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.

IX. Band. 1. März 1889. **Nr. 1.**

Inhalt: **Burdon Sanderson**, Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt. — **Gruber**, Biologische Studien an Protozoen. — **Emery**, Ueber myrmekophile Insekten. — **Kronfeld**, Blumenstetigkeit der Bienen und Hummeln. — **Carrière**, Sehvermögen von Insekten und Wirbeltieren. — **Sluiter**, Ein merkwürdiger Fall von Mutualismus. — **von Fischer**, Ein körnerfressendes Reptil. — **Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften.** K. k. zoologisch-botan. Gesellschaft zu Wien.

Die elektrischen Erscheinungen am *Dionaea*-Blatt.

Von Prof. **J. Burdon Sanderson** in Oxford.

[Zweite Mitteilung [1])].

In der Arbeit, welche ich der Royal Society im Jahre 1881 vorlegte, beschrieb ich die Resultate von Experimenten, die ich zu verschiedenen Zeiten während der vorangegangenen fünf Jahre angestellt hatte, sowie die Schlüsse, die ich zur Zeit im stande war daraus zu ziehen. Diese Schlüsse mögen hier kurz wiederholt werden: Wenn die elektrische Beziehung zwischen gegenüberstehenden Punkten der untern und obern Fläche des Blattes von *Dionaea* in geeigneter Weise untersucht wird, während der Reizung des Blattes, entweder durch Berühren eines seiner reizbaren Haare oder dadurch, dass ein Induktionsstrom durch die entgegengesetzte Blatthälfte geleitet wird, so findet man, dass der Erregung nach wenigen Hundertteilen einer Sekunde eine plötzliche elektrische Störung folgt, die weniger als eine halbe Sekunde dauert und während welcher die untere Fläche negativ in Beziehung zur obern wird, und dieser Störung folgt gegen das Ende der ersten Sekunde nach der Reizung eine Aenderung von geringerer Kraft, aber von längerer Dauer und mit entgegengesetztem Zeichen.

Aus der Art und Weise und der relativen Dauer (der Zeitverhältnisse) dieser Aenderungen, welche zusammen die „Erregungsstörung“

1) Vergl. Biolog. Centralblatt, Bd. II, 1882, S. 481—500. Die hier im Auszuge gegebene Arbeit ist ausführlicher in den Trans. Royal Society London, Vol. 179 (1888) p. 417—449, Pl. 69—70 veröffentlicht worden.

(„excitatory disturbance“ or „response“) ausmachen, wurde geschlossen, dass die erste von derselben Natur wie die Erregungswirkung oder der „Aktionsstrom“ der Tierphysiologie ist und dass sie betrachtet werden muss als der Ausdruck einer molekularen Veränderung, ähnlich der, welche in Nerven, Muskeln oder elektrischen Organen unter analogen Bedingungen eintritt. Was die zweite anbetrifft, welche als der „Nacheffekt“ bezeichnet wurde, so zeigte sich erstens, dass sie nur dann eintrat, wenn das Blatt nicht unmittelbar vorher gereizt worden war; zweitens, dass sie im Zusammenhang stand mit dem vorausgehenden und dem folgenden elektrischen Zustande der beiden „abgeleiteten“ Oberflächen, und zwar in solcher Weise, dass jede Reizung dahin ging, die untere Fläche relativ positiver zu machen, als sie vorher war, relativ weniger negativ, falls sie vorher negativ war, und dass, wenn das Blatt wiederholten Reizungen unterworfen wurde, die andauernde elektrische Beziehung zwischen gegenüberliegenden Punkten seiner obern und untern Fläche nach und nach sich änderte in der Weise, dass die untere Fläche mehr und mehr positiv wurde, je länger die Beobachtung andauerte. Es wurde ferner beobachtet, dass in einem beliebigen Blatt eine ähnliche Aenderung viel rascher hervorgebracht werden konnte, wenn durch den Teil, der zur Untersuchung diente, ein sehr schwacher galvanischer Strom in der Richtung des Nacheffekts geleitet wurde, also von der obern nach der untern Fläche.

Diese Thatsachen wiesen klar darauf hin, dass das, was man nach du Bois-Reymond den Blattstrom nennen würde, nämlich der andauernde Spannungsunterschied zwischen den beiden Oberflächen, eine physiologische Beziehung zu den Erscheinungen hat, welche oben als Erregungsstörung zusammengefasst worden sind. Was das Wesen dieser Beziehung anbelangt, so schienen die Thatsachen darauf hinzuweisen, dass sie in Uebereinstimmung mit der „Präexistenz-Theorie“ war, dass nämlich die „Erregungs-Störung“ nicht als die Ursache einer neuen elektromotorischen Aktion („Aktionsstrom“ Hermann) zu betrachten ist, sondern als das Resultat einer plötzlichen Verminderung einer vorher schon vorhandenen elektromotorischen Kraft (im Sinne du Bois-Reymond's könnte man sagen, eine negative Schwankung des Blattstromes).

Eine der fundamentalen Thatsachen der tierischen Elektrizität besteht darin, dass in allen erregbaren Geweben z. B. der muskulösen Substanz des Ventrikels des Froschherzens, bei der Teile der Oberfläche gereizt oder verletzt worden sind, die letztern gegenüber der nicht gereizten oder nicht verletzten negativ sind, oder dass mit andern Worten alle erregbaren Gewebe die Fähigkeit besitzen, relativ negativ zu werden, wenn sie entweder gereizt oder verletzt werden. Ueber diese Behauptung hinaus, welche gar keine physikalische Theorie über das Wesen der beobachteten Beziehung einschließt, ist

es nach meiner Ansicht nicht notwendig, für jetzt hinauszugehen, weil diese Thatsache genügt, um als eine Grundlage einer Vergleichung zwischen den elektrischen Erscheinungen des Erregungsprozesses in Pflanzen und Tieren zu dienen.

Wenn das oben angegebene Gesetz, dass ein Uebergang vom weniger aktiven zum mehr aktiven Zustand (d. h. vom ungereizten in den gereizten) von einer elektrischen Aenderung in der Richtung relativer Negativität begleitet ist, auf Pflanzen ebenso wie auf Tiere Anwendung findet, so sollten wir erwarten, dass im normalen Zustand des Blattes die obere Fläche, als der Sitz der sensitiven Haare und demgemäß der größten Thätigkeit, der untern gegenüber positiv sein und die Reaktion auf eine Erregung in einer Verminderung seiner Positivität bestehen würde. Wir sollten auch erwarten, dass jene mehr allmählichen Aenderungen, welche sich in der Pflanze durch den Verlust des Turgors kund thun und welche wir den Wirkungen einer Verletzung im tierischen Gewebe vergleichen können, elektrisch sich in gleich allmählichen Aenderungen des in Frage stehenden Teiles in negativer Richtung kund geben würde.

Ist es nun sicher, dass im Blatt von *Dionaea* der Verlust des Turgors, welcher das Schließen des Blattes veranlasst, in den der obern Fläche naheliegenden Zellschichten lokalisiert ist und dass diese Schichten am meisten reizbar sind: so sollten wir erwarten, dass völlige „Frische“ des Blattes durch relative Positivität (mit aufsteigendem Blattstrom) angezeigt würde, während verminderter Turgor durch verminderte Positivität oder Aequipotentialität und völlige Schlaffheit durch relative Negativität (mit absteigendem Strom) angezeigt würde. Und wenn infolge der Gründe, welche ich in meinem frühern Aufsatze vorgebracht habe, es zugegeben wird, dass der Reizprozess oder die Reizänderung im plötzlichen Negativwerden der gereizten Zellen besteht gegenüber den nicht oder weniger gereizten benachbarten Zellen, so folgt daraus mit Notwendigkeit, dass die vorzüglich reizbaren Zellen der obern Schichten am leichtesten diese Veränderung erleiden und dass die Veränderung den Charakter einer „negativen Schwankung“ im Sinne du Bois-Reymond's haben wird, d. h. dass sie sich in einer Verminderung des vorher bestehenden Spannungsunterschiedes kund thun wird. Als Folge hievon müssen wir erwarten, dass das Zeichen der primären Erregungsreaktion unter allen Verhältnissen entgegengesetzt dem des Spannungsunterschieds in der Ruhe ist, d. h. wenn der Blattstrom aufsteigend ist, so muss die Erregungsreaktion absteigend sein. Wie im Folgenden gezeigt werden wird, stehen diese Folgerungen mit den Thatschen in Uebereinstimmung.

Als ich meine Untersuchungen des *Dionaea*-Blattes im Jahre 1885 wieder aufnahm, nahm ich als Ausgangspunkt die Veränderung in der elektrischen Beziehung zwischen der obern und untern Fläche,

welche erzeugt wird, wenn man durch sie einen schwachen absteigenden Strom leitet. Die Untersuchung dieser Veränderung führte bald zu der Entdeckung, dass der Zustand des Blattes, den ich als normal bezeichnet hatte und in welchem die obere Fläche der untern gegenüber negativ ist, nicht der ursprüngliche ist, sondern ein Uebergangsstadium nach dem Zustande verminderter Thätigkeit hin darstellt. Es stellte sich heraus, dass man kein Recht hat, die elektrischen Erregungswirkungen, welche diesen Zustand begleiten, normal zu nennen, obgleich sie größere Intensität besitzen als die, welche man beobachtet, wenn das Blatt in seinem ursprünglichen Zustand ist, kurz gesagt, dass in kräftigen Blättern, die mit Erfolg für das Experiment vorbereitet worden sind, dem Zustande, welcher vordem als normal bezeichnet wurde, ein anderes Stadium vorausgeht, in welchem der „Blattstrom" aufsteigend, der Erregungsstrom absteigend ist. Als Entschuldigung für meinen damaligen Irrtum kann ich angeben, dass das primäre Stadium rasch in das sekundäre übergeht und dass die Erscheinungen, die der letztere darbietet, viel leichter zu beobachten sind. Ich will noch hinzufügen, dass ich bei meinen neuen Untersuchungen Gelegenheit gehabt habe, die alten zu wiederholen und dass, obgleich ich gelernt habe, dieselben besser zu verstehen, ich an den Thatsachen selbst nichts zu korrigieren habe. Dieselben waren richtig, aber nicht vollständig.

Experimenteller Teil.

Die angestellten Versuche beziehen sich erstens auf die Veränderung oder „Modifikation", welche in den elektromotorischen Eigenschaften der Lamina des Blattes im ungereizten Zustande dadurch hervorgerufen wird, dass ein elektrischer Strom durch sie geleitet wird und zweitens auf die entsprechende Veränderung in ihrem Verhalten, wenn sie mechanisch oder elektrisch gereizt wird.

1. Die erste Versuchsreihe wurde angestellt, um den Einfluss von Strömen zu studieren, die durch die Lamina senkrecht zur Fläche geleitet wurden, und zwar entweder von unten nach oben (↑) oder von oben nach unten (↓) im ruhenden Zustande des Blattes. In jedem Versuche wurde der Effekt der Durchströmung durch zwei nicht polarisierbare Elektroden abgeleitet, die an zwei Stellen angelegt worden waren, die eine an den Raum zwischen den drei sensitiven Haaren auf der obern Fläche, die andere an eine ihr genau auf der untern Fläche gegenüberlegende Stelle, wie dieses schon in meinem frühern Aufsatz beschrieben worden ist (siehe Biol. Centralbl. Bd. II S. 489 u. folg.). Der äußere Strom wurde durch dieselben Elektroden geleitet.

Die angewandte Methode sei folgendermaßen kurz beschrieben: Mittels eines Rheotoms, das für die Untersuchungen speziell konstruiert worden war, wird ein äußerer Strom, dessen Stärke reguliert

und (wenn nötig) gemessen werden kann und dessen Dauer in den verschiedenen Experimenten von $\frac{1}{15}''$ bis $\frac{4}{10}''$ betrug, durch die Lamina geleitet. Nach einer „Uebertragungszeit" von etwa $\frac{1}{10}''$ wird der elektrische Strom während einer Dauer von $\frac{1}{10}''$ geschlossen. Der dadurch hervorgerufene Ausschlag (wenn ein solcher überhaupt stattfindet) wird notiert. Da der vorhergehende Spannungsunterschied in der Weise kompensiert worden ist, so wird, im Falle kein Ausschlag statt hat, angezeigt, dass der durchgeleitete Strom keine Wirkung ausgeübt hat, während jeder beobachtete Ausschlag von ihm erzeugt und als solcher aufgezeichnet wird.

Das Rheotom macht drei Umdrehungen in der Minute, der Stromschluss findet daher in Abständen von 20″ statt. Bei jeder Umdrehung wird der Ausschlag notiert. In dieser Weise erhält man eine Reihe von Zahlen, welche den Zustand der Lamina an den abgeleiteten Stellen in den aufeinanderfolgenden Perioden des Stromschlusses andeuten.

In einigen Versuchen wurde der äußere Strom nur einmal eingeleitet, nämlich unmittelbar vor der ersten Schließungsperiode. Hiebei ergiebt sich, dass die Nachwirkung der Durchströmung immer absteigend (↑) ist, welche Richtung der eingeleitete Strom auch immer gehabt haben mag; wenn der Strom relativ schwach ist, so nimmt die Nachwirkung allmählich ab und verschwindet in wenigen Sekunden, wenn jedoch etwas stärkere Ströme angewandt werden, so verschwindet die Nachwirkung nur teilweise und hinterlässt eine permanente Aenderung in derselben Richtung.

Wenn der eingeleitete Strom absteigend war, so war die Nachwirkung der Durchströmung 4—5 mal so groß, wie wenn er aufsteigend war.

In andern Versuchen wurde der äußere Strom unmittelbar vor jeder einzelnen Schließungsperiode eingeleitet, also in Intervallen von 20″. Wenn in diesem Falle der äußere Strom mäßige Stärke hat, so sieht man leicht, dass der Vorgang der „Modifikation" rasch stattfindet. Bei einem Blatte z. B. war vor der Durchströmung die untere Fläche der obern gegenüber negativ (Spannungsunterschied = 140 Kompensatorstrichen); es reduzierten 4 Durchströmungen den Spannungsunterschied auf 0, hienach wurde die untere Fläche der obern gegenüber positiv, und jede Durchströmung vergrößerte die Wirkung, bis sie 320 Kompensatorstriche erreichte.

Bei Anstellung dieser Beobachtungen wurde gefunden, dass das Verhältnis zwischen der Stromstärke und der elektromotorischen Kraft, von der die erstere erzeugt war, während des Vorganges der „Modifikation" sich änderte und zwar in einer Weise, die anzeigte, dass der elektrische Widerstand des Blattes vermindert wurde. Beim Messen des Widerstandes vor und nach der „Modifikation" zeigte sich, dass er immer vor derselben größer war als nachher — zuweilen 3 mal größer — aber in einigen Fällen sogar 6—8 mal.

2. Wirkung der Durchströmung auf die Reizänderung. Die Methode der Untersuchung bestand darin, dass die elektrischen Erscheinungen des Erregungsvorganges im Blatte vor der Durchströmung mit denen verglichen wurden, welche nach ihr, also im „modifizierten" Blatt, beobachtet wurden. Ich habe dieses in 3 verschiedenen Weisen gethan: a) Durch direkte Beobachtung der Schwingungen des Galvanometers, welche der mechanischen Reizung der sensitiven Haare der gegenüberliegenden Blatthälfte folgen, wenn die Elektroden in der oben beschriebenen Weise angelegt waren. b) Durch Beobachtung derselben Wirkung mit Hilfe des Rheotoms. c) Durch Verbindung der ableitenden Elektroden mit dem Kapillarelektrometer und photographischer Aufzeichnung der Resultate. Es ergab sich dabei folgendes:

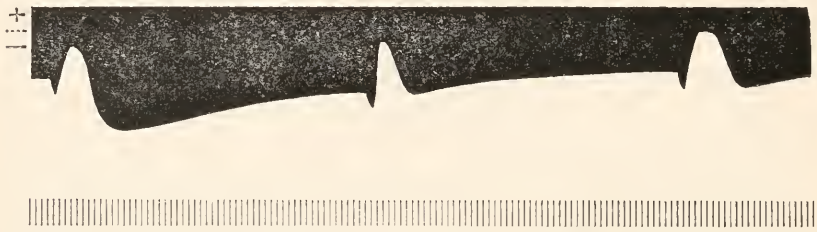
a) Sowohl im „nicht modifizierten" wie im „modifizierten" Blatte ist die galvanometrische Wirkung, wenn die entgegengesetzten Flächen des Blattes abgeleitet werden, eine Doppelschwankung. Ihr Charakter im „modifizierten" Blatte ist in meinem frühern Aufsatze ausführlich beschrieben worden. Im nicht „modifizierten" Blatte unterscheidet sie sich jedoch davon in folgender Weise: Die Schwankung ist nicht so groß; die erste Phase, die immer aufsteigend ist, äußert sich einfach in einem Vorschlag der Nadel. So betrug die Doppelschwankung bei dem oben erwähnten Blatte in der nicht durchströmten Lamina, wenn die relative Negativität der untern Fläche im Ruhezustande 140 Kompensatorstrichen (negativ) entsprach, nur ↑ 2 ↓ 24. Nach 15 Durchströmungen, von deren jede 0,03″ dauerte, war sie ↑ 34 ↓ 45. Nach weitern 15″, als die untere Fläche positiv war (Spannungsunterschied = 350 Kompensatorstrichen), war sie ↑ 105 ↓ 14; d. h. beim Fortgang der „Modifikation" wird die Wirkung immer größer und der erste Ausschlag der Nadel wird, wenn mit der zweiten verglichen, so groß, dass sie die herrschende Richtung der Wirkung darstellt. Beobachtungen, die in dieser Weise gemacht werden, sind von Wert, da sie einfach sind und leicht wiederholt werden können; allein um eine genauere Vergleichung des Erregungsvorganges in den beiden Zuständen anstellen zu können, ist es notwendig, ihre Zeitverhältnisse zu untersuchen. Zu diesem Zwecke muss ein Apparat benutzt werden, mittels welchen die Reizwirkung während successiver Perioden nach der Reizung von $\frac{1}{10}$″ Dauer nämlich während des 1., 2., 3., 4. u. s. w. Zehntels einer Sekunde abgeleitet und beobachtet wird. Ich habe den benutzten Apparat (das Pendel-Rheotom) in meinem frühern Aufsatz beschrieben und habe hier nur hinzuzufügen, dass ich mit Benutzung eines sehr langen Pendels jetzt im stande bin, meine Beobachtungen bis ans Ende der ersten Sekunde auszudehnen. Wenn, wie in den andern Versuchen, die ableitenden Elektroden an die entgegengesetzten Flächen einer Blatthälfte (z. B. der rechten) angelegt werden und die reizenden Elektroden an die andere, so ergaben sich die folgenden Resultate:

Zeit nach der Reizung der entgegengesetzten Hälfte	Vor der Durchströmung	Nach der Durchströmung
0,05″ — — — — —	Anfang der Wirkung	Anfang der Wirkung
0,20″ — — — — —	Aufsteigender Vorschlag, Veränderung des Zeichens	Aufsteigende Wirkung, die sich steigert zum
0,40″ — — — — —	Absteigende Wirkung, die sich steigert zum	Maximum
0,69″ — — — — —	Maximum — — — —	Abnahme
0,80″ — — — — —	Abnahme — — — — —	„
1,00″ — — — — —	„ — — — — —	„

Der sachkundige Leser wird wissen, dass in diesen Versuchen der Spannungsunterschied, der vor der Reizung zwischen den obern und untern Flächen bestand, kompensiert wurde, so dass zur Zeit, als der Kreis des Galvanometers geschlossen war, die Nadel auf Null stand und dass sie bei Abwesenheit einer Wirkung dort geblieben sein würde. Es muss auch erwähnt werden, dass die maximale aufsteigende Wirkung 2, 3 oder 4 mal so groß war wie die maximale absteigende Wirkung. Das wichtigste Ergebnis dieser Versuche besteht darin, dass die elektrische Wirkung stets absteigend ist im Moment der größten Reizthätigkeit, nämlich in der Mitte der ersten Sekunde nach der Reizung einer Blatthälfte, die nicht durchströmt worden ist, obgleich sie bei ihrem Anfange aufsteigend ist; dass sie dagegen aufsteigend in einer „modifizierten“ Blatthälfte ist und dass ferner, wenn durch die Wirkung der Durchströmung die obere Fläche der untern gegenüber negativ geworden ist, die Umkehrung des Zeichens von einer entsprechenden Umkehrung des Zeichens der Reizwirkung begleitet wird, so dass das letztere wie vorher grade entgegengesetzt dem erstern bleibt.

Eine dritte Methode, um die Reizwirkung vor und nach der „Modifikation“ zu vergleichen, wird durch Anwendung der Photographie ermöglicht. In meinem frühern Aufsatze gab ich eine Darstellung meines ersten Versuchs, die Photographie zur Aufzeichnung der elektrischen Erscheinungen lebender Wesen nutzbar zu machen. Ich habe seit der Zeit zahlreiche Photographien in ähnlicher Weise hergestellt, von denen eine Anzahl meinem ausführlichern Aufsatze über diesen Gegenstand (Phil. Trans. Roy. Soc. London Vol. 179, p. 417 ff.) beigegeben sind. Der Holzschnitt giebt die Form, welche für die Lamina im nicht „modifizierten“ Zustande charakteristisch ist. In dem beim Versuche angewandten Blatte war die untere Fläche zur Zeit, als die Photographie angefertigt wurde, stark negativ zur obern. Nachdem während eines Bruchteils einer Sekunde ein äußerer Strom durchgeleitet worden war, wurde sie positiv und rief dann eine

Bewegung der Quecksilbersäule hervor, deren photographische Aufzeichnung der entspricht, welche ich im Jahre 1882 als die normale bezeichnet hatte. Wenn diese beiden photographischen Aufnahmen mit dem Resultate verglichen werden, das mit Hilfe des Pendel-Rheotoms sich ergeben hatte, so wird man sehen, dass sie ihm entsprechen.



Erklärung. Photographische Kurve von drei aufeinander folgenden mechanischen Reizungen. Ableitungspunkte an entgegengesetzten Stellen der einen Hälfte des Blattes. Reizung der Haare der andern Hälfte. Unten photographische Zeitmarkierung. 10 Teilstriche = 1 Sek. Zu vergleichen mit der Kurve S. 489 meines ersten Aufsatzes.

Es ist vielleicht angebracht zu erwähnen, dass die wichtigsten Thatsachen, die im Vorhergehenden erwähnt worden sind, sehr leicht zu demonstrieren sind. Jedes Galvanometer, das genügt, um die gewöhnlichen elektromotorischen Erscheinungen am Muskel zu zeigen, kann in der folgenden Weise dazu benutzt werden. Man schalte in den Kreis des Galvanometers eine Wippe ohne Kreuz ein, die, wenn nach rechts gedreht, das Blatt mit dem Galvanometer verbindet, dagegen, wenn nach links gedreht, dasselbe ausschaltet. Man leite dann den Strom eines Daniell'schen Elements in solcher Weise ein, dass derselbe im Blatt absteigend ist. Darauf kompensiere man und bestimme die dazu nötige Kraft. Hierauf errege man das Blatt durch Berührung eines sensitiven Haares auf der andern Blatthälfte und beobachte die dadurch hervorgerufene Doppelschwankung. Dann leite man durch die Lamina mittels der nichtpolarisierbaren Elektroden den Strom eines Daniell'schen Elements während einiger Sekunden und drehe die Wippe zurück. Wenn die Richtung des Blattstromes nicht umgekehrt worden ist, so wiederhole man die Durchleitung; ist sie dagegen umgekehrt, stelle man wieder durch Kompensation die dazu nötige Kraft fest. Darauf errege man noch einmal und vergleiche die zweite Reizwirkung mit der ersten. Falls ein Kapillarelektrometer anstatt des Galvanometers angewandt wird, so ist das Resultat sogar noch augenscheinlicher.

Schluss.

In den Schlussfolgerungen, welche ich meinem ersten Aufsatze über den hier behandelten Gegenstand angefügt hatte, versagte ich

es mir, eine Theorie zu formulieren über die Beziehung, welche zwischen den beschriebenen elektrischen Erscheinungen und der Eigenschaft des Blattes von *Dionaea* durch Bewegung auf mechanische oder elektrische Reize zu reagieren besteht, eine Eigenschaft, welche das Blatt dieser Pflanze vor andern auszeichnet. Ich will jetzt versuchen so klar wie möglich anzugeben, worin ihre Bedeutung besteht in Beziehung auf eine der fundamentalsten Fragen der Physiologie — die Frage, nach der Art und Weise, in welcher das erregbare Protoplasma der Pflanzen oder Tiere auf Reize oder Verletzungen reagiert. —

In Verbindung hiermit erscheint es mir notwendig dem Leser die Anschauungen vorzuführen, welche hervorragende Pflanzenphysiologen über diesen Gegenstand noch bis vor kurzem hegten, und ich kann dieses wohl am besten dadurch thun, dass ich auf die sehr ausführliche Behandlung des Gegenstands in Sachs' „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" hinweise.

Sachs definiert Reizbarkeit als die Eigenschaft, mittels welcher Organismen auf Reize reagieren. Diese Reaktion, sagt er, ist physiologisch, nicht physikalisch, und kommt dem Protoplasma zu, und er betont, dass die Wirkung weder ähnlich noch auch proportional dem Reize zu sein braucht (S. 719). Reizbare Teile sind nach ihm im Zustande labilen Gleichgewichts, jedoch mit dem Zusatz, dass jede Störung dieses labilen Gleichgewichtes eher oder später wieder ausgeglichen wird. Den Zustand der Störung charakterisiert er als einen, „in welchem die gleiche Reizursache nicht mehr wirksam sein kann". Zuletzt bemerkt er, dass „die animalischen Reizwirkungen den vegetabilischen meist überlegen" — „es vergehen mehrere Sekunden und Minuten ja selbst Stunden, bis die lokale Reizung einen Weg von 10 bis 20 oder 30 cm zurückgelegt hat".

Was das Blatt von *Dionaea* anbetrifft, so bin ich einverstanden mit der Definition, mit der Sachs beginnt. Es ist außer allem Zweifel, dass die Reaktion des Blattes auf einen Reiz einen physiologischen, keinen physikalischen Vorgang darstellt und dass die Wirkung der Ursache nicht proportional ist. Aber weiter kann ich nicht mit ihm gehen. Es ergibt sich nämlich aus den folgenden Stellen, in welchen er das Wesen dieser Wirkung diskutiert, dass er mit der physiologischen Reaktion die mechanischen Wirkungen verwechselt, welche die Reaktion schließlich hervorbringt, lange nachdem sie selbst aufgehört hat zu existieren. Die einzige Wirkung der Reizung, welche Sachs anerkennt, ist eine Veränderung in der Form oder, genauer ausgedrückt, die Reaktion allein, deren sichtbares Zeichen eine Aenderung in der Form darstellt. Wir verstehen dagegen unter einer Reaktion auf einen Reiz eine molekulare Veränderung, die der Ursache auf dem Fuße folgt, und die fortgepflanzt wird, so weit das erregbare Protoplasma kontinuierlich zusammenhängt; und wir erkennen ihre Existenz, messen ihre Dauer und bestimmen die

Geschwindigkeit, mit der sie sich verbreitet, nicht an sichtbaren Bewegungen der Organe, welche der Reaktion nach verhältnismäßig langen Zeiträumen folgen, sondern an den elektrischen Störungen, welche der unmittelbare Ausdruck der molekularen Veränderung sind. Der Beweis, dass Sachs, wenn er von der Fortpflanzung der Reaktion spricht, die Fortpflanzung sichtbarer Wirkungen allein meint, liegt in dem, was ich oben von der Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung und der Unwirksamkeit einer zweiten Reizung angeführt habe. Die größte Geschwindigkeit der Fortpflanzung eines Reizes, welche er anerkennt, ist 10 cm in einigen Sekunden. Wenn wir unter einigen Sekunden 2 oder 3 verstehen, so würde das für eine Sekunde etwa 4 cm geben. Bei *Dionaea* ist die Geschwindigkeit bei gewöhnlicher Temperatur 20 cm in der Sekunde, das heißt, Reaktion tritt an einer bestimmten Stelle, welche sich 1 cm von der gereizten Stelle befindet, 0,05 Sekunden nach der Reizung ein. Wenn Sachs sagt, dass nach einer Reizung eine zweite ohne Wirkung ist, so meint er hier in ähnlicher Weise wie vorhin, dass wenn das Blatt von *Dionaea* sich geschlossen oder das von *Mimosa* in die Schlafstellung gegangen ist, oder wenn die Staubfäden von *Cnicus* oder *Centaurea* sich gestreckt haben, dass sie diese Veränderungen nicht wieder durchmachen können, bevor sie Zeit gehabt in den ursprünglichen Zustand zurückzukehren. Sollte es wirklich möglich sein, dass Sachs nicht erkennt, dass der Grund, warum dieses der Fall ist, nichts mit Protoplasma oder seiner physiologischen Reaktion auf Reize zu thun hat? Diese Bewegungen können nicht wiederholt werden, nicht weil das Organ seine Erregbarkeit verloren hat, sondern einfach weil aus mechanischen Gründen eine solche Wiederholung ausgeschlossen wird Sie beruhen auf einer Wasserabgabe gewisser Zellen, wodurch deren Turgor verloren geht, und dieser kann nur wieder hergestellt werden, wenn die Zellen Zeit gehabt haben, sich nach und nach wieder zu füllen.

Weiter (S. 794) behauptet Sachs, dass Pflanzen 1) keine Nerven und 2) dass sie auch nichts dem Entsprechendes besitzen. So gewiss wie das Erste wahr ist, so irrig ist das Zweite. Das Wesen eines Nerven besteht darin, dass er erregbar ist, dass die Wirkung einer Erregung fortgepflanzt wird und dass die Erregung unmittelbar darauf wiederholt werden kann mit derselben Wirkung wie das erste mal. So weit wir wissen, ist diese Erregung nur durch eine begleitende elektrische Veränderung charakterisiert, und ihre einzige wesentliche Bedingung ist, wie von Newton[1]) schon klar angedeutet wurde, eine Kontinuität der Substanz auf dem Wege, den die Erregung nimmt. In allen diesen Beziehungen stimmt die Reizwirkung in dem Protoplasma der Zellen des Blattes mit der Reizwirkung im Nerven voll-

1) Vergl. Frage 24 am Ende des 3. Buches der „Optics“ in Horsley's Ausgabe von „Newton's works“, Vol. IV, p. 226.

ständig überein — der einzige Unterschied liegt in der Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Erregung und der Form und Verteilung der Pfade, welche sie einschlägt. Es lässt sich übrigens darthun, dass der Unterschied in der Geschwindigkeit unwesentlich ist, wenn wir an ähnliche Unterschiede erinnern in Beispielen, die der Physiologie der Tiere entlehnt sind. Im Nerven verbreitet sich die elektrische Veränderung 100 mal so schnell wie im Blatte von *Dionaea* (bei ersterem 30 m in der Sekunde, bei letzterem 30 cm bei hohen Temperaturen), in gewöhnlichem gestreiftem Muskel 10 mal (3 m) so schnell, dagegen im Muskelgewebe des Ventrikels des Froschherzens nur halb so schnell (15 cm). Da niemand daran zweifelt, dass in diesen drei aus dem Tierreich angeführten Fällen das Wesen des Vorgangs dasselbe ist, so wird man auch zugeben müssen, dass die relativ langsame Fortpflanzung bei *Dionaea* (die überdies bedeutend größer ist, als Sachs annimmt) mit dem Wesen der Sache nichts zu thun hat.

Nachdem so Sachs' Vorstellung der Reizbarkeit klar gelegt worden ist, bleibt noch übrig zu untersuchen, wie er sich den von mir beobachteten Erscheinungen selbst gegenüber verhält. Verleugnet er sie oder lehnt er einfach ab, ihre Bedeutung anzuerkennen? Die Antwort auf diese Frage findet sich in der oben zitierten 37. Vorlesung, in welcher er im Anschluss an meine Beobachtungen über die elektrischen Begleiterscheinungen der Reaktion seine Theorie über ihr Wesen vorbringt. Irritation verursacht eine Wanderung des Wassers — Wanderung des Wassers elektrische Störung. Er gibt daher die Existenz einer elektrischen Störung, welche der Reizung folgt, zu, aber indem er einen Grund für dieselbe angibt, lässt er sonderbarerweise einen Punkt ganz außer betracht; er vergisst, dass die elektrischen Erscheinungen vorbei sind, bevor ihre angenommene Ursache ins Dasein gerufen wird, und dass ihre Intensität außer allem Verhältnis größer ist als die der von Kunkel untersuchten osmotischen Ströme, von denen sie hervorgerufen sein soll.

Wenn es zugegeben werden kann, dass der Erregungsvorgang im Blatte von *Dionaea* wesentlich derselbe ist wie der, welcher der Reizung von tierischen Organen und besonders von Nerven und Organen, die zum Nervensystem gehören, folgt, so können uns die Beziehungen, welche wir zwischen den beobachteten Erscheinungen bei Pflanzen feststellen können, dazu leiten, die korrespondierenden Beziehungen bei Tieren besser zu verstehen, grade so wie das Studium des Erregungsvorgangs bei Tieren eine sichere Basis für seine Untersuchung bei Pflanzen darbietet. Wie in der Einleitung gezeigt wurde, wird von einigen angenommen, dass in der Physiologie der Tiere die Wirkung eines Reizes als eine einfache Störung eines vorher vorhandenen Zustandes elektrischer Thätigkeit anzusehen ist, während andere annehmen, dass der elektrische Ausdruck der Reizwirkung

als etwas ganz Neues entsteht. Im Blatt von *Dionaea* zeigen die beobachteten Thatsachen in überzeugender Weise, dass zwei Reihen von Erscheinungen — die des gereizten und die des ungereizten Zustandes — durch unlösbare Bande mit einander verknüpft sind, dass jede Veränderung des Zustandes des ruhenden Blattes eine korrespondierende Veränderung in der Weise, in welcher es auf einen Reiz reagiert, bedingt, und dieser Zusammenhang besteht darin, dass das Zeichen (die Richtung) der Reaktion dem des vorangegangenen Zustandes entgegengesetzt ist, so dass, wenn der letztere sein Zeichen in der Richtung von ↑ nach ↓ verändert, das des letztern von ↓ nach ↑ verändert wird.

Diese merkwürdige Beziehung, deren Entdeckung und experimentelle Darlegung das wichtigste Ergebnis meiner Untersuchungen in letzter Zeit gewesen ist, kann nur so aufgefasst werden, dass die konstant wirkenden elektrischen Kräfte, die ihren Ausdruck in dem andauernden Spannungsunterschied der entgegengesetzten Oberflächen finden, sowie die mehr vorübergehend wirkenden Kräfte, welche durch Reizung ins Dasein gerufen werden, denselben Sitz haben — und der Gegensatz zwischen ihnen ist in Uebereinstimmung mit dem allgemeinen Prinzip, dass, wenn die Eigenschaft, welche ein Organ befähigt, die Reizänderung zu erleiden, durch relative Positivität ausgedrückt wird, so wird der Zustand der Auslösung durch relative Negativität ausgedrückt.

Auf die Beziehung zwischen der Erregungsreaktion (dem Aktionsstrom) und der vorausgehenden elektrischen Differenz (dem Blattstrom) wird Licht geworfen durch die Beobachtung des Einflusses, welcher auf beide durch äußere galvanische Strömung ausgeübt wird. Wir haben gesehen, dass, wenn ein solcher Strom durch ein Blatt während einer sehr kurzen Zeit geleitet wird, er eine dauernde Wirkung hervorbringt, eine Wirkung, die immer dieselbe Richtung hat, nämlich die der Erregungsströmung, welche Richtung der äußere Strom auch immer gehabt haben mag. Aber dieser Einfluss wird stärker ausgeübt, wenn die Richtung des äußern Stroms absteigend ist (wenn sie also mit der der hervorzubringenden Wirkung übereinstimmt), als wenn sie aufsteigend ist. Bei tierischen Organen, die dem Blatte analog sind, besonders in dem elektrischen Organ des Zitterrochens und des gewöhnlichen Rochens, finden wir, dass die Richtung der dauernden Wirkung eines Stroms, der durch die Scheiben oder Platten geführt wird, immer normal ist; welche Richtung der Strom auch immer haben mag, die Richtung der dauernden Wirkung ist immer die der natürlichen Entladung des Organs, allein ein homonymer Strom ist stets von größerer Wirkung als ein solcher mit entgegengesetzter Richtung. In der Anwendung von du Bois-Reymond's Ausdruck „positive Polarisation“ auf die Nacheffekte von voltaischen galvanischen Strömen, die durch Muskeln und Nerven

geleitet werden, wird eine ähnliche Beziehung angedeutet, die jedoch durch andere Bedingungen, die hier nicht diskutiert werden können, kompliziert wird. Für das Blatt wie für die elektrischen Organe kann jedoch die Beziehung sehr einfach ausgedrückt werden und zwar für beide in denselben Ausdrücken. Die Wirkung, welche der äußere Strom zurücklässt, bleibt stets in derselben Richtung; ihre Intensität, nicht ihr Zeichen, hängt von der Richtung des Stroms ab, dem sie ihre Entstehung verdankt.

Fasse ich die Thatsachen, welche sich im Laufe meiner Untersuchungen ergeben haben, kurz zusammen, so kann ich sagen:

1) Im Blatte von *Dionaea* ist die obere Fläche zuerst der untern gegenüber positiv. Infolge einer Reizung wird sie plötzlich negativ. Diese Veränderung, welche die erste Phase der Erregungsstörung darstellt, dauert den größten Teil der ersten Sekunde nach der Reizung. Es geht ihr häufig eine momentane Aenderung in entgegengesetzter Richtung voraus.

2) Darauf unterliegt es einer allmählichen Veränderung, welche im experimentellen Teil dieser Arbeit mit dem Ausdruck „Modifikation“ bezeichnet worden ist. Diese besteht in der Verringerung der Negativität der obern Fläche und ihrer schließlichen Ersetzung durch relative Positivität. Diese Aenderung ist begleitet 1) von einer Umkehrung des Zeichens der Erregungsstörung und 2) (später) von einer Verminderung des elektrischen Widerstandes des Blattes.

3) Auf die erste Phase der Erregungsstörung folgt sowohl in dem „modifizierten“ wie in dem nicht „modifizierten“ Zustande des Blattes, wenn dieses nicht unmittelbar vorher gereizt worden ist, ein Nacheffekt, der immer das entgegengesetzte Zeichen hat. Wenn das Blatt unmittelbar vorher gereizt worden ist, so bleibt die zweite Phase aus.

4) „Modifikation“ kann nach Belieben hervorgerufen werden, wenn man einen elektrischen Strom durch das Blatt von der obern nach der untern Oberfläche oder in umgekehrter Richtung leitet, selbst wenn dieser Strom so schwach ist, dass auf den Stromschluss keine Erregungsreaktion folgt. Sie ist eine lokale Wirkung, die nicht fortgeleitet wird. Ein Blattflügel kann „modifiziert“ sein, ohne dass dieses bei dem andern eintritt, und selbst ein Teil eines solchen Flügels, ohne dass die umgebenden Teile „modifiziert“ werden.

5) Wenn eine fortgeleitete Erregung einen Teil des Blattes erreicht, welches „modifiziert“ worden ist, so ruft sie eine modifizierte Reaktion hervor, deren Richtung in der ersten Phase aufsteigend ist und eine Reaktion mit entgegengesetztem Zeichen in den nicht „modifizierten“ Teilen.

Eine Anzahl Fragen, die sich beim Studium dieses Gegenstandes aufdrängen, bedürfen noch weiterer Untersuchung. Von diesen will ich nur zwei hervorheben.

Die eine bezieht sich auf die Ursache der Verminderung des elektrischen Widerstandes, welche den Vorgang der „Modifikation“ begleitet, besonders seine Beziehung zu dem Aufhören des Turgors der Zellen. Die andere bezieht sich auf den Vorgang, durch welchen der „modifizierte“ Teil seinen ursprünglichen Zustand wieder gewinnt, sowie auf die Zeit, welche dazu erforderlich ist. Ich werde mich dieser Fragen näher annehmen, sobald ich dazu Gelegenheit finde.

Biologische Studien an Protozoen.

Den biologischen Untersuchungen an Protozoen wird seit einigen Jahren in der Wissenschaft großes Interesse entgegengebracht und mit Recht, denn manche wichtige allgemeine Frage hat hier schon ihre Lösung gefunden oder wird sie voraussichtlich noch finden können. Vor kurzem hat Maupas, der ausgezeichnete Protozoenforscher in Algier, eine Arbeit publiziert, betitelt „Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés“[1], welche an der Hand sorgfältigster Experimente eine ganze Fülle wichtiger, meist neuer Thatsachen ergeben hat. Es scheint mir geboten, in diesem Blatte weitere wissenschaftliche Kreise damit bekannt zu machen, um so mehr als das französische Archiv, in welchem Maupas Arbeit erschien, obgleich wohl sehr verbreitet, doch nicht jedermann zugänglich ist. Bei dieser Gelegenheit sei mir erlaubt, auch einige eigne Beobachtungen mit einzufügen.

Die Idee, welche Maupas bei seinen Versuchen geleitet, war die, Infusorien unter den günstigsten Bedingungen möglichst lange unter schärfster Kontrole von Generation zu Generation weiterzuzüchten und dabei etwa eintretende Veränderungen zu beobachten. Dazu war zunächst nötig, die Lebens-, insbesondere die Ernährungsweise jeder zu verwendenden Species genau kennen zu lernen, und darüber gibt uns der Verf. sehr genaue Aufschlüsse, auf die ich hier nicht näher eingehen will. Nun galt es, die jeder Art am besten zusagende Nahrung in ausreichender und sich stets erhaltender Menge zu beschaffen, und dies gelang M. durch Züchtung von kleinern Infusorien (*Cryptochilum nigricans*) für die Fleischfresser und durch Herstellung von Mehldekokten sowie Erziehung von Spaltpilzen für die Pflanzenfresser. Die Züchtung geschah unter dem Deckglas in der feuchten Kammer. Letztere konstruierte M. rationell in einer Weise, dass ein möglichst flacher und vollkommen mit Feuchtigkeit geschwängerter Luftraum geschaffen ward. Er bediente sich niederer Schalen, teilweise mit reinem Sande gefüllt, in welchen Glasleisten zum Auflegen der Objektträger gesteckt waren; der Wasserspiegel reichte bis dicht unter den Objektträger und die Leisten waren so hoch geschnitten, dass zwischen

1) in: Archives de zoologie expérimentale et générale, 2. Série, Tome 6, Nr. 2, p. 165—277 mit 3 Taf.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Sanderson Burdon J.

Artikel/Article: Die elektrischen Erscheinungen am Dionaea-Blatt. 1-14