

Über die Interferenz von Stoßreizen und über Ermüdungserscheinungen an Blattgelenken von *Mimosa pudica*.

Von

K. Linsbauer.

Mit 9 Textfiguren.

Einleitung.

Es gilt als feststehende Tatsache, daß die Blätter der Mimose bei andauernden Erschütterungen oder intermittierender Stoßreizung aus der vorübergehend angenommenen Reizstellung in ihre Ausgangslage zurückkehren, dabei aber ihrer seimonastischen Reizbarkeit verlustig gehen. Pfeffer fand Primärgelenke, die in Intervallen von $\frac{1}{4}$ Sekunde bis zu 2 Minuten durch Stoß gereizt wurden, selbst wenn die Reizung im gleichen Rhythmus durch 2—3 Stunden fortgesetzt wurde, nach Rückkehr in die Normallage völlig unempfindlich (1873, S. 56 ff.). Diese Erfahrung stand in vollem Einklang mit den oft zitierten alten Angaben von Desfontaine, dem bei einer Wagenfahrt das Starrwerden einer mitgeführten Mimose aufgefallen war, sowie mit den Beobachtungen von Dassen (1838) und Bert (1866) und ist heute in Lehr- und Handbücher übergegangen.

Vor einigen Jahren beabsichtigte ich, diesen wichtigen Versuch meinen Hörern vor Augen zu führen und brachte eine Mimose auf den von Haberlandt für seine geotropischen Schüttelversuche konstruierten Schüttelapparat, mußte aber von meinem Vorhaben abstehen, da ich zu meiner Überraschung konstatierte, daß die zunächst in Reizstellung übergegangenen Blätter wohl in die Ausgangslage zurückkehrten, aber augenscheinlich ihre volle Empfindlichkeit

bewahrt hatten. Ich entsann mich, daß es auch an derartigen Angaben in der Literatur nicht fehlt. Pfeffer selbst gedenkt einer solchen Bemerkung bei Goeppert (1862), der ausdrücklich erwähnt, daß trotz andauernder Erschütterung die Reizbarkeit der Blätter einer Mimose erhalten geblieben war. Ebenso standen Hofmeisters Ergebnisse (1867, S. 317) bei Verwendung von Induktionsschlägen nicht im Einklange mit den Befunden von Pfeffer; das sich allmählich aus der Reizlage erhebende Blatt war trotz Fortdauer der intermittierenden Reizung gegen Berührung oder Steigerung der Schläge empfindlich. Pfeffer legte darauf allerdings nur geringes Gewicht, da die mit Induktionsschlägen erhaltenen Reaktionen nicht ohne weiteres mit den Wirkungen „wiederholter Berührung“ vergleichbar wären; bezüglich Goepperts Angaben müßten weitere experimentelle Untersuchungen die Aufklärung bringen. In Pfeffers folgender, das Verhalten der Mimosen berührender Abhandlung (1885, S. 522) sucht er indessen die Diskrepanz der Ergebnisse bereits aufzuklären. Die Reizbarkeit stelle sich, wie Hofmeister fand, bei schwächeren Induktionsschlägen nach Rückkehr der Blätter in ihre ursprüngliche Lage ein; „hier-nach kann ein analoges Verhalten bei mechanischen Erschütterungen nicht zweifelhaft sein und die widersprechenden Beobachtungen, welche bei fortgesetzter mechanischer Reizung entweder Wiederkehr oder Ausbleiben der Reizbarkeit konstatierten, finden ihre naturgemäße Erklärung.“ Damit schien die Frage endgültig erledigt; die Wiederkehr der Reizbarkeit wäre nur im Falle schwacher Stoßwirkungen zu erwarten. Diese Deutung konnte indessen für meinen Versuch nicht gelten, da die Reizbarkeit der Primärgelenke auch an Pflanzen wiedergekehrt war, die so heftig geschüttelt wurden, daß die Töpfe mit einem Gipsring zum Schutze gegen das Herausschleudern der Erde versehen werden mußten. Jedenfalls schien es mir des Interesses wert, die Frage nochmals aufzunehmen, zumal ich inzwischen — allerdings für andere Zwecke — einen kräftigeren Schüttelapparat habe bauen lassen, der sich wenigstens für Vorversuche gut eignete.

Abschnitt I.

Schüttelversuche.

Der verwendete Apparat, der durch einen recht gleichmäßigen Gang ausgezeichnet war, wurde von einem kräftigen Motor an-

getrieben. Durch entsprechend gewählte Übersetzungen konnte die Stoßfrequenz verändert werden; die Intensität des Stoßes war auf doppelte Weise regulierbar, durch eine Verschiebung eines an der Achse angebrachten Exzentrers, wodurch die Pegelstange mehr oder weniger hoch gehoben wurde, und durch einen Stoßring, der an einem Schraubengewinde der eigentlichen Stoßstange befestigt ist, und durch dessen Verstellung die Stoßhöhe zu ändern war¹⁾. Überdies konnten Pegel- und Stoßstange durch eine Schraubennutter miteinander fest verkoppelt werden, wobei an Stelle der Stöße mehr oder weniger ausgiebige Schwingungen erzielbar waren. Die Pflanze kam auf eine Platte zu stehen, die von der Stoßstange getragen wurde. Ich ging bei den Versuchen meist in der Weise vor, daß die Pflanze vorsichtig auf den Schüttelapparat übertragen und der Motor angelassen wurde bei einer Einstellung, bei der die Pegelstange „leer“ lief, d. h. die Stoßstange nicht berührte. Die Pflanze kam dabei nur in leichte Vibrationen, die durch die unvermeidlichen Erschütterungen infolge der Rotation der Übersetzungsscheiben bedingt waren. Bei hochempfindlichen Pflanzen genügten indessen bereits diese leichten Zitterbewegungen, um an einzelnen Blättern eine Reaktion auszulösen. Allmählich wurden durch Verschiebung des Stoßringes die Erschütterungen gesteigert. Je nach Bedarf ließ es sich dann leicht erreichen, daß wenigstens bei nicht höchstempfindlichen Exemplaren die Erschütterungsstöße unter der Schwelle blieben oder daß mehr oder minder sämtliche Blätter fast augenblicklich in Reizstellung übergingen.

Die Versuche wurden in den Monaten Juli—September in einem (erst von Ende September an) geheizten Gewächshause durchgeführt. Die Temperatur und damit auch die relative Feuchtigkeit im Gewächshause konnte zwar mangels der erforderlichen Hilfsmittel nicht konstant erhalten werden, doch wurde wenigstens durch Anwendung von Schattendecken, Ventilation und Besprengen des Bodens mit Wasser tunlichst für die Erhaltung günstiger Versuchsbedingungen Sorge getroffen. Die Pflanzen waren auch bis in den Spätherbst in einem vorzüglichen Reaktionszustand und reagierten nur bei ausnehmend kühlem Wetter ersichtlich träger. Zudem ist der Grad der Empfindlichkeit der Blätter eines einzelnen Individuums oft je nach Alter und Insertionshöhe und anderen

1) Eine nähere Beschreibung habe ich an anderer Stelle gegeben (Linsbauer 1922).

bestimmenden Faktoren so verschieden, daß die Beeinflussung durch Umweltfaktoren dagegen den geringeren Ausschlag gibt.

Ich hatte oft während der stundenlangen Beobachtungen Gelegenheit zu sehen, daß gelegentlich, ebenso wie ich es seinerzeit an den stoßreizbaren *Centaurea*-Filamenten verfolgen konnte (1905, S. 812), anscheinend ganz spontan die Reizstellung eingenommen wird. Bald ist es eine Serie von Blättchen oder nur ein Paar, das die Reizstellung annimmt, bald senkt sich an einer oder der anderen Pflanze ein Blatt im Primärgelenk, ohne daß irgend eine merkliche Änderung in der Temperatur oder Beleuchtung oder auch nur ein Lufthauch dafür verantwortlich gemacht werden könnte. Ich konnte solche Beobachtungen zu allen Tagesstunden machen, falls nur die Bedingungen einer hochgradigen Empfindlichkeit gegeben waren. Zweifellos können sich gelegentlich auch die „inneren“ Bedingungskonstellationen derartig gestalten, daß sie zu einer plötzlichen Wasserverschiebung führen, die dann den Anstoß zur Reizbewegung abgibt.

Das Bild, das eine Mimose auf dem Schüttelapparat kurz nach dem Einsetzen der Stöße bietet, ist fallweise dem jeweiligen Grade der Reizbarkeit und der Intensität des Schüttelns entsprechend ein sehr verschiedenes.

Bei geringerer Stoßhöhe und somit schwächeren Stößen, die weder für sich noch durch Summation in den ersten Minuten des Schüttelns eine Reizbewegung der Primärgelenke auslösten, konnte die Erschütterung beliebig lange — ich dehnte sie bis auf eine Stunde und darüber aus — fortgesetzt werden, ohne daß ein Blatt in die Reizstellung überging. Jede Berührung oder Verstärkung der Stöße blieb dabei jederzeit wirksam, die Empfindlichkeit blieb dauernd erhalten.

Bei heftigen Stößen stellt sich natürlich sofort die Reaktion in den Primärgelenken ein. Stets tritt aber die Reaktion auch an einer Anzahl von Teilblättchen auf; bald reagieren einige Paare am distalen Ende einer sekundären Fieder, bald eine Serie oder vereinzelt Blättchen aus der Mitte heraus, so daß die ganze Pflanze ein recht ruppiges Aussehen annimmt. Der Grund für dieses unregelmäßige Reagieren liegt wohl nur z. T. in dem verschiedenen Grade der Empfindlichkeit der Organe, hauptsächlich jedenfalls darin, daß die Blätter unvermeidlich ins Schwanken und Schleudern kommen, so daß die einzelnen Gelenke des Blättchens je nach ihrer zufälligen Lage in verschiedenem Maße von deformierenden Kräften getroffen werden.

Unregelmäßiges Erschüttern war bei einzelnen Versuchen erwünscht, da es den Bedingungen, denen die Desfontaineschen Pflanzen im fahrenden Wagen ausgesetzt waren, am nächsten kam. Die Pflanzen wurden daher lose auf die Tragplatte aufgestellt, so daß die Töpfe selbst in leichtes Tanzen und Schleudern gerieten, das nach Wunsch verhindert werden konnte, indem die Blumentöpfe durch zwei kräftige Spiralfedern an der Tragplatte festzuhalten waren. Das Ergebnis zahlreicher Versuche war stets das gleiche: die Empfindlichkeit der Blätter speziell der Hauptgelenke blieb entsprechend den Angaben Göpperts während der ganzen Versuchsdauer erhalten, ja es reagierten die Blätter nach Rückkehr in die Ausgangsstellung ohne besonderen Anstoß unter dem Einflusse des fortgesetzten Schüttelns selbst. Ich gebe zur Veranschaulichung nur einen ausführlich verfolgten Versuch nach meinem Protokolle wieder.

Versuch 1. 29. VIII. 9^h 30 a. m. — Pflanze mit 8 Blättern. — Stoßhöhe: 1 mm. — Frequenz: 8 Stöße in der Sekunde.

Zeit vom Beginn des Schüttelns
an in Minuten:

1	Sämtliche Blätter in Reizstellung; die 5 untersten Blätter reagieren fast gleichzeitig, die nächsten in akropetaler Folge.
15	Bei Hemmung des Schleuderns der Normallage genähert; Rückgang etwa in gleichem Tempo wie im Parallelversuch. — Bei Wiedereinsetzen des Schleuderns Reaktion sämtlicher Blätter.
27	Reaktion von Bl. 5.

Ich gebe nunmehr die Zeiten in Minuten an, zu denen bei Fortdauer des Schüttelns der Übergang in Reizstellung der Blätter erfolgte, wobei die Blattnummer (von der Basis an gezählt) in Klammer beigefügt ist: 22 (7, 4 unbedeutend), 36 (2), 37 (3), bis 48 (4, 6, 3), 50 (1), 59 (7, 8), 61 (6), 63 (4), 66 (2 u. 7), 68 (3), 69 (1), 70 (5), 71 (7), 75 (6), 77 (4), 80 (2), 84 (6 u. 7?).

Von 86—102 wurde das Schleudern durch Fixierung des Topfes gehemmt, wobei die Blätter in die Ruhelage zurückgehen, ohne daß eine Reizung sich bemerkbar macht. Beseitigung der Hemmung löst sofort eine Reaktion aus: 103 (4, 6, 7, 5 in kurzer Folge), 115 (6).

Bis 127 keine Reaktion. — Schleudern eine Minute gehemmt; darauf reagieren sofort wieder: 129 (2), 130 (1), 137 (3), 139 (7), 144 (5, 6), 147 (3).

Bis 157 keine Reaktion. Eine Hemmung des Schleuderns durch 15 Sekunden hat keinen Erfolg; nach 30 Sekunden andauernder Hemmung reagieren mit erneutem Einsetzen des Schleuderns: 159 (7 u. 4).

Bei Abbruch des Versuches sind sämtliche Blätter gegen Stoß reizbar.

Bei dem durch 2¹/₂ Stunden laufenden Versuch reagierten somit trotz ununterbrochenen Erschütterns Bl. 1 3mal, Bl. 2 u. 5 4mal,

Bl. 3 5mal, Bl. 4 u. 6 6mal, Bl. 7 7mal, letzteres somit durchschnittlich etwa alle 21 Minuten.

Es ist somit zweifellos, daß bei entsprechender Stärke und Frequenz des Schüttelns die Reizbarkeit erhalten bleibt. Als wahrscheinlich möchte ich es zum mindesten bezeichnen, daß dabei die Reizschwelle erhöht wird.

Um dem Einwand zu begegnen, daß die Reizung lediglich durch besonders heftiges Schleudern des Topfes mit der Versuchspflanze hervorgerufen worden wäre, was übrigens an der Tatsache der Erhaltung der Empfindlichkeit nichts ändert, führe ich noch einen Versuch an, bei dem der Topf mit Federn an der Trägerplatte unverrückbar festgehalten wurde¹⁾.

Versuch 2. 30. VIII. 9^h a. m. — Pflanze mit 7 Blättern. — Stoßhöhe und Frequenz wie oben.

1 (4, 5, 7, 6 reagieren knapp hintereinander), 12 (3), 18 (7), 23 (5), 35 (5), 42 (4), 45 (5), 55 (4). — Nach $\frac{1}{2}$ Minute Unterbrechung reagieren bei Wiedereinsetzen des Schüttelns innerhalb 10 Sekunden die Blätter 3, 4, 5. — Nach Abschluß des noch weiterlaufenden Versuches sind sämtliche Blätter gegen Stoß empfindlich.

Das Ergebnis des Versuches deckt sich somit in der Hauptsache mit dem vorhergehenden. Wenn auch nicht alle Blätter auf das Schütteln an sich reagierten, so ging doch Blatt 5 4mal, Blatt 4 3mal innerhalb einer knappen Stunde in Reizstellung über.

Wie wir sahen, unterbleiben bei der Hemmung des Schleuderns die Reaktionen so gut wie ganz, setzen aber bei Lösung der Hemmung bald wieder ein, ein Zeichen, daß jetzt nur die verstärkten Deformationen eine Reizung bewirken. Bemerkenswert ist auch, daß die Amplitude der Bewegung mit jeder Wiederholung kleiner wird.

Es schien von Interesse zu ermitteln, ob schwaches unwirksames Schütteln, also die Anwendung submaximaler, sich nicht summierender Stöße nicht doch auch eine Reizwirkung im Gefolge habe, die sich wegen ihres geringen Ausmaßes oder langsamen Eintrittes nur nach außen hin nicht als Bewegung manifestiert. In Hinblick auf die schon von Brücke konstatierte Tatsache, daß bei wirksamer Reizung die Biegefestigkeit des Gelenkes abnimmt, schien es möglich, mit der Methode der Winkeldifferenzbestimmung die Frage zu lösen.

1) Die Mehrzahl der Versuche wurde wiederholt durchgeführt. Bei gleichartigem Ergebnis gebe ich jedoch der Raumersparnis halber immer nur einen Versuch wieder.

Ich gebe das Resultat einiger Bestimmungen an verschiedenen Blättern in verkürzter Form wieder:

Versuch 3. 11. und 13. VIII.

	$\alpha - \alpha'$	$\beta - \beta'$ nach einer Schütteldauer von			Maximale Winkel-differenz nach Schüttel-reizung	$\beta - \beta'$ nach wirksamer Stoßreizung	Maximale Winkel-differenz nach wirksamer Stoßreizung
		1 Min.	2 Min.	3 Min.			
1	45	54	—	—	9	80	35
2	50	49	57	58	8	—	
3	46			56	10	—	
4	33			33	0	41	8
5	45			55	10	—	
6	37			49	12	—	
7	24			33	9	45	21

Mit Ausnahme von 4, einem Blatt, das auch bei wirksamer Stoßreizung nur eine geringe Erniedrigung der Biegungsfestigkeit aufwies, ergibt sich somit übereinstimmend eine Herabsetzung der Biegungsfestigkeit der Hauptgelenke im Vergleich zu der vor dem Schütteln, also tatsächlich ein Effekt im Sinne einer stattgehabten Reizung, der allerdings, wie die letzte Kolonne in der Tabelle zeigt, wesentlich geringer war als bei wirksamer Stoßreizung.

Ich möchte jedoch diesen Messungen kein entscheidendes Gewicht beilegen. Die Fehlergrenzen der Methode sind relativ groß, weniger wegen der Unsicherheit der Winkelschätzung, die sich bei einiger Übung auf etwa 2—3° genau durchführen läßt, als wegen des noch zu wenig erforschten Einflusses, den die Dehnung des Gelenkes, die beim Umlegen der Pflanze erfolgt, auf die gemessene Winkelgröße ausübt. Auch bei hintereinander ausgeführten Messungen an demselben ungereizten Blatte erhielt ich bisweilen Zahlenwerte, die auf eine Abnahme der Biegungsfestigkeit hinviesen. Dazu kommt, daß zwischen den Messungen eine geraume Zeitspanne verstreicht, die einen eventuellen Effekt wieder ausgleichen könnte; denn erstens muß das Drehen der Pflanze, wozu ich mich einer eigenen Drehscheibe bediente, sehr langsam vor sich gehen, da sonst bei hochempfindlichen Pflanzen die Blätter unweigerlich auf die Zerrung des Gelenkes beim Übergang in die

Inverslage reagieren¹⁾ und da es namentlich bei Wiederholung der Messungen immer länger dauert, bis die Einstellung in eine definitive Lage erfolgt.

Abschnitt II.

Reizung mit intermittierenden Stößen.

Da an der Richtigkeit der Pfefferschen Beobachtungen nicht zu zweifeln ist, bedarf der direkte Widerspruch in den Ergebnissen der Aufklärung. Zunächst drängt sich der Gedanke auf, diese Unstimmigkeit könnte in der Methode begründet sein. Pfeffer erschütterte nicht die ganze Pflanze, applizierte vielmehr dem Hauptgelenke des Versuchsblattes intermittierende Stöße mit Hilfe einer einfachen improvisierten Hebelvorrichtung, die er durch fallende Wassertropfen in Bewegung setzte, wodurch intermittierende Stöße verschiedener Frequenz erzielt werden konnten. Ich bediente mich zu einer ähnlichen Art der Stoßreizung einer gewöhnlichen Telegraphenklingel, wie sie bei Hausleitungen üblich sind, wobei die Glocke abgenommen und der Klöppel durch einen ziemlich starren Eisendraht ersetzt und verlängert wurde. Die Einstellung auf das Gelenk erfolgte einfach mittels Stativklammern und durch entsprechendes Zurückbiegen des Drahtes. Bei Stromschluß wurden auf diese Weise intermittierende Stöße von ziemlich großer Frequenz gegen das Gelenk gerichtet, die zur Auslösung der Reaktion hinreichten und die Blättchen in leicht zitternde Bewegungen versetzten. Der Verlauf derartiger Versuche, die des öfteren mit positivem Erfolg ausgeführt wurden, möge an einigen größeren Versuchsserien illustriert werden. Die erste Ziffer bedeutet dabei immer die Zeit in Minuten vom Beginne der Reizung ab gerechnet, die in Klammer beigefügte Zahl den jeweiligen Winkel, den der primäre Blattstiel nach unten hin mit der Achse einschließt. Eine erfolgreiche Reizung ist aus der plötzlichen Winkelabnahme erkennbar und durch Fettdruck der Winkelgröße hervorgehoben.

1) Goebel (1920, S. 397) beobachtet, daß die bloße Biegung der Achse zu einer Reaktion der Blätter, zunächst der auf der konvex werdenden Seite, führt, was er auf die Spannung der Wasserfäden in den Gefäßen zurückführt. Ich bin nicht überzeugt, daß nicht eine Reaktion aus dem gleichen Grunde wie beim Umlegen der Pflanzen sich einstellt, wobei offenbar nur die Änderung der Druckrichtung des aus einer Lage gebrachten Blattes zu einer Veränderung der Spannungsverteilung im Primärgelenk und damit zu einer Reizung Anlaß gibt.

Versuch 4. 30. VIII. — 2. Blatt gereizt, 4. Blatt dient als Parallelversuch. — Frequenz: 10 Stöße pro Sekunde. Bei Beginn der Stöße sinkt das Blatt auf 40° .

0 (40), 6 (64), 12 (84), 18 (97), 24 (83, vielleicht durch unbeabsichtigte minimale Verschiebung), 28 (77), 30 (84), 31 (74), 33 (80), 36 (90), $36\frac{1}{2}$ (73), 39 (81), 42 (89), 45 (93), 46 (75), 51 (82), 56 (73), 60 (84), 61 (73), 63 (78), 66 (89), 67 (75), 69 (78), 72 (87), $72\frac{1}{2}$ (79), 77 (86), $77\frac{1}{2}$ (74), 78 (77), 84 (89), 88 (99), 90 (95), 93 (99), 99 (102), 100 (77), 105 (84), 108 (89), 110 (84), 114 (95), 117 (98), 120 (84). (Vgl. Fig. 9.)

Das Ergebnis ist ganz unzweifelhaft: trotz fortgesetzter durch volle zwei Stunden während der Stoßreizung war die Empfindlichkeit nicht nur nicht verloren gegangen, das Blatt hat vielmehr innerhalb dieses Zeitraumes ohne weiteren äußeren Anstoß nicht weniger als 13—14 mal reagiert. Daß trotzdem eine Erhöhung der Reizschwelle eingetreten ist, dürfte aber auch in diesem Falle nicht zweifelhaft sein. Es ergibt sich daraus, daß wirksame Reizungen erst in der Nähe der Ausgangslage erfolgen, also in einem Stadium, in dem sich die maximale Empfindlichkeit einstellt, während die Stärke der Stöße, wie Parallelversuche zeigten, schon nach Erreichung eines viel kleineren Winkels während der Aufwärtsbewegung des Blattes zur Auslösung genügt hätte. Auf die zu beobachtende Verkleinerung der Amplitude werde ich später zurückkommen.

Für die theoretische Deutung dieser Tatsache war es wünschenswert zu ermitteln, ob der Erfolg vom Zeitpunkte des Einsetzens der intermittierenden Stöße abhängt. Es wäre jedenfalls denkbar, daß der Erfolg ein anderer sein könnte, wenn die intermittierenden Stöße erstmalig auf das bereits im Rückgange begriffene, seine Reizbarkeit allmählich wiedergewinnende Blatt einwirken. Ich lasse zwei am gleichen Tage durchgeführte Versuche folgen, die zur Entscheidung der aufgeworfenen Frage hinreichen.

Versuch 5. 6. IX. a. m. — Wetter kühl, Reizbarkeit bei allen Pflanzen von mäßiger Stärke.

a) Blatt vom Beginn der Reizung an dauernd gereizt.

0 (35° = tiefste Lage des Blattes nach wirksamer Reizung), 3 (43), 6 (59), 9 (70), 12 (82), 15 (90), 18 (107), 21 (113), 24 (118), 27 (119), 30 (120), $31\frac{1}{2}$ (83), 33 (83), 36 (89), 39 (95), 43 (100), 46 (103), 49 (108), 52 (115), 55 (117), 57 (121), 60 (123), 63 (124), 66 (124), $66\frac{1}{2}$ (91).

b) Die intermittierenden Stöße setzen erst nach beginnender Erholung ein.

Das Versuchsblatt sinkt bei der ersten Reizung aus der Ausgangslage (113°) auf 51° .

0 (51), 3 (54), 4 (58)¹⁾. Nachdem sich das Blatt somit um 7° gehoben hatte,

1) Die Erholungspause länger zu wählen, ist nicht angezeigt, da sonst das Einsetzen der Stöße eine wirksame Reaktion zur Folge haben kann, wodurch der Zweck des Versuches illusorisch würde.

setzten die intermittierenden Stöße ein: 9 (75), 15 (89), 22 (97), 24 (100), 27 (106), 29¹/₂ (81).

Auf eine Weiterführung des Versuches über eine längere Zeitdauer konnte verzichtet werden. Jedenfalls haben die beiden Versuchsblätter ungefähr innerhalb einer halben Stunde auf den intermittierend einwirkenden Reiz reagiert. Die Rückkehr der Empfindlichkeit bei intermittierenden Stößen erfolgt somit auch dann, wenn bei deren Einsetzen schon ein gewisser Grad der Erholung erzielt ist.

Da die fortdauernde Stoßreizung ebensowenig zur Sistierung der Empfindlichkeit führt wie die andauernde Erschütterung, könnte der abweichende Befund von Pfeffer und seinen Vorgängern in Verschiedenheit der Frequenz oder der Reizintensität begründet sein. Ich will zunächst einen Versuch mit verringerter Zahl der Impulse vorführen. Da nach Pfeffers Angaben eine rhythmische Reizung mit einem Intervall von 3 Min. die Primärgelenke unempfindlich machen kann, brachte ich ein Blattgelenk in Pausen von je 3 Min. mit dem schwingenden Stab meines oben geschilderten kleinen Apparates während der Dauer von etwa 5 Sek. in Berührung, eine Operation, die mit freier Hand durchgeführt wurde, da mir eine automatische Vorrichtung zunächst nicht zur Hand war, und die leicht ohne weitere Erschütterung vorgenommen werden konnte. Alle 3 Min. wurde erst die Winkellage bestimmt, hierauf das Gelenk intermittierenden Stößen durch 5 Sek. ausgesetzt und die eventuelle Senkung des Blattstiels, die auch bei einem ganz geringen Ausmaße mit freiem Auge verfolgt werden kann, notiert. Die Darstellung erfolgt zum Zwecke der Raumersparnis wie in den Versuchen 4 und 5.

Versuch 6. 31. VIII. 9^h 15 a. m. — 21° R. — Sonne. — Pflanzen hoch empfindlich.

0 (31, Reizstellung), 3 (43), 6 (46), 9 (56), 12 (65), 15 (73), 18 (82), 21 (92 auf 90), 24 (97 auf 95), 27 (101 auf 98), 30 (102 auf 99), 33 (102 auf 98), 36 (101 auf 93), 39 (97 auf 94), 42 (97 auf 87), 45 (91 auf 85), 48 (93 auf 88).

Das Blatt hat somit von der 21. Minute ab dank einer hohen Empfindlichkeit auf jeden nach 3 Min. applizierten Reiz erneut reagiert. Die Amplituden waren allerdings minimal, aber einwandfrei zu ermitteln. Bemerkenswert ist, daß der Ausschlag allmählich ansteigt und von 2° schließlich vorübergehend (in der 42. Min.) den Wert von 10° erreicht. In der Erwartung, durch Anwendung kürzerer Intervalle eher zum Ziel zu kommen, wurde die Reizung nun alle Minuten vorgenommen.

Fortsetzung: 49 (90), 50 (92), 51 (94), 52 (97), 53 (99), 54 (101), 55 (102), 56 (104), 57 (107), 58 (108), 59 (109), 60 (109). (Vgl. Fig. 8.)

Der Erwartung entsprechend haben sich nun tatsächlich nicht nur keine Reaktionen mehr eingestellt, das Blatt war jetzt auch gegen sehr starke Stöße völlig unempfindlich geworden, während die übrigen Blätter der Pflanze auf Reizung ausgiebig reagierten (z. B. 116 auf 58, 102 auf 43). Damit war endlich der Fall erreicht, den Pfeffer vor Augen hatte, wenn er von einem Verlust der Empfindlichkeit bei dauernder Erschütterung spricht. Zugleich schien die Bedeutung der Impulsfrequenz als zum mindesten eine der Ursachen des verschiedenen Verhaltens sicher gestellt. Wenn eine Steigerung der Zahl der Schläge pro Sekunde, wie wir darnach annehmen müssen, die Empfindlichkeit nicht aufhebt, so ließ sich erwarten, daß sich bei weiterer „hochfrequenter“ Reizung des Gelenkes die Empfindlichkeit wieder einstellt. Die Zeitbestimmung geht vom Beginn dieser erneuten Reizung aus.

Fortsetzung: 0 (110), 8 (79), die sich neuerlich einstellende Hebung wurde nicht verfolgt, 15 (65), 21 (75), 24 (80), 27 (91), 30 (97), 33 (62).

Somit hat tatsächlich das bereits unempfindlich gewesene Blattgelenk unter dem Einflusse der fortgesetzten Reizung mit stark verkürztem Intervall (10 Impulse pro Sek.) sehr bald wieder seine Empfindlichkeit zurückgewonnen.

Neben der Reizfrequenz ist indessen zweifellos auch die Reizintensität im Verhältnis zur jeweiligen Empfindlichkeit des Primär-gelenkes für den Zeitpunkt des Eintritts der Bewegungsstärke maßgebend. Das ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit schon aus dem folgenden Versuch, bei dem ein Blatt, in gleichem Intervall von 1 Minute und gleich starken Stößen wie im vorigen Versuche gereizt, seine Empfindlichkeit beibehielt.

Versuch 7. 7. IX. 10^h 25 a. m. — Wetter regnerisch und kalt. — Temperatur während des Versuches infolge gelegentlichen Durchbruches der Sonne wechselnd. — Pflanzen wenig empfindlich.

0 (50, Reizlage), 6 (59), 12 (68), 18 (86), 21 (91), 24 (96), 27 (101), 30 (103), 33 (104), 36 (105), 39 (106), 42 (106), 45 (104), 48 (103); Lage unverändert bis zum Abschluß des Versuches: 60 (103).

Das Blatt ist so wie alle übrigen derselben Pflanze durch stärkeren Stoß reizbar. Amplitude 54°. Nach 20 Minuten Erholungspause reicht auch ein Stoß der ursprünglichen Stärke zur Auslösung der Reaktion hin.

Die intermittierende Reizung hatte in diesem Falle nur zu einer vorübergehenden Erhöhung der Schwelle geführt, nicht aber zur Sistierung der Empfindlichkeit überhaupt. Die Erklärung für

das unerwartete Ergebnis kann in den ungünstigen äußeren Bedingungen liegen, welche die Empfindlichkeit des Blattes von vornherein herabstimmten und den ganzen Verlauf des Reizvorganges beeinträchtigten. Bei geringerer Empfindlichkeit kann nun, nach Pfeffers Angaben zu urteilen (1873, 59), das Reizintervall verlängert werden, ohne den Erfolg zu beeinträchtigen; das gewählte Intervall von 1 Min. hätte somit bei einer wenig empfindlichen Pflanze umso eher genügen müssen, den Verlust der Empfindlichkeit bei rhythmischen Stößen zu bewirken. Somit kann das von uns erzielte Ergebnis nur mit der Intensität des angewandten Reizes zusammenhängen, die im Verhältnis zur geringen Empfindlichkeit zu niedrig war. Der Schwellenwert erfuhr infolgedessen im Laufe des Versuches eine verhältnismäßig nur geringe Erhöhung, so daß nach dessen Beendigung ein stärkerer einzelner Stoß zur Auslösung der Reaktion genügte. Ob diese Deutung zutrifft, können nur weitere Beobachtungen bei wechselnden Außenbedingungen oder verschiedenen Reizstärken unter Beibehaltung gleicher Intervalle entscheiden.

Zur Erzielung tunlichst schwacher Stöße bediente ich mich eines elektromagnetischen Schreibhebels, wie solche zu Registrierversuchen üblich sind. Der Aluminiumhebel wurde durch Vermittlung einer Kontaktuhr in Intervallen von 2 Minuten angezogen, übte dabei einen leichten Stoß auf das Blattgelenk aus und schnellte infolge Öffnung des Stromkreises wieder in seine Ausgangslage zurück. Der Schreibhebel wurde in einer Entfernung von 0,5—1 mm von der Unterseite des Primärgelenkes angebracht und nach Tunlichkeit während der Versuchsdauer in der gleichen Entfernung erhalten, wenn sich die Distanz infolge der Hebung des Blattes merklich veränderte, so daß die Stöße untereinander von annähernd gleicher Stärke sein mußten.

Ich führe zunächst einen Versuch an, der mit möglichster Genauigkeit durchgeführt wurde, wobei der Schreibhebel in einer Entfernung von 1 mm vom Gelenk angebracht war.

Versuch 8a. 9. IX. 10^h 45 a. m. — Hell. — Reizbarkeit sehr gut. In der Wiedergabe des Versuches sind nur die Zeit- und Winkelwerte bei wirksamer Reizung aufgenommen.

0 (Ausgangslage 95° — Reizlage 51°), 8 (74 auf 59), 14 (77 auf 62), 28 () 88 auf 56), 38 (71 auf 59), 82 (73 auf 71). Bis 112 keine weitere Reaktionen. Empfindlichkeit gegen Stoß bei Abbruch des Versuches erhalten.

Versuch 8b. Der Versuch wurde in gleicher Weise durchgeführt, nur wurde die Blattlamina abgeschnitten und das den Blattstiel tragende, mehrere Zentimeter lange

Achsenstück in einem mit Wasser gefüllten Glasröhrchen unverrückbar in einem Stativarm befestigt, der durch Zahn und Trieb sehr genau bis auf 0,5 mm an den Schreibhebel herangebracht wurde. — 11. IX. 11^h 46. — Gewächshaus geheizt. — Reizbarkeit gut.

0 (134 auf 99), 4 (115 auf 110), 8 (121 auf 118), 12 (135 auf 130), 28 (130 auf 117), 32 (134 auf 132), 40 (155 auf 129), 44 (138 auf 128), 52 (150 auf 118), 56 (134 auf 131), 68 (157 auf 150). Das Gelenk führt auch in den nächsten Stunden noch vereinzelte Reaktionen aus.

Trotz der wesentlich schwächeren Reizintensität ist das Bild der Reaktion im großen und ganzen das gewohnte, indem wirksame Reizungen durch Ruhepausen voneinander getrennt sind. Als auffallend ist die schnelle Rückkehr der Reizbarkeit im Falle des abgeschnittenen Blattes hervorzuheben. Ob dieses Verhalten mit der Amputation der schweren Lamina im Zusammenhange steht, wurde nicht näher untersucht.

Nunmehr wurden zwei annähernd gleich entwickelte Blätter einer Pflanze gleichzeitig und in gleichen Intervallen durch intermittierende Stöße verschiedener Intensität gereizt. Während eines der Blätter mit dem vorhin erwähnten Schreibhebel gereizt wurde, wurden gegen das andere Stöße aus freier Hand mit einem Holzstäbchen geführt; diese waren untereinander naturgemäß von wechselnder Stärke, auf jeden Fall aber — worauf es allein ankam — wesentlich stärker als die Stöße durch den Schreibhebel.

Versuch 9. 9. IX. 3^h 49 p. m. Bedingungen etwa wie vormittags.

a) Bl. 2 mit Schreibhebel alle 2 Minuten gereizt:

0 (39, Reizlage), 16 (85 auf 66), 22 (79 auf 75), 38 (113 auf 70), 46 (88 auf 79). Bis zur 76. Minute keine weitere Reaktion. Empfindlichkeit gegen Stoß erhalten; erzielte Amplitude 67°. (Vgl. Fig. 7.)

b) Bl. 3 durch stärkere Schläge mit Holzstäbchen alle 2 Minuten gereizt:

Reizlage 55°. — Das Blatt hebt sich auf 120° und sinkt schließlich wieder auf 116°, ohne dabei überhaupt zu reagieren. (Eine minimale Senkung trat höchstens einmal in der 48. Minute, also beim 24. Schlag, auf, konnte aber nicht mit Sicherheit erkannt werden.) Auch gegen stärkste Stöße völlig unempfindlich.

Die beiden zuletzt angeführten Versuche entsprechen durchaus den Erwartungen. Kräftige Stöße bei hochempfindlichen Pflanzen führen zu völligem Verlust der Empfindlichkeit, während Impulse, die sich in der Nähe der Schwelle halten, unter gleichen Bedingungen und bei gleichem Intervall zu wiederholter Reizauslösung führen, ohne daß die Empfindlichkeit für Stöße überhaupt verloren geht. Dann ist aber in der Analyse des Vorganges ein neues Moment erkannt: Der (wenigstens scheinbare) Verlust der Empfindlichkeit gegen Erschütterungen oder Stöße hängt

nicht allein von der Frequenz der Impulse ab, wie wir schon früher konstatierten, sondern auch von der Reizstärke in ihrem Verhältnis zur jeweiligen Empfindlichkeit des Objektes.

Mit dieser Feststellung ist jedoch über die Art dieser Abhängigkeit noch nichts ausgesagt. Von vornherein sind jedenfalls verschiedene Möglichkeiten denkbar. Wären Intensität und Frequenz allein und unmittelbar für Erhaltung bzw. Verlust der Empfindlichkeit bei Abschluß des Versuches verantwortlich, dann ergäbe sich eine eigenartige Konsequenz. Da einerseits bei einem entsprechend langen Reizintervall die Empfindlichkeit naturgemäß erhalten bleibt, andererseits aber auch in Fällen, bei denen das reizlose Intervall nur Bruchteile einer Sekunde beträgt, das Blatt sich bei Abbruch des Versuches als empfindlich erwies, müßte sich für einen Reiz von bestimmter Intensität ein dazwischen liegender Frequenzwert ermitteln lassen, der zu einer Starre oder Unempfindlichkeit¹⁾ des Blattes führte. Es ist aber auch möglich, daß Intensität und Frequenz des Reizes nur indirekt für das Ergebnis maßgebend sind, insofern als der Zeitpunkt, in welchem wir den Versuch abbrechen, für das verschiedene Verhalten des Primär gelenkes entscheidend ist und der jeweilige Zustand des Gelenkes in diesem Augenblick durch die Reizintensität und -frequenz ebenso wie von den übrigen Reizbedingungen (der „energetischen Situation“) mitbestimmt wird. Wir werden diese Eventualität ins Auge fassen, wenn wir die ersterwähnte einer experimentellen Prüfung unterzogen haben werden. Wir brauchen zu diesem Behufe offenbar nur in einer Serie von Versuchen bei zuverlässig gleicher Reizstärke die Frequenz verschieden abzustufen; es müßte sich dann erkennen lassen, ob ein solcher zwischenliegender Frequenzwert anzunehmen ist, der zu einer Sistierung der Empfindlichkeit führt.

Ehe wir indessen zur Darstellung der Ergebnisse einer solchen Versuchsreihe übergehen, soll noch die Wirkung ganz schwacher Stoßreize besprochen werden, die auch für die Entscheidung der Frage nach der Erhöhung des Schwellenwertes bei intermittierender Reizung von Bedeutung sind. Wenn die Stoßkraft soweit abgeschwächt wird, daß der erste Impuls eben nur die Schwelle

1) Beide Ausdrücke sind streng genommen nicht korrekt; beobachten läßt sich in einem derartigen Fall natürlich nur das Ausbleiben einer Reaktion bei einem sonst wirksamen Reiz.

erreicht, so ist zu erwarten, daß bei einer dadurch bedingten Schwellenerhöhung die nachfolgenden Stöße gleicher Intensität zur Auslösung weiterer Reaktionen nicht mehr hinreichen, falls nur das Intervall hinreichend groß ist, um eine Summierung der Einzelimpulse zu verhindern.

Die mit dem oben beschriebenen Schreibhebel erzielten Stöße erwiesen sich für derartige Versuche noch zu stark. Dagegen stand mir noch ein anderer Schreibhebel zur Verfügung, der eine genaue Einstellung mittels einer Mikrometerschraube gestattete. Er wurde möglichst nahe an ein Primärgelenk herangebracht und unter Kontrolle mit dem Horizontalmikroskop mittels der Mikrometerschraube allmählich soweit dem Gelenke genähert, bis eine Reaktion auf einen einzelnen Stoß hin eintrat. Die hierzu erforderlichen Impulse waren so schwach, daß der Schreibhebel lediglich einige Trichomstimulatoren der unterseitigen Gelenkhälfte verbog, ohne die Oberfläche des Gelenkes selbst zu berühren.

Versuch 10.	Stoßintervall in Minuten	Versuchsdauer in Minuten	Reaktionswinkel (Grade)	Anmerkungen	
a)	$\frac{1}{50}$	0	156—103	12. IX., 10 h 43 a. m. 1. Blatt an ab- geschnittenem Sproß, Lamina amputiert	
Bis zur 80. Minute, in der sich das Blatt bis 140° erhoben hatte, keine weitere Reaktion. Bei ganz leichtem Stoß Senkung auf 92°.			140		
b)	$\frac{1}{50}$	0	?—67	12. IX., 3 h 45 p. m. 2. Bl. t = 26° C.	
		21	bei minimalem Anziehen der Schraube		120—80
		60	desgl. ($\frac{1}{8}$ Schrauben- gang)		108—65
Bis zur 90. Minute trotz wiederholter Verstärkung des Stoßes durch Anziehen der Schraube kein weiterer Effekt.					
c)	$\frac{1}{50}$	0	139—102	14. IX., 10 h 55 a. m. t = 22,6° C	
		21			120—109
		42	bei leichtem Anziehen der Schraube		125—113
d)	$\frac{1}{480}$	0	126—81	16. IX., 3 h 30 p. m. 1. Bl., hoch- empfindlich, t = 20° C.	
		Bis zur 40. Minute (Bl. über die Ausgangslage auf 130° erhoben) kein Effekt.			130

Die Versuche (Vers. Nr. 10 a—d) zeigen übereinstimmend, daß die nachfolgenden Stöße gleicher Intensität an sich keinen Effekt mehr auslösten, daß somit zweifellos infolge der Inanspruchnahme

durch die intermittierende Reizung die Schwelle soweit erhöht war, daß sie von den in Anwendung gebrachten Reizen nicht mehr erreicht wurde. Wurde die Schraube jedoch nur ganz leicht angezogen, so daß der Schreibhebel um Bruchteile eines Millimeters näher an das Gelenk herankam und daher mit einem um ein Geringes stärkeren Stoß das Gelenk traf, so trat zunächst augenblicklich eine Reaktion ein, ein Beweis, daß das Reaktionsvermögen zurückgekehrt war (Vers. b, c). Daß in einem Fall (c) auch einmal auf einen Stoß gleicher Stärke eine Reaktion eintrat, ist nicht verwunderlich; die Schwelle war eben im Hinblick auf die Reizgröße offenbar noch nicht hinreichend erhöht.

Abschnitt III.

Versuche mit abgestufter Frequenz.

Haben die bisherigen Untersuchungen gezeigt, daß der vorübergehende Verlust der Empfindlichkeit im Zusammenhange mit Intensität und Frequenz des Reizes steht, so bedarf die Art dieser Beziehung, wie wir schon oben erwähnten, noch der Aufklärung. Die Versuche mit Anwendung von „Minimalreizen“, d. h. solchen, welche sich nur knapp über die Schwelle erheben, lassen im Verein mit anderen Beobachtungen erkennen, daß intermittierende Reizung zu einer Erhöhung der Reizschwelle führt; es liegt daher der Gedanke nahe, daß der von Pfeffer beobachtete und auch von uns unter gewissen Bedingungen erzielte Erfolg des Empfindlichkeitsverlustes der Blattgelenke bei dauernder Reizung in gleicher Weise die Folge einer dauernden Erhöhung der Schwelle wäre. Man müßte dann allerdings annehmen, daß der Schwellenwert eine solche Steigerung erfährt, daß er unter Umständen auch durch stärkste Reize nicht mehr überschritten wird. Dem stehen indessen unsere Erfahrungen mit Schüttelversuchen entgegen, bei denen doch wieder von Zeit zu Zeit eine wirksame Reizung zu beobachten war. Es ist allerdings durchaus nicht ausgeschlossen, daß sich ab und zu Erschütterungen besonderer Stärke einstellten, die dann eine Reaktion auslösten; auf keinen Fall aber war der Schwellenwert so hoch angestiegen, als es im Falle der völligen Unempfindlichkeit anzunehmen wäre.

Eine Entscheidung war von Versuchen zu erwarten, bei denen die Einzelimpulse tunlichst auf gleicher Intensität gehalten wurden. Ist das Ausbleiben der Reaktion auf eine dauernde oder ansteigende

Erhöhung der Schwelle zurückzuführen, so können natürlich Stöße von gleicher Intensität bei fortdauernder gleicher Intermitenz zu keiner wirksamen Reizung führen.

Zur Entscheidung dieser und anderer Fragen (s. oben S. 296) wurde eine Serie von Versuchen mit verschiedener Frequenz bei gleicher Reizintensität durchgeführt. Um die starken Reizschwankungen auszuschalten, wurde die oben beschriebene Vorrichtung (adaptierte Telegraphenglocke) dadurch verbessert, daß der Eisendraht, der die Stöße dem Gelenk applizierte, in einer Führungsgabel aus starkem Kupferdraht lief, wodurch einem seitlichen Ausweichen und Vibrieren des Eisenstäbchens wirksam begegnet wurde; war dadurch auch keine absolute Gleichheit der Einzelstöße erreicht, so bewegten sich die Schwankungen doch nur in sehr engen Grenzen.

Versuch 11.	Stoßintervall in Minuten	t ¹⁾	Reaktions- winkel (Grade) ²⁾	Anmerkungen	
a)	12	0	132—71	Wetter trüb und kalt.	
		36	122—117		
		48	129—124		
		60	129—125		
		144	126—108		
		156	115—111		
		168	118—116		
		180	113—110		
b)	12	0	?—96	Sonne, Reiz- barkeit gut.	
		12	110—93		
		24	110—98		
		36	113—105		
		48	116—96		
		60	118—86		
		72	117—112		
		84	115—94		
		96	107—92		in der Zwischen- zeit nicht beob- achtet.
		408	102—98		
420	102—100				
c)	2	432	101—100		
		0	118—74		
		20	95—93		
		22	93—88		

1) t = Zeitpunkt des jeweiligen Reaktionseintrittes.

2) Die erste Ziffer bedeutet immer den Winkel zwischen Blattstiel und Achse (nach unten hin gemessen) in der Ausgangslage, die zweite den gleichen Winkel in der Reizlage.

t	Reaktions- winkel (Grade)
26	89—85
28	90—88
30	93—88
32	91—88
34	90—85
36	91—85
38	?
40	90—88
42	92—90
88	108—100
130	110—105
134	106—100
136	100—99 (?)
138	101—98

Bis zur 144. Minute keine Reaktion. Reizung fortgesetzt. Während der Beobachtung am Nachmittag zwischen 3^h 58 bis 5^h keine Reaktion. Reizung über Nacht andauernd. Am folgenden Tag zwischen 8^h 32 bis 10^h a. m. keine Reaktion. Bl. starr bei Stoß, gegen Versengen der Spitze schwach reagierend (126° bis 120°). Auch am folgenden Tag ist die Reizbarkeit des Primärgelenkes noch nicht zurückgekehrt, während die Blättchen nach wie vor auf Stoß reagieren.

Versuch 11.	Stoßintervall in Minuten	t	Reaktions- winkel (Grade)	Anmerkungen
d)	2	0	140—97	18. IX. 9 ^h a. m. 1. Blatt. t = 20—24 ¹ / ₂ ° C.
		16	132—130	
		18	135—134	
		20	134—130	
		37	127—121	
		40	124—115	
		84	132—129	
		86	127—124	
		88	128—125	

Nach Abschluß des Versuches nach 104 durch starken Stoß gereizt (127° auf 125°).

e)	1	0	122—42	19. IX. 9 ^h a. m. 1. Blatt t = 17—19° C.
		60	115—98	
		72	125—115	
		86	142—100	
		104	112—80	

Nach Abschluß in der 120. Minute auch auf starken Stoß nicht reizbar.

f)	1	0	114—36	20. IX. 9 ^h a. m. 2. Blatt. t = 20—21,5° C.
		67	104—98	
		79	105—100	

Nach Abschluß in der 90. Minute auf Stoß reizbar (105° auf 70°).

	Stoßintervall in Minuten	t	Reaktions- winkel (Grade)	Anmerkungen
g)	$\frac{1}{2}$	0	130—90	17. IX. 9 ^h a. m. t = 22,5—25° C.
		24,5	128—107	
		29	117—104	
		41,5	125—110	
		51,5	116—104	
		72	125—113	
h)	$\frac{1}{4}$	0	113—70	18. IX. 10 ^h 27 a. m. t = 22—25° C.
		9	90—84	
		14,5	97—91	
		30,5	116—104	
		48	110—94	
		53	98—87	
i)	$\frac{1}{50}$	0	117—69	17. IX. 8 ^h 35 a. m. 2 ^o Blatt
		16,5	117—94	
		26	113—100	
		28	107—102	
		33,5	115—90	
		75	124—97	
k)	$\frac{1}{480}$	0	131—82	16. IX. 9 ^h 30 a. m. 1. Blatt. t = 21,5—24° C.
		22,5	140—110	
		33	118—116(?)	
		37	120—97	
		50	128—123	
		55	125—110	
		60,5	121—102	
		64,5	116—104	
		78	127—98	
		86	115—102	
		101	138—109	

Nach Abschluß in der 105. Minute auch auf starken Stoß nicht reizbar.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe stehen untereinander und mit den vorhergehenden Beobachtungen bezüglich der zeitweiligen Wiederkehr der Reaktion bei fortgesetzter Stoßreizung in gutem Einklange. Es lassen sich daher in Kürze die wesentlichen gemeinsamen Züge herausgreifen.

1. Überblickt man die unter 11 zusammengefaßten Versuche, so ergibt sich, daß die Reaktion übereinstimmend in allen Fällen, somit unabhängig von der Reizfrequenz, von Zeit zu Zeit wieder in Erscheinung tritt. An eine Summierung von an sich unwirksamen Impulsen zu einer wirksamen Reizung kann dabei nicht gedacht werden; es wäre nicht verständlich, warum dann im Einzel-

fall einmal eine Summierung nach wenigen Impulsen eintreten sollte, während ein anderes Mal viele Hunderte von in kurzen Intervallen aufeinanderfolgenden Reizen unwirksam bleiben. Die Erklärung kann auch nicht in dem Umstande gesucht werden, daß etwa doch gelegentliche Intensitätsschwankungen der Einzelimpulse auftraten. Dagegen spricht schon das ganze Bild der Erscheinung, das eine gewisse Gesetzmäßigkeit in dem zeitweisen Auftreten der Reaktionen erkennen läßt. Wenn der Versuch nur entsprechend lange weiter geführt wird, so erfolgen ab und zu bei gleichbleibender Reizstärke Reaktionen des Primärgelenkes.

2. Die erste auf die ursprüngliche (primäre) Reaktion folgende wirksame Reizung (Sekundärreaktion) stellt sich meist schon ein, ehe das Blatt vollkommen in die Ausgangsstellung zurückgekehrt ist. Dasselbe kann auch bei den folgenden Sekundärreaktionen der Fall sein; doch beobachtet man auch den Fall, daß eine solche erst nach Überschreiten der vorhergehenden Ausgangslage eintritt.

3. Die Reizreaktionen kehren im Verlauf eines Versuches in einem mehr oder weniger deutlichen Rhythmus wieder, indem die Einzelreaktionen oder in kurzen Pausen sich häufende Reaktionen („Reaktionsgruppen“) durch reaktionslose Perioden voneinander getrennt sind.

Dieser „Reaktionsrhythmus“ begegnet uns auch in den früheren Versuchen, dort sogar bisweilen mit einer überraschenden Regelmäßigkeit, unter der sich wohl eine noch nicht näher zu formulierende Gesetzmäßigkeit verbirgt. Betrachten wir etwa die Intervalle, in denen die einzelnen Reaktionen aufeinander folgen, so ergeben sich der Reihe nach für einen bestimmten Versuch ¹⁾:

8 — 6 — 14 — 14 — 4 — 8 — 22 — 6 — 4 — über 30 Minuten
oder für Vers. 9a:

16 — 6 — 16 — 8 — über 30 Minuten.

Die reaktionslosen Pausen nehmen somit nicht allmählich zu, wie man erwarten sollte, vielmehr werden längere Pausen wieder von kürzeren abgelöst, so daß eine gewisse Rhythmik trotz gleichbleibenden Reizintervalls unverkennbar ist.

4. Im allgemeinen ist die bei der ursprünglichen Reizung (Primärreizung) erzielte Amplitude am größten. Die in der Folge zu beobachtenden Winkel der Blattsenkung (Sekundärreaktionen)

1) Vgl. S. 303 und Fig. 1 B.

sind meistens kleiner und betragen oft nur wenige Grade; dabei ist die Bewegungsamplitude gleichfalls einem mehr oder weniger deutlichen rhythmischen Wechsel unterworfen. Als Beispiel diene etwa ein Versuch (Fig. 1 B), bei dem die Winkelsenkungen im Übergang in die Reizstellung in der Reihenfolge der Sekundärreaktionen betragen:

$16^{\circ} - 15^{\circ} - 32^{\circ} - 29^{\circ} - 7^{\circ} - 25^{\circ} - 41^{\circ} - 12^{\circ} - 2^{\circ}$

oder ein anderer Versuch (9a):

$19^{\circ} - 4^{\circ} - 43^{\circ} - 9^{\circ}$

oder Vers. 4:

$14^{\circ} - 6^{\circ} - 10^{\circ} - 17^{\circ} - 18^{\circ} - 9^{\circ} - 11^{\circ} - 14^{\circ} - 8^{\circ} -$

$12^{\circ} - 4^{\circ} - 25^{\circ} - 5^{\circ} - 14^{\circ}.$

Auf einen stärkeren Aus-
schlag pflegt eine längere re-
aktionslose Pause zu folgen,
während nach geringer Blatt-
senkung sehr bald wieder die
Fähigkeit zu reagieren zurück-
kehrt, bis schließlich wieder
eine längere Pause eine stär-
kere Reaktion vorbereitet. Daß
diese Gesetzmäßigkeit nicht
noch schärfer hervortritt, ist
nicht verwunderlich, da mir
die Möglichkeit zur Konstanz-
haltung der Außenbedingungen
fehlte.

Die unter 3 und 4 ange-
führten Beobachtungen mögen
durch eine graphische Wieder-
gabe einzelner Versuche (Fig. 1)
verdeutlicht werden, bei der auf

der Abszisse die Zeitpunkte des jeweiligen Reaktionseintrittes, auf der Ordinate die zugehörigen Amplituden der Blattsenkung wiedergegeben sind. Die erste Ordinate gibt die erstmalige Reaktion wieder; die nachfolgenden einzelnen oder gruppenweise auftretenden Reaktionen sind durch römische Ziffern gekennzeichnet¹⁾.

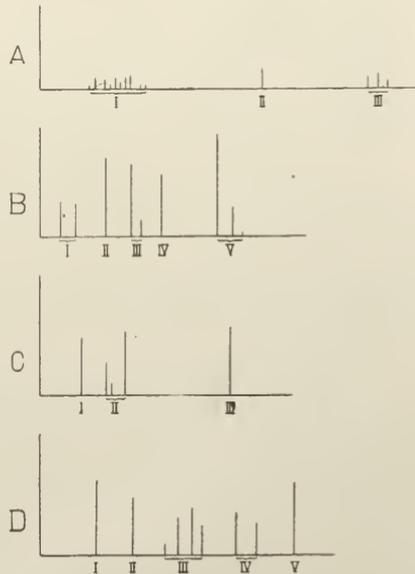


Fig. 1. Erläuterung im Text.

1) Es entspricht: A = Vers. 11c; B = Versuch im Text nicht wiedergegeben; C = Vers. 11i; D = Vers. 11k.

5. Nach genügend langer Weiterführung der intermittierenden Reizung durch wirksame Impulse (also solchen, die hinreichend hoch über der ursprünglichen Schwelle liegen) setzen schließlich die Reaktionen vollständig aus; es tritt vollständiger Verlust der Empfindlichkeit gegen mechanische Reize ein, ohne daß das Bewegungsvermögen vollkommen erloschen wäre, wie aus dem Eintritt einer, wenngleich schwachen, Reaktion bei Versengen der Blättchen in Vers. 11c hervorgeht. Meist kehrt schon nach kurzer Ruhepause die Reizbarkeit wieder zurück. Im gleichen Versuch war nach 24-stündiger Reizung allerdings noch am 3. Tage keine Reaktion zu erzielen; doch muß ich es dahingestellt sein lassen, ob nicht doch schließlich die Empfindlichkeit zurückkehrte, da infolge einer unliebsamen Verwechslung der Pflanzen das fragliche Blatt nicht mehr sicher identifiziert werden konnte. Desgleichen wäre noch zu untersuchen, ob lange andauernd gereizte Blätter schließlich irgendwelche Schädigungen erkennen lassen; in einem Falle wurden die betroffenen Blätter frühzeitig abgeworfen¹⁾.

Der von uns beobachtete Empfindlichkeitsverlust ist nicht mit dem von Pfeffer angegebenen Falle identisch. Nach seiner Beobachtung wäre das Blatt schon nach Rückkehr in die Ausgangslage unempfindlich; Sekundärreizungen in unserem Sinne hat Pfeffer bei entsprechend kurzem Reizintervall überhaupt nicht beobachtet.

6. Nach dem jeweiligen Abschluß eines Versuches fanden wir in manchen Fällen das Primärgelenk nicht reizbar, während bei anderen Blättern die Reizbarkeit erhalten war. Desgleichen scheint darin eine Unstimmigkeit zu liegen, daß wir in einigen Versuchen in Übereinstimmung mit Pfeffer dauernde Unempfindlichkeit gegen intermittierende Reizung und nach Beendigung des Versuches gegen Stoßreize überhaupt beobachteten, während wir sonst regelmäßig Sekundärreaktionen verzeichneten.

Ich meine, daß dieses scheinbar widersprechende Verhalten gegenüber stärkeren Reizimpulsen durch den Zeitpunkt bedingt ist, in dem der Versuch abgebrochen wird. Beendet man einen Versuch vorzeitig oder appliziert man dem in Erholung begriffenen Primärgelenk frühzeitig einen kräftigeren Stoß, so erscheint das Blatt, wie wir uns oft überzeugen konnten, unempfindlich, während ganz gleich-

1) Über Schädigungen infolge lange fortgesetzter Reizung vgl. auch Goebel (1918, S. 391).

artige Blätter, die man ungestört der intermittierenden Reizung überließ, regelmäßig Sekundärreaktionen aufwiesen. Fällt eben das Ende des Versuches nahe vor den Zeitpunkt, an dem die Empfindlichkeit „von selbst“ so weit angestiegen ist, daß eine Sekundärreaktion bevorstand¹⁾, dann wird ein Stoß den Eintritt einer Reaktion bewirken. Wird aber der Versuch in einem früheren Augenblick unterbrochen, wenn die Erholung — wie wir vorläufig sagen wollen — noch nicht genug vorgeschritten war, so kann keine Reaktion ausgelöst werden; das Gelenk scheint seine Empfindlichkeit infolge der intermittierenden Reizung verloren zu haben. Übt man nun des öfteren im Verlaufe der intermittierenden Reizung derartige Stöße aus, so kann schließlich eine derartige vorübergehende Erhöhung der Schwelle resultieren, daß jegliche Reaktion unterbleibt. Zudem bewegen sich die Amplituden der Sekundärreaktionen oft nur innerhalb weniger Grade. Beobachtet man nicht kontinuierlich, so entziehen sich diese unbedeutenden Lageveränderungen der Beobachtung und man hat bei Abbrechen des Versuches keine Gewähr, ob das Blatt eben eine Reaktion vollzogen hat und augenblicklich unempfindlich ist oder ob es sich bereits genügend erholt hat. Auf diese Gründe ist meines Erachtens der negative Befund Pfeffers zurückzuführen.

Fassen wir die Ergebnisse unserer bisherigen Untersuchungen zusammen, so müssen wir zwischen der Rückkehr der Empfindlichkeit im Laufe der fortgesetzten Reizung und dem Zustand der Empfindlichkeit bei Abbrechen des Versuches unterscheiden. Dadurch ergeben sich folgende Möglichkeiten:

I. Nach Rückkehr des andauernd gereizten Blattes in seine Ausgangslage treten trotz fortdauernder Reizung keine Reaktionen mehr auf.

1. Das Primärgelenk ist bei Abbruch des Versuches unempfindlich. Dieser von Pfeffer als Regel hingestellte Reaktionstypus wurde von uns nur unter bestimmten Umständen bei dauernd kräftigen Impulsen beobachtet.

2. Das Primärgelenk bewahrt seine Empfindlichkeit. Dies ist der Fall bei geringer, sich erstmalig eben über die Reizschwelle erhebender Reizintensität oder bei stärkeren Reizen, aber hochliegender Schwelle.

1) Gegen das Ende des Refraktärzustandes (vgl. unter „Theoretisches“).

II. Im Laufe der intermittierenden Reizung treten wiederholt einzelne oder serienweise Reaktionen auf (Fall Goeppert).

1. Bei Abbruch des Versuches unempfindlich.
2. " " " " empfindlich.

Die Empfindlichkeit bleibt jedenfalls erhalten, wenn die reizlosen Intervalle hinreichend groß gewählt werden, so daß das Blatt inzwischen Zeit zur völligen oder annähernden Erholung findet (Vers. 11a; weitere Beispiele bei Pfeffer, Bose, Brunn). Mit Sicherheit kann auch gesagt werden, daß bei hinreichender Frequenz und Stärke der Impulse nach entsprechend lange durchgeführter Reizung die Empfindlichkeit völlig (aber reversibel) gehemmt wird. Ob das Gelenk bei Abbruch des Versuches empfindlich befunden wird oder nicht, hängt außerdem von dem jeweiligen Zustand der Erregbarkeit in diesem Zeitpunkte ab.

Abschnitt IV.

Das Verhalten der Tertiärgelenke.

Die Reaktionen der Tertiärgelenke gegen intermittierende Stoßreize habe ich nur nebenher verfolgt, so daß sich noch kein abschließendes Urteil gewinnen läßt. Immerhin scheint es mir angezeigt, die gemachten Beobachtungen summarisch mitzuteilen.

Daß die Blättchen nach Rückkehr in die Ausgangslage trotz andauernder Erschütterungen ihre Empfindlichkeit beibehalten, wurde bereits von Pfeffer beobachtet; ihr Verhalten bei direkter intermittierender Stoßreizung wurde aber bisher meines Wissens nicht untersucht.

Wird eine sekundäre Blattfieder von unten her in einiger Entfernung von der Spitze durch einen Stoß von entsprechender Stärke gereizt, so tritt bei dem direkt betroffenen und in der Regel auch noch den unmittelbar folgenden Blättchenpaaren fast augenblicklich die bekannte Reaktion ein, die unter Umständen auch auf eine Anzahl folgender Gelenke weitergeleitet werden kann¹⁾. Bei intermittierender Reizung kann Frequenz und Stoß so abgestimmt sein, daß etwa sämtliche spitzwärts gelegene Blättchen die maximale Reizlage angenommen haben, während die basipetale Leitung in

1) Über die Reizleitung bei Stoßreizen s. Goebel (1918, S. 396).

den ersten Minuten bis zu einem bestimmten Blattpaar weitergeschritten ist und dort halt macht. Wird die Reizintensität nun um ein Geringes erhöht, so äußert sich der Erfolg auch in einer Weiterleitung des Reizes auf die nächstfolgenden Blättchen. Bei vorsichtiger Steigerung der Reizdosis kann wiederholt ein solches Fortschreiten der Reaktion beobachtet werden, die sich schließlich auch bis zum Primärgelenk erstrecken kann. Daraus ergibt sich, daß die in Reizlage befindlichen, vom Stoße unmittelbar betroffenen Blättchen trotzdem befähigt sind, einen Reiz aufzunehmen und weiterzuleiten, sowie daß die Länge des bei der Reiztransmission zurückgelegten Weges in Abhängigkeit von der Reizintensität steht.

Bei andauernder intermittierender Reizung — die Frequenz betrug bei meinen Versuchen $\frac{1}{50}$ Minute — beginnen die von der Reizstelle entferntesten Blättchen sehr bald (ca. 2 Minuten) ihre Rückkehr zur Normalstellung, und diese Öffnungsbewegung greift schnell auch auf die folgenden Blättchen über. Die dem unmittelbar vom Reiz betroffenen Blättchen nächststehenden Blättchenpaare erreichen indessen während der Dauer der Reizung ihre Normallage nicht; sie bleiben in halb geöffneter Lage oder beginnen überhaupt kaum merklich mit der Gegenbewegung. Die spitzwärts gelegenen Blättchen scheinen dabei besonders stark zurückzubleiben; auf sie macht sich offenbar der zugeleitete Reiz stärker geltend. Beginn und Fortschreiten der Gegenbewegung scheint im umgekehrten Verhältnis zur Stärke der Reizung zu stehen.

Das direkt getroffene Blättchenpaar verharrt hingegen dauernd — die Versuche wurden auf etwa $\frac{3}{4}$ Stunde ausgedehnt — in seiner maximalen Reizlage, ohne eine Spur einer Öffnungsbewegung zu zeigen, und weicht somit in seinem Verhalten ganz wesentlich vom Primärgelenk ab, das auch bei fortdauernder Reizung in seine Ausgangslage zurückkehrt. Jede Verstärkung des Reizes führt wieder zur maximalen Reaktion der in der Gegenbewegung begriffenen Blättchen, auch in dem Falle, daß die Öffnung eben erst und kaum merklich eingesetzt hat, worin sich gleichfalls ein Unterschied gegenüber dem Primärblattstiel geltend macht. Eine entsprechende Steigerung der Reizintensität kann auch jederzeit Anlaß zu einer Weiterleitung des Reizes auf vorher nicht betroffene Blättchen geben.

Das unmittelbar gereizte Blättchenpaar verharrt auch nach Aufhören der intermittierenden Reizung noch geraume Zeit in seiner Reizlage. Bei einem Versuch, bei dem die Reizung durch

50 Minuten andauerte, war erst 20 Minuten nach Sistierung der Reizung der Beginn der Gegenbewegung eben merklich geworden, während die indirekt gereizten Blättchen schon lange ganz oder teilweise ihre Ausgangslage erreicht hatten.

Brunn hat die Frage unentschieden gelassen, ob bei Mimosenblättern unter Umständen ein „Tetanus“ auftreten kann (S. 334). Das Bild, welches die intermittierend gereizten Blättchen bieten, spricht wohl dafür. Im Gegensatz zum Primärgelenk verlieren die tertiären Gelenke ihre Empfindlichkeit auch in der Reizlage nie vollständig, wie wir gesehen haben. Bei einer entsprechenden Intermittenz kann es daher zu einer Übereinanderlagerung von Reizwirkungen kommen, die in einem tetanischen Zustand des Gelenkes ihren Ausdruck finden¹⁾.

Wenn afrikanische Mimosen, wie Goebel (a. a. O. S. 404) auf Grund der Angaben von James Bruce mitteilt, während der Regenperiode ihre Blättchen dauernd geschlossen halten, so könnte auch dieser Zustand vielleicht auf eine derartige Starre zurückzuführen sein, die durch die lange andauernde intermittierende Reizung infolge des niederprasselnden Regens bedingt ist.

Abschnitt V.

Theoretisches.

Die Tatsache, daß bei andauernder intermittierender Reizung die Empfindlichkeit periodisch zutage tritt und schließlich ganz erlischt, bedarf der Erklärung. Ich möchte wenigstens den Versuch einer solchen machen; ein abschließendes Urteil bedürfte der Ergänzung durch eine exakte quantitative Verfolgung des Reaktionsgeschehens bei tunlichster Konstanz der Bedingungen, wozu die mir derzeit verfügbaren experimentellen Mittel fehlen.

Der nächstliegende, auf Pfeffer zurückgehende Gedanke, daß das gereizte Blatt bei jedesmaliger Annäherung an seine Ausgangsstellung neuerlich reizbar wird, reicht in dieser allgemeinen Fassung jedenfalls nicht zur Erklärung hin; die aufeinanderfolgenden Reaktionen können bald vor, bald nach der Erreichung der Normal-

¹⁾ Analoge Beobachtungen wurden von Lutz (1911, 302) an den Narben von *Mimulus* gemacht; bei Reizung in Intervallen von 1 Minute nehmen die Narbenlappen eine neue Gleichgewichtslage ein, sie bleiben geschlossen. Dort auch weitere Angaben über bisher beobachtete Fälle von anscheinend tetanischer Reizung.

lage eintreten, das Blatt sogar lange Zeit hindurch in dieser Stellung verharren, ohne daß sich irgendeine Empfindlichkeit für Stoß verrät, bis plötzlich wieder die Reizlage angenommen wird. Rückkehr der Erregbarkeit und Rückkehr des Blattes aus seiner Reizlage in die Normalstellung sind zwar unter gewöhnlichen Bedingungen, aber nicht notwendig gekoppelt. Auch mit dem Nachweis der Erhöhung der Reizschwelle unter der Einwirkung intermittierender Reizung, die in einzelnen Versuchen im Einklange mit den Erfahrungen von Brunn sichergestellt oder doch wahrscheinlich gemacht werden konnte, ist über die nähere Art des Geschehens noch nichts ausgesagt; Gewöhnung, Adaptation und Ermüdung können in gleicher Weise mit einer Erhöhung der Reizschwelle verknüpft werden.

Pfeffer (1873, 69) meinte, daß im Falle des Zutreffens des Goeppertschen Befundes, also bei Erhaltung der Reizbarkeit trotz andauernden Schüttelns, eine „wirkliche Gewöhnung“ an dauernde Reizung vorläge. Eine solche beobachtete er auch an *Oxalis acetosella*, deren Blätter bei intermittierender Reizung ihre Empfindlichkeit beibehielten. Andererseits spricht Pfeffer aber auch von einer „Gewöhnung“ oder Akkomodation — beide Ausdrücke werden in gleichem Sinne gebraucht — wenn Mimosenblätter oder Ranken bei fortgesetzter gleichmäßiger Reizung die Reizkrümmung ausgleichen¹⁾. In ähnlicher Weise schreibt Pringsheim (1912, 227) den Mimosenblättern nach erfolgter Rückkehr in die Ausgangsstellung bei dauernden Erschütterungen „eine Art Gewöhnung“ zu; „denn nun sind sie unempfindlich für alle mechanischen Reize“. Es wird somit bald die Erhaltung der Reizbarkeit, bald ihr Verlust als Gewöhnung bezeichnet. Es ist eben der Begriff „Gewöhnung“ ein Ausdruck für sehr komplexe physiologische Vorgänge, der völlig unzulänglich wird, wenn man ihn auf einen einfachen reizphysiologischen Prozeß zu übertragen sucht. Ich stimme daher Pütter (1911, 531) vollkommen bei, wenn er empfiehlt, den Begriff „Gewöhnung“ für ein physiologisches Geschehen als durchaus ungeeignet überhaupt nicht zu verwenden, da wir mit ihm keine

1) Jost erkennt den Mimosenblättern entsprechend den Ausführungen Pfeffers eine Reizgewöhnung zu im Gegensatz zu haptotropischen und nyktinastischen Organen, bei denen „gar keine oder höchstens eine langsame Reizgewöhnung eintritt“. (II. Aufl., 610. — In die III. Aufl. ist diese Stelle nicht übergegangen.) — Goebel (1920, 394) spricht von „Gewöhnung“ in dem Sinne, daß die Reaktion sich auch bei ausbleibendem Reize einstellt, von „Ermüdung“, wenn des Abends eine Abnahme der Reizbarkeit auftritt.

klaren Vorstellungen über das Wesen des Vorganges verbinden können. Wertvoller scheint mir schon der Begriff „Reizstimmung“ als Ausdruck für die Höhe der Erregbarkeit zu sein, wie ihn etwa Pringsheim (1909, 447 ff.) formuliert. Wenn in jüngster Zeit sich das Bestreben geltend macht, auch diesen Begriff über Bord zu werfen (Blaauw, Arisz, Bachhuizen), so hängt es damit zusammen, daß man den zweifellos sehr dankbaren Weg beschritten hat, Reaktionsketten in ihre letzten Teilprozesse zu zerlegen. Es ist ganz begreiflich, daß sich in diesem Falle der ganze Komplex einer sich einheitlich manifestierenden Reaktion in eine Summe von Differentialprozessen auflöst, für die dann die Termini, welche für das Ganze geschaffen wurden, ihren Sinn verlieren. Es ist nur konsequent, wenn man von diesem Standpunkte Begriffe wie „Reizstimmung“, ja selbst „tropistische Perzeption“ verwirft. Will oder kann man aber einen Reizvorgang nicht „atomisieren“, mit anderen Worten in seine elementaren Prozesse auflösen, dann halte ich die hergebrachte Ausdrucksweise jedoch noch immer für wissenschaftlich brauchbar. Der Gegensatz, der sich heute auf reizphysiologischem Gebiete, speziell der Tropismenlehre, geltend macht, ist meines Erachtens eben im wesentlichen ein Gegensatz der Betrachtungsweise, indem man entweder das Verhalten des Organs als Ganzes ins Auge faßt oder die zellulären oder intraplasmatischen Teilprozesse, die an dem Reaktionsablauf Anteil nehmen, in den Vordergrund der Betrachtung stellt. Die Bedeutung dieser letzteren Richtung für eine tiefer dringende kausale Analyse ist durchaus anzuerkennen; doch führt sie notwendig zu einer Verschiebung des Inhaltes mancher bisher gebrauchter Begriffe, wodurch der Schein eines unvereinbaren Gegensatzes in der sachlichen Erklärung entstehen kann.

Für unsere Betrachtung kommen noch zwei weitere Begriffe in Betracht, die zur Vermeidung von Mißverständnissen einer kurzen Charakterisierung bedürfen, Adaptation und Ermüdung.

Die Adaptation ist als Anpassungszustand an die Reizstärke aufzufassen und kann daher mit einer Erhöhung der Reizschwelle verbunden sein. Ist die Möglichkeit einer solchen Adaptation auf wiederholte Inanspruchnahme durch mechanische Reize von vornherein auch nicht auszuschließen, so spricht doch bei unseren Versuchen der Umstand allein schon gegen eine derartige Annahme, daß die Empfindlichkeit bei länger fortgesetzter Reizung schließlich vollkommen erlischt, wogegen ein Adaptationszustand offenbar so

lange erhalten bleibt, als die maßgebenden Bedingungen nach Qualität und Quantität unverändert bestehen.

Sehen wir nun zu, ob wir mit dem Ermüdungsbegriff zur Erklärung unserer Beobachtungen an den Primärgelenken der Mimose — denn nur diese haben wir hier im Auge — das Auslangen finden. Der Vergleich mit dem Verhalten niederer Tiere bei wiederholter mechanischer Reizung bietet tatsächlich manche Analogien¹⁾. Stets führt der erste Reiz von einer Serie gleichstarker Reize zu einer kräftigen Reaktion; liegen die Reize im Bereiche des Schwellenwertes, so läßt sich konstatieren, daß die Schwelle hinaufgesetzt, d. h. eine erhöhte Arbeitsleistung zur Erzielung desselben Effektes erforderlich wird; schließlich tritt nach einer Serie von Reaktionen überhaupt kein Effekt mehr auf. Durch die Ermüdung wird aber auch der sekundäre und tertiäre Reizerfolg beeinträchtigt, die Leistung wird geringer und das Refraktärstadium verlängert (Pütter, 1911). Indessen muß die motorische Phase nicht direkt gehemmt sein; denn in gewissen Fällen (Kinashita) läßt sich nachweisen, daß eine andere Reizqualität an gleicher Stelle appliziert, eine unveränderte Wirkung hervorruft. Derartige Kennzeichen der Ermüdung treffen wir auch an unseren Mimosen nach wiederholten Reaktionen an. Das bei entsprechend langer Versuchsdauer beobachtete völlige Ausbleiben der Reaktion kann auch unbedenklich als Ausdruck der Ermüdung bezeichnet werden. Die Frage ist nur, ob und wie sich die in Intervallen einstellenden Reaktionen und das in den einzelnen Fällen einigermaßen abweichende Bild des Reaktionsgeschehens mit dem Auftreten von Ermüdungsvorgängen in Einklang bringen läßt. Als entscheidendes Kriterium für Ermüdung wollen wir mit Pütter nur das eine Moment betrachten: „die Leistung, d. h. die pro Zeiteinheit geleistete Arbeit muß hierbei stets abnehmen“ (a. a. O. S. 532).

Über Ermüdungserscheinungen an intermittierend gereizten Mimosen berichtet Bose an verschiedenen Stellen seiner Werke. Er beobachtete insbesondere eine Verlängerung der Latenzzeit, eine Verringerung der Geschwindigkeit des Reaktionsablaufes und eine Verzögerung der Reiztransmission, ferner, je nach den Versuchsbedingungen einen verschiedenen Verlauf der Reaktionskurven. Die wichtigsten der in dieser Hinsicht beobachteten Fälle sind folgende:

1) Vgl. Kinashita (1911) und Jennings (1902), zit. bei Pütter (1911, 531).

1. Die Amplituden der aufeinanderfolgenden Senkungsbewegungen werden infolge der Ermüdung immer kleiner. — 2. Es kommt zur Ausbildung eines „periodic fatigue“, indem zunächst einige Reaktionen mit abwechselnd größerer und kleiner Amplitude aufeinanderfolgen, die weiteren Reaktionen aber einer Gleichheit im Grade der Senkung zustreben, wobei nunmehr die Amplituden einen mittleren Wert annehmen. „In this adjustment to uniformity we are able to watch a tuning of the organ, as it were, its gradual accomodation¹⁾ to the stimulus impinging upon it“ (1913, S. 75). — 3. Die stufenweise Zu- und Abnahme der Reaktion („staircase response“). Sie tritt unter Bedingungen geringerer Reizbarkeit auf. „In this, successive responses undergo a gradual enhancement, or what is known in muscle-response — with which it is exactly parallel — as a staircase increase. After attaining a maximum excitability, under successive stimulations, there generally ensues a fatigue-decline“ (1913, S. 76).

Andere nur nebenbei erwähnte Fälle, bei denen die Reaktionen serienweise zu- und abnehmen, wollen wir hier außer acht lassen und desgleichen verweisen wir betreffs der versuchten Erklärung auf das Original. Hingegen scheint es uns instruktiv, Boses Beobachtungsergebnisse unter Zugrundelegung der von Verworn in seinem Werke „Erregung und Lähmung“ entwickelten Anschauungen einer Diskussion zu unterziehen, um dadurch zur Klarheit über unsere eigenen Ergebnisse zu gelangen. Zu diesem Behufe können wir vorteilhaft und ungezwungen den Mareyschen Begriff des „Refraktärstadiums“ einführen, worunter wir mit Verworn (1914, 149) jenen auf die erfolgreiche Reizung folgenden Zustand verstehen, in dem die Erregbarkeit des Systems mehr oder minder weit herabgesetzt ist. Ein solcher Zustand, wie er für den Herz- und Skelettmuskel, für Myoide der Einzelligen und für Nerven nachgewiesen wurde, tritt beim Hauptgelenk der Mimosen in typische Erscheinung; es ist unmittelbar nach erfolgter Reizung bekanntlich vollständig, d. h. auch gegenüber starken Reizen refraktär, geht aber bald nach Maßgabe der regulativen Prozesse in ein „relatives“ Refraktärstadium über, so daß er nur mehr für verhältnismäßig schwache Reize refraktär ist, nicht aber für stärkere, bis schließlich die Erregung vollständig ausklingt und die Erregbarkeit ihr ur-

1) Den Begriff „Akkomodation“ würden wir in diesem Falle nicht anwenden, da er in der Sinnesphysiologie in ganz anderem Sinne gebraucht wird.

sprüngliches Niveau wieder gewinnt. Das Auftreten eines „absoluten“ Refraktärstadiums weist darauf hin, daß für das Primärgelenk der Minose das „Alles oder Nichts-Gesetz“ gilt, daß es also zu den „isobolischen“ Systemen (Verworn) zu rechnen ist, „weil bei der Erregung alles zerfällt, was momentan zerfallsfähig ist“ (S. 156), so daß die Erregbarkeit vollständig erlischt, bis wieder infolge der Selbststeuerung des Stoffwechsels ein genügender Vorrat von „Reizstoffen“ angesammelt ist.

Der Erfolg der Interferenz gleichartiger Erregungen infolge intermittierender Reizung eines isobolen Systems ist im Prinzip bei Verworn (199 ff.) auseinandergesetzt. Ist das Reizintervall derart bemessen, daß die Reize das vollständig erholte System treffen, so wird zunächst jeder Reizerfolg der gleiche sein. Infolge wiederholter Inanspruchnahme kann jedoch das Refraktärstadium eine Verlängerung erfahren, so daß der nachfolgende Reiz das Gelenk trifft, ehe es seine ursprüngliche Erregbarkeit wieder gewonnen hat; es kommt zur Interferenz von Erregungszuständen, was im vorliegenden Falle ein Anzeichen eingetretener Ermüdung darstellt. Kann es somit, wie in diesem supponierten Falle, zu einer Ermüdung kommen, obgleich das Reizintervall größer ist als das (ursprüngliche) Refraktärstadium, so bedingt es andererseits zunächst noch keine Ermüdung, wenn die Reizfrequenz derart gewählt ist, daß ein System von neuen Reizen getroffen wird, ehe das ursprüngliche Niveau der Erregbarkeit wieder erreicht ist. Die Herabsetzung der Erregbarkeit im Refraktärstadium ist an sich noch nicht der Ausdruck einer Ermüdung, diese äußert sich erst in einer Verlängerung des refraktären Zustandes; die Ermüdung trifft nur das Tempo, in dem durch Selbststeuerung die ursprüngliche Erregbarkeit wieder gewonnen wird, doch ist nicht die verringerte Erregbarkeit an sich schon notwendig eine Ermüdungserscheinung. Ich kann daher Bose in der Verwendung des Ermüdungsbegriffes — wenn ich seine Darlegungen recht verstehe — nicht vollständig folgen. Nach ihm kann die Pflanze auf einem zweifachen Wege in den Zustand der Ermüdung versetzt werden, entweder durch eine einzelne sehr intensive Reizung (so z. B. 1913, S. 147) oder aber bei mäßiger Reizstärke durch eine Verkürzung des reizlosen Intervalls, so daß der nächstfolgende Reiz das Gelenk noch vor dessen vollständiger Erholung trifft. „When the resting interval is diminished the recovery becomes incomplete, and there is a consequent diminution of amplitude of response. There is thus

an increased fatigue with diminished period of rest“ (1918, S. 91). Ich bezweifle es nicht, daß manche der in Betracht kommenden Erscheinungen tatsächlich das Ergebnis eines echten Ermüdungsprozesses sind, halte es aber nicht für angezeigt, Refraktär- und Ermüdungszustand zu identifizieren, wenngleich es unter Umständen schwer fällt, die Grenze zu ziehen. Wollen wir mit Pütter als einziges Kriterium der Ermüdung nur die verringerte Arbeitsleistung in der Zeiteinheit gelten lassen, dann würde ein Organ allerdings auf jeden Einzelreiz schon mit einer Ermüdung antworten; denn seine Arbeitsleistung ist während des Refraktärstadiums naturgemäß verändert. Eine echte Ermüdung ist indessen an wiederholte Inanspruchnahme gebunden und äußert sich primär in einer zunehmenden Verlängerung des Refraktärzustandes. Auch der Begriff „Erholung“ wird in einem doppelten Sinne angewendet, einmal im Gegensatz zur Ermüdung, wie es dem Sprachgebrauche am nächsten kommt, im anderen Falle aber im Sinne einer bloßen Wiederherstellung des ursprünglichen, d. h. des dem wirksamen Reize vorangegangenen Zustandes, also dem Ausklingen des Refraktärstadiums. Wohl stehen sich auch diese Vorgänge in ihrer kausalen Bedingtheit einander nahe; solange uns indessen ein tieferer Einblick in deren Mechanik fehlt, scheine es mir richtiger, die beiden Prozesse auseinander zu halten.

Der Erfolg interferierender Reize ist nach Verworn bei „isobolischen“ Systemen ein sehr einfacher: „Der Erfolg eines zweiten Reizes von gleicher Intensität wie der erste kann . . . nie größer sein als der erste, höchstens gleich groß, oder, wenn er in einen etwas früheren Zeitpunkt des Refraktärstadiums fällt, kleiner, denn mehr als alles kann ein isoboles System nicht ausgeben, wohl aber kann im gegebenen Moment die Menge des zum Zerfall erforderlichen Materials vermindert sein“ (S. 200). Ich gebe diese beiden Möglichkeiten an der Hand eines Schemas (Fig. 2 und 3)¹⁾ wieder, denen Verworns übersichtliche Darstellungsart zugrunde gelegt ist. Die Abszisse stellt dabei die Zeit dar, der Ordinatenwert 0 entspricht dem Ruhestoffwechsel und der spezifischen Erregbarkeit; die Intensitäten der aufeinanderfolgenden Reize sind durch die nach unten hin angezogenen Ordinaten dargestellt. Die sich über

1) Die Figuren in dieser Arbeit wurden nach meinen Skizzen von meinem Assistenten, Herrn Dr. Egon Bersa, gezeichnet, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

die Abszisse erhebende Kurve stellt den jeweiligen Verlauf der Erregung (Energieproduktion) dar, die untere Kurve die Herabsetzung der Erregbarkeit durch den Reiz. Der tiefste Punkt der Kurve entspricht somit dem absoluten Refraktärstadium. Bei ihrem

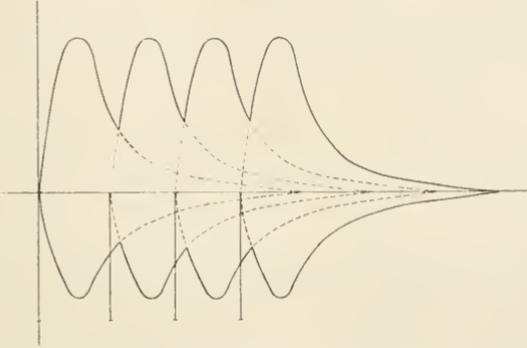


Fig. 2. Schema I. Die aufeinander folgenden Impulse, welche in das ausklingende Refraktärstadium fallen, bedingen gleiche maximale Erregungen.

Anstieg durchläuft die Kurve das relative Refraktärstadium; in dem Zeitpunkte, in dem ihr Ordinatenwert auf 0 sinkt, ist die ursprüngliche Erregbarkeit wiederhergestellt. Der Kurvenverlauf wurde den Erfahrungen der Tierphysiologen entsprechend eingezeichnet. „Es tritt also auf alle Fälle bei jeder Selbststeuerung des Stoffwechsels

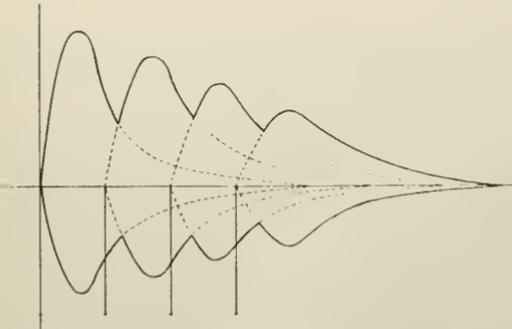


Fig. 3. Schema II. Die aufeinander folgenden Erregungen nehmen allmählich an Größe ab, da die Einzelimpulse das noch relativ stark refraktäre System treffen; die Dauer des Refraktärstadiums ist dabei für jede Einzelerregung als gleich angenommen.

nach einer Erregung ein der logarithmischen Form der Restitutionskurve entsprechendes Refraktärstadium auf, in dessen Verlauf stärkere Reize bereits wieder wirksam werden, wenn relativ schwächere noch keine Wirkung haben“ (Verworn, S. 160). Es bedürfte

jedoch durchaus noch der Prüfung, ob sich das Hauptgelenk der Mimose diesem Schema tatsächlich fügt¹⁾. Einzelne Erfahrungen scheinen mir sogar nicht dafür zu sprechen. Diese Frage bedürfte einer besonderen Untersuchung, die wohl am besten in der Weise durchgeführt werden könnte, daß in einzelnen Phasen der Rückregulierung die Summationsbreite für unterschwellige Reize geprüft würde, die nach Steinach „das feinste Reagens für die volle physiologische Leistungsfähigkeit der Zellsubstanz“ darstellt (1908, 284).

Schema II entspricht dem einfachsten von Bose beobachteten Fall, den ich gleichfalls wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte. Man ersieht daraus, daß es sich dabei zunächst um keine Ermüdungserscheinung handelt, daß die abnehmende Erregungsgröße, die in der Verkleinerung der Senkungsamplitude ihren Ausdruck findet, nur auf die besondere Interferenz der Erregungen zurück-

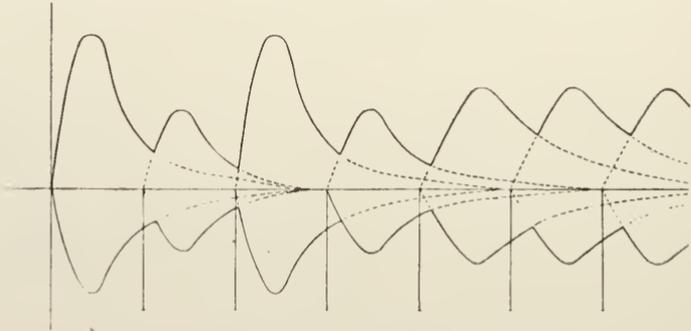


Fig. 4. Schema III. „Periodic fatigue“ nach Bose.

zuführen ist; die Länge des Refraktärstadiums ist unverändert, nur werden die aufeinanderfolgenden Kurven etwas flacher.

Schwieriger ist schon der zweite von Bose angegebene Fall zu deuten. Hier äußert sich die Wirkung der ersten Reize in einer abwechselnd starken und schwächeren Senkung des Blattes, doch erfolgt bald eine Einstellung auf eine mittlere Amplitude. Wenn im Schema III der zweite und vierte Reizeffekt kleiner ist als der

1) Es ist dabei insbesondere auch zu bedenken, daß die Rückkehr der Erregbarkeit nicht in allen Zellen des Gelenkes mit gleicher Geschwindigkeit zu erfolgen braucht, wodurch die resultierende Kurve in ihrem Verlaufe beeinflußt werden könnte. Im Prinzip dürfte in dieser Hinsicht für die Stoßreizbarkeit speziell vielzelliger Organe die gleiche Überlegung gelten wie für Tropismen, bei denen die Reaktion, wie Arisz (1915, 186) für den Phototropismus zeigte, „als die Resultante einer großen Anzahl selbständig perzipierender und \pm unabhängig voneinander reagierender Teile aufgefaßt werden muß“.

jeweils vorausgehende, so ist es nach obigem leicht zu verstehen. Da aber der Erfolg der dritten Reizung den der ersten an Größe erreicht, so muß im Zeitpunkte des dritten Impulses das System offenbar wieder seine ursprüngliche Erregbarkeit annähernd zurückgewonnen haben. Das ist aber nur unter der Voraussetzung möglich, daß das Refraktärstadium bei einem geringeren Grad der Erregung schneller abläuft¹⁾, so daß der erneute Impuls in einen Zeitpunkt fällt, in dem das Refraktärstadium schon nahezu abgeklungen ist. Dieser rhythmische Verlauf der Erregung müßte bei gleichbleibenden Bedingungen weiterhin beibehalten werden, was indessen nach Bose nicht der Fall ist. Wir müssen daher zur Erklärung dieses Verhaltens notwendigerweise annehmen, daß sich sehr bald eine Verlängerung des Refraktärstadiums einstellt, wie es im Schema deut-

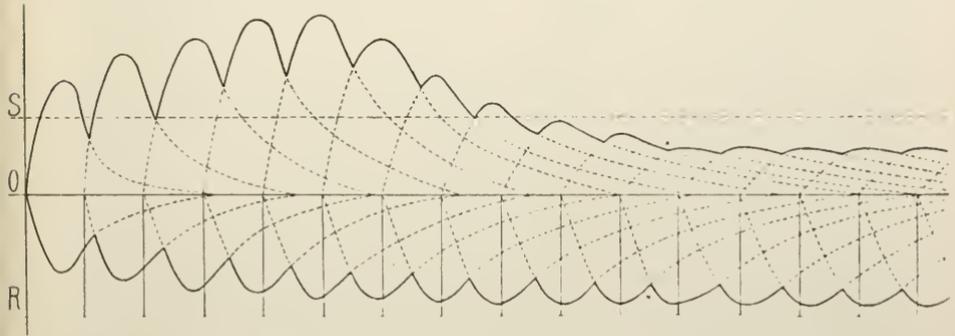


Fig. 5. Schema IV. Nach Verworn. Interferenz von Erregungen eines heterobolischen Systems, die durch eine rhythmische Reizserie ausgelöst werden. S = Schwelle des sichtbaren Reizerfolges. Bei x ist der Gleichgewichtszustand erreicht.

lich gemacht wurde, derart, daß jeder folgende Reiz das System in einem Zustande trifft, in dem die Erregbarkeit stets bis zum gleichen Grade wiedergewonnen ist. Diese Verzögerung der Selbststeuerung ist jedoch ein Ausdruck wahrer Ermüdung, die sich somit schon nach den ersten Reaktionen einstellt, aber zunächst nur unmerklich fortschreitet.

Gehen wir nun zu Boses dritten Fall, der „staircase response“ über. Es scheint zunächst ein ähnliches Verhalten vorzuliegen, wie es Verworn in einem allgemeinen Schema wiedergibt, das ich hier reproduziere (Schema IV, Fig. 5). Die Reizimpulse (R) folgen

1) Tatsächlich geht nach Bose die „Erholung“ nach einem schwachen Reiz schneller vor sich.

einander in gleichen Intervallen derart, daß der folgende eine verminderte Erregung antrifft. Durch Summation der Einzelerregungen kommt es zunächst zu einer absoluten Erregungssteigerung, die indessen bald absinkt, da das Refraktärstadium infolge zunehmender Ermüdung sich immer mehr verlängert, so daß schließlich die Erregungswellen unter der Wahrnehmungsgrenze (*S*) liegen, das Organ somit seine Reizbarkeit völlig eingebüßt zu haben scheint. (Beim Punkte \times ist der Gleichgewichtszustand erreicht.) Nun ergibt sich aber ein interessantes Problem. Verworn's Schema gilt nur, wie besonders hervorgehoben wird, für heterobolische Systeme; isobolischen Systemen dagegen geht die Summationsfähigkeit ab, „weil sie schon auf jeden Einzelreiz einen maximalen Reizerfolg geben, d. h. alles entladen, was sie an zerfallsfähigem Materiale momentan besitzen“ (a. a. O. S. 207). Verhält sich also das Primärgelenk der Mimose wie ein heterobolisches System, d. h. gehorcht es nicht dem Alles- oder Nichts-Gesetz? In dieser Allgemeinheit darf die Frage jedenfalls nicht bejaht werden; doch besteht die Möglichkeit einer Analogie mit den Nerven, der zwar ein isobolisches System darstellt, aber unter gewissen Bedingungen, wie Ermüdung, Narkose oder O_2 -Mangel, heterobolischen Charakter annimmt. „Nach diesen und ähnlichen Erfahrungen ist es zweifellos, daß isobolische Systeme während einer erregenden Reizung einen heterobolischen Charakter annehmen und erst einige Zeit nach dem Aufhören desselben und vollkommener Herstellung des ursprünglichen Stoffwechselgleichgewichtes wieder ihren isobolischen Charakter zurückgewinnen“ (a. a. O. S. 223). Für ein solches Verhalten der Mimosen spricht auch der Umstand, daß von verschiedenen Autoren gelegentlich submaximale Reaktionen der Blattgelenke beobachtet wurden und zwar speziell bei großer Jugend des Blattes, im Zustande der Narkose und nach voraufgegangener wiederholter starker Reizung (Brunn, 1909, S. 331). Ich habe gleichfalls wiederholt ganz schwache submaximale Reaktionen beobachtet (z. B. gelegentlich beim vorsichtigen Umlegen hochreizbarer Pflanzen), die durch einen unmittelbar folgenden kräftigeren Reiz verstärkt wurden; doch ist es bisher nicht gelungen, dieses Verhalten beliebig hervorzurufen. Auch der von Bose mitgeteilte Befund, daß bei besonders heftigen Einzelreizen sich eine Ermüdung einstellt oder, wie wir sagen würden, das Refraktärstadium an Länge zunimmt, sowie die oben erschlossene Tatsache, daß schwächere Erregungen schneller abklingen (S. 317), sprechen dafür, daß das

Primärgelenk der Mimose fakultativ einen heterobolischen Charakter annehmen kann¹⁾).

Indessen darf noch ein anderer Umstand nicht übersehen werden. Ist das stufenweise Ansteigen der Erregung in Verworn's Schema überhaupt dem „increasing record“ von Bose vergleichbar? In diesen Versuchen registriert die Kurve nur Zeitpunkt und Ausmaß der Senkung des Blattes, also die jeweilige Blattlage; wobei aber nur der Grad der Senkung (und auch das nur bedingt) als Maß der Erregungshöhe betrachtet werden kann. Die bei jedesmaliger Senkung eingenommene Lage hängt aber wesentlich von der im Augenblick der Reizung erreichten Ausgangssituation ab. Das Schema (Fig. 6) zeigt das Verhalten zweier in gleichen Intervallen gleich stark gereizter Blätter. Die Erregungsgröße ist also stetig abnehmend gedacht wie im Schema II (Fig. 3). Die beiden korrespondierenden Kurven *a* und *b* geben die Blattbewegung selbst wieder; die aufeinander folgenden Senkungsbewegungen werden allmählich abnehmend dargestellt, entsprechend der Erniedrigung der Erregungshöhen, dagegen wurde die Amplitude der Senkung an den einander entsprechenden Stellen der beiden Kurven als gleich groß angenommen. Nichtsdestoweniger sehen wir in einem Falle die Kurve (*a*)

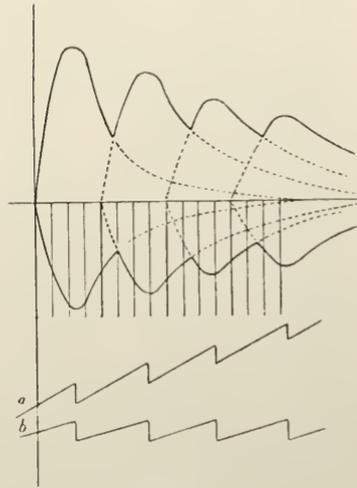


Fig. 6. Schema V.
Erläuterung im Text.

1) Diese Erscheinung erklärt sich vielleicht daraus, daß in gewissen Zuständen ein schwacher Stoßreiz auf die unmittelbar getroffene Stelle lokalisiert bleibt, während normalerweise selbst ein „punktuelier“ Reiz sich der Gesamtheit der reizbaren Zellen mitteilt, was wohl nur in der besonderen histologischen Verkettung der Zellen begründet ist. Eine auf eine kleine Gruppe von Zellen innerhalb des reizbaren Gewebes lokalisiert bleibende Kontraktion, die zu einer submaximalen Reaktion Anlaß gibt, läßt sich in gewissen seimonastischen Organen (wie den Filamenten der Centaureen oder wie an den reizbaren Narben von *Mimulus* [Lutz, 1911]) tatsächlich unter der Lupe nachweisen. Wahrscheinlich handelt es sich somit auch beim Mimosengelenk um ein „Multiplikationsphänomen“. Das „Alles oder Nichts-Gesetz“ gilt dann streng genommen nur für ein einzelnes Zellelement, ebenso wie für die Nerven- und Muskelfibrille (vgl. Pütter, 528), für die Gesamtheit des Organs aber nur dann, wenn sich die Erregung über sämtliche überhaupt reizbaren Zellen erstreckt.

ansteigen, das Blatt nähert sich trotz wiederholter wirksamer Reizungen stufenweise seiner Ausgangsstellung, im anderen (*b*) wird es zu keinem weiteren merklichen Ansteigen über das Niveau kommen, das schon erstmalig erreicht wurde. Das verschiedene Verhalten hängt einfach von dem Verhältnis ab, in dem das Ausmaß der Senkung des Blattes infolge der Reizung zu der Größe von dessen Erhebung während des reizlosen Intervalls steht, was natürlich von dem jeweiligen Bedingungskomplex, nicht aber vom Grad der Erregung selbst abhängt.

Meine eigenen Versuche, zu denen ich nun übergehe, unterscheiden sich von den bisher besprochenen wesentlich dadurch, daß an Stelle der elektrischen die mechanische Reizung gewählt wurde und die Intermittenz der Reize wesentlich kürzer war, und zwar in manchen Fällen kürzer als das von Steinach für die Mimose ermittelte Summationsintervall.

Der Verlauf der Reaktion war trotz der kurzen Reizintervalle zunächst im Prinzip nicht wesentlich anders wie bei Boses Experimenten. Hervorzuheben wäre insbesondere, daß eine „Transformation des Reizrhythmus in einen weniger frequenten Erregungsrhythmus“ (Verworn, S. 284) zu beobachten ist, was sich daraus erklärt, daß meist eine ganze Serie von Reizimpulsen in das einer wirksamen Reizung folgende Refraktärstadium fällt. Daß die Abnahme der Erregungsgröße, ausgedrückt durch die Winkelgröße des sich senkenden Blattes, auch bei gleichen Reizen von wechselnder Größe ist, liegt wohl z. T. daran, daß der Anstieg der Erregbarkeit nicht immer mit genau gleicher Geschwindigkeit vor sich gehen dürfte, das System also sich im Augenblick der wirksamen Reizung nicht immer im gleichen Zustand der Erregbarkeit befindet; z. T. ist aber das Ergebnis vielleicht durch die etwas primitive Methodik und die Wirkung der nicht streng konstanten Bedingungen zurückzuführen. Auch ist es nicht überraschend, daß — wie die durch genügend lange Zeit hindurch durchgeführten Versuche zeigen — die Reaktionen schließlich ganz ausbleiben; die Erregungswellen sinken eben schließlich wie in Schema V unter die Schwelle der Wahrnehmung. Überraschend und der Erklärung bedürftig ist jedoch die Tatsache, daß nach längerer Pause, in der bereits völlige Ermüdung eingetreten zu sein scheint, ein neues Aufflackern der Empfindlichkeit beobachtet wird, das sich im Eintritt einer ansehnlichen Reaktion oder einer Reaktionsserie äußert. Es macht den Eindruck, als würde die Ermüdung trotz andauernder intermit-

tierender Reizung gelegentlich wieder von einer vorübergehenden Erholung abgelöst.

Zur Erklärung dieses Sachverhaltes kann, wie ich glaube, folgende Überlegung beitragen. Der Reizablauf setzt sich aus einer Reihe von Teilprozessen zusammen: auf die Erregung oder primäre Reaktion folgt bei den Primärgelenken der Mimose die Abgabe von Wasser aus der unteren Gelenkhälfte und schließlich infolge der dadurch veränderten Turgorverteilung die Senkung des Blattes. Dabei greifen wir nur die hauptsächlichsten Phasen heraus, um die Darstellung zu vereinfachen. Die Ermüdung besteht nun primär niemals in der Hemmung eines dieser Prozesse oder ihrer Gesamtheit, sondern vielmehr in der Verzögerung der durch Selbststeuerung bewirkten Rückregulierung. Indem diese Wiederherstellungsreaktion mit einem Aufwand von Energie verknüpft ist, findet somit die Ermüdung im vorliegenden Falle ihren Ausdruck in einem verminderten Arbeitseffekt, insofern die zur Rückregulation erforderliche Zeit eine Verlängerung erfährt. Die \pm vollständige Reaktivierung des jeweiligen vor der Reizung bestandenen Zustandes muß nun nicht für sämtliche Partiärprozesse mit gleicher Geschwindigkeit verlaufen und kann auch durch Ermüdung in verschiedenem Maße verzögert werden.

Verfolgen wir zunächst die Reaktivierung der Lage des Blattes auf einen Einzelreiz hin, indem wir die Geschwindigkeit der rückläufigen Bewegung durch Bestimmung der vom Blattstiel in aufeinander folgenden Zeiten zurückgelegten Winkelgrößen ermitteln, so ergibt sich ein annähernd geradliniger Anstieg, d. h. der Blattstiel bewegt sich mit gleichbleibender Geschwindigkeit aufwärts. Bei Annäherung an die Maximallage nimmt die Geschwindigkeit allerdings ab, worauf eine vorübergehende autonome Senkung des Blattes eintritt. An diesen Oszillationen, die lange bekannt und zuletzt von Brunn (1909) eingehend untersucht wurden, können wir somit aufsteigende und absteigende Kurvenäste beobachten, die offenbar mit einem Schwanken des Turgors der antagonistischen Gelenkhälften in Beziehung stehen.

Untersuchen wir nun die Geschwindigkeit der rückläufigen Bewegungen im Gefolge der Sekundärreaktionen, so erhalten wir fast stets einen überraschend gleichen Kurvenanstieg, wie es die als Beispiel gewählte graphische Wiedergabe einiger Versuche zeigt (Fig. 7—9). Kleine Abweichungen können nicht überraschen, wenn

man berücksichtigt, daß Schwankungen der Außenbedingungen nicht ausgeschlossen werden konnten und die der Darstellung zugrunde liegenden Winkelmessungen mit primitiver Methode durchgeführt wurden. Eine Ausnahme scheint allerdings regelmäßig aufzutreten, dann nämlich, wenn schwache Reaktionsausschläge zu einem Zeitpunkte eintraten, wenn die Kurve eben in der Nähe ihres Scheitelpunktes war (Fig. 8 zwischen 25 und 40 Min.), wenn somit der Anstieg an sich, d. h. ohne Reizung, verzögert gewesen wäre oder einem Abstieg (infolge einer Oszillation) Platz gemacht hätte. Der in der Zeiteinheit von dem sich erhebenden Blatte zurückgelegte Weg ist

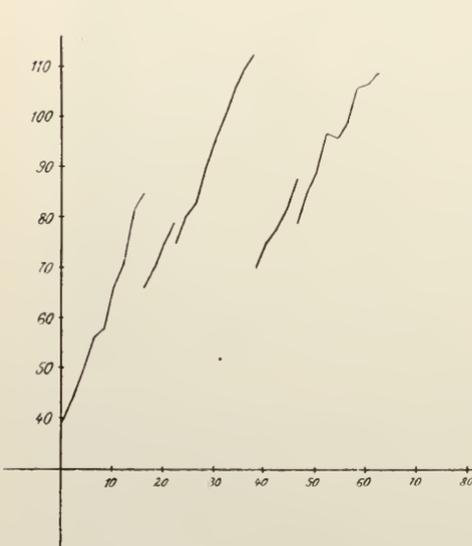


Fig. 7. Nach dem Protokoll zu Vers. 9 a.

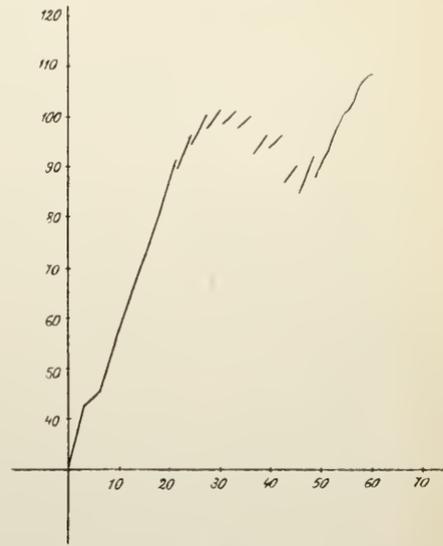


Fig. 8. Nach dem Protokoll zu Vers. 6.

dann eben nur ein kleiner, der aufsteigende Kurvenast verläuft flacher. Ob diese Deutung zutrifft, wage ich noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden, keinesfalls vermag ich aber in den einzelnen beobachteten Fällen eines solchen Kurvenverlaufes ein Anzeichen von Ermüdung zu erblicken, da die Geschwindigkeit des Blattanstiegs sofort wieder zur ursprünglichen Größe zurückkehrt, sobald der Eintritt einer stärkeren Reaktion das Blatt wieder zu einer ausgiebigeren Senkung geführt hat. Im Falle tatsächlich eingetretener Ermüdung wäre zu erwarten, daß mit zunehmender Zeitdauer die Aufwärtsbewegung immer mehr verzögert und schließlich ganz sistiert würde. Unsere an dem empirisch er-

mittelten Verlauf der Anstiegskurve anknüpfende Überlegung führt zu einer für unsere Frage bedeutungsvollen Erkenntnis: Die Rückregulierungsprozesse, die zur Rückkehr des gereizten Blattes in die Ausgangsstellung führen, verlaufen trotz intermittierender Reizung selbst nach wiederholtem Reizerfolg ohne Anzeichen von Ermüdung.

In den Ablauf der übrigen Teilprozesse fehlt uns zurzeit noch ein genauerer Einblick. Jedenfalls muß jedoch eine Reaktion auch dann unterbleiben, wenn auch nur ein notwendiges Glied ausfällt, also auch dann, wenn die Reaktivierung auch nur eines Teilvorganges durch Ermüdung soweit verzögert ist, daß sie im Zeitpunkte der erneuten Reizung noch nicht hinreichend weit vorge-

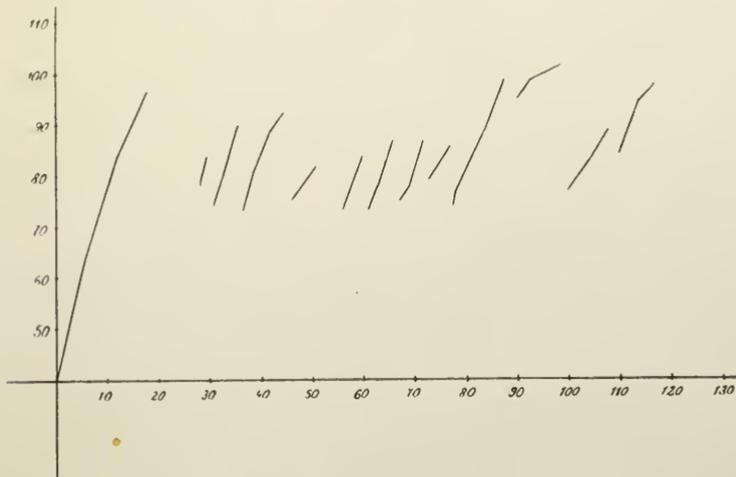


Fig. 9. Nach Vers. 4.

schritten ist. Mit anderen Worten, wir halten die Annahme für möglich und berechtigt, daß gewissermaßen jedem Teilvorgang ein Refraktärstadium zukommt, das durch Ermüdung in verschiedenem Ausmaße verzögert werden kann.

Nehmen wir etwa der größeren Anschaulichkeit halber an, es würde die Aufnahme von Wasser aus den infolge wiederholter Reizung ermüdeten, deturgeszenten Zellen der unteren Gelenkspolsterhälfte nur sehr allmählich vor sich gehen, so könnte wegen des veränderten Quellungsstandes der Plasmakolloide (oder allgemeiner gesagt, wegen ihres veränderten physikalisch-chemischen Zustandes) die Erregbarkeit des Plasmas gegen Stoß gehemmt sein; es wäre denkbar, daß sich wohl „Reizstoffe“ ansammeln, daß aber

ihr Zerfall unter den veränderten Zustandsbedingungen zunächst nicht möglich ist. Die Folge wäre eine anscheinend völlige Ermüdung. Bis der normale Plasmazustand wieder hergestellt, das Refraktärstadium dieses Partialvorganges somit abgeklungen ist, könnten sich hinreichend Reizstoffe angehäuft haben, um bei einem in diesem Zeitpunkte auftreffenden Reiz eine ausgiebige Reaktion oder eine Reaktionsserie auszulösen.

Es wäre aber auch denkbar, daß Zerfall und Neubildung von Reizstoffen in einem bestimmten Rhythmus erfolgt, der kürzer ist als der Rhythmus, in dem ein folgender Partialprozeß reaktiviert wird. Ist der letztere so weit relativ refraktär, daß er auf einen Reiz von bestimmter Größe anspricht, so wird eine neue Erregungswelle ausgelöst werden, deren Höhe von der in diesem Zeitpunkte verfügbaren Menge der Reizstoffe abhängt.

Um nicht mißverstanden zu werden, betone ich ausdrücklich, daß die in Betracht kommenden Vorgänge in Wirklichkeit durchaus nicht in der Weise abzulaufen brauchen, wie es oben für einen supponierten Fall angenommen wurde. Ich will lediglich auf die Möglichkeit hinweisen, daß dadurch, daß die einzelnen Partialprozesse eines Reizvorganges verschieden stark ermüden oder — was das gleiche besagt — daß die Reaktivierung ihres Ausgangszustandes mit ungleicher Geschwindigkeit verläuft, ein scheinbar bereits völlig ermüdetes System trotz fortdauernder Reizung wieder eine unerwartete Reaktion zeigen kann, wie wir es tatsächlich beobachten konnten. Wenngleich mir diese Erklärung am nächsten zu liegen scheint, so ist sie indessen doch nicht die einzig mögliche. Es wäre auch denkbar, daß die sensiblen Zellen des Gelenkpolsters ein verschieden langes Refraktärstadium besäßen, je nachdem sie unmittelbar vom Stoße getroffen oder indirekt alteriert werden, wie wir es in Anm. 1 S. 319 angedeutet haben. Auch diese Annahme, für die es in der Tierphysiologie manche Analogien gibt, würde das von uns beobachtete Verhalten der Primärgelenke der Mimosen verständlich machen. Eine endgültige Entscheidung muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Andauernde Erschütterung oder intermittierende Stoßreizung eines Mimosenblattes bedingt zunächst keine Unempfindlichkeit oder Starre des in die Ausgangslage zurückgekehrten Blattes, vielmehr treten bei fortgesetzter Reizung in der Regel von Zeit zu Zeit wieder vereinzelt oder serienweise Reaktionen auf (Sekundärreaktionen, Reaktionsgruppen).

Der Eintritt der Sekundärreaktionen ist nicht an die Erreichung der Ausgangslage geknüpft; sie können sich einstellen, während das Blatt noch in der rückläufigen Bewegung begriffen ist, oder nach Überschreitung der Ausgangslage, während andererseits eine Reaktion lange oder dauernd ausbleiben kann, obgleich die Normalstellung des Blattes längst erreicht ist.

2. Bei den folgenden Reaktionen sind die erreichten Amplituden stets kleiner als bei der erstmaligen Reaktion; bei einer Gruppe von schnell aufeinander folgenden Reaktionen beträgt der Senkungswinkel oft nur wenige Grade, vergrößert sich aber bei einer längeren reaktionslosen Pause. Oft ist ein deutlicher Rhythmus im Eintritt der Reaktionen (Reaktionsrhythmus) und in der Größe der Amplitude zu erkennen.

3. Mit der intermittierenden Reizung ist eine Erhöhung der Reizschwelle verknüpft. Liegt die verwendete Reizintensität knapp an der Schwelle, so treten demzufolge bei fortdauernder Reizung keine Sekundärreaktionen auf.

4. An sich unwirksame Reize (Schüttelreize) äußern sich nichtsdestoweniger in einer Herabsetzung der Biegefestigkeit.

5. Bei entsprechend lange durchgeführter intermittierender Reizung unterbleiben schließlich die Reaktionen vollständig, was als Ausdruck einer Ermüdung im eigentlichen Sinne betrachtet wird.

6. Bei Abbruch der intermittierenden Reizung kann das annähernd in der Ausgangslage befindliche Blatt anscheinend völlig unempfindlich sein (wie es Pfeffer beobachtete) oder es kann die Empfindlichkeit erhalten sein (entsprechend dem Goeppertschen Befund). Maßgebend dafür ist wesentlich der Grad der Reaktivierung der Empfindlichkeit im Augenblick des applizierten Stoßreizes, der seinerseits wieder durch Intensität und Frequenz des

angewendeten Reizes (überhaupt durch die energetische Situation) bedingt ist.

7. Die Reaktivierung der Lage erfolgt nach jeder Senkung des Blattes mit annähernd gleicher Geschwindigkeit und ohne Anzeichen von Ermüdung.

8. Das an sich isobolischen Charakter tragende primäre Gelenkpolster der Mimose scheint gleichwie die Nerven bei dauernder Inanspruchnahme (Ermüdung) heterobolisch zu reagieren.

9. Der Wiedereintritt von Reaktionen an einem anscheinend bereits ermüdeten Blatte, trotz Fortdauer intermittierender Reizung, wird unter der Annahme verständlich, daß die einzelnen Partialprozesse des Reizvorganges ein verschieden langes Refraktärstadium besitzen.

10. Die Blättchen der Mimose kehren bei dauernder intermittierender Reizung nicht in die Ausgangslage zurück; bei ihnen scheint im Gegensatz zum Hauptgelenk eine tetanische Reizung möglich zu sein.

Graz, Februar 1923.

Literatur-Verzeichnis.

- Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Extr. du Rec. d. trav. bot. Néerl., Bd. XII, 1915.
- Bernt, Mém. d. sc. phys. et nat. de Bordeaux, 1866 (zit. nach Pfeffer, 1873).
- Bose, J. C., Researches on irritability of plants. New York—Calcutta 1913.
- —, Action of Stimulus on vegetable tissues. Trans. of the Bose Res. Inst. Calc. I, 1 u. 2, 1918, p. 31.
- —, Response of petiole-pulvinus praeparation of *Mimosa pudica*. L. c., p. 73.
- Brunn, Jul., Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. Cohns Beitr. z. Biol., I, 1909, S. 307.
- Dassen, Wiegmanns Archiv, 1838 (zit. nach Pfeffer, 1873).
- Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.
- Goepfert, Bot. Zeitung, 1862, S. 110.
- Hofmeister, Wilh., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- Jennings, H. S., Studies on Reactions to Stimuli in Unicellular Organisms. IX. Amer. Journ. of Phys., 8, 1902.
- Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Jena 1908.
- Kinashita, Über den Einfluß mehrerer aufeinander folgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen. Pflügers Archiv, 140, 1911.
- Linsbauer, K., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*-Filamente. Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 114, math.-nat. Kl., Abt. I, 1905, S. 809.

- Linsbauer, K., Methoden der pfl. Reizphysiologie in Abderhaldens Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI/1, 1922, S. 241.
- Lutz, K., Untersuchungen über reizbare Narben. Zeitschr. f. Botanik, Bd. III, 1911, S. 289.
- Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen. 1: Unters. über die Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig 1873.
- —, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I, 1885, H. 4, S. 483.
- Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- —, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 9, 1909, S. 415.
- Pütter, A., Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- Steinach, E., Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. Pflügers Archiv f. d. ges. Phys., 125, 1908.
- Verworn, M., Erregung und Lähmung. Jena 1914.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Linsbauer Karl

Artikel/Article: [Über die Interferenz von Stoßreizen und über Ermüdungserscheinungen an Blattgelenken von Mimosa pudica. 283-327](#)