unversehrten Blattes. Die vorläufige, im Jahre 1876 gemachte Untersuchung der elektromotorischen Eigenschaften des unbeschädigten Blattes schien zu zeigen, dass 1) die äußere Fläche jedes Blattflügels immer positiv gegen die innere Fläche ist; und dass 2) im Allgemeinen der Teil der untern Fläche der Mittelrippe, welcher den sensitiven Haaren am nächsten ist, gegen die andern Teile der äußern Blattfläche positiv ist. Die vollkommeneren Kenntniss, zu welcher ich seitdem gelangt bin, bestätigt dies. Die unter 2) angeführten Spannungsunterschiede kommen häufig bei ungereizten Blättern vor. Sie sind auf die viel wesentlichern elektrischen Beziehungen zwischen der untern und obern Blattseite zurückzuführen. In dem erwähnten Aufsatz sind die Beobachtungen, durch welche diese Beziehung Schritt für Schritt ans Licht gebracht wurde, im Einzelnen angegeben. Ihre Resultate können summarisch folgendermaßen ausgesprochen werden: in einem Blatt, dessen Strom von entgegengesetzten Punkten seiner Ober- und Unterfläche abgeleitet ist, findet man, dass in den meisten Fällen die

1) Lovén, Om kapillarelektrometern och kviksilfvertefonen. Nordiskt medic. Arkiv. Vol. XI. IV. 44.

2) v. Fleischl, Ueber die Konstruktion und Verwendung des Kapillarelektrometers für elektro-physiologische Zwecke. Archiv für Anat. u. Physiol. 1879. Seite 269.

untere Fläche sich zu der obern positiv verhält, in den übrigen negativ. Wenn in dem letztern Fall das Blatt, nachdem es kompensirt worden ist, einer Reihe mechanischer oder anderer Reizungen in ziemlich kurzen Zwischenräumen unterworfen wird, so ist die unausbleibliche Folge, dass die Negativität abnimmt, um schließlich umgekehrt zu werden. In gleicher Weise, wenn die äußere Blattfläche positiv ist, so nimmt ihre Positivität zu. Wenn das Blatt dann ohne Reizung bleibt, so neigt es zur Rückkehr zu seinem vorherigen Zustand, d. h. die untere Blattfläche wird weniger positiv resp. mehr negativ. So kann es im Allgemeinen festgestellt werden, dass die untere Blattfläche um so weniger positiv ist, je länger die Zeit, welche seit der letzten Reizung verflossen ist, und umgekehrt.

Elektrische Wirkungen der Reizung. Grundversuch. Mit diesem Ausdruck wird die Beobachtung der elektrischen Wirkungen bezeichnet, welche sich einstellen, wenn der Spannungsunterschied des Blattes von den entgegengesetzten Oberflächen eines Flügels abgeleitet wird, während der andre Flügel mechanisch oder elektrisch gereizt wird. Von den ableitenden Elektroden ist hierbei die eine auf der obern Fläche, zwischen den drei sensitiven Haaren, die andre gerade gegenüber, auf der untern Fläche angelegt. Der Charakter der elektrischen Wirkung, welche unter diesen Bedingungen immer beobachtet wird, kann am besten nach dem Facsimile der auf einer Glasplatte photographirten Bewegungen der Quecksilbersäule des Kapillar-Elektrometers beurteilt werden. Die photographirte Kurve veran-



Kopie einer photographischen Kurve des Grundversuchs. Ableitungspunkte an entgegengesetzten Stellen des einen Flügels des Blattes. Reizungselektroden an korrespondirenden Punkten des andern Flügels. Die Unterbrechungen der schwarzen Linie bedeuten Schließungen des primären Kreises des Induktionsapparats. Die Schließungsströme wurden supprimirt. Zeitintervalle der durch Oeffnungsschläge veranlassten Reizungen etwa 5 Sekunden. Unten photographische Zeitmarkirung der Schwingungen eines elektromagnetischen Signals. N. B. Allmähliche Beschleunigung der Glasplatte; Geschwindigkeit im Mittel 1 cm in 2 Sekunden.

schaulich die Wirkung von drei aufeinanderfolgenden Reizungen, wobei die Anordnung eine solche war, dass die obere Blattfläche in

Verbindung mit der Kapillarröhre des Elektrometers war. Man sieht, dass die erste Phase der Doppelschwankung, bei welcher die untere Fläche negativ gegen die obere wird, etwas weniger als eine Sekunde dauert; dass die zweite Phase eine längere Dauer, aber weniger Kraft hat, und dass die erste Phase in ungefähr einer halben Sekunde, die zweite in ungefähr einer und einer halben Sekunde nach der Reizung ihr Maximum erreicht. Durch Rheotom-Experimente, bei welchen der elektrische Wert der Schwankungen des Galvanometers mit Hilfe des Kompensators gemessen wurde, stellte man fest, dass das Maximum der Kraft der ersten Phase ungefähr 0.08 Daniell war, dass dagegen das der zweiten Phase (bei welcher die untere Fläche positiv gegen die obere wird) nicht über 0.02 Daniell hinausging.

Die Nachwirkung. Wir haben jetzt zu zeigen, dass die zweite Phase, welche, wie man es in der photographirten Kurve sieht, sehr allmählich abnimmt, sich in Wirklichkeit in die schon beschriebene anhaltendere Nachwirkung verliert, nämlich in die vermehrte Positivität resp. verminderte Negativität der untern Fläche und eine Weile nach der Reizung andauert. Von den verschiedenen Methoden, durch welche die Beziehung zwischen der zweiten Phase und der „Nachwirkung“ studirt werden kann, ist die einfachste und leichteste die folgende: die Maximalkraft der zweiten Phase wird zuerst mit Hilfe des Kompensators bestimmt. Der Spannungsunterschied zwischen den zwei Flächen des Blattes wird dann in dem ungeretzten bis auf die Stärke der zweiten Phase überkompensirt und der Kreis des Galvanometers geöffnet. Schließlich wird das Blatt gereizt und der Galvanometerkreis nach einem Zwischenraum von zwei Sekunden geschlossen. Die Nadel bleibt einen Augenblick in der Ruhestellung, dann fängt sie an den Spannungsveränderungen der zwei Oberflächen zu folgen. Diese Veränderungen sind so langsam, dass es leicht ist, die Stellung der Nadel in Zwischenräumen von 5 Sekunden abzulesen und zu notiren. Man findet z. B., dass in einem gewissen Blatt die Kraft der zweiten Phase in ihrem höchsten Punkt bis zu 0.18 Daniell steigt, was 570 Skalenteilen gleichkommt. Nachdem man die Skala so gestellt hat, dass ihr Nullpunkt sich an dem positiven Ende findet und der existirende Spannungsunterschied (Ruhestrom) durch 0.15 Daniell überkompensirt ist, wird der Kreis unterbrochen. Schließt man ihn zwei Sekunden nach einer Reizung, so sind die Skalenablesungen in Zeiträumen von 5" folgende: + 30 — 140 — 250 — 330 — 390 — 440 — 470 — 500 — 525 — 540 — 555 — 560 u. s. w. Eine noch einfachere Methode ist, so schnell als möglich nach einer Reizung zu kompensiren. In einem solchen Falle waren die Resultate folgende: + 300 + 262 + 155 + 100 + 74 + 66 + 59 u. s. w.

In einem frisch präparirten Blatt ist die zweite Phase und die Nachwirkung viel stärker als in einem Blatt, welches wiederholt gereizt worden ist. So waren bei Wiederholung des zuletzt erwähnten

Experiments nach zehn Reizungen in weitem Zeiträumen von einer halben Minute, die ersten drei Ableesungen $+ 160 + 154 + 70$. Nach zehn weitem Reizungen $+ 25 + 5 + 0$. Nachdem das Blatt fünfzehn Minuten geruht hatte, stellte sich der vorige Zustand wieder ein, verschwand jedoch nach wenigen, in kurzen Zwischenräumen einander folgenden Reizungen und so fort. Man findet, nach welcher Methode auch die Nachwirkung beobachtet wird, dass ein kleiner Rest zurückbleibt, welcher — was kaum der Erwähnung bedarf — identisch mit der schon beschriebenen, durch Reizung veranlassten Zunahme der Positivität der obern Fläche ist.

Der Reizungseffekt, welcher beobachtet wird, wenn die Ableitungspunkte auf entgegengesetzten Flügeln symmetrisch sind. Wenn ein Blatt symmetrisch, d. h. durch korrespondirende Oberflächen an gegenüberliegenden Flügeln, abgeleitet wird, so sind die Reizschwankungen der zusammengesetzte Ausdruck gleicher und entgegengesetzter elektromotorischer Veränderungen, die ihren Sitz in den Geweben zwischen den Ableitungspunkten haben. Wenn wir annehmen, dass in einem auf diese Weise abgeleiteten, nicht abgetrennten Blatte die Reizung gleichzeitig von jeder Elektrode aus stattfindet, so würde keine Veränderung wahrgenommen werden; denn die elektrischen Veränderungen, die von einer Reizung herühren, würden die Wirkung der andern genau kompensiren. Das Auftreten einer Schwankung würde Ungleichheit der Tätigkeit der beiden Flügel andeuten. Wenn die Reizwirkung des rechten Flügels entweder stärker als die des linken wäre, oder in kürzerer Zeit geschähe, so würde die Schwankung den Unterschied ausdrücken. Im erstern Fall würde der erste Flügel durchweg stärker wirken, im letztern der rechte zuerst, dann der linke. Die Betrachtung dieses hypothetischen Falles erleichtert das Verständniß des Falles, welcher sich in Wirklichkeit darstellt, in welchem die Ableitungspunkte symmetrisch auf gegenüberliegenden Seiten gelegen sind, das Blatt aber nur auf einer Seite gereizt wird. Hier zeigt die Erfahrung, dass immer eine galvanometrische Wirkung da ist, dass aber ihr Charakter in verschiedenen Blättern verschieden ist. Um dies zu verstehen, müssen wir zuerst wissen, ob bei der Uebertragung des Reizungseffekts von dem Sitz der Reizung auf den gegenüberliegenden Flügel Zeit verloren wird oder nicht. Wenn, wie Professor Munk annimmt, sich die Fortpflanzung so rasch vollzieht, dass die Reizungsveränderung so zu sagen in demselben Augenblick in allen Teilen beginnt, muss unser Fall in den oben gegebenen hypothetischen übergehen, d. h. in den, bei welchem die Reizwirkung an beiden Ableitungspunkten zu derselben Zeit beginnt, sodass, welche galvanometrische Wirkung auch beobachtet wird, sie entweder der ungleichen Stärke oder der ungleichen Dauer der elektrischen Wirkungen auf den beiden Seiten des Blattes zugeschrieben werden muss. Wenn wir zu

diesen Ungleichheiten auch noch den Einfluss der in der Fortpflanzung verlorenen Zeit in Betracht ziehen müssen, wird die Interpretation der galvanometrischen Erscheinungen, die bei einem solchen Experiment wahrgenommen werden, außerordentlich kompliziert; denn die Modifikationen, welche von Zeitverlust und Verschiedenheit der Intensität herrühren, müssen auf eine sehr schwer abzuschätzende Weise gegenseitig störend eingreifen. Es wird in einer nachfolgenden Abteilung gezeigt werden, dass die Geschwindigkeit der Fortpflanzung in der Reizungsstörung im Vergleich mit der Dauer des Reizungseffektes so groß ist, dass in der Tat die physiologische Ungleichheit der beiden Flügel einen viel größern Anteil an ihrer Produktion hat, als der Zeitverlust.

Bei Beobachtungen mit symmetrischen Ableitungen können die Elektroden entweder an die obere oder an die untere Fläche des Blattes angelegt werden. Ich habe in meinem ausführlichen Aufsatz Experimente beider Art mitgeteilt, und will mich hier nur auf den Fall beziehen, bei welchem die Ableitungspunkte auf der untern Fläche sind und durch einzelne durch das Blatt nahe bei einer der Elektroden geführten Oeffnungsschläge gereizt wurde, wie weiter unten beschrieben wird. Das folgende Experiment wird als Beispiel dienen: das Blatt wird abgeleitet und gereizt wie beschrieben; der allgemeine Charakter des Reizungseffektes wird mit dem Kapillarelektrometer beobachtet. Welcher Flügel auch gereizt wurde, seine Fläche wurde zuerst negativ gegen die ihm identische Fläche des gegenüberliegenden Flügels, dann positiv, sodass die Schwankung immer diphasisch war, aber sie hatte entgegengesetzte Zeichen in den beiden Fällen. Ebenso wenn die Ableitungselektroden in Verbindung mit dem Galvanometer gebracht wurden, und letzteres mit Hilfe des Rheotoms während aufeinanderfolgenden Zeiträumen von $\frac{1}{12}$ " im Laufe der ersten halben Sekunde beobachtet wurde, waren die Ablenkungen wie folgt: Wenn der Galvanometerkreis durch das Rheotom nach vorheriger Kompensation von 0,2" bis 0,10" nach der Reizung geschlossen war, war die Ablenkung 9 Skalenteile, wenn der linke Flügel gereizt wurde; 7 Skalenteile in der entgegengesetzten Richtung, wenn es der rechte war. Dauerte die Schließungszeit von 0,12" bis 0,20", so waren die respektiven Ablenkungen 24 und 18; $\frac{1}{10}$ " später waren sie 27 und 20; — noch $\frac{1}{10}$ " später 20 und 9; — und schließlich während der letzten der 5 Schließungsperioden 4 und 4. Also wenn der linke Flügel gereizt wurde, zeigte die Richtung der Ablenkung an, dass dieser Flügel negativ gegen den andern geworden war; wenn der rechte Flügel gereizt wurde, das Gegenteil.

Aus diesem Ergebnisse möchte ich nicht folgern, dass beim Blatte wie bei den reizbaren Organen von Tieren gereizte Teile gegen andre negativ sind. Die beobachtete Wirkung ist eher der größern Intensität der Reizstörung in der Nähe des gereizten Teils zuzuschreiben.

Was auch die Erklärung sein mag, es ist klar, dass Prof. Munk's Behauptung unrichtig ist, dass der Sitz der Reizung ohne Einfluss auf den Charakter des Reizungseffekts sei.

Geschwindigkeit der Fortpflanzung des Reizeffekts. Die einzig sichere Methode, um die Geschwindigkeit der Uebertragung des Reizungswechsels im Blatte festzustellen, besteht in der Messung der Zeit nach der Reizung, zu welcher der elektrische Effekt zuerst schätzbar wird, indem man diesen Zeitraum bei einer Reihe von Beobachtungen, in welchen die Ableitungsweise wie in dem Grundversuch ist und das Blatt abwechselnd in der Nähe der ableitenden Elektroden und an einem korrespondirenden Teil des entgegengesetzten Flügels gereizt wird, bestimmt. Bei einem solchen Experiment wird der Zeitraum zwischen der Reizung und der Elektrodenwirkung in dem einen Fall um einige Hundertel einer Sekunde größer sein als in dem andern. Zur Ausführung obiger Methode benutzte ich zum ersten Mal im Sommer 1881 das Pendel-Rheotom. Durch seine Hilfe war es möglich — vorausgesetzt dass elektrische Reizung benutzt wird — das Intervall zwischen Reizung und dem ersten Erscheinen des darauf folgenden elektrischen Effekts mit vollkommener Genauigkeit zu messen. Die Anordnung war folgende: Ableitungsweise wie im Grundversuch. Bei der ersten Versuchsreihe wurden zwei nicht polarisirbare Elektroden auf jeder Seite der ableitenden Elektroden an der obern Blattfläche angelegt, sodass eine sie verbindende gerade Linie durch die Ableitungsstelle führte. Der vorhergehende Spannungsunterschied (Ruhestrom) wird dann kompensirt und die Schwankung mit einer Schließungszeit von 0,02" bis 0,08" nach Reizung beobachtet. Die Schließungszeit wird dann allmählich verkürzt, bis die Schwankung fast verschwindet. Der nächste Schritt (zweite Reihe) ist, die Reizungs-Elektroden auf den entgegengesetzten Flügel zu übertragen und den Process zu wiederholen, indem man mit einer Schließungszeit von 0,02" bis 0,12" anfängt. Schließlich trägt man die Reizungs-Elektroden wieder nach der Ableitungsseite zurück und wiederholt die Beobachtungen der ersten Reihe. Ich habe diese Methode während der letzten Tage (Juli 1882) der Reihe nach auf sechs Blätter, die von derselben Pflanze abgeschnitten waren, angewendet und (Juli 1882) folgende Resultate erzielt: Bei Reizung in der Nähe der Ableitungsstelle waren die Zeitintervalle zwischen Reizung (Methode der ersten und dritten Serie) und erstem Auftreten der ersten Phase (Mittel aus der ersten und dritten Reihe) 0,04", 0,03", 0,055", 0,033", 0,05", im Mittel 0,041". Bei Reizung der gegenüberliegenden Flügel (zweite Serie) 0,09", 0,09", 0,055", 0,052", 0,07", im Mittel 0,073". Diese Ergebnisse sind in völliger Uebereinstimmung mit denen, die in meinem ausführlichen Aufsatz gegeben sind, und beweisen 1) dass in der Dionaea, selbst wenn die obere Fläche durch einen Induktionsstrom, welcher unmit-

telbar durch die abgeleitete Stelle geht, gereizt wird, es eine Zwischenzeit von fast $\frac{1}{20}$ " gibt, während welcher keine elektrische Wirkung bemerkbar ist; und 2) dass sich die Dauer dieser Zwischenzeit verlängert, wenn der Sitz der Reizung sich auf dem gegenüberliegenden Flügel befindet. Nimmt man an, dass die Entfernung zwischen den zwei Reizungspunkten der entgegengesetzten Flügel sechs Millimeter beträgt, so haben wir 200 Millimeter auf die Sekunde als die Geschwindigkeit der Fortpflanzung; aber diese Annahme darf nur als annähernd genau betrachtet werden, da es unmöglich ist die Entfernung mit Genauigkeit zu messen.

In frühern, in den Jahren 1876 bis 1878 gemachten Experimenten wurde versucht die Anfangszeit der elektrischen Veränderung zu bestimmen, indem man sie graphisch (mit Hilfe von Desprez' elektromagnetischem Signal), wie sie mit dem Kapillarelektrometer beobachtet wurde, darstellte. Bei dieser Darstellung erschien der Zeitunterschied in den beiden Fällen viel größer, als er in Wirklichkeit war; denn der Beobachter muss notwendig von dem plötzlichen Anschwellen der Schwankung, wenn der abgeleitete Flügel gereizt ist, weit mehr beeinflusst werden, als in dem entgegengesetzten Fall. Selbst wenn also die Anfangszeit in beiden dieselbe wäre, schiene es ihm, als ob die Schwankung im ersten Fall früher sichtbar wäre. Es ist zu bemerken, dass diese Experimente ausschließlich auf vollständig frische Blätter, die in fast gesättigter Luft bei einer Temperatur von 30 bis 32° gehalten wurden, Bezug haben. (Vorausgesetzt dass die Stiele in Wasser stehen, kommt es wenig oder gar nicht darauf an, ob sie von der Pflanze losgetrennt sind oder nicht. Ich besitze Beobachtungen, die zeigen, dass abgeschnittene, zu wiederholten Malen gereizte Blätter sich in wenig Tagen öffnen, wenn sie in feuchter Luft mit ihren Stielen in Wasser gehalten werden und dass sie dann alle charakteristischen Reizungsercheinungen normaler Blätter zeigen).

Erscheinungen und Bedingungen der elektrischen Reizung des Blattes. Es ist bereits angedeutet worden, dass die zu diesem Zweck benutzten, nicht polarisierbaren Elektroden von einer Form sein müssen, die möglichst wenig Raum beansprucht. Da es nicht wünschenswert wäre, selbst $\frac{1}{2}\%$ Salzlösung in Berührung mit der Blattoberfläche zu bringen, so werden ihre Enden mit destillirtem Wasser befeuchtet. Ich will zuerst hauptsächlich die Wirkungen der Batterieströme beschreiben. Das Schließen eines von der obern zur untern Blattfläche geführten voltaischen Stroms bringt verschiedene Wirkungen je nach seiner Stärke und Dauer hervor. Sehr schwache Ströme verursachen einen schwachen Nachstrom in der entgegengesetzten Richtung. Ströme von zwei- oder dreifacher Stärke (Nebendraht von dreifach größerer Länge) bringen eine vorübergehende Zunahme des vorher bestehenden Spannungsunterschieds zwischen den

entgegengesetzten Oberflächen hervor, d. h. sie machen die untere Fläche positiver. Weitere Stärkezunahme des Stroms verursacht Reizung, die, wie lange auch die Dauer des Stroms sein mag, nur bei der Schließung statthab; bis jetzt ist es mir nicht möglich gewesen Mittel zu ersinnen, wodurch man beweisen könnte, ob der Reizungsprocess von der Anode oder von der Kathode ausgeht. Damit die Reizungswirkung bei mäßigen Strömen stattfinden kann, darf die Dauer der Schließung nicht weniger als $\frac{1}{100}$ '' sein. Bei stufenweiser Abnahme der Dauer von successiven Reizungen bis zu diesem Punkt wird kein Verlust der Wirkung bemerkbar.

Andre Wirkungen werden wahrgenommen, wenn der konstante Strom während eines Zeitraums von mehreren Sekunden durch ein Blatt geleitet wird. Ist der Strom von mäßiger Stärke, d. h. gerade genügend um eine Reizung hervorzurufen, und von der obern Fläche zwischen den sensitiven Haaren nach der untern gerichtet, so folgt nur der Schließung des Stroms eine Schwankung. Werden stärkere Ströme benutzt (von einem Daniell bis zu zwei Grove's), so folgt der ersten Schwankung eine zweite. Wird der Strom eine lange Zeit (30 Sekunden) fortgesetzt, so findet eine Reihe von Reizschwankungen in unregelmäßigen Intervallen statt. Wenn ein offenes und nicht fixirtes Blatt benutzt wird, so kann es bei der ersten Reizschwankung zusammenklappen, d. h. in einer bis zu einer und einer halben Sekunde nach der Schließung des Stroms. Macht man aber das Experiment bei niedriger Temperatur (18 bis 20° C.), so schließt sich das Blatt erst nach der dritten, vierten oder fünften Schwankung. Zur Beobachtung dieser Tatsachen wird der Strom eines Grove'schen Elements durch einen Blattflügel geleitet, während der andre auf die gewöhnliche Weise mit dem Elektrometer in Verbindung gebracht wird und die Zeit nach Schluss des Kreises nach der Uhr notirt, wie in folgenden Experimenten:

Strom von einem Grove von oben nach unten während einer halben Minute; Schwankungen um 3'', 9'', 13'', 19'', 23'', 30'' nach der Reizung. Derselbe Strom aufwärts gerichtet, Schwankung nur bei Schließung.

Strom von einem Grove von oben nach unten während einer Minute; Schwankungen um 1'', 15'', 25'', 34'', 38'', 45'' nach der Reizung. Derselbe Strom aufwärts gerichtet, Schwankung nur bei Schließung u. s. w.

Reizung durch Induktionsströme. Bei allen in diesem Aufsatz berichteten Experimenten, in welchen Induktionsströme erwähnt werden, muss man voraussetzen, dass ausschließlich Oeffnungsschläge benutzt wurden. Die Methode besteht in Anwendung der bereits beschriebenen, nicht polarisirbaren Elektroden, entweder 1) an zwei entgegengesetzten Punkten der obern und untern Blattfläche, wovon der erstere zwischen den sensitiven Haaren gelegen ist, oder

2) an zwei Punkten derselben Blattfläche an entgegengesetzten Seiten der sensitiven Haare. In jedem Fall nimmt man wahr, dass, wenn in einer Reihe von Reizungen der Rollenabstand allmählich vermindert wird, keine Wirkung folgt, bis die sekundäre Rolle in eine relativ kurze Entfernung, gewöhnlich ungefähr 10 Centimeter, von der ersten gebracht wird, und dass der in dieser Entfernung hervorgebrachte Reizungseffekt durch weitere Annäherung nicht modificirt wird. Wenn die erste Methode angewandt wird, d. h. wenn die Elektroden auf gegenüberliegende Blattflächen angelegt werden, finden wir, dass der Reizungseffekt der Induktionsströme durch ihre Richtung auf dieselbe Art wie derjenige von voltaischen Strömen beeinflusst wird. Der Rollenabstand, bei welchem die erste Schwankung statt hat, wenn in einer Reihe von Reizungen er allmählich vermindert wird, ist viel größer, wenn der Induktionsstrom von der obern nach der untern Fläche gerichtet wird, als umgekehrt; mit andern Worten, ein viel schwächerer Strom genügt, um das Blatt zu reizen, wenn derselbe abwärts, als wenn er aufwärts gerichtet ist.

Summirung der Reize. Der einzige Beweis, dass in irgend einem angeführten Fall sich zwei oder mehr Reizungen summiren, beruht auf der Beobachtung, dass zwei gleiche Reizungen, von welchen jede allein zur Hervorrufung einer Schwankung unzulänglich ist, dies bei Summirung vermögen, d. h. wenn sie in einem kurzen Intervall aufeinander folgen. Ist dem so, so ist Gewissheit vorhanden, dass die erste, obgleich scheinbar wirkungslos, dennoch eine Veränderung in den reizbaren Gebilden hervorbringt, welche dieselben reizbarer macht als vorher. Die beste Methode besteht in der Ausführung von zwei Reihen von alternirenden Reizversuchen. In einer von ihnen werden einfache Oeffnungsschläge benutzt, die nicht ganz stark genug sind, den Reizungseffekt zu verursachen; während in der andern zwei Induktionsströme von gleicher Stärke in einem veränderlichen Zeitraum auf einander folgen. Folgendes mag als Beispiel dienen:

Erste Serie: Rollenabstand 7,6 Centimeter. Temperatur der Kammer 32° C. Zeitraum 0,02". Zehn Reizungen, von welchen Nr. 2, 4, 6, 8 einfach waren, 1, 3, 5, 7, 9 wiederholt wurden. Alle letztern waren wirksam; alle erstern unwirksam.

Zweite Serie: Rollenabstand 7,4 Centimeter. Temperatur 32° C. Zeitraum 0,1". Zehn Reizungen; 6 einfach, 5 wiederholt. Alle letztern waren wirksam; alle — außer einer — der erstern unwirksam.

Dritte Serie: Rollenabstand 7,3 Centimeter. Temperatur 32° C. Zeitintervall 0,2". 16 Reizungen, von denen die Hälfte einfach, die übrigen wiederholt sind. Alle letztern waren wirksam, alle erstern mit Ausnahme von zwei, waren wirkungslos.

Vierte Serie: Ein anderes Blatt. Rollenabstand 8 Centimeter. Temperatur 32° C. 4 Reizungen, zwei einfach, zwei wiederholt im Zeitintervall von $\frac{1}{8}$ ". Die beiden letztern wirksam; die andern wirkungslos.

Fünfte Serie: 4 Reizungen; zwei einfach, zwei wiederholt im Zeitintervall von $\frac{2}{8}$ " . Die letztern wirksam; die erstern wirkungslos. In dieser Serie ließ sich leicht erkennen, dass der Reizungseffekt der zweiten Reizung folgte.

Sechste Serie: 18 wiederholte Reizungen im Zeitintervall von $\frac{1}{2}$ " . von diesen waren 8 erfolglos. Von den zehn Schwankungen fanden die Hälfte bei der ersten Reizung, die übrigen bei der zweiten statt, u. s. w.

Aus diesen Experimenten ergibt sich, dass, wenn das Zeitintervall zwischen zwei einander folgenden Reizungen weniger als 0,4" war, die Reizungen sich summirten. War das Zeitintervall 0,5", so wurde die Summirung ungewiss.

Beziehung zwischen dem Reizprocess und der mechanischen Wirkung. Die Zeitverhältnisse der Reizbewegung des Blattes können auf zwei Arten untersucht werden. In jedem Fall muss das Experiment bei niedriger Temperatur (15—20°) vorgenommen werden; denn bei der gewöhnlich angewandten Temperatur (30—35°) ist das Blatt so reizbar, dass es nicht bearbeitet werden kann. Bei der ersten Methode wird ein leichter Strohhebel an zwei der Randstacheln eines Blattflügels gekittet, während der gegenüberliegende Flügel an einen Träger befestigt wird. Der so befestigte Flügel wird mechanisch auf eine solche Weise gereizt, dass die Zeit des reizenden Stoßes auf eine sich horizontal bewegende berußte Glasfläche unterhalb der von dem Strohhebel markirten Kurve aufgezeichnet wird. So sieht man, dass das Zeitintervall zwischen Reizung und Schließbewegung von der Temperatur abhängt. Bei 20° ist es ungefähr 1". Auf dieselbe Weise kann der Modus der Schließbewegung beobachtet werden. Während der ersten halben Sekunde jeder Reizbewegung steigt der Hebel rasch, während der folgenden halben Sekunde viel langsamer, noch langsamer während der dritten, und so fort. Die ganze Bewegung dauert fünf oder sechs Sekunden. Diese Wirkungen können nur auf mechanische Reizung und bei möglichst zarter Berührung der Haare sichtbar werden. Bei der zweiten Methode wird das Blatt auf genau dieselbe Weise befestigt, jedoch anstatt der Benutzung eines Hebels, wird ein winziger Spiegel an die untere Blattfläche in der Nähe ihres Randes gekittet. Mit Hilfe dieses Spiegels wird das Bild eines horizontalen Spaltes auf eine vertikale Skala geworfen, welche so graduirt ist, dass die Hebelbewegung des Flügels genau gemessen werden kann. Ein Experiment dieser Art ergab folgende Resultate. Das Blatt wurde in Verbindung mit dem Elektrometer gebracht, durch Elektroden, die an die obere Fläche des befestigten Flügels und an die Mittelrippe angelegt wurden. Dann wurde es 22 Reizungen unterworfen, von denen jede in einer sehr zarten Berührung eines der sensitiven Haare des befestigten Flügels bestand. Die totale Rotation des Spiegels betrug 167°. Dies wurde

an 22 Reizungen, von welchen alle bis auf zwei wirksam waren, d. h. eine normale Schwankung hervorbrachten, vollzogen. Die Rotationen, welche von jeder der zwanzig wirksamen Reizungen herrührten, waren folgende: 0°, 0°, 0,5, 0,4, 0,4, 0,8, 1,0, 4,1, 3,5, 4,0, 5,5, 7,5, 13,0, 15,0, 42,0, 34,0, 10,0, 11,0, 13,0, 4,0. Die Tatsache, dass in diesem und andern ähnlichen Experimenten es möglich ist, das Blatt einmal, zweimal, oder mehrere Male ohne jedwede schätzbare Bewegung des Bildes zu reizen, scheint beim ersten Blick darauf hinzudeuten, dass die elektrische Wirkung unabhängig von der mechanischen ist. Doch bevor wir solchen Schluss ziehen, müssen wir bedenken, dass wir durchaus nicht sicher sein können, ob die interstitielle Bewegung der Flüssigkeit, welche in allen beweglichen Pflanzenorganen die wirkende Ursache der Formveränderung ist, nicht beginnen kann, ohne sich durch irgend eine Veränderung in der Krümmung des Flügels zu zeigen, wie fein die Beobachtungsmittel auch sein mögen. Es ist wahrscheinlich, dass jede wirksame Reizung — jede Reizung, welche eine elektrische Veränderung veranlasst — auch eine Verminderung des Wassergehaltes des gereizten Protoplasmas zur Folge hat. Der mechanische Effekt dieser Veränderung kann zuerst entweder gänzlich unbemerkt sein oder nur solche unbedeutende Wirkungen hervorbringen, wie in dem zuletzt beschriebenen Experiment sich in den Reizungen 3 bis 7 zeigten.

Das allgemeine Resultat dieses Versuchs, nämlich dass jede Reizung eine Formveränderung bedingt, welche größer ist, als die vorhergehende, betrachte ich keineswegs als Summierung der Reize, sondern vielmehr als Summierung der Wirkungseffekte. Anfangs existirt in den obern Schichten der Parenchymzellen ein der Bewegung entgegengesetzter Widerstand. Durch jede Reizung wird dieser Widerstand vermindert, aber im ersten Stadium ist diese Verminderung so klein, dass die dadurch bedingte Bewegung kaum bemerkbar ist. Später werden die Reizwirkungen immer größer. Der Betrag jeder durch Reizung veranlassten Verminderung des Widerstands wächst mit jeder Wiederholung der Reizung bis am Ende das Blatt zusammenklappt.

Ueber die Natur des Widerstands gibt es kaum eine Frage. Er hat seinen Sitz in den obern reizbaren Schichten des Parenchyms der Blattlamina. Seine direkte Ursache ist die Ausdehnung (Turgor) der Zellen dieser Schichten. Die Verminderung dieses Widerstands wird bedingt durch die unter Wasserausstoßung statthabende Abnahme des Turgor, d. h. durch das Uebergehen jeder gereizten Zelle aus dem Zustand der Ausdehnung in den der Erschlaffung.

Das Parenchym des Dionaeablattes besteht (wie bekannt) aus cylindrischen Zellen, deren Axen einander, und deren Gefäßbündel, welche von der Mittelrippe nach dem Rande laufen, parallel sind. Jeder durch ein Gefäßbündel geführte vertikale Querschnitt der Lamina zeigt auf jeder Seite des Bündels 4—6 Schichten dieser cylin-

drischen Zellen, welche zwischen Gefäßen und Epidermis liegen. Die von Herrn Professor Munk gegebene Erklärung der elektromotorischen Eigenschaften des Blattes beruht auf der Hypothese, dass die ganz ähnlichen untern und obern Schichten des Parenchyms physiologisch ungleichartig sind. Er denkt 1) dass die Pole jeder Zelle gegen die Mitte positiv sind und 2) dass infolge der Reizung der Spannungsunterschied zwischen den Polen und dem Aequator entweder abnimmt (in den Zellen der obern Schichten), oder zunimmt (in den Zellen der untern Schichten). Diese Theorie ist nach meiner Meinung deswegen unhaltbar, weil sie keine Erklärung des Grundversuchs gibt. Elektromotorische Kräfte, welche parallel der Oberfläche der Lamina gerichtet sind, können sich nicht durch Spannungsunterschiede zwischen entgegengesetzten Stellen der obern und untern Flächen äußern.

Unsere jetzigen Kenntnisse bieten keine genügenden Gründe für irgend eine Theorie der elektromotorischen Eigenschaften der einzelnen Pflanzenzelle. Ich möchte darüber nur bemerken, dass es mir sehr wahrscheinlich scheint, dass entgegengesetzte Oberflächen einer und derselben Zelle in jedem Zustande isoelektrisch sind und folglich dass die beobachteten elektrischen Spannungsunterschiede zwischen entgegengesetzten Stellen der untern und obern Oberfläche der Lamina nicht durch elektromotorische Wirkungen, welche ihren Sitz innerhalb der Zellen haben, verursacht sind. Die einzige Erklärung dieser Spannungsunterschiede ist, dass sie von der Berührung von Zellschichten, welche in ungleichem physiologischen Zustande sind, abhängen. Ueber das Wesen dieser Ungleichheiten hat Kunkel eine wichtige Andeutung gegeben, indem er gezeigt hat, dass jede Wasserverschiebung sich durch elektromotorische Wirkungen kund tut. In unserm Blatt ist es experimentell bewiesen, dass die obere Fläche nach jeder Reizung negativ gegen die untere wird. Diese Nachwirkung entsteht fast gleichzeitig mit dem ersten Anfang der durch Wasserverschiebung verursachten Formveränderung des Blattes. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich, dass diese zwei Reizungsercheinungen (nämlich die Formveränderung und die elektrische Nachwirkung) von einer und derselben Ursache herrühren: mit andern Worten die Negativität der obern Fläche des Blattes ist der Ausdruck von elektromotorischen Kräften, welche zwischen Zellschichten in unähnlichen Imbibitionszuständen entstehen, indem die schlaffgewordenen Zellen gegen die noch ausgedehnten Zellen negativ werden. Mit dieser Erklärung ist auch das allmähliche Verschwinden der Nachwirkung bei einer Reihe von ziemlich schnell einander folgenden Reizungen im Einklang. Ein Blatt, welches durch wiederholte Reizungen „erschöpft“ wird, zeigt keine Nachwirkung, obgleich es jede einzelne Reizung mit einer starken Einzelschwankung beantwortet, weil die noch reizungsfähigen Zellen nicht Zeit genug haben auch bewegungsfähig zu werden.

Die erste Phase der Doppelschwankung (d. h. die elektrische Wirkung, welche gleich nach der Reizung entsteht) hat eine ganz andere Bedeutung. Es ist nicht denkbar, dass eine Veränderung, welche sich von einer Seite des Blattes nach der andern in weniger als $\frac{1}{20}$ einer Sekunde fortpflanzt, durch Wasserverschiebung verursacht werden könnte. Die elektrische Schwankung (erste Phase) ist vielmehr das Zeichen einer explosionsartigen Veränderung des Protoplasmas, von ähnlicher Natur wie die Reizungsschwankung tierischer Gebilde. Die beobachteten Zeitverhältnisse des Reizungsprocesses bei der *Dionaea* zeigen, dass die elektrische Schwankung mit dem ersten Anfang dieses Processes keineswegs zusammenfällt. Die Beweise dafür sind: 1) dass die elektrische Schwankung, selbst wenn die Anordnung des Versuchs die vorteilhafteste ist (Reizungs- und Ableitungselektroden neben einander auf der obern Fläche des Blattes) niemals weniger als $\frac{3}{100}$ einer Sekunde nach der Reizung anfängt; 2) dass zwei unzulängliche Reizungen (vorausgesetzt, dass das Zeitintervall zwischen der ersten und der zweiten $\frac{1}{3}$ nicht übertrifft) wirksam sind.

Die Richtung der Schwankung (erste Phase beim Grundversuch) ist derart, dass die gereizten Zellen gegen die ungereizten positiv werden. Ich habe keine Ahnung von der Bedeutung dieser Tatsache.

Ph. Bertkau, Ueber den Duftapparat von *Hepialus Hecta* L.

Archiv f. Naturg., 48. Jahrg. 1. Bd. S. 363—370. Hiezu Taf. 48 Fig. 23—25.

Zu den allerinteressantesten sekundären Geschlechtscharakteren, denen man speciell bei den Insekten in überraschend großer Mannigfaltigkeit begegnet, gehören unstreitig die sog. Duftapparate an den Beinen der Männchen verschiedener Schmetterlinge, über die uns insbesondere der um den Darwinismus hochverdiente Fr. Müller eine Reihe wichtiger Mitteilungen (meist brasilianische Nachtfalter betreffend) gebracht hat¹⁾.

In Müller's Darstellung vermisst man aber einen sehr wesentlichen Punkt, nämlich den histologischen Nachweis, dass die sog. „Duftschuppen“ resp. „Duft Haare“ auch tatsächlich mit eigenartigen, die gewissen riechenden Essenzen absondernden Drüsen in Verbindung stehen. — Diesen Nachweis finden wir nun zum erstenmal in der vorliegenden Arbeit erbracht, die auch hinsichtlich gewisser anderer Punkte ein allgemeineres biologisches Interesse beanspruchen darf.

B. untersuchte vornehmlich das Männchen eines bekannten einheimischen Falters, des *Hepialus Hecta* L. sowie einiger verwandter

1) Arch. de Museum Nacional de Rio Janeiro Vol. II.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Burdon-Sanderson

Artikel/Article: [Die elektrischen Erscheinungen am Dionaeablatt 481-500](#)