

Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen.

Von

V. Grafe.

(Eingelaufen im Februar 1919.)

Es ist eine Tatsache, daß die Kolloide einen wesentlichen Anteil am Aufbau des Protoplasmas haben. Die Kolloide zeigen eine Reihe charakteristischer Erscheinungen, deren hervorragendste die Tatsache ist, daß die beiden Zustände „fest“ und „flüssig“, Gel und Sol, in allen Übergängen in einander übergeführt werden können. So verschiedenartig die einzelnen Fälle sind, so kann man doch unter allen Umständen mit dem Begriff „Quellung“ und „Entquellung“ für diese Zustandsänderungen auskommen. Quellung bezeichnet den Übergang in den kolloiden Zustand mit einem Wasserüberschuß, Entquellung ist der Übergang in einen mehr minder festen Zustand bei einem Mangel an Wasser, wie bei Sol und Gel. Durch die Untersuchungen von Ewald¹⁾ ist gezeigt worden, daß die Sol- und Gelpase schon durch Druckwirkung gegenseitig übergeht. Er hat ausführlich gezeigt, daß die post-mortale Trübung der Augenlinse auf ähnlichen Gerinnungsercheinungen beruht, auf einer Gelbildung der Linsenfasersubstanz. Dieser Zustand ist für die tote Augenlinse ein endgiltiger Gleichgewichtszustand. Wird aber die trübe Linse an einer differenten Stelle mit einer Nadelspitze gedrückt, so wird sie auffallend durchscheinend, indem diese Stelle entquollen, der Gleichgewichtszustand vernichtet wird. Die eine Phase ist nach kurzer Zeit in die andere übergegangen; nach einiger Zeit aber wird nach Entfernung

¹⁾ Pflügers Archiv 72, 9 (1898).

des drückenden Gegenstandes die Linse auch an dieser Stelle wieder trübe, der Gleichgewichtszustand muß also wiederhergestellt sein. Es ist, wie Zwardemaker¹⁾ hervorhebt, noch nicht untersucht worden, ob eine gelinde Temperaturerhöhung, d. h. eine Gleichgewichtsänderung durch irgend eine andere Energieform dasselbe Phänomen hervorruft. Wesentlich für solche Untersuchungen wäre die Beachtung der Tatsache, daß diese Überführung jedenfalls langsam geschehen müßte; denn wenn sie plötzlich geschieht, ist die Gerinnung nicht mehr rückgängig zu machen. („Gewöhnung“ der Kolloide.) Im Anschluß an diese Tatsache ist es von Interesse, daß Fleisch und Gsettnner²⁾ aufmerksam machen, daß die Linsenfasersubstanz schon beim geringsten Druck trübe und doppelbrechend wird. Diese Arbeiten aus der Tierphysiologie geben uns zweifellos den Schlüssel zur Erklärung der Erregungsleitung bei den Pflanzen. Denn die Erregungsleitung muß auf jeden Fall durch die entstandene Differenz oder Abänderung des im lebenden Organismus bestehenden stationären Gleichgewichtes entstanden sein. Jeder Anstoß, der die Pflanze von außen trifft, wenn dieser Anstoß überhaupt eine physiologisch wirksame Energieart vorstellt, muß dieses Gleichgewicht in irgend einer Weise verschieben. Kann er das nicht im Organismus, dann sagen wir, diese Energieform sei physiologisch unwirksam. Nehmen wir als Beispiel die Fortpflanzung des Reizes bei einer Wurzelspitze und lassen wir dabei die Tatsache nicht außeracht, daß ja eine Erklärung der Reaktion auf Grund der spezifischen Form des betreffenden Organismus basiert sein muß. Eine Wurzel besteht im äußersten Teile, am Ende, aus rein embryonalen Zellen, Dermatogen, Periblem, Plerom, wohl morphologisch verschiedenen, aber in ihrem kolloidchemischen Verhalten sehr ähnlichen Gewebeformen: jede Zelle außerordentlich plasmareich, keine oder winzige Vakuolen, großer Kern. Weiter rückwärts sehen wir die Zellen in der Zone der Streckung allmählich größer werden, der Kern verhältnismäßig bedeutend kleiner, die Zelle erfüllt mit Zellsaft und diese abgegrenzt gegen das Plasma durch die vorhandenen Vakuolenhäute. Weiter rück-

¹⁾ *Ergebn. d. Physiol.*, 5, 143 (1906).

²⁾ *Archiv f. Physiol.*, 105, 340 (1908).

wärts ist schon eine Differenzierung vor sich gegangen, wir erkennen deutlich die Gewebezellen in ihrer endgiltigen, endlichen Funktion, in ihrem Bau entsprechend geformt. Also folgende Reihe: plasmareiche embryonale Zellen der Spitze, wasserreiche, verhältnismäßig weniger kolloidführende Zellen der Streckungszone und schließlich fertig ausgebildete Zellen im ausgewachsenen Teil. Trifft nun ein Reiz, z. B. Licht, die Spitze, so ist ja das der prädestinierte Ort, wo die Gleichgewichtsstörung einsetzen kann, d. i. die Umschreibung für die Tatsache, daß die Spitze infolge Vorhandenseins der größten Potentialdifferenz das empfindlichste Organ ist. Dieser Lichtreiz trifft aber in einer Richtung auf die Spitze, wird also einseitig physiologisch wirksam sein, wird einseitig das Gleichgewicht stören; die Entquellung wird dort am stärksten sein und wird sich u. a. auch äußern als sich fortpflanzender Druck, der aber — und das sei ausdrücklich betont — nicht jener grobe mechanische Druck ist, an den Kohl in seiner „Mechanik der Reizkrümmung“ denkt oder den Tondera (Reizphysiologische Untersuchungen) annimmt. Die Reizfortpflanzung, die Fortpflanzung des Druckes, muß ja auf Grund des ganzen Baues in der Längsrichtung weiter erfolgen, aber mit dieser Druckfortpflanzung ist gleichzeitig verbunden, daß die Ermüdung des Organs, die relative Ermüdung der Wurzel, auf dieser Seite am größten sein muß, daher Krümmung zum Lichte bei sehr schwachen Intensitäten, wie Vouk und Linsbauer gezeigt haben.

Wie auffallend die Unterschiede in der Lichtempfindlichkeit der einzelnen Zonen bei der Pflanze sind, mögen einige Resultate der Arbeit von Wilschke¹⁾ zeigen, denen als Empfindlichkeitsmaß Präsentationszeiten zugrunde liegen. Sie zeigen, welch sprunghaften Wertzuwachs die Präsentationszeiten erfahren müssen, um eben merkliche Krümmungen auszulösen, wenn verschiedene Zonen, von der Sproßspitze bei *Avena* aus belichtet werden. Von dem embryonalen Gewebe der Spitze an nimmt die Empfindlichkeit sehr schnell ab. Die oberste, ca. 2 mm lange Spitzenregion erfordert zur Überschreitung, resp. Erreichung der Reizschwelle folgende Energiewerte:

¹⁾ A. Wilschke, Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 122 (1913).

Für <i>Avena</i> (Koleoptilen)	25	MKS.
„ <i>Phalaris canariensis</i>	90	„
„ <i>Lolium perenne</i>	225	„
„ <i>Phleum pratense</i>	246	„
„ <i>Panicum miliaceum</i>	405	„

Eine ca. 2 mm lange Zone der wachsenden Region dagegen erfordert unter gleichen Bedingungen für den gleichen Effekt: bei *Avena* (Koleoptilen) 20.250—24.300 MKS., bei *Phalaris canariensis* 105.300 MKS., bei *Phleum pratense* 122.850 MKS. Bei *Lolium* und *Panicum* ist bei Belichtung dieser Zone überhaupt keine phototropische Sensibilität mehr nachweisbar. Besonders von Fitting wurde nachdrücklich betont, daß Lichtempfindlichkeit und phototropische Sensibilität verschieden sind. Auch Organe wie das Hypokotyl von *Panicum* reagieren auf einstrahlendes Licht, wenn auch nicht (bei partieller Belichtung) durch Krümmung, sondern durch Wachstumshemmung, die durchaus der Lichtintensität parallel geht. Das Hypokotyl ist also lichtempfindlich, ohne in auffallender Weise phototropisch sensibel zu sein. Deutliche Krümmungen können nur bei sehr lebhaftem Wachstum erzielt werden, während sonst bei Belichtung die Empfindlichkeit derart groß ist, daß die Lichtwirkung sich in anhaltender Wachstumshemmung geltend macht und eine Krümmung ausbleibt. Bei oberflächlicher Betrachtung weniger Versuche könnte man geneigt sein, diese Partie der Pflanze für nicht empfindlich zu halten, während die Empfindlichkeit in Wirklichkeit relativ sehr groß ist. Daß durch diesen Nachweis die Fragen nach „Sinnesorganen“ für die Lichtperzeption viel kritischer zu behandeln sein werden als es bisher geschah, ist eine naheliegende Folgerung.

Eine ca. 2 mm lange Basisregion ist bei *Avena*, *Phalaris* und *Phleum* annähernd ebenso empfindlich wie eine ebenso ausgedehnte Zone der Wachstumsregion; für *Panicum* und *Lolium* ist auch hier selbst bei hohen Energiewerten kein Effekt erzielbar.

Beim Hypokotyl ist unter gleichen Bedingungen nur im günstigsten Fall phototropische Sensibilität nachweisbar; doch kann wegen der kräftigen Wachstumshemmung keine Krümmung gerade wegen der hohen Lichtempfindlichkeit beobachtet werden, da die

hohe Lichtempfindlichkeit sich eben in der Wachstumsbehinderung äußert. Wie verschieden sich die verschiedenen Zonen eines nur 1—1.5 cm langen Keimlings in Bezug auf Lichtempfindlichkeit verhalten, zeigen die folgenden Werte: Das Wachstum von *Avena-Koleoptilen* wird gehemmt, jedoch nur wenig bei Werten über 800.000 MKS., das Wachstum des Hypokotyls schon sehr kräftig bei nur 140.400 MKS. Interessant ist die Empfindlichkeitsverteilung gewissermaßen abgetasteter Keimpflanzen von Gramineen, z. B. von *Avena*. Es ergeben sich folgende Werte für je 2 mm lange, benachbarte Zonen eines 1.4 cm langen Keimlings:

Werte von der Spitze gegen die Basis hin gerechnet:

Zonen der Koleoptile	}	0—2 mm	= 25 MKS.
		2—4 "	= nicht bestimmt
		4—6 "	= 20.250—24.300 MKS.
		6—8 "	bis 24.300 MKS.
		8—10 "	dtto.
Zonen des Hypokotyls	}	10—12 "	Sensibilität nicht nachweisbar,
		12—14 "	Zahl der in MKS. ausgedrückten Energie- werte praktisch ∞ .

Das ist natürlich von Einfluß auf die Entscheidung der Frage nach der Bedeutung des Alters für die Empfindlichkeit der Versuchsobjekte. Bekanntlich sind gleich vorbehandelte Versuchspflanzen verschiedenen Alters sehr ungleich empfindlich und es wird auch immer darauf hingewiesen, daß Pflanzen nach Überschreitung eines gewissen Entwicklungsstadiums für den Versuch, „ungeeignet“ werden. Das ist jedenfalls auf das ungleiche Verhalten der einzelnen Zonen und das Gegeneinanderwirken von Sensibilität und Lichtempfindlichkeit zurückzuführen, wobei das Alter der Versuchspflanzen an sich nur ein sekundäres Moment vorstellt. Würde man als belichtete Zone in phototropischen Versuchen immer nur die sich stets verjüngende Spitzenregion wählen, so wäre das Resultat viel einheitlicher: die empfindliche Spitzenregion dominiert bei den empfindlichsten Keimpflanzen, deren Empfindlichkeit daher sehr hoch, daher die für den eben merklichen Effekt aufzuwendenden Energiewerte sehr klein sind. Streckt sich der Keimling und wird durch Bestrahlung der ganze Keim-

ling belichtet, so macht sich schon der Einfluß der ungleich schwächer phototropisch reagierenden Zonen geltend, desgleichen die Lichtempfindlichkeit der basalen Teile, deren Effekt durch Interferenzwirkung, ungleiches Wachstum und gegenseitige Beeinflussung den Endeffekt nach Intensität und Zeit ändert.

Wir wollen eine kleine Tabelle hiehersetzen, die Versuche berücksichtigt, welche in demselben Laboratorium, mit denselben Apparaten, Methoden, bei gleicher Vorbehandlung der Keimlinge, gleicher Art (*Avena*), gleichem Reaktionsmaß (Präsentationszeit) gewonnen worden sind: wechselnd war nur die Länge der Keimlinge, die zwischen 0.3—4 cm schwankte. Die geringste Energiemenge zur Erzielung eines eben merklichen Krümmungseffektes wurde gefunden:

1) mit	25	MKS.	(Wilschke),
2) "	60.988	"	(reine Luft) (O. Richter),
3) "	45.741	"	(Labor. Luft) ("),
4) "	155.86	"	(Fröschel),
5) "	25	"	(Edelbacher, wobei eine Nachprüfung der Versuche von Wilschke angestrebt wurde).

Versuch 1 und 5 wurden mit Zonenbelichtung, 2, 3, 4 mit ganzer Belichtung der Keimlinge durchgeführt.

Der zellige Aufbau und die Verteilung der jugendlichen Gewebe ist für die Perzeption und Weiterleitung der Reize, auch der Schwerereize, von ausschlaggebender Bedeutung. Mieve hat gezeigt, daß Knotenpflanzen wie *Tradescantia*, außerordentlich geotropisch sind: ihr Wachstum erfolgt am Ende der Knoten und diese Zone vollführt auch die Krümmung. Fraglich war es, ob diese gleiche Zone auch den Reiz perzipiert, beziehungsweise die besonders empfindliche Reaktionszone darstellt. Mieve hat nun nachgewiesen, daß der Stengel sich auch krümmt, wenn man ihm sämtliche Blätter abschneidet. Hier erfolgt also keine Perzeption, eine Reaktion bleibt aber sofort aus, wenn man die Achselknospen aus einem oder zwei Internodien herausnimmt. Diese Tatsache ist deshalb von wesentlicher Bedeutung, weil ja die embryonalen zarten und vollständig mit dem kolloiden Plasma gefüllten Zellen die-

jenigen sind, welche am ehesten eine Druckwirkung empfinden können, beziehungsweise auf Quellung und Entquellung am leichtesten reagieren und außerdem für die Reizleitung schon von vornherein ein Gefälle gegen die Wachstumsorgane hin zeigen. Neben dem zelligen Aufbau stellt eben die Spitze vornehmlich deshalb das sensibelste Organ dar, weil hier jede noch so geringe Druckwirkung eben auf Grund der reinen Kolloideigenschaften am leichtesten empfunden werden kann. Wenn diese Druckwirkung, wie das bei leblosen kolloiden Systemen der Fall ist, z. B. bei Agar, Zustandsänderungen wie Änderungen der Leitfähigkeit, Viskosität, Permeabilität, Oberflächenspannung und Lichtbrechung zeigt, Phänomene, welche dem Prinzip nach auf derselben Ursache beruhen und wenn diese Änderungen auch bei minimalen Druckwirkungen wie bei der Augenlinse sich vollziehen, so ist es naheliegend, auch bei lebenden Kolloidsystemen Quellung und Entquellung für die analogen Phänomene daselbst verantwortlich zu machen. In der Tat ist dann die Richtung der Reizleitung, nämlich von der hochkolloiden Spitze bis zur Basis, entsprechend dem Gefälle der Kolloide vorgezeichnet und wird auch eingehalten. Eine Diskussion der Erklärungsversuche für geotropische Erscheinungen ist einer nächsten Abhandlung vorbehalten. Für die Erklärung des Geotropismus als Phänomen der Quellung und Entquellung beim Reaktionsmechanismus spricht ein außerordentlich instruktiver Versuch von Sachs. Läßt man nämlich ein Organ, z. B. eine sehr weiche Wurzel, ganz leicht transpirieren, so daß sie fast ans Verwelken kommt, aber keineswegs unwiederbringlich geschädigt wird, so kann man sie förmlich um den Finger biegen. Wird eine solche Wurzel horizontal gelegt, so sinkt sie rein passiv nach abwärts; legt man sie aber mit der Hälfte auf die Oberfläche des Wassers, so krümmt sie sich augenblicklich anscheinend negativ geotropisch nach aufwärts. Die Erklärung ist folgende: Die Quellung ist ein reversibler Vorgang; durch die Transpiration ist es zu einer Entquellung gekommen, die aber nicht irreparabel im Plasma ist. Hat nun eine Zellpartie Gelegenheit, Wasser von außen aufzunehmen, so wird sie natürlich wieder in den normalen Quellungs-zustand und Wassergehalt zurückkehren und damit von vornherein einen Überdruck im Innern des Organs erzeugen. Ist es die

Unterseite, die auf Wasser gelegt worden war, so wird das Organ hinaufgepreßt, so schnell, daß man die Bewegung ohneweiters mit freiem Auge verfolgen kann: innerhalb zwei Minuten steht die Wurzel um 45° gegen die Horizontale nach aufwärts gerichtet. Das zeigt, wie schnell Quellungs- und Entquellungserscheinungen vor sich gehen können, wenn die geeigneten Bedingungen gegeben sind. Der Mechanismus der Krümmung ist hier durch reine Wasserverschiebungen, beziehungsweise Differenzen im Quellungs- wasser des Plasmas bestritten. Schneidet man aus einem allseitig gleichmäßig reizbaren Stengelglied mit interkalarem Wachstum oder langgestreckter Wachstumszone einen Streifen heraus und legt ihn mit der breiten Fläche horizontal, so tritt keine Krümmung ein; wird die Lamelle aber mit der Schmalseite horizontal gelegt, so tritt positive Krümmung ein, zum Beweis, wie kleine Gewichts- respektive Druckdifferenzen schon zur Auslösung einer geotropischen Reaktion genügen. Die große Oberflächenentwicklung durch den zelligen Aufbau ist hier die Ursache, daß schon so geringe Druck- wirkungen wie das Eigengewicht des Organs weitgehende physi- kalische und chemische Umwandlungen nach sich ziehen; zeigen doch die schönen Untersuchungen von Warburg, welche Bedeu- tung große Oberflächenentwicklung bei organischen Schäumen, Hollundermark, organischen Geweben etc. für Reaktionen aller Art besitzt. Andererseits erinnere ich an die bekannten Unter- suchungen von Lepeschkin zum Nachweis der Tatsache, daß schon äußerst geringe Druckwirkungen schon sichtbare Verände- rungen des Plasmas bei geeigneten Objekten hervorrufen, denn als Spirogyrafäden mit dem Deckglase nur leicht gedrückt wurden, genügte das, um in dem völlig hyalinen Plasma einige Zeit hin- durch Granulationserscheinungen hervorzurufen, die Entquellungs- vorgänge andeuten, während welcher Zeit auch die Farbstoff- aufnahme verändert ist, ein Zustand, der durch vorsichtiges Aus- waschen wieder rückgängig gemacht werden kann. Eine Methode, um Änderungen der Permeabilität oder Oberflächenspannung zu prüfen, wäre in der Methode des mikrochemischen Kalinachweises durch Bildung des gelben Kobaltkaliumnitrits und Überführung in das schwarze Sulfid gegeben. Macallum hat so gefunden, daß Kali in einer geschlossenen Schicht in der äußersten Plasma-

membran nachzuweisen ist und daß es sich immer dort findet, wo Änderungen in der Oberflächenspannung vor sich gehen. So ist das Kali im Spirogyrafaden gleichmäßig verteilt, in der Nähe der Chromosomen etwas gehäuft. Schickt sich nun der Faden zur Kopulation an, so wird sämtliches nachweisbares Kali, noch ehe man mikroskopisch eine Ausbauchung der Membran zum Kopulations-schlauch sieht, dorthin geschafft. Wenn die Deutung Macallums richtig ist, daß nämlich das Kali sich deshalb in der Oberfläche ansammelt, weil es ein stark oberflächenaktiver Stoff mit höchster Wanderungsgeschwindigkeit ist (nach dem Wasserstoff der erste an Geschwindigkeit), so könnte man gerade die Veränderung in der Kaliverteilung prüfen, um Permeabilitätsänderungen festzustellen. Wenn man z. B. findet, daß bei den Zellen eines *Tradescantia*-Blattes die Kaliverteilung in den großen Epidermiszellen, die sehr kalireich sind, durch Belichtung oder Druck geändert wird und gleichzeitig Änderungen in der Permeabilität nachgewiesen werden, so hätte man damit eine sichere Methode gewonnen. Auffallend ist, daß Kalireichtum überall dort konstatiert wird, wo hochgradige Permeabilitätsänderungen zu erwarten sind, in den Epidermiszellen und vor allem in den embryonalen Meristemzellen.

Der Beweis, daß Quellung und Entquellung für Reizreaktionen wesentlich ist, liegt schon darin, daß 1. alle Organe, die besonders empfindlich reizbar sind, einen auffallend hohen Wassergehalt zeigen und daß bei reizbaren Pflanzen wie *Mimosa*, *Berberis*, wie Molisch gezeigt hat, sicherlich und sichtlich Wasserverschiebungen bei der Erregungsleitung vor sich gehen. 2. Die Erregungsleitung geht immer von der Spitze zur Basis, sie folgt also genau dem Potentialgefälle des Wassergehaltes kolloider Anteile. 3. Wie durch Miss Huie, de Vries, Correns, Ch. Darwin gezeigt wurde, kann tatsächlich Gelbfärbung durch Entquellung in sehr reizbaren Organen einsetzen und das ist die Erklärung für die durch Darwin in Drosera tentakeln bei der Reizung beobachteten Aggregationserscheinungen. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß diese Erklärung nichts zu tun hat mit der von Porodko auch bei anderen Energieformen gesuchten wirklichen Gerinnung. Es kann sich das höchstens in einer Vakuolenbildung und in einer Konglomerierung von kleinen Vakuolen äußern, wie es so schön an den Tröpfchen in *Drosera*

zu sehen ist oder an einer von Heilbronn und Gisela Weber nachgewiesenen Viskositätsänderung. 4. Alle Mittel, die quellungsfördernd- und hemmend wirken, fördern und hemmen die Erregungsleitung, wie Eintauchen von *Drosera*-Tentakeln in Kalklösung, welche dieselben unempfindlich macht; daß es sich hier um Unempfindlichkeit handelt, ist aber nicht richtig, wie Correns gezeigt hat, sondern nur die Erregungsleitung ist unterbunden u. zw. auf Grund einer reversiblen Gerinnung des Plasmas, was im Prinzip identisch ist mit der Hemmung von Muskelzuckungen in Kalklösung. Hieher gehört auch die von Löwi (M. m. Zeitschr., 1911) mitgeteilte Erscheinung, daß der Kalkgehalt nervöser Organe ganz auffallend mit dem Altern der Intelligenz parallel geht. 5. Dadurch ist auch die sonst unerklärliche Tatsache enträtselt, daß die Krümmungen nie so prägnant ausfallen, wenn Wasserzufuhr möglich ist, wie bei den von Gius untersuchten untergetauchten Pflanzenorganen und den von Sachs beobachteten Krümmungen unter Wasser.

Die Weiterleitung eines Reizes kann nach zwei Typen erfolgen:

1. Reizleitung mit Dekrement, wenn die Leitung ohne Einbuße nach einer präformierten Richtung hin weitergeleitet wird, wie bei einem fadenförmigen Gebilde, z. B. einem Nervenpräparat, an das Elektroden angelegt worden sind.
2. Reizleitung ohne Dekrement, wenn die Erregung sich gewissermaßen im Weiterleiten verliert wie beim Pseudopodium einer *Diffugia* oder *Cyphoderia*. Wird nämlich von diesen Sarkopoden eines der ausgestreckten Pseudopodien an einer Endstelle gereizt, so sieht man eine schwache Kontraktur und eine immer schwächer werdende Wellenbewegung gegen das basale Ende des Pseudopodiums fortlaufen. Die Erregungswelle wird immer schwächer und kann nur dann auf andere Pseudopodien übergreifen, wenn die Erregung sehr stark war. Bei pflanzlichen Organismen liegt durchgehends der letztere Typus der Erregungsleitung vor, offenbar weil die Pflanzen etwas träger reagieren und mit wenigen Ausnahmen die Erregungsleitung schließlich zu Wachstumsänderungen führt, die schließlich durch ungleiches Wachstum die Krümmung in Erscheinung treten lassen; daher spielt der Zeitfaktor hier eine besonders große Rolle.

Ferner stellen hier die Stimmungserscheinungen ein Hauptmoment dar:

So ist ein bekannter Versuch des Tierphysiologen, zwischen zwei Elektroden einen sogenannten elektrotonischen Block einzuschalten, d. h. eine Muskelzuckung, die bei Erregung durch zwei weit entfernte Elektroden zustande käme, bleibt aus, wenn man in der Mitte noch einmal zwei Elektroden anbringt und zuerst durch diese den Strom schickt. Ähnliche Versuche hat Ch. Bose bei *Mimosa* ausgeführt und sie müßten auch bei phototropischen Untersuchungen zu Resultaten führen. Um über die wirkliche Geschwindigkeit der Erregungsleitung eine Aufklärung zu erlangen, wird man durch entsprechende Versuchsanstellung dieses Dekrement willkürlich möglichst unterdrücken müssen, d. h. jede einzelne Zone wird durch jene Lichtintensität auf die betreffende Stimmung gebracht werden müssen, für die sie normalerweise empfindlich ist. Denn jede Reizaktion erregt eine Gegenaktion im Organismus, die sich je nach der Stärke als Ermüdung, Lähmung oder als Gewöhnung geltend macht. Es ist ja auch bei einem toten Kolloid durchaus nicht gleichgiltig, in welchem Tempo die Bedingungen für Quellung und Entquellung geschaffen werden: es gibt auch hier ein „Einschleichen“ mit der Reaktion, eine Shokwirkung und eine „Gewöhnung“ der Kolloide. Wird nach Einstellen auf die Stimmung der Keimling von der Spitze her phototropisch gereizt, so hat der Reiz gewissermaßen in der Leitung keinen Widerstand mehr zu überwinden und muß, was den Geschwindigkeitsfaktor betrifft, rein zutagetreten; es lassen sich dann ähnliche Erscheinungen erzielen wie bei einem elektrotonischen Block. Systeme wie Nerv-Muskelpreparate, also Systeme mit Reizleitung ohne Dekrement können zu solchen mit Dekrement gemacht werden, wenn man ihre Vitalität herabsetzt, wie das von Verworn für den leicht erstickten Nerv aufgezeigt worden ist. Die Forderung für phototropische Untersuchungen, daß jede Zone vorher auf die entsprechende Stimmung gebracht werden muß, läßt sich durch Drehen des Keimlings und durch das Tuschetropfen (ein Tuschetropfen wird in Lack aufgelöst und auf ein Glasprisma aufgetragen, das dadurch rauchbraun wird und durchsichtig bleibt) erzielen, während der Keimling rotiert. Dadurch erhalten die

einzelnen Zonen von oben nach unten entsprechend ihrer abnehmenden Empfindlichkeit immer mehr Licht, solange, bis jede einzelne Zone auf die ihr entsprechende Stimmung gebracht ist: dann erst wird mit einer Energiemenge einseitig gereizt, die der Spitzenempfindlichkeit entspricht. Die Erregungsfortleitung, wenn sie auch relativ noch recht langsam sein wird, muß dadurch ihren für den betreffenden Keimling höchsten Wert erreichen, da der Widerstand der Stimmung in den tiefer liegenden Zonen jetzt entfernt und der *Avena*-Keimling dadurch gewissermaßen aus einem System mit Dekrement zu einem solchen ohne Dekrement geworden ist.

Jede Quellung und Entquellung ist verbunden mit dem Freiwerden von Ionenelektrizität, freier elektrischer Ströme und Änderung der Oberflächenspannung. Da Quellung und Entquellung am mächtigsten im Muskel angreift, ist der Muskelstrom am stärksten, und daß Quellung und Entquellung bei Pflanzen ebenfalls so mächtig ist, zeigen die Erfahrungen von Burdon-Sanderson, nach denen die rasch reagirenden *Dionea*-Tentakeln einen Strom liefern, der dem Muskelstrom kaum nachsteht, während die durch Erregungsleitung in Keimpflanzen ausgelösten Ströme den Aktionsströmen der glatten Muskulatur entsprechen. Nur wenn Quellung und Entquellung eine wesentliche Rolle dabei spielt, ist es erklärlich, daß tote Organe, wie Wasserleitungsorgane eine Rolle bei der Erregungsleitung spielen, wie Linsbauer bei *Mimosa* gezeigt hat. Das geht auch besonders schön aus dem Verhalten einzelliger Organismen hervor: ihre Form, z. B. bei *Euglena*, ist bei freier Beweglichkeit ziemlich variabel; bei heftiger Reizung sehen wir dann, wie der Organismus förmlich zusammensuckt und dabei sein Volumen etwas verkleinert, was nur durch Wasserabgabe möglich ist; ähnliche Fälle sind die von Bennecke gesehene „Reizplasmolyse“ und die von Osterhout beschriebene Plasmolyse in reinem dest. Wasser bei Temperaturänderungen; sie erfolgt nur in reinem Wasser, weil nur hier die nötige Potentialdifferenz zwischen der Innenlösung und dem reinen Außenmedium gegeben ist. Die Frage, wie weit Entquellungsvorgänge bei den Reizerscheinungen der Einzelligen eine Rolle spielen, könnte durch Kultur derselben in verschieden molaren Salzlösungen bearbeitet werden.

Erregung, Ermüdung, Lähmung sind drei Phasen, die durch ununterbrochene Übergänge mit einander verbunden sind, eigentlich nur durch das Wort von einander getrennt, denn jede, auch die minimalste Erregung führt zur Ermüdung, die reversibel ist, wenn der Erregungsprozeß nach Zeit und Intensität innerhalb der Lebensgrenzen liegt. Knapp an der Lebensgrenze, gegen das Maximum, sehen wir die Erregung in Ermüdung übergehen, bezw. die Lebensgrenze überschreiten und zur Lähmung oder Starre führen. Daher sind auch alle Kurven physiologischer Prozesse Linien, die immer einen Minimum- Optimum- und Maximumpunkt zeigen. Es handelt sich aber wieder nur um ein Wort; denn das, was man als Optimum bezeichnet, ist jener Zustand, wo eben das stationäre Gleichgewicht erhalten ist u. zw. am besten erhalten ist, weil es den optimalen Gleichgewichtszustand jeder chemischen Reaktion anzeigt. Wenn eine Wurzel durch schwaches Licht gereizt wird und der Reiz pflanzt sich entsprechend dem ganzen Bau in der Längsrichtung fort, so wird die Ermüdung auf dieser Seite am größten sein, daher die Krümmung zum Licht hin. Steigt jetzt die Lichtintensität langsam an, so wird schließlich die ganze Wurzelspitze und nicht nur die eine Hälfte durch Erregung und Ermüdung alteriert werden müssen und diese allseitige relative Ermüdung, resp. allseitige relative Erregung bezeichnen wir als Indifferenzzustand, d. h. die Wurzel zeigt, obzwar sie gereizt wird, keine Reaktion. Steigt die Lichtintensität weiter, so wird sich die Wurzel vom Licht weg krümmen, weil jetzt die relative Ermüdung auf der rückwärtigen Seite größer ist; wieder einseitig größer ist die einseitige Reizfortpflanzung, die also wieder eine einseitig gerichtete Krümmungsbewegung hervorrufen muß. Dieses Wachstum vom Lichte weg hat mit dem wirklichen primären Vorgang der Reizung nichts zu tun, ist vielmehr ein sekundärer Prozeß. Es ist ja undenkbar, daß die dem gleichen Prozeß entsprechende Reaktion positiv, indifferent und negativ sein kann. Wir sehen daher auch, wie dieser zweite Prozeß sehr bald in Lähmung übergehen kann. Das ist die Erklärung für das Eintreten positiver und negativer Reaktion, wenn das Organ nicht vorher auf die entsprechende Höhe gestimmt, adaptiert, war. Ganz anders, wenn das Organ vorher adaptiert wird: in diesem Falle bekommen

wir bei jeder Reizstärke, welche nur nicht die Grenze der Lebensfähigkeit des Organes überschreiten darf, auf allen Wegen positive Krümmungen. So hat Pringsheim¹⁾ gezeigt, daß, wenn eine bestimmte Lichtmenge einseitig geboten wird, ohne daß die Präsentationszeit erreicht wurde, die Krümmung ausbleibt. Umgekehrt löst sogar ein Mehrwert über die Präsentationszeit hinaus bei *Avena* keine Krümmung aus, wenn nachher allseitig beleuchtet wird. Es wird dann eben Reizung und Erregung von allen Seiten her einsetzen. Nehmen wir einen im Dunkeln gewachsenen Keimling und stellen ihn in angemessener Entfernung vor eine Lichtquelle: es setzt eine Krümmung ein, die aber sehr bald zur Ruhe kommt, der Keimling bleibt schließlich fixiert. Das gleiche Licht, das die Reaktion auslöste, läßt also die Reaktion nicht zu Ende kommen, sondern bringt sie zum Stillstand. Das zugeführte Licht kann aber nur so lange als Reiz wirken, als das Organ nicht allseitig adaptiert, in seiner Gänze auf die Stimmung gebracht ist. Ist es das, dann ist es ganz gleichgiltig, wie lange Energie von außen zugeführt wird, das Organ kann keine Krümmung, keine physiologische Reaktion ausführen, da es im stationären Gleichgewicht mit der zugeführten Energie ist; alle zugeführte Energie wird zu nichts anderem verwendet, als um dieses Gleichgewicht zu erhalten. Ändert sich die zugeführte Energie nach Richtung und Zeit, dann ändert sich, wenn dieses relative stationäre Gleichgewicht nicht inzwischen durch Wachstum fixiert worden ist, die Reaktion. Ist sie fixiert, dann kann natürlich die Krümmung nicht mehr rückgängig gemacht werden, ist sie nicht fixiert und es ändert sich die Energiezufuhr nach einem relativen Nullwert, d. h. ich verdunkle, so geht die Krümmung von selbst wieder zurück, weil der Dunkelprozeß jetzt allein einsetzen kann, der Lichtprozeß verschwindet und das Gleichgewicht in einer andern Lage gefunden werden muß. Das ist die einfachste und in sich widerspruchlose Erklärung des Autotropismus.²⁾

¹⁾ Beiträge z. Physiologie 9.

²⁾ Nach Pfeffer ist Autotropismus das Einstellen eines aus seiner Ruhelage gebrachten Pflanzenorgans nach Ausschalten äußerer Richtungskräfte, bzw. deren einseitiger Angriffsrichtung. Es ist nicht ersichtlich, wo eigentlich der neue Reizanlaß herkommt, ob es ein Nachklingen einer Gegenreaktion

Daß jede, noch so kleine Erregung in der Tat einen Eindruck hinterläßt, geht am schönsten aus den Untersuchungen von Steinach¹⁾ hervor, der gezeigt hat, daß das Summationsvermögen von Reizen eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz ist und daß die Fähigkeit zu dieser Summation u. zw. der gleichmäßigen Summation, das wichtigste und sicherste Kennzeichen einer intakten, nicht ermüdeten Substanz ist. Den Ermüdungsfaktor berücksichtigen, heißt aber das Objekt vorher auf die entsprechende Stimmung bringen und von da an erst die Zahlenwerte berücksichtigen, wie Pringsheim und neuerdings Arisz postulieren. Alle die einzelnen Kurven aus solchen Vorgängen, die in außerordentlicher Mannigfaltigkeit variieren, sind Spezialfälle des Weber-Fechnerschen Gesetzes, d. h. die relativen Reizzuwächse sind konstant.

An schnell reaktionsfähigen Pflanzen wie *Avena*, *Brassica*, *Lepidium* etc. hat Fröschel in seinen bekannten Untersuchungen das als Hyperbelgesetz bezeichnete Verhalten der Keimlinge gegenüber einer bestimmten einfallenden Lichtmenge studiert. Dabei hat sich ergeben, daß bei Reizung, ohne daß die Keimlinge vorher auf die entsprechende Stimmung gebracht worden waren und bei vollständiger Belichtung des Keimlings, immer eine konstante Energiemenge notwendig ist, um eine eben merkliche Reaktion auszulösen. Die bei variiertener Energiemenge dazu erforderliche Zeit nannte er Präsentationszeit $x \cdot y = k$. Dieses Gesetz, aus seinen Zahlenwerten graphisch dargestellt, ergibt eine gleichseitige Hyperbel, auffallenderweise aber mit einer Abweichung gegen die obere und untere Grenze hin, also gerade dort, wo die Richtigkeit einer Ableitung für das gesetzmäßige Verhalten sich am besten bewähren müßte. Der Grund dafür liegt in der Art der Versuchsanstellung. Denn um viele Zahlenwerte zu erhalten, müssen verschiedene Keimlinge genommen werden, die Versuche werden zu verschiedenen Zeiten, bei, wenn auch wenig variierenden äußeren

von früher her ist oder ob eine neue Perzeption stattgefunden hat; die frühere Krümmung ist indessen durch Wachstum fixiert und eine Änderung kann nur in der neuen, noch wachstumfähigen Zone eintreten; indessen dürfte die Zone der Krümmung einer früheren Reaktion auf die neue Perzeption korrelativ rückwirken.

¹⁾ Pflügers Archiv, 125 (1908).

Bedingungen aufgestellt, während die strenge Giltigkeit des Gesetzes am besten hervortreten müßte, wenn man die Versuche hintereinander am gleichen Objekt durchführen könnte. Solche Versuche sind aus experimentellen Gründen bei Pflanzen ausgeschlossen, weil die Wachstumskrümmung zu lange dauert und anhält, langsam zurückgeht und dann schon wieder ein ganz anderer Gleichgewichtszustand hergestellt ist, andere Zellen gereizt werden müßten. Solche Versuche sind aber an Nerv.-Muskelpräparaten zu machen, die man durch leichte Narkose pflanzlichen Systemen näher bringt. Dann zeigt sich aber, daß wir gar keine Hyperbel, sondern eine Logarithmenkurve vor uns haben (Verworn); es treten aber hier gerade diejenigen Momente, die beim Hyperbelgesetz nicht berücksichtigt sein können, ganz besonders markant hervor, das ist die Stimmung, d. h. die Summationswirkung, die relative Ermüdung und bei längerer Reizung die immer langsamer einsetzende Erholung. Aus solchen Versuchen müssen wir einen Rückschluß auf das Verhalten von Pflanzenkeimlingen ziehen, denn durch die hier unerläßliche Versuchsanstellung müssen Momente umgangen werden, die für den Charakter der Reizerscheinungen wesentlich sind und nur dadurch sind die Abweichungen an den Enden der Hyperbel zu erklären. Noch aus einem anderen Grund sind diese Verhältnisse wichtig, denn das Bunsen-Roscoësche Gesetz $it = k$ stimmt ja auch für rein chemische Systeme nur dann, wenn jedesmal ein anderer Versuch zur Erlangung eines bestimmten Wertes herangezogen wird. Wird es z. B. derart geprüft, daß man die Umsetzungen in der feuchten Platte durch Änderung der Leitfähigkeit bestimmt, so zeigt es sich, daß es gar nicht gleichgiltig ist, wie Intensität und Zeit aufeinander folgen und verteilt sind, sondern daß bei aufrecht erhaltener Intensität und konstanter Zeit sogar die Platte Ermüdungserscheinungen zeigt, die beherrscht sind von dem von Schwarzschild abgeleiteten Gesetz $i \cdot t_n^1 = k$. Das muß natürlich in komplizierten organisierten Systemen sich noch markanter geltend machen. Es ist also hier nicht, wie immer hervorgehoben wird, ganz gleich, wie Intensität und Zeit verteilt sind, um einen eben merklichen Effekt hervorzurufen, sondern es spielt dabei die zeitliche und örtliche Verteilung und das Variieren der Intensität je nach dem Objekt lauter gleich

wichtige Rollen. Wenn z. B. die Sporangienträger von *Phycomyces* im Lichte gezogen und dann einer einseitigen Lichtquelle ausgesetzt sind, so krümmen sie sich nicht, wogegen im Dunkeln gewachsene sehr starke Krümmungen zeigen. Stimmung und Ermüdungsercheinungen sowie das schließlich angestrebte Einstellen ins stationäre Gleichgewicht spielen eben eine wichtige Rolle. Es ist ja klar, daß ein Lichtblitz von $1/2000''$ mit einer sehr starken Lampe förmlich eine Stoßwirkung durch die ganze Pflanze schickt, während eine schwache Lichtquelle bei sehr lange andauernder Belichtung den Keimling langsam auf die Stimmung bringt, wobei er selbst weiterwächst und schließlich dauernd in diesem Gleichgewicht eingestellt bleibt. Das allgemeine Gesetz, von dem der Hyperbelgesetz ein Spezialfall ist, bleibt das Massenwirkungsgesetz von Guldberg und Wage, das Anstreben nach einem harmonischen Gleichgewicht. Auch das Sinus-, das Talbotsche, das Tröndlesche Reaktionsgesetz lassen sich in gleicher Weise erklären und daß dem so ist, geht schon aus dem Umstand hervor, daß gerade jene Organe oder reizbaren Elemente sich am besten nach dem Hyperbelgesetz verhalten, die, wie die Netzhaut, am leichtesten zu ermüden sind. Von Nathansohn und Pringsheim ist die Frage ventilirt worden, ob das Talbotsche Gesetz, das für die Netzhaut gilt und das ein Spezialfall des Hyperbelgesetzes ist, auch für Pflanzen gilt. Die Objekte wurden in der Mitte zwischen einer konstanten und einer intermittierenden Lichtquelle aufgestellt und das Verhältnis zwischen Intermittenz und Konstanz der Lichtquelle bei erzielttem gleichem Effekt ermittelt. Danach gilt das Talbotsche Gesetz auch für Pflanzen. Indessen ist nicht beachtet worden, daß intermittierende Beleuchtung beim menschlichen Auge etwas prinzipiell anderes ist: es ist immer das gleiche menschliche Auge und bei fixierter Kopflage dieselbe Stelle der Netzhaut, die einmal konstant, das anderemal intermittierend gereizt wird, während bei pflanzlichen Keimlingen noch dazu etiolirten, die durchscheinend wie Milchglas sind, eine absolute Dunkelperiode überhaupt nicht hergestellt werden kann; denn das Licht der konstanten Lichtquelle beleuchtet ja auch die angeblich dunkel gehaltene Seite und löst dort eine Erregung aus, während das Licht, das dann an der Flanke neuerdings einfällt, mit diesem

Licht- und Dunkelprozeß abwechselnd interferieren muß. Wäre es möglich, den Versuch so aufzustellen, daß wirklich Licht- und Dunkelperiode geschaffen ist, dürften die Resultate wesentlich andere sein. Nathansohn-Pringsheim selbst schildern das Einsetzen einer merkbaren Ermüdung, einer sogenannten „kritischen Periode“, völlig entsprechend dem Flimmern bei rasch aufeinander folgender Reizung. Wenn das Organ auf die entsprechende Stimmung gebracht ist, dann kann sogar, wie Guttenberg zeigt, eine akropetale Reizleitung beobachtet werden; aber erst bei Bestrahlung mit 800.000 MKS. ist bei *Avena* in diesem Falle eine Potentialdifferenz erzielbar.

Wird der Faktor der Ermüdung, beziehungsweise der Stimmungsfaktor berücksichtigt, so ergibt sich, daß die einzelnen Kurven sich in Logarithmenkurven auflösen. Hat man auf den entsprechenden Wert gebracht und hier einige Zeit konstant erhalten, dann wird auch die physiologische Wirkung konstant sein, d. h. man erhält keine Empfindung bei physiol.-psychol. Untersuchungen und keine Reizreaktion bei physiol. Versuchen, man erhält in diesem Fall die reine gerade Linie. Tut man das nicht, so unterliegt das Objekt der Ermüdung, beziehungsweise der Starre, man mißt nur die rein chemischen Reaktionen und erhält eine Hyperbel, beziehungsweise umgerechnet die Logarithmenkurve, die logarithmiert, wieder eine Gerade gibt.

Kurven, die darauf hin geprüft wurden, sind die umgerechnete Hyperbelkurve $xy = k$, die Nernst-Baratsche Kurve der Muskelzuckung $i\sqrt{t} = k$, die Wachstumskurve, gemessen an der einzelnen Pflanze, Tröndles Gesetz der Permeabilitätsänderung durch Bestrahlung, die Wachstumskorrelation von Gerassimow. Alle diese Kurven lassen sich auf das Gesetz der Massenwirkung zurückführen. Denn die graphische Darstellung der gefundenen Werte bei Experimenten, wo das gleiche Phänomen an verschiedenen Objekten verfolgt wird, wo man also den Stimmungsfaktor umgeht, führt ebenfalls immer zu einer Logarithmenkurve, die die graphische Darstellung des Massenwirkungsgesetzes in heterogenen Systemen ist. So lassen sich die Kurven der Volumzunahme in chemischen oder physikalischen Systemen den Wachstumserscheinungen entgegenstellen, Paulis Quellungskurven denen von Gerassimows

Kernplasmarelation. Man muß also zeitliche und räumliche Momente erst auf das Gleiche reduzieren und kann dann erst die Gesetzmäßigkeit formulieren. Dann ergibt sich eben, daß alle diese Gesetze nur Gruppen des Weber-Fechnerschen Gesetzes sind und daß, wenn man im Organismus das Physiologische wegläßt, man das Massenwirkungsgesetz, das Gesetz der chemischen und physikalischen Vorgänge erhält, das ist eine Logarithmenkurve.

Von van't Hoff wurde der wichtige Satz der maximalen Arbeit gefunden, der besagt, daß die maximale Arbeit, die bei der freiwilligen chemischen Umwandlung bestimmter Mengen von Stoffen gewonnen werden kann, umso größer ist, je weiter das Reaktionssystem vom Gleichgewichtszustand entfernt ist, oder mathematisch formuliert:

$A = RT (\ln k - \ln x) = RT \ln \frac{k}{x}$. R ist die Gaskonstante, T die absolute Temperatur. $pv = RT$, also $R = \frac{pv}{T}$. Die Werte eingeführt ergibt: $A = \frac{pv}{T} \cdot T (\ln k - \ln x) = \frac{pv}{T} \cdot T \cdot \ln \frac{k}{x}$, x ist dabei das Verhältnis der Konzentrationen a_1 des Körpers A und b_1 des Körpers B ; also $\frac{a_1}{b_1}$ oder $\frac{b_1}{a_1} = x$; k ist der Wert des Verhältnisses a des Körpers A und b des Körpers B , wenn sich die beiden im Ausgangspunkte des Gleichgewichtes befinden, also $\frac{a}{b}$ bzw. $\frac{b}{a} = k$. Demnach ist k das Verhältnis für das ruhende, x jenes für das bewegte Gleichgewicht. Ist $\frac{k}{x}$ nun so eingestellt, daß scheinbar ruhendes Gleichgewicht herrscht, also Wirkung und Gegenwirkung sich die Wage halten, dann ist das Verhältnis ein relatives Minimum, also $\frac{k}{x} = 1$; folglich auch $\frac{lk}{lx} = 1$.

$$\begin{aligned} A &= R \cdot T \cdot \ln \frac{k}{x}; R = \frac{pv}{T} \\ &= \frac{pv}{T} \cdot T \cdot \log \frac{k}{x} \\ &= pv \cdot \log \frac{k}{x} \\ &= pv \cdot 1 \\ A &= p \cdot v \end{aligned}$$

Das ist nun eine Hyperbel, wenn die v -Werte auf der Abszisse, die p -Werte auf der Ordinate aufgetragen werden. Hier gibt es also nur zwei Variable, im van't Hoff'schen Satz deren drei, nämlich $\frac{pv}{T}$, T , $\left(\frac{k}{x}\right)$. Diese dritte Größe, selbst ein Logarithmus, bedingt die Logarithmenkurve nur deshalb, weil dieses Verhältnis sich im einzelnen Versuch durch Wirkung und Gegenwirkung stetig ändert. Im Massenversuch dagegen wird dieses Verhältnis absichtlich konstant gehalten und so aus der Rechnung eliminiert.

Dieses Gesetz ist nichts anderes als das Massenwirkungsgesetz von Guldberg-Wage physiologisch interpretiert.

Das Einstellen auf die Stimmung wird anfangs rascher erfolgen als zu der Zeit, wo das System dem Gleichgewichtszustand als erstrebtem Zustand näher kommt. Die Zunahme erfolgt dann eben nach dem Satz der maximalen Arbeit, sie geht also nicht direkt proportional vor sich, sondern proportional dem Logarithmus der relativen Verhältnisse der Zeiten.

$$t_1 = 1 \cdot \lg \frac{t_2}{t_1}, \text{ wo } t_1 \text{ der Ausgangspunkt, } t_2 \text{ ein neues Intervall ist.}$$

$$t_2 = 2 \cdot \lg \frac{t_3}{t_2}$$

$$t_3 = 3 \cdot \lg \frac{t_4}{t_3}$$

$$t_x = x \cdot \lg \frac{t_{x+1}}{t_x}$$

Nur dann, wenn $t_2 = t_1$, also $\frac{t_2}{t_1} = 1$ ist, also im Minimum, ist auch $\frac{\lg t_2}{\lg t_1} = 1$. Dann aber ist das kein Vorgang, sondern ein Zustand, resp. ein Vorgang mit konstanter Geschwindigkeit und ein Gleichgewicht in einer Ruhelage. Dann ist $k = x \cdot y = i \cdot t$ im Hyperbelgesetz und $k = i \cdot t \cdot \lg \frac{t_1}{t}$ im Weber-Fechnerschen Gesetz. Ist z. B. t_1 die Reaktionszeit, t die Präsentationszeit, so ist für jede beliebige Intensität und zugehörige Präsentationszeit

die entsprechende Reaktionszeit und Intensität im voraus zu berechnen, wenn eben merkliche Krümmungen als Maß genommen werden.

Das sind einige Gedanken für die Prinzipien einer vergleichenden Behandlung der Ergebnisse der organischen und anorganischen Naturwissenschaften, soweit sie messend Vorgänge verfolgt haben,

Dodecas Conocephalidarum novarum

descriptarum ab

H. Karny.

(Eingelaufen am 30. Januar 1918.)

Subfam. Copiphorinae.

Genus *Euconocephalus* Karny.

Euconocephalus pyrgocorypha n. sp.

Testaceus, mandibulis ad majorem partem nigris, femoribus omnibus fuscoconspersis et punctatis, pronoto carinis lateralibus flavo-testaceis ornato. Fastigium verticis conicum, a fastigio frontis distincte divisum, dimidiam frontis longitudinem subattingens, oculo plus duplo longius, apice acuminatum, subtus concolor et basi distincte dentatum. Pronotum marginibus antico et postico truncatis; lobi laterales longiores quam altiores, margine infero pallido, subrecto, vix obliquo, angulis omnibus rotundatis, sinu humerali distincto. Elytra apicem ovipositoris attingentia, angusta, apice rotundato-truncata, margine antico pallido, pellucido, venis radialibus pallidis, testaceis; vena costali indistincta, cum radio parallela. Meso- et metasternum lateribus concoloribus, haud nigro-fasciatis. Femora 4 anteriora margine antico spinis 3 armato, postico mutico; postica brevissima, apicem abdominis haud attingentia, subtus margine externo spinis circiter 10 armata. Ovipositor brevissimus, femoribus posticis distincte brevior, margine superiore recto, inferiore leviter

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [70](#)

Autor(en)/Author(s): Grafe Viktor

Artikel/Article: [Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. 1-21](#)