Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte.

Von

Kurt Stern.

Aus dem Institut für animalische Physiologie, Theodor Stern Haus, Frankfurt a. M.

Mit 3 Abbildungen im Text.

I.

Die polaren Erscheinungen.

In einer früheren Arbeit[1] habe ich Versuche über die elektrische Reizung von Berberisstaubfäden beschrieben. Gereizt wurde mit Kondensatorentladung bei niedriger und hoher Spannung. Bei niedriger Spannung (etwa 40 Volt.) wurden die Elektroden an die Spitze je eines Blütenblattes zweier Nachbarblüten angelegt und es ergab sich eine stärkere Reizwirkung an den Staubblättern derjenigen Blüte, welcher der Minuspol anlag, wenngleich die Polarität sehr wenig ausgesprochen war und oft auch das entgegengesetzte Verhalten beobachtet wurde. Bei hohen Spannungen wurden die Elektroden auf die Narben zweier Nachbarblüten gelegt und es ergab sich hier eine scharf ausgesprochene Pluspolarität, indem stets die Staubblätter der Blüte reagierten, deren Narbe der Pluspol anlag, während in der anderen kaum eine Reaktion auftrat. An diese Versuchsergebnisse wurde in diesem Jahre angeknüpft. Die Verwendung unpolarisierbarer Elektroden erwies sich aus Gründen, die im Abschnitt III, erörtert werden, als überflüssig. Statt ihrer wurden gewöhnliche Nadeln als Elektroden benutzt.

1. Versuche mit Kondensatorentladung.

a) Versuchsanordnung. Während ich in Tübingen die Kondensatorreizungen dadurch bewirkte, daß ich den Kondensator durch die Pflanze hindurch auflud, habe ich in Frankfurt

[1]) Stern, K., Ber. d. d. bot. Ges. 1921. 39, 3.

den Kondensator durch die Pflanze entladen. Seine Pole wurden mit den mittleren Klemmen einer Wippe ohne Kreuz verbunden, deren rechte bzw. linke Klemmen je nach der Stellung des Bügels mit den Polen einer Gleichstromleitung bezw. den Elektroden an der Pflanze verbunden waren, so daß der Kondensator je nach der Stellung des Bügels aufgeladen bzw. durch die Pflanze entladen wurde (Abb. 1). Die Blütensprosse standen in Erlenmeyerkölbchen in Leitungswasser und die Nadeln wurden an je ein Blütenblatt oder die Narbe zweier Nachbarblüten angelegt. Da indes durch Berührung mit Nachbarblüten bei Verwendung ganzer Blütensprosse leicht Nebenschlüsse entstehen, die den Stromverlauf und die Reaktion stören, so wurde meist aus der Blütensproßachse ein kleines Stück mit zwei Blüten herausgeschnitten und mittels Watte in ein durchbohrtes Korkplättchen gesteckt, das auf den Flüssigkeitsspiegel des Erlenmeyerkölbchens aufgesetzt wurde.

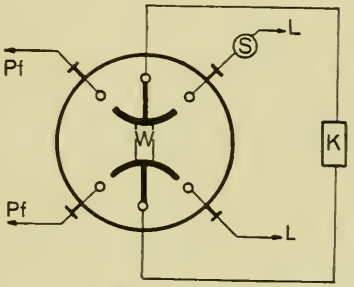

Abb. 1. W = Wippe, K = Kondensator, L = Leitung, Pf = zur Pflanze, S = Schlüssel.

b) Ergebnisse. Bei den Versuchen, in denen die Elektroden den Kronenblättern anlagen, ergab sich bei Spannungen von etwa 40 Volt wie in Tübingen eine sehr wenig ausgeprägte Minuspolarität, indem das Staubblatt zuckte, das demjenigen Kronenblatt anlag, zu dem die negative Elektrode führte, während in der anderen Blüte keine Reaktion auftrat. Sehr oft aber wurde auch Reaktion am Pluspol beobachtet, während am Minuspol kein Staubblatt zuckte. Bei hoher Spannung, etwa 240 Volt, trat meistens Reaktion an beiden Polen auf. Liegen die Elektroden den Narben zweier Nachbarblüten an, so tritt bei niedrigen Spannungen überhaupt keine Reaktion auf, bei hohen Spannungen etwa von 160 Volt an zucken einige oder alle Staubblätter in der Blüte, deren Narbe der Pluspol anliegt, während am negativen Pol keine Reaktion auftritt. Es handelt sich bei dieser Erscheinung nicht um eine Polarität, die nur dadurch vorgetäuscht wird, daß etwa in der

einen Blüte die Stromdichte infolge des ja sicher nicht ganz symmetrischen Stromverlaufes unter der Schwelle bleibt, in der anderen über der Schwelle liegt, während bei gleicher Stromdichte die polare Wirkung verschwinden würde. Es liegt vielmehr zweifellos echte Polarität vor, verschiedene physiologische Wirkung von Kathode und Anode; das beweist nicht nur das völlig regelmäßige Auftreten der Reaktion am Pluspol, sofern man normale Blüten hat und sorgfältig darauf achtet, daß sich keine Stromschleifen bilden. Es wird schlagender noch bewiesen durch Reihenversuche an ein und demselben Blütenpaar. Hat die Reaktion nämlich stattgefunden und wartet man etwa 10 Minuten, bis die Staubblätter wieder völlig zurückgekrümmt und einige Minuten in dieser Lage geblieben sind, und polt um, so reagiert nunmehr die Blüte, die vorher in Ruhe geblieben ist und die vorher reagierende bleibt jetzt in Ruhe. Wartet man nun wieder 10 Minuten und reizt ohne umzupolen, so reagiert wieder dieselbe Blüte am Pluspol wie vor 10 Minuten, ein Beweis also, daß die Blüte durch vorangegangene Reizung nicht etwa in ihrer Reaktionsfähigkeit wesentlich beeinträchtigt ist. Die Reizschwelle liegt je nach der Frische der Blüte sehr verschieden. So erhält man bei 240 Volt mit frischen Blüten bei 0,01 Mf. die beschriebenen Reaktionen, bei Blüten, die bereits einen Tag vorher gepflückt waren, erwiesen sich 0,01 Mf. und 0,1 Mf. als völlig wirkungslos und erst bei 1 Mf. trat Reizung ein. Die Turgeszenz der Blüte spielt offenbar eine große Rolle, aber wohl sicher auch viele andere Faktoren. Bei gut reizbaren Blüten beobachtet man besonders bei hohen Kondensatorkapazitäten statt der polaren Reizung häufig bipolare. Die Versuche mit Gleichstrom und Induktionsschlägen zeigten mit voller Evidenz, daß bei Reizung kurz über der Reizschwelle stets unipolare Reaktion auftritt, bei stärkerer Reizung bipolare. Damit ist für die Berberisstaubblätter ein Verhalten gezeigt, das völlig mit dem von Bose für die Blattgelenkreaktionen der Sensitiven nachgewiesenen Verhalten übereinstimmt.

2. Versuche mit Gleichstrom.

a) Versuchsanordnung. Die Pole der 240 Volt-Gleichstromleitung waren an die Enden eines Ruhstratschen Schiebe-

widerstandes von 3100 Ω angelegt und durch Abzweigung von dem verschiebbaren Kontakt konnten alle Spannungen von 0—240 Volt der Pflanze zugeführt werden. Die Spannung wurde an einem eingeschalteten Voltmeter abgelesen (Abb. 2).

b) Ergebnisse. Geht man nun, wenn z. B. die Elektroden wieder auf den Narben eines Blütenpaares liegen, durch Verschieben des Rheostatenkontaktes von niedrigen Spannungen, bei denen noch keine Reizung eintritt, höher, so zuckt zunächst ein Staubblatt in der Blüte an der Pluselektrode, bei noch höherer Spannung immer mehr, schließlich auch die Staubblätter an der Minusblüte. Dabei müssen nicht gerade alle Staubblätter zuerst in der Plusblüte gezuckt haben, bevor in der Minusblüte die Zuckungen beginnen, sondern oft zuckt auch schon, wenn erst wenige Staubblätter in der Plusblüte gezuckt haben, das eine oder andere Staubblatt in der Minusblüte, ohne daß jedoch die deutlich stärkere Wirkung des Pluspols bei den schwächeren Reizen irgendwie verdeckt würde. Es ist für das geschilderte Verhalten ziemlich gleichgültig, ob man beim Vorgehen zu höheren Spannungen jedesmal, wenn ein Staubblatt gezuckt hat, den Strom ausschaltet, wartet, bis die Krümmung zurückgegangen ist und nun erst wieder bei etwas höherer Spannung einschaltet oder ob man ohne auszuschalten die Spannung rasch immermehr wachsen läßt.

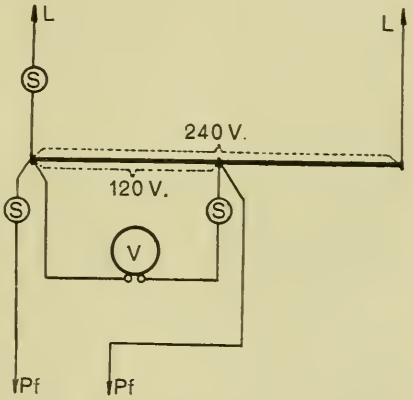

Abb. 2. L = Leitung, S = Schlüssel, V = Voltmeter, Pf = Pflanze.

Ein recht interessantes Bild zeigt sich oft beim plötzlichen Anlegen von hohen Spannungen. Jetzt zucken sämtliche Staubblätter in beiden Blüten, aber die am Pluspol deutlich früher als die am Minuspol. Oft freilich ist dieser Zeitunterschied auch nicht merklich. Ferner wurden Versuche, bei denen die Nadeln gegenüberliegenden Kronenblättern einer Blüte oder eines Blütenpaares anlagen, ausgeführt und es ergab sich eine sehr

schlecht ausgeprägte Minuspolarität bei niedrigen Spannungen; bei hohen Spannungen trat Reaktion an beiden Polen auf. In meiner ersten Arbeit mußte ich noch die Frage offen lassen, ob es sich bei dem Auftreten von Minus- und Pluspolarität beim Anlegen der Elektroden an Kronenblätter bzw. Narben bei niedrigen bzw. hohen Spannungen um eine Umstimmung der Polarität mit steigender Spannung und demnach Stromstärke handelt, wie sie bei den Sensitiven von Bose und mir beobachtet wurde, oder aber, ob die verschiedene Polarität auf der Verschiedenheit des Auflagepunktes der Elektroden und demnach auf verschiedenem Stromverlauf im Staubblatt beruht. Die diesjährigen Versuche beweisen, daß die erste Annahme nicht zulässig ist. Die Pluspolarität tritt ja bei Anlegen der Nadeln auf die Narben eines Blütenpaares an der Reizschwelle auf, und die hohe Spannung, die zur Erreichung der Zuckung notwendig ist, ist im Gegensatz zu den niedrigen, bei der sich die Minuspolarität zeigt, offenbar nur Folge entweder des höheren Widerstandes des Pflanzengewebes oder der geringeren Stromdichte im reizbaren Organ oder beider Faktoren bei dieser Versuchsanordnung. Die Verschiedenheit der Polarität aber muß auf verschiedenem Stromverlauf in beiden Versuchsanordnungen beruhen. Ich hoffe im nächsten Jahre diese Frage endgültig klären zu können und will nur bemerken, daß es nach dem ganzen Bau der Blüte wahrscheinlich ist, daß die Berberisstaubblätter anodische Polarität zeigen, d. h., daß bei polarer Reaktion der Eintritt des Stromes in das reizbare Gewebe stärker reizt als sein Austritt.

3. Versuche mit Induktionsschlägen.

a) Versuchsanordnung. Drei parallel geschaltete Akkumulatoren von je 2,1 Volt, ein Ampèremeter, ein Schiebewiderstand und ein Quecksilberschlüssel werden in den primären Stromkreis eines Funkeninduktors hintereinander geschaltet. Durch Variieren des Widerstandes konnte die meßbare Stromstärke im primären Stromkreis zwischen $1 \cdot 10^{-3}$ Amp. (untere Grenze des Meßbereichs des Ampèremeters) und einigen Amp. verändert werden. In den sekundären Kreis war ein Quecksilberschlüssel und eine Wippe, sowie die Elektroden mit den

zu reizenden Blüten eingeschaltet (Abb. 3). Der Schlüssel diente als Kurzschlußschlüssel zum Abblenden des Öffnungs- bzw. Schließungsschlages, indem bei geschlossenem Schlüssel der Öffnungs- bzw. Schließungsschlag wesentlich durch den Schlüssel ging, infolge seines geringen Widerstandes, bei offenem durch die Pflanze. Die Wippe dient dazu, um gleichgerichtete Schließungs- und Öffnungsschläge zu erzielen. Die Leitungen des sekundären Kreises waren durch Führen über Glasstäbe und -platten von der Berührung mit Metall und Holz isoliert. Bei der ersten Versuchsreihe wurden die Elektroden an die Spitzen zweier gegenüberliegender Kronenblätter einer Blüte angelegt, bei der zweiten an die Narben zweier Nachbarblüten. Es wurde nun zunächst gereizt mit unterschwelligen Schlägen, indem die Stromstärke im primären Kreis möglichst niedrig gehalten wurde, z. B. 0,05 Amp. Nach jedem Schließungsschlag, bei dem also zunächst noch keine Reaktion erfolgte, wurde zwei Minuten gewartet und nun mit einer um 0,05 Amp. höheren Stromstärke im primären Kreis gereizt. Nach jeder eingetretenen Reaktion wurde zehn Minuten gewartet und nun ebenso für die Öffnungsschläge die Reizschwelle durch allmähliche Steigerung der Stromstärke im primären Kreis erreicht.

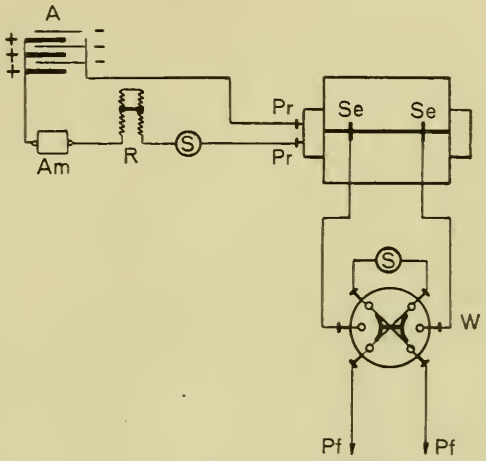

Abb. 3. A = Akkumulator, Am = Ampèremeter, R = Widerstand, S = Schlüssel, Pr = primäre Spule, Se = sek. Spule, W = Wippe, Pf = zur Pflanze.

Die Ausführung der Versuche besteht in folgenden Handhabungen. Zunächst wird bei geschlossenem Kurzschlußschlüssel im sekundären Kreis durch Schließen des Schlüssels im primären Kreis und Verschieben des Rheostatenkontaktes eine gewünschte Stromstärke im primären Stromkreis hergestellt. Dann wird

zuerst der primäre Kreis geöffnet, darauf der Kurzschlußschlüssel im sekundären Kreis. Nunmehr wird der primäre Kreis wieder geschlossen, so daß der — bei der gewünschten Stromstärke im primären Kreis — entstehende Schließungsschlag im sekundären Kreis durch die Pflanze geht. Nun wird wieder der Kurzschlußschlüssel geschlossen, darauf im primären Stromkreis die 0,05 Amp. höhere Stromstärke eingestellt, primärer Kreis, nachher Kurzschlußschlüssel geöffnet, gereizt und so fort. Ist man mit den Schließungsschlägen bis zu der gewünschten Stärke gekommen, so wird nunmehr die Wippe im sekundären Kreis umgelegt und es werden in der entsprechenden Weise unter Abblendung der Schließungsschläge die Öffnungsschläge in entsprechender Stärke angewandt, die infolge des Umlegens der Wippe den Schließungsschlägen gleichgerichtet sind. Die Polbestimmung erfolgte, indem auf ein mit Knopscher Lösung befeuchtetes Stück Phenolphthaleinpapier im Abstand von wenigen Millimetern die Nadeln aufgelegt und einige gleichgerichtete Schläge bei 1,5 Amp. im primären Kreis rasch nacheinander durchgeschickt wurden. An einer Nadel tritt ein roter Fleck auf und zeigt die Kathode an.

b) Ergebnisse. Auch hier zuckt bei der ersten Versuchsanordnung — Elektroden an den Kronenblättern — in einer überwiegenden Zahl der Fälle ein Staubblatt am Minuspol, doch auch hier ist wie beim Gleichstrom und Kondensatorentladung die Polarität sehr wenig ausgesprochen und sehr oft auch das entgegengesetzte Verhalten zu beobachten. Bei stärkeren Reizungen reagieren sowohl bei Schließung wie Öffnung die Staubblätter an beiden Polen, außerdem noch dazwischenliegende Staubblätter. Bei der zweiten Versuchsanordnung — Elektroden auf den Narben — reagieren bei schwachem Reizen die Staubblätter am Pluspol, am Minuspol keine Reaktion. Bei stärkeren Reizen reagieren die Staubblätter an beiden Polen und zwar sind Übergänge zwischen ausgesprochen unipolarer und bipolarer Reaktion zu beobachten. Man kann nämlich bei nicht zu starken Reizen häufig beobachten, besonders bei der Schließungszuckung, wie zuerst am Pluspol und nach etwa einer halben Sekunde auch am Minuspol die Reaktion auftritt, während bei sehr starken Reizen ein Zeitunterschied zwischen Latenzzeit am Plus-

und Minuspol nicht mehr auftritt. Einige Versuchsprotokolle der zweiten Versuchsanordnung mögen die geschilderten Verhältnisse erläutern: Es bedeutet in den folgenden Tabellen Amp. = Stromstärke im primären Stromkreis in Amp., S = Schließungsschlag, Ö = Öffnungsschlag, die Zahlen unter S und Ö die Zahlen der reagierenden Staubblätter, + am + Pol. — am — Pol.

Amp.	S.	Ö.
I. 0,15	0	0
0,45	0	+ alle, — 0
II. 0,3—0,5	0	0
0,55	+ alle, — 0	
nach 10 Min.		
0,5		+ 1, — 0
0,55		+ 3, — 0
III. 0,5	+ alle, — 0	
nach 10 Min.		
0,5		+ 1, — 0
0,6		+ alle, — 0
IV. 0,4	0	+ alle, — 0
V. 1,5	+ alle, — alle später	
1,5		+ alle, — alle gleichzeitig
VI. 1,5	+ alle, — alle gleichzeitig	
1,5		+ alle, — alle gleichzeitig
VII. 2	+ alle, — alle später	
2		+ alle, — alle gleichzeitig
VIII. 2,5	+ alle, — alle gleichzeitig	
nach 15 Min.		
2,5		+ alle, — alle gleichzeitig
IX. 2.5	+ alle, — alle gleichzeitig	
nach 15 Min.		
2,5		+ alle, — alle gleichzeitig

II.

Die verschiedene Wirkung von Öffnungs- und Schließungsschlag und der Fleischleffekt.

Schon die eben beschriebenen Versuche über die polare Wirkung von Induktionsschlägen lassen eine stärkere Wirkung des Öffnungsschlages erkennen. Besonders deutlich wird aber dieser Unterschied, wenn man eine Elektrode der Narbe, die

andere dem Blütenstiel einer Blüte anlegt. Öffnungs- und Schließungsschläge sind gleichgerichtet. Es bedeutet N + (N —) Pluselektrode (Minuselektrode) auf der Narbe, St + (St —) Pluselektrode (Minuselektrode) am Blütenstiel.

Amp.	S.	Ö.	Amp.	S.	Ö.
I. N +, St — 0,3	0	1	II. N —, St + 0,5	0	0
„ 0,4	0	2	„ 0,8	0	1
„ 0,45	0	4	„ 1,3	0	alle
„ 0,5	0	4	„ 3,2	0	(0)
„ 0,6	0	5	III. N +, St — 0,3	0	alle
„ 0,8	0	4	N —, St + 0,3	0	alle
„ 2,0	0	alle			

Die Zeit zwischen zwei Reizungen betrug stets zehn Minuten. Im Versuch II bei 3,2 Amp. wurden durch die hohe Stromstärke die Staubblätter reaktionsunfähig auch gegen mechanische Reize. Nach einer Stunde war die Reaktionsfähigkeit wiedergekehrt. Man ersieht aus dem Protokoll außer dem großen Unterschied in der Wirksamkeit von Schließungs- und Öffnungsschlag auch deutlich, wie mit wachsender Elektrizitätsmenge die Stärke der Reaktion steigt, indem bei kleinen schwachen Reizen nur ein, bei starken Reizen alle Staubblätter der gereizten Blüten zucken. Solange die Kutikula an den Elektroden unverletzt ist, ist es bei dieser Versuchsanordnung überhaupt schwer, eine Schließungszuckung zu erhalten, sowie man aber die Nadel durch die Kutikula der Narbe, des Blütenstieles oder beider hindurch bohrt, erhält man leicht Schließungszuckungen, und man kann gleichzeitig beobachten, wie das Verhältnis zwischen der für Reizung mit Schließungs- und Öffnungsschlag im primären Stromkreis erforderlichen Stromstärke, das früher einen sehr großen Wert hatte, bedeutend kleiner wird, der Unterschied der Reizwirkung von Schließungs- und Öffnungsschlag sich also sehr vermindert.

	Am.	I.	II.	III.		
S.	0,5	1 Stbl.	3 Stbl.	3 Stbl.	N +, St —	Bei diesen Versuchen war der Blütenstiel
Ö.	0,5	2 „	6 „	6 „	N +, St —	durch die — Elektrode durchstochen

Um einen besseren Einblick in die Ursachen des geschilderten Verhaltens zu gewinnen, wurden nunmehr entsprechende Versuche gemacht, bei denen aber gleichzeitig die durch die Blüten

hindurchgegangenen Elektrizitätsmengen mit einem ballistischen Galvanometer relativ gemessen wurden. Im primären Kreis 1 Amp., l. = links, r. = rechts.

I. Eine Elektrode auf der Narbe, eine am Stiel einer Blüte				II. Die Elektroden auf den Narben eines Blütenpaares			
		Skalenteile der Galvanometerskala	Zahl der reagierenden Stbl.			Skalenteile der Galvanometerskala	Zahl der reagierenden Stbl.
S.	N +, St —	1	1	S.	l. N +, r. N —	2	l. 2, r. 1
S.	N —, St +	0,5	0	S.	r. N +, l. N —	2	l. 1, r. 2
Ö.	N +, St —	5	3	Ö.	l. N +, r. N —	6	l. 6, r. 6
Ö.	N —, St +	6	3	Ö.	r. N +, l. N —	5,5	l. 6, r. 6

Man ersieht aus den Versuchen, daß nicht nur die Reizwirkung, sondern auch die durchgegangene Elektrizitätsmenge größer ist beim Öffnungsschlag; wenn man dagegen die Elektroden, ohne Gewebe dazwischen zu schalten, kurz schließt, so ist der Ausschlag des Galvanometers bei Schließung und Öffnung gleich. Wie der Unterschied der Reizwirkung von Schließungs- und Öffnungsschlag geringer wird bei Durchbohrung der Kutikula, so wird auch der Unterschied der hindurchgegangenen Elektrizitätsmengen geringer. Dies zeigen folgende Versuche, in denen beide Elektroden durch die Kutikula gestochen waren.

I. Eine Elektrode durch die Narbe, eine durch den Stiel gestochen				II. Die Elektroden durch die Narben eines Blütenpaares gestochen			
		Skalenteile der Galvanometerskala	Zahl der reagierenden Stbl.			Skalenteile der Galvanometerskala	Zahl der reagierenden Stbl.
S.	N +, St —	7	6	S	l. N +, r. N —	3,5	l. 6, r. 2
S.	N —, St +	4	0	S.	r. N +, l. N —	3,5	l. 2, r. 3
Ö.	N +, St —	9	6	Ö.	l. N +, r. N —	5	l. 6, r. 6
Ö.	N —, St +	7	3	Ö.	r. N +, l. N —	5	l. 6, r. 6

Die geringere Wirkung des Schließungsschlages gegenüber dem Öffnungsschlage, die die Berberisstaubblätter zeigen, ist auch vom tierischen Nerven und gestreiftem Muskel her bekannt. Ebenso ist für tierische Objekte nachgewiesen, daß die hindurchgehende Elektrizitätsmenge beim Schließungsschlag kleiner ist als beim Öffnungsschlag. Es ist der sogenannte Fleischleffekt[1]. Seine Ursachen sind noch nicht völlig aufge-

[1]) Nagels Handbuch der Physiologie. 1909. **4**, 919. — Fleischl, E., Gesammelte Abhandlungen. Leipzig. 1893. — Stern, K. Pflügers Arch. 1922.

klärt. Ich will deshalb auch hier nicht näher auf die Deutung der beobachteten Tatsachen eingehen und nur erwähnen, daß ich sowohl an anderen Bewegungsorganen, z. B. Mimosengelenken, wie auch an beliebigen Pflanzenteilen diesen Effekt gefunden und studiert habe.

III.

Über Reaktionsfähigkeit und Reizleitung in der Berberisblüte.

Für die Deutung der geschilderten Versuche war es von grundlegender Bedeutung, die Frage zu beantworten: Findet die Erregung an den Berührungspunkten der Nadeln mit den Narben bzw. Kronenblättern statt und wird sie von dort nach den Staubblattgelenken geleitet oder muß der elektrische Strom, um Reizbewegungen auszulösen, das reagierende Gelenk selbst durchströmen? Daß letztere Annahme richtig ist und daß bei den Berberisstaubblättern wie für den mechanischen auch für den elektrischen Reiz keine Reizleitung stattfindet, zeigen Versuche, in denen beide Elektroden an zwei gegenüberliegenden Stellen einer Narbe oder eines Kronenblattes angelegt wurden. Es trat nämlich auch bei den höchsten Stromstärken, bei denen sich bereits starke Verbrennungserscheinungen zeigten, keine Erregung ein. Da wir aber aus den vorher geschilderten Versuchen wissen, daß bei hohen Stromstärken beide Pole erregend wirken, ein Ausbleiben der Reaktion also nicht etwa auf eine etwaige depressive Wirkung eines Poles zurückgeführt werden kann, so folgt, daß die erste Möglichkeit nicht verwirklicht ist. Auch konnten beide Nadeln in den Griffel eingestochen werden, ohne daß Erregung stattfand; erst wenn starke Verbrennungserscheinungen hierbei auftraten, konnte hin und wieder eine Reaktion beobachtet werden, die aber offenbar auf thermischer oder traumatischer Reizung beruht oder auf der Bildung von Stromschleifen, die durch das Staubblattgelenk fließen, so daß auch in diesem Falle direkte Reizung des Staubblattgelenkes stattfindet. Ebensowenig ist Reizleitung zu erzielen, wenn man die Nadel in den Blütenstiel sticht und starke Induktionsschläge oder Gleichströme durchsendet. Nimmt man noch hinzu, daß auch Tröpfchen konzentrierter Lauge oder Säure auf die Narben oder Kronenblätter gebracht, keine Reaktionen der Staubblätter auslösen, so folgt aus dem Gesagten ohne weiteres die Be-

rechtigung der Verwendung polarisierbarer Elektroden bei den beschriebenen Versuchen.

Da also keine Reizleitung stattfindet, so ist die Reaktion abhängig von der Stärke der Erregung im reagierenden Gelenk selbst. Wenn man aber mit Nernst die primäre Ursache der elektrischen Reizung in Konzentrationsänderungen an den Protoplasmamembranen der reizbaren Zellen sieht, so hat man die Größe dieser Erregung ceteris paribus der Stromdichte — Stromstärke pro Querschnittseinheit — im Gelenk gleichzusetzen. Daß in der Tat die angelegte Spannung als solche ganz gleichgültig für die Größe der Erregung ist, geht ja ohne weiteres aus den Gleichstromversuchen hervor, in denen sich ergab, daß bei offenbar gleicher Reizempfindlichkeit die Reizschwelle bald bei 30 Volt, bald bei 200 Volt liegt. Je größer der Widerstand des zwischen den Elektroden befindlichen Gewebes, um so geringer ist ja bei gleicher Spannung die Stromstärke und umgekehrt muß man um so höher mit der Spannung hinaufgehen, um gleiche Stromstärke zu erzielen (Ohmsches Gesetz $I = \frac{V}{W}$). Aber auch bei galvanometrisch gleicher Stromstärke wird man bei verschiedener Versuchsanordnung, selbst bei gleicher Empfindlichkeit der reagierenden Organe, keineswegs gleichen Reizeffekt erwarten dürfen. Denn je nach der Versuchsanordnung wird ja ein verschiedener Anteil des Stromes durch die Gelenke und durch die nicht reizbaren Teile gehen und demnach die Stromdichte in den reizbaren Organen ganz verschieden sein. Aus diesen Erwägungen heraus erklärt sich auch das wiederholt hervorgehobene äußerst unregelmäßige polare Reagieren der Staubblätter speziell bei Anliegen der Elektroden an den Kronenblättern. Bei dieser Versuchsanordnung geht natürlich stets ein Teil des Stromes durch die Kronenblätter, ein Teil durch die Staubblätter und die verschiedenen Kontakt- und Größenverhältnisse der Kronenblätter werden sehr viel leichter zu Unregelmäßigkeiten im Stromverlauf Veranlassung geben, als dies bei Anliegen der Elektroden auf den Narben der Fall sein dürfte. Ebenso wird auch der Umstand, daß bei irgendeiner Versuchsanordnung mit steigender Reizung zunächst nur ein, dann mehrere bis alle Staubblätter reagieren, darauf zurück-

zuführen sein, daß bei schwachen Reizungen infolge der Ungleichheit des Stromverlaufes in den einen Staubblättern bereits die Stromdichte ihren Schwellenwert überschritten hat, in den anderen noch nicht, während bei starker Reizung überall die Reizschwelle überschritten ist. Diesem Moment gegenüber dürfen die Unterschiede in der Reizbarkeit der einzelnen Staubblätter einer Blüte nur von geringer Bedeutung sein.

Über die Reaktionsfähigkeit der Staubblätter ist bereits bemerkt worden, daß je nach den äußeren und inneren Bedingungen die Reizschwelle einen sehr verschiedenen Wert hat. Welke Blüten reagieren viel schlechter als voll turgeszente und erholen sich auch viel langsamer. Auch das Alter der Blüte spielt eine Rolle. In älteren Blüten fehlt den Staubblättern ebenfalls die Fähigkeit, sich schnell und häufig zurückzukrümmen, und auch die Reizbarkeit ist oft stark herabgesetzt. Durch wiederholte Reizungen wird jede Blüte ermüdet; es wachsen die Zeiten, innerhalb deren sich die Staubblätter zurückkrümmen und erholen und es wachsen die Elektrizitätsmengen, die zur Erzielung einer Reizung notwendig sind. Im einzelnen wurden die Änderungen der Reaktionsfähigkeit noch nicht genauer untersucht. Es sei nur erwähnt, daß in den Staubblättern, in denen bei Reizung keine Reaktion stattgefunden hat, die Erregbarkeit oft stark gesteigert ist. So wurde z. B. bei den Versuchen, in denen die Pluspolarität gezeigt wurde, oft beobachtet, wie nach mehreren Sekunden am Minuspol, der nicht reagiert hatte, schließlich ein Staubblatt zuckte, sei es infolge eines nicht beobachtbaren, also sehr kleinen äußeren Anstoßes, sei es infolge einer kleinen inneren Schwankung, die bei ungereizten Berberitzen jedoch unter gewöhnlichen Verhältnissen nie zu einer Reaktion führt. Durch sehr starke Reize wird die Reaktionsfähigkeit der Staubblätter auf Stunden gelähmt, z. B. durch 4 Amp. im primären Stromkreis bei meiner Versuchsanordnung. Dabei kommt es entweder zunächst zu einer Zuckung, die zurückgeht, ohne daß das Staubblatt in der nächsten Zeit seine Reaktionsfähigkeit auch für mechanische und chemische Reize wiedererlangte, oder es kommt zu einer Lähmung, ohne daß überhaupt eine sichtbare Reaktion stattfindet. In allen Fällen ist die Lage solcher betäubter Staub-

blätter die Ruhelage, nicht die Reizlage. Dies ist übrigens auch der Fall bei Blüten, deren Staubblätter durch Amputation von Kelch- und Kronenblättern usw. die Reizbarkeit verloren haben, ja sie scheinen noch weiter vom Griffel weggekrümmt zu sein als im Ruhezustande.

Man kann je nach dem Reizbarkeitszustande und der Reizstärke verschieden starke Reaktionen beobachten und zwar sowohl in bezug auf die Zahl der reagierenden Staubblätter, als in bezug auf die Amplitude der Bewegung eines einzelnen Staubblattes. Die Reaktionen der Berberisstaubblätter gehören also nicht — zum mindesten nicht unter allen Umständen — zum Typus der »alles oder nichts« Reaktionen, ebensowenig wie die Reaktionen der Mimosengelenke, für die Brunn und Bose[1] gezeigt haben, wie mit wachsender Reizstärke auch die Amplitude der Bewegung wächst. Auch das Berberisstaubblatt erreicht bei schwacher Reizung oft nicht den Griffel, während dasselbe Staubblatt bei starker Reizung mit Wucht gegen den Griffel aufprallt. Schließlich sei noch erwähnt, daß die Zuckungsbewegungen der Berberitzenblüten durchaus nicht nur auf die Staubblätter beschränkt sind, sondern, daß auch die Kronenblätter, besonders bei starker Reizung, nach innen schnellen, und zwar nicht etwa infolge von mechanischer Mitnahme durch den oberen Teil der reagierenden Staubblätter, wovon man sich bei näherer Beobachtung leicht überzeugen kann, sondern offenbar infolge der Gemeinsamkeit des basalen Teiles von Staub- und Kronenblättern und der dort stattfindenden Turgeszenzveränderungen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Kondensatorentladungen, Gleichstrom und Induktionsschläge geben bei Reizungen, die wenig über der Reizschwelle liegen, unipolare Reaktionen der Berberisstaubblätter, bei starken Reizen bipolare Reaktionen. Bei den unipolaren Reaktionen scheint die physiologische Anode die Reaktion zu veranlassen.

2. Bei gleicher Stromstärke im primären Kreis sind Öffnungsschläge wirksamer als Schließungsschläge. Bei unverletzter

[1]) Brunn, Cohns Beiträge zur Biologie. IX. 1909. — Bose, Ch., Researche on Irritability of Plants. London. 1913. Über »alles oder nichts«, Gesetz vgl. Verworn, M., Erregung und Lähmung. Jena. 1914.

Kutikula ist der Unterschied der Wirksamkeit größer als bei verletzter. Beim Öffnungsschlag geht eine größere Elektrizitätsmenge durch die Blüten als beim Schließungsschlag (Fleischleffekt). Bei unverletzter Kutikula ist der Unterschied der durchgehenden Elektrizitätsmengen größer als bei verletzter.

3. Reizleitung findet für elektrische und chemische Reize ebensowenig statt wie für mechanische.

4. Schwache Reize bewirken submaximale Reaktionen, sehr starke stundenlang anhaltende reversible »Lähmung« mit oder ohne vorangehende Reaktion, wiederholte Reizung ruft »Ermüdung« hervor.

5. Auf starke Reizung hin führen die Kronenblätter entsprechende Zuckungsbewegungen aus wie die Staubblätter.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden ausgeführt im Institut für animalische Physiologie Frankfurt am Main. Herrn Professor Bethe spreche ich für die Überlassung der technischen Hilfsmittel, ihm und Herrn Dr. Steinhausen für Unterstützung mit Rat und Tat meinen besten Dank aus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 14

Autor(en)/Author(s): Stern Kurt

Artikel/Article: Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte. 234-248