

Untersuchungen über reizbare Narben.

Von

Carl Lutz.

Mit 5 Fig. i. Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Einleitung.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten in erster Linie den Zweck, einige Angaben über die biologische Bedeutung der Bewegungserscheinungen reizbarer Narben nachzuprüfen. Im Laufe der Arbeit schien es aber wünschenswert, auch die rein physiologische Seite, speziell die Mechanik der Reizbewegung eingehend zu untersuchen.

Die Bewegungen der reizbaren Narben gehören zu den sogenannten »nastischen«, d. h. sie sind »durch diffuse Reize vermöge der physiologischen Dorsiventralität erzeugte Krümmungen«. (Pfeffer. 1904.) Speziell die seismonastische Reizbewegung wird ausgelöst durch »eine jede beliebige, genügend intensive Erschütterung oder Zerrung, die durch den Stoß eines festen Körpers, durch den Wind, durch einen Wasser- oder Quecksilberstrahl, durch Schläge mit einem nassen Gelatinestab hervorgebracht werden«.

Meine Untersuchungen erstreckten sich nun auf die zweilippigen Narben verschiedener *Mimulus*-Arten¹, nämlich *M. cardinalis*, *M. luteus* (*guttatus*), *M. cupreus*, *M. moschatus*, ferner auf *Torenia Fournieri*, *T. Bailloni*, *T. exapendiculata*, *Martynia lutea*, *M. proboscidea*, *M. tricolor* und *Incarvillea Olgae*. Die Narbe von *Torenia exapendiculata* erwies sich als nicht reizempfindlich. Zum Vergleiche wurde die einlippige, fadenförmige Narbe von *Goldfussia anisophylla* untersucht.

¹) Betr. die Benennung meiner Versuchspflanzen beziehe ich mich auf die Bezeichnungen des botanischen Gartens zu Straßburg.

Die Reizbewegung der Narben bei den angeführten Pflanzen besteht bekanntlich darin, daß die in der Ruhelage divergierenden Narbenlappen auf irgendeinen Reiz hin sich nach innen krümmen und glatt aufeinander legen; nach 5—8 Min. beginnen sie wieder zu divergieren, und nach 10—15 Min. ist der frühere Divergenzwinkel wieder erreicht.

Diese auffälligen Bewegungserscheinungen erregten vor zirka 100 Jahren zum ersten Male die Aufmerksamkeit der Botaniker. Medicus (1803) kennt die Reizbarkeit der Narbe von *Martynia*, Kielmeyer (1814)¹, Cassel (1817), Braconnot (1825) und Göppert (1828) beschreiben die nach mechanischen Einwirkungen auftretenden Reizbewegungen der Narben von *Mimulus*. Nach Medicus ist bei *Martynia*, nach Braconnot und in späterer Zeit nach Kabsch (1861), Batalin (1870) und Burk (1902) ebenso bei *Mimulus guttatus* (luteus) nur der untere Lappen reizbar. Im Gegensatz zu diesen stellt Hansgirg (1889) die Reizbarkeit beider Lappen fest.

Kabsch (1862) und Correns (1892) untersuchen die chemische Reizempfindlichkeit der Narben. Oliver (1887) teilt einige Versuche über die Reizleitung mit, die bei den Narben nur im Parenchym, nicht im Gefäßbündel vor sich gehen soll.

Über die Bewegungsmechanik der Narben sind nur spärliche Literaturangaben zu finden; genaue Untersuchungen fehlen vollständig. Gärtner (1844), der übrigens auch meines Wissens die erste eingehende Darstellung des Bestäubungs- und Befruchtungsvorganges bei *Mimulus cardinalis* gegeben hat, nimmt eine gesamte Volumverminderung der Narbe infolge der Reizbewegung an. Dop (1904) sucht die Ausführung der Bewegung durch eine eigenartige, amöboide Formveränderung der inneren Epidermiszellen zu erklären.

Über die Ausrüstung der Narben mit Stimulatoren und Sinnesorganen — welche in den eigentümlichen Narbenhaaren zu suchen sind — hat neuerdings Haberlandt mehrfach berichtet (1901, 1906, 1909).

Die Veranlassung zu meinen Untersuchungen gab nun eine im Jahre 1902 erschienene Arbeit Burks, in der einige Versuche über das sehr eigentümliche Verhalten der Narben bei

¹) Zitiert nach Gärtner 1844.

Bestäubung mitgeteilt werden; z. B. bleibt nach Burk die Narbe von *Torenia Fournieri* geschlossen, wenn sie mit Pollen aus den offenen Antheren der langen Staubfäden bestäubt wird; sie öffnet sich dagegen sofort nach der Bestäubung wieder, wenn sie mit Pollen aus den Antheren der kurzen Staubfäden — die hier geschlossen bleiben sollen — belegt werden. Auch nach Bestäubung mit Pollen aus fremden Pflanzen tritt alsbald wieder Öffnung ein. *Mimulus luteus* verhält sich nach Burk ähnlich, nur mit dem Unterschied, daß die Narben hier stets geschlossen bleiben, wenn sie mit dem eigenen Pollen aus den offenen Antheren der langen oder kurzen Staubfäden bestäubt werden; dagegen öffnen sie sich wieder, wenn fremder Pollen auf sie kommt.

Diese Resultate schienen einer Nachprüfung bedürftig, besonders, da die eigentümliche Wirkung der Pollenkörner aus den verschiedenen Staubfäden nicht recht verständlich war. Auch stimmten die Burkschen Resultate mit denen Gärtners (l. c.) durchaus nicht überein.

Die Resultate meiner mit den verschiedenen Objekten angestellten Versuche erwiesen sich als im großen und ganzen übereinstimmend. Ich werde mich daher darauf beschränken können, als Typus der reizbaren Narben diejenige von *Mimulus cardinalis* darzustellen. Wo ein abweichendes Verhalten der übrigen Versuchsobjekte festgestellt wurde, werde ich es an der betreffenden Stelle angeben.

Vorbemerkungen.

Blütenöffnung. Diese ist von Gärtner (l. c.) für *Mimulus cardinalis* in ihren Einzelheiten beschrieben worden; sie hat bei meinen sämtlichen Versuchspflanzen annähernd denselben Verlauf. Die Lappen der zweilippigen Narben sind in der Knospe eng aneinander gelegt; die Antheren der langen Staubfäden dehizieren meistens, schon ehe die Blüte sich geöffnet hat; die der kurzen reißen erst auf, nachdem die Korolle vollständig entfaltet ist. Dann beginnen auch die Narbenlappen zu divergieren und bilden im Verlauf von 3—4 Stunden, manchmal auch schneller, einen Divergenzwinkel von über 90°. In diesem Stadium haben die Lappen ihre volle Reizempfindlich-

keit erreicht. Der Divergenzwinkel wird in den folgenden Tagen noch langsam größer; der Grad der Reizempfindlichkeit ändert sich nicht mehr wesentlich. Nach Verlauf von 5—6 Tagen beginnt die Reizbarkeit abzunehmen, die Narbenlappen rollen sich spiralförmig auf, so zwar, daß die Innenfläche konvex bleibt, und verwelken in dieser Stellung.

Die fadenförmige Narbe von *Goldfussia* ist in der Knospelage gerade gestreckt und rollt sich gleichzeitig mit der Öffnung der Korolle in demselben Sinne wie die Narbenlappen von *Mimulus* nach dem Griffel zurück. Der untere Lappen ist reduziert und meist nur als kleiner Höcker ausgebildet.

Es mußte nun zunächst festgestellt werden, wodurch dieses »Divergieren« oder »Öffnen« der Narbenlappen zustande kommt; es konnte durch ungleichseitiges Wachstum, oder auch durch ungleiche Turgorerhöhung und dementsprechende ungleiche Dehnung der antagonistischen Flanken bedingt sein. Um dies zu entscheiden, wurden verschiedene mikroskopische Messungen¹ an Narben in verschiedenen Altersstufen vorgenommen, deren Resultat folgendes war:

Die Längen- bzw. Breitendimensionen der Narbenlappen nehmen von dem Stadium an, in dem die Narbe noch geschlossen ist, bis zur vollständigen Divergenz derselben sehr schnell zu, so, daß die Änderungen der Innenseite immer größer sind, als die der Außenseite; die Innenseite wird während des Öffnungsvorganges konvex, die Außenseite konkav.

Meine Messungen, die ich einzeln nicht anführe, zeigen z. B., daß die Innenseite der Unterlippe sich eine Stunde nach Beginn der Narbenöffnung um zirka 5 0/0, die Außenseite nur um etwa 2 0/0 verlängert hat. Drei Stunden nach erfolgter Öffnung beträgt die Verlängerung der Innenseite 14 0/0, die der Außenseite nur 6 0/0. Ähnlich verhält es sich mit den Dimensionen der Breite.

Diese Maße nehmen in den auf die Blütenöffnung folgenden 6—7 Stunden sehr schnell zu; dann ändern sie sich bis zum folgenden Tage nur noch wenig, um späterhin wieder langsam, aber nur in geringem Grade abzunehmen. Der Abstieg ist also dem Aufstieg durchaus nicht gleich. Auch bleibt die Differenz zwischen den Dimensionsänderungen der Außen- bzw.

¹) Betr. die Methodik dieser Messungen muß ich auf S. 307 verweisen.

Innenseite immer bestehen, so daß also die Änderungen der Innenfläche immer größer sind als die entsprechenden der Außenseite.

Diese Versuche zeigen jedoch nur, daß durch die Vergrößerung der Längen- und Breitenmaße während des Divergierens eine nicht unbedeutende Volumzunahme der gesamten Narbe bedingt ist; auf unsere eigentliche Fragestellung geben sie noch keine Antwort. Folgende Versuche sind jedoch geeignet, sie zu bringen:

An 6 jungen Narben, die eben im Begriffe waren, zu divergieren, wurde die Oberlippe entfernt, um die Unterlippe für die Messungen frei zu bekommen. Diese Operation hat auf die normale Weiterentwicklung des übrig gebliebenen, intakten Lappens keinen schädigenden Einfluß.

Auf der Innen- bzw. Außenseite der Unterlippe wurden dann zuvor markierte Strecken gemessen; die betr. Werte sind in Teilstrichen in der ersten Rubrik von Tabelle I enthalten. Dann wurden 3 von diesen Narben vier Stunden, die übrigen 3 acht Stunden in feuchtem Raum bei ca. 25° C stehen gelassen. Die Unterlippe machte während dieser Zeit eine ganz normale Öffnungsbewegung. Nach Ablauf der angegebenen Zeiten wurden die Narben wieder gemessen, — die entsprechenden Werte sind in der 2. Rubrik der Tabelle verzeichnet — und dann durch 5% KNO₃-Lösung vollständig entspannt¹.

Tabelle I.

Mimulus cardinalis.

Innenseite der Unterlippe; Längenmessung.

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
Nr.	I. Messung. Gemessene Teilstriche bei noch geschlossener Narbe	II. Messung. Gemessene Teilstriche nach 4 bzw. 8 Stunden	III. Messung. Gemessene Teilstriche nach völliger Entspannung	Differenzen in Teilstrichen zwischen		Werte der Korrektion in Teilstrichen	Korrigierte Differenz zwischen II. u. III. in Teilstrichen
				II. u. I.	II. u. III.		
I. Versuch.							
Nr. 1—3 nach vier Stunden plasmolysiert							
1.	121,5	144,6	109,1	23,1	35,5	— 8,6	26,9
2.	134,6	166,4	128,9	25,8	37,5	— 9,4	28,1
3.	118,3	138,4	107,5	20,1	30,9	— 8,3	22,6
II. Versuch.							
Nr. 4—6 nach acht Stunden plasmolysiert							
4.	150,4	207,1	137,1	56,7	70,0	— 10,5	60,5
5.	104,3	146,4	96,3	42,1	50,1	— 7,3	42,8
6.	120,8	148,7	110,3	27,9	38,4	— 8,5	30,9

¹) Vorversuche ergaben, daß nach 30—40 Min. vollständige Entspannung der Zellmembranen eingetreten ist; der größeren Sicherheit halber wurden die betr. Narben 50 Min. der Einwirkung des Plasmolytikums ausgesetzt.

Nach der Plasmolyse wurden die markierten Strecken wieder gemessen; die Werte sind, ebenfalls in Teilstrichen, in der 3. Rubrik der Tabelle angegeben.

Wenn sich nun — ich führe die Überlegung nur für die Innenseite der Unterlippe durch — die durch vollständige Entspannung bewirkte Verkürzung der jeweils zuvor gemessenen Längenzunahme der Innenseite annähernd gleich erwies, so konnte man mit ziemlicher Sicherheit schließen, daß die Vergrößerung der Länge — und analog der Breite — in der Hauptsache durch eine passive Dehnung infolge Turgorerhöhung, nicht durch Wachstum bewirkt worden war.

Nun sieht man aus der obigen Tabelle, daß z. B. in Versuch I die markierte Strecke sich nach 4 Stunden um 23,1 Teilstriche verlängert hat (Rubrik 4). Nach völliger Entspannung tritt eine Verkürzung um 35,5 Teilstriche ein (Rubrik 5). Es zeigt sich also, daß die ganze Expansion der Narbe, die sie während der 4 Stunden erfahren hat, durch die Plasmolyse rückgängig gemacht wurde; ja es tritt sogar eine Verkürzung über das Anfangsstadium hinaus ein, die zeigt, daß die Narbenzellen eben bei der ersten Messung schon eine bestimmte Dehnung ihrer Membranen erfahren haben müssen. Da diese an den Narbenlappen, die sich für spätere Messungen weiter entwickeln sollten, auf plasmolytischem Wege nicht festgestellt werden konnte, habe ich sie an anderen, die sich ungefähr in demselben Entwicklungsstadium befanden, in ähnlicher Weise festgestellt und gefunden, daß die Innenseite der Unterlippe von Narben, die eben anfangen zu divergieren, sich um 5—9% verkürzt. Nehmen wir daraus das Mittel von 7% und berechnen damit die Verkürzung, welche die Narben unseres Versuches durch Entspannung nach der ersten Messung hätten erfahren müssen, so finden wir die in Rubrik 6 angegebenen Korrektionswerte. Diese müssen wir offenbar von den durch die Entspannung nach der zweiten Messung erhaltenen Verkürzungswerten (Rubrik 5) abziehen, um die richtigen Größen zu erhalten; diese reduzierten Beträge sind in der Rubrik 7 angegeben.

Wir sehen, daß sie mit den in Rubrik 4 angegebenen zwar nicht ganz, aber doch hinreichend übereinstimmen. Genauere Resultate dürften auf diesem Wege überhaupt nicht zu erreichen

sein, weil eben der Umstand, daß einzelne Messungen an verschiedenen, nicht an denselben Narbenlappen vorgenommen und dann in einer Tabelle kombiniert wurden, doch nicht unbedeutende Fehlerquellen in sich birgt, die auch durch eine große Zahl von Messungen nicht ganz eliminiert werden können.

Man wird aber aus dem Ergebnis dieser Versuche schließen müssen, daß die Verlängerung der Innenseite nach 4 bzw. 8 Stunden durch Dehnung der Zellmembranen infolge Turgorerhöhung, nicht durch Wachstumsvorgänge bewirkt wurde. Dasselbe durch Analogieschluß auch auf der Außenseite anzunehmen, dürfte kein Fehler sein. Da, wie ich schon an früherer Stelle bemerkte, die Dimensionen der Außenseite immer erheblich kleinere Änderungen erfahren, als die der Innenseite, so wird eben die Öffnung der Narbe durch eine ungleiche Turgorerhöhung, oder aber durch eine gleiche Erhöhung des Druckes und ungleiche Dehnung¹ der antagonistischen Flanken erfolgen können. Welche von beiden Möglichkeiten in diesem Falle zutrifft, muß dahingestellt bleiben.

Anatomie der Narbe. In anatomischer Hinsicht bieten die Narbenlappen nicht viel Bemerkenswertes. Die Epidermis der Außenseite besteht aus ziemlich derbwandigen, nach ihrem oberen Ende etwas verbreiterten Zellen, die von einer stark entwickelten Kutikula überzogen sind; in der Flächenansicht erscheinen die Membranen stark gewellt; diese eigentümliche wellenförmige Struktur der Zellhäute wird bei Beginn des Welkprozesses noch ausgeprägter.

An den Rändern der Narbenlappen geht die äußere Epidermis in die innere über, die ebenfalls aus langgestreckten, aber zartwandigen Zellen besteht. Diese sind an ihrem oberen Ende in kegelförmige Haare ausgewachsen, die mehr oder weniger senkrecht zur Narbenfläche stehen. Wir erhalten Formen, wie sie in den Fig. 1—4 dargestellt sind. Man sieht z. B., wie bei den *Mimulus*-Arten (Fig. 1) die langgestreckten Zellen der inneren Epidermis sich plötzlich in nahezu rechtem Winkel

¹) Vielleicht infolge einer besonderen Differenzierung der die antagonistischen Flanken bildenden Gewebe.

umbiegen und nicht allzulange Papillen bilden, die gegen den in der Fläche der Narbe liegenden Teil der Zelle durch Querwände nicht abgegrenzt sind. Die Haare von *Martynia* (Fig. 2) und *Incarvillea* (Fig. 3) zeigen schon eine einfache Querwandbildung, also eine Differenzierung in Haar und Haarfuß. Bei *Torenia* (Fig. 4) ist die Querwandbildung noch häufiger geworden; wir finden sie im eigentlichen Haar, wie in der Haarbasis. Die Papillen der drei zuletzt genannten Arten erreichen eine beträchtliche Länge.

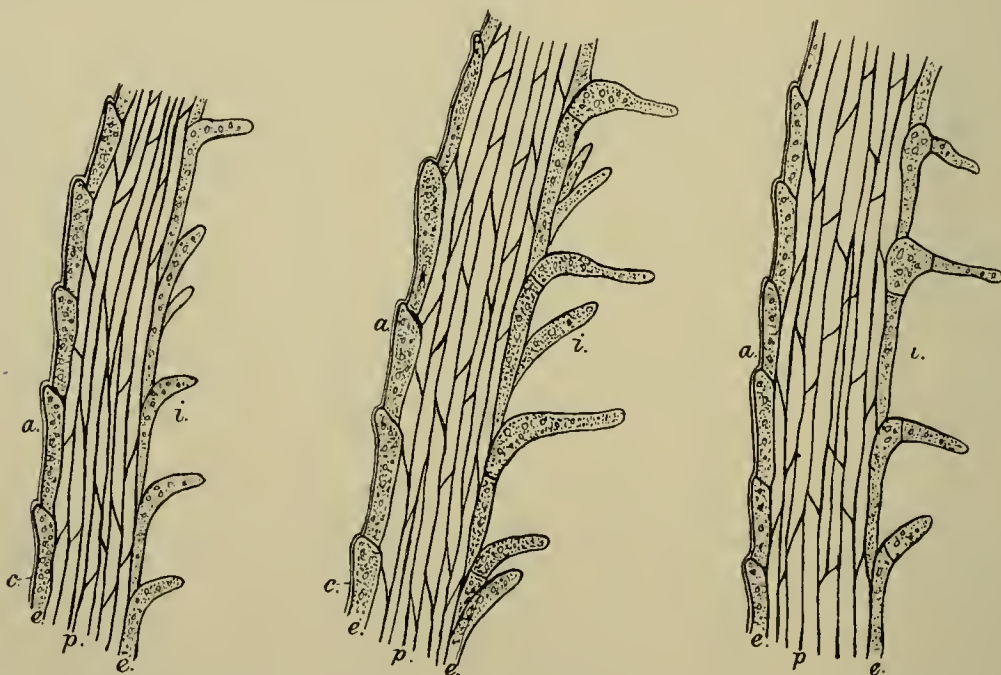


Fig. 1. Längsschnitt durch einen Narbenlappen von *Mimulus cardinalis*.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Narbenlappen von *Martynia lutea*.

Fig. 3. Längsschnitt durch einen Narbenlappen von *Incarvillea Olga*.

Erklärung zu den Fig. 1—3: a) Außenseite; i) Innenseite; e) Epidermis; c) Kutikula; p) Grundgewebe. Vergr. 136.

Die inneren Epidermiszellen haben, wie die Fig. zeigen, alle eine dachziegelförmige Deckung, so zwar, daß eine untere Epidermiszelle immer über die nächst obere übergreift. Eine dünne, die innere Epidermis überziehende Kutikula läßt sich mit Sudanglyzerin nur schwer nachweisen. Der Inhalt der äußeren und der inneren epidermalen Zellen färbt sich unter Einwirkung von Eisenchlorid tiefschwarz, was auf bedeutenden Gerbstoffgehalt schließen läßt.

Das von der Epidermis umschlossene Grundgewebe ist von einem Tracheidenstrang durchzogen, der im Oberlappen stärker ausgebildet ist als im unteren, aber in keinem von beiden die Spitze der Narbe erreicht (Fig. 4).

Dieses Grundgewebe ist in zwei verschiedene Lagen differenziert. An die innere Epidermis schließt sich ein mehrere Zellreihen umfassendes, lockeres und stark lichtbrechendes, kollenchymartiges Gewebe an, das durch eigentümliche Zwickelbildung ausgezeichnet ist. Diese Zellen stellen das Leitgewebe für die Pollenschläuche dar. Es setzt sich in dem Griffel fort und geht nach außen allmählich in ein derberes Parenchym über. Auf Längsschnitten treten diese beiden verschiedenen Gewebearten nicht sehr deutlich hervor, dagegen sind sie auf Querschnitten (Fig. 5) sehr augenfällig. Interzellularräume sind in der Spitze der Narbe spärlich oder wenigstens schwer sichtbar; dagegen sind sie in unteren Partien in großer Zahl vorhanden.

Ob die Narbenpapillen ein Sekret absondern, konnte ich mit absoluter Sicherheit nicht feststellen. Da keine oder nur eine ganz schwache Kutikula auf der Innenfläche vorhanden ist, dürften die Narbenhaare, überhaupt die ganze innere Epidermis fortwährend mit einer dünnen Flüssigkeitsschicht überzogen sein, an der die auf die Narbe gebrachten Pollenkörner haften bleiben, und welche diesen die Keimung ermöglicht.

Der Griffel ist, wie bei den meisten Scrophulariaceen, hohl.



Fig. 4.

Längsschnitt durch einen Narbenlappen von *Torenia Fournieri*.

- a) Außenseite; i) Innenseite;
- e) Epidermis; c) Kutikula;
- p) Grundgewebe;
- g) Tracheidenstrang. Vergr. 164

Versuchsergebnisse.

1. Art der perzipierten Reize.

Mechanische Reize.

Als mechanische Reize werden beliebige Deformationen des gesamten Grundgewebes einer Narbe perzipiert. Haberlandt (1906) kennt sowohl an *Mimulus* (S. 58) als auch an *Goldfussia* (S. 55) nur Reaktionen auf bestimmte, einseitige Deformationen, nämlich auf Zerrung der Innenseite.

Ich kann seine Angaben nicht in vollem Umfange bestätigen. Sowohl die einlippige Narbe von *Goldfussia* als auch die zweilippigen Narben von *Mimulus* usw. reagieren mit ihrer vollen Bewegungsamplitude auf ganz beliebige Deformationen ihres Grundgewebes, mögen diese nun in Zerrung, Kompression

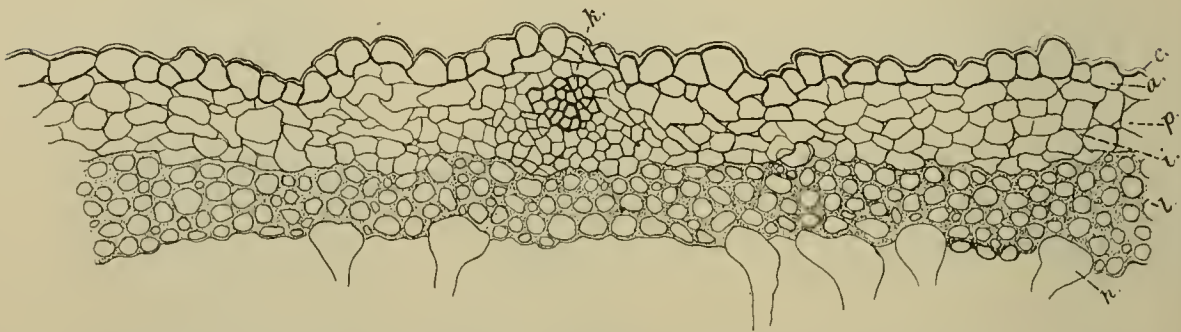


Fig. 5. Querschnitt durch einen Narbenlappen von *Torenia Fournieri*.

a) Außenepidermis; c) Kutikula derselben; p) Parenchym; i) Interzellularen;
l) Leitgewebe; h) Papillen der Innenepidermis; k) Tracheidenstrang. Vergr. 248.

oder Torsion desselben bestehen. Es besteht wohl kein Zweifel darüber, daß die Reizempfindlichkeit für verschiedene Deformationsarten verschieden groß ist; welche Art als wirksamster Reiz perzipiert wird, läßt sich allgemein nicht sagen. Bei *Goldfussia* nimmt die Reizempfindlichkeit für Kompression der Innenseite mit zunehmendem Alter ab, während diejenige für Zerrung sich eigentümlicherweise noch längere Zeit erhält. In diesem Ausnahmefall würden die Angaben Haberlandts stimmen.

Man wird annehmen dürfen, daß vor allem die Innenseite eines Narbenlappens wegen ihrer anatomischen Struktur zur Perzeption von beliebigen Reizen befähigt ist. Bei *Mimulus* habe ich allerdings auch eine Reizempfindlichkeit der Außen-

seite konstatieren können, aber nur unter sehr günstigen formalen Bedingungen. Ein Darüberstreifen mit einer Nadel — ohne Verbiegen des Narbenlappens — löste in mehreren Fällen nach wenigen Sekunden eine deutliche Bewegung aus, die allerdings die volle Amplitude nicht erreichte. Bei *Goldfussia* habe ich dergleichen nicht beobachtet.

Haberlandt (l. c.) gibt nun den Narbenpapillen von *Mimulus* einerseits und *Goldfussia* andererseits ganz verschiedene Deutungen; er bezeichnet sie bei *Goldfussia* als Perzeptionsorgane, bei *Mimulus* als gewöhnliche Narbenpapillen.

Es liegt meines Erachtens kein Grund vor, so ähnlichen Organen so ganz verschiedene Deutungen zu geben. Ich erzielte bei *Mimulus* z. B. durch einmaliges Streichen mit einem feinen Haarpinsel über die Innenfläche der Narbe eine sehr deutliche Bewegung. Um jede Deformation des betr. Narbenlappens durch Biegen auszuschließen, wurde er während des Versuchs mit seiner Außenseite gegen einen entsprechend geformten Gipsblock gelegt. Durch das Streichen über die Narbahaare werden diese stark verbogen; die notwendige Folge davon wird sein, daß die zugehörigen, in der Fläche der Narbe liegenden Epidermiszellen einen Zug oder Druck erfahren, je nachdem die Papillen nach oben oder unten gebogen werden. Dieser Zug oder Druck wird von dem empfindlichen Protoplasma als Deformationsreiz perzipiert; die Folge ist eine Reizbewegung, natürlich nur dann, wenn so viele Haare verbogen werden, daß die Summe der Deformationen aller überstrichenen Haare die Reizschwelle erreicht. Daß die Verbiegung eines einzelnen Haares eine sichtbare Bewegung der ganzen Narbe nicht auszulösen vermag, braucht nicht weiter Wunder zu nehmen. Es kann übrigens, wie Brunn (1908. S. 39) nachgewiesen hat, eine lokale Kontraktion der überstrichenen Stelle zur Folge haben. Man wird demnach, wenn man will, den Narbenaaren der zweilippigen Narben ohne Schwierigkeit die Funktion von Stimulatoren in Haberlandtschem Sinne zuschreiben können¹. Daß die viel kürzeren Endpapillen von *Goldfussia* Perzeptions-

¹) Dasselbe Resultat erhält Brunn (l. c.) für die Trichome der *Cynareen* filamente, die er nicht als Perzeptionsorgane, sondern höchstens als »Stimulatoren« betrachtet.

organe sein sollen, ist meiner Ansicht nach nicht sehr wahrscheinlich, zumal Haberlandt seine Behauptung nur auf eine Eigentümlichkeit ihres anatomischen Baues stützt; sie zeigen nämlich an ihrer Spitze, wie die meisten Papillen, eine unbedeutende Membranversmälnerung, die geeignet sein soll, auf sie wirkende Reize dem empfindlichen Protoplasten zu übermitteln. Nun hat aber, wie Haberlandt selbst zugibt, ein gleitendes Darüberstreifen mit einem feinen Pinsel oder einer Nadel eine Reaktion nicht zur Folge. Vielmehr tritt eine solche erst ein nach einer beträchtlichen Deformation der gesamten Narbe, welche sich dann zweifellos nicht nur auf diese Papillen, sondern vor allem auch auf das Grundgewebe der Narbe erstreckt. Da nun eine Deformation der fraglichen Papillen allein eine Reizbewegung nicht auslöst, sondern eine solche erst dann eintritt, wenn die ganze Narbe verbogen wird, so ist nicht einzusehen, warum gerade die im übrigen ganz unbedeutenden Papillen diese bevorzugte Stellung einnehmen sollen, und warum man nicht mit dem gleichen Recht die Gesamtheit der reizbaren Zellen als »Sinnesorgane« auffassen soll. Man darf eben nicht vergessen, wie auch Renner (1909) gezeigt hat, daß man reizempfindliche Zellen auch dann als Sinnesorgane ansehen kann, wenn sie nur durch ihre physiologische Befähigung, nicht aber durch einen besonderen anatomischen Bau ausgezeichnet sind. (Pfeffer. 1904.)

Einfluß innerer und äußerer Bedingungen auf die Reizbewegung.

Das Alter.

Die Narbenlappen sind reizbar, sobald sie nach Blütenöffnung zum ersten Male divergieren. In diesem Öffnungsstadium scheint aber die volle mögliche Amplitude noch nicht ausgeführt zu werden; wenigstens klappen die Narbenlappen auf einen angebrachten Reiz nicht ganz zusammen, sondern zeigen nach erfolgter Reizbewegung immer noch eine nicht unbedeutende Divergenz.

Nach 6—8 Stunden — unter günstigen Außenbedingungen früher — haben die Narbenlappen einen Divergenzwinkel von nahezu 90^0 oder sogar darüber erreicht. Ein angebrachter Reiz

löst jetzt die volle Amplitude aus, so daß der Divergenzwinkel nach erfolgter Reaktion gleich Null ist.

Mit zunehmendem Alter der Narbe nimmt die Reizbarkeit wieder ab; das äußert sich darin, daß nur noch submaximale Amplituden ausgelöst werden, bis endlich nach 5—7 Tagen auch der stärkste Reiz eine Bewegung nicht mehr veranlaßt. (Gärtner l. c.)

Die Turgeszenz.

Schon eingangs hatte ich erwähnt, daß die Reizbarkeit der Narbe proportional ihrer durch Erhöhung der Turgeszenz erzielten Volumzunahme wächst. Da nun durch Einwirkung von ungünstigen, äußeren Umständen, z. B. große Hitze, Trockenheit der Luft usw., fortgesetzt sehr bedeutende Schwankungen in der Turgorhöhe entstehen können, so weist auch die Reizempfindlichkeit der Narbe solche auf.

Sie zeigen sich darin, daß entweder nur Teile der vollen möglichen Amplitude beschrieben werden — submaximale Reizbewegungen — oder, daß zwar die volle Amplitude ausgelöst wird, der ganze Verlauf der Bewegung, die Schließung und Wiederöffnung aber länger dauert als in normalen Verhältnissen. Schon Hansgirg (1889) hat auf diese Abhängigkeit der Reizbarkeit von der Turgeszenz hingewiesen.

Reizintensität.

Eine Bestimmung der Reizgrößen, besonders auch der Reizschwelle, wie sie Brunn (l. c.) für *Mimosa* und L. u. K. Linsbauer (1906) für die *Centaurea*filamente gegeben haben, stößt bei meinen Objekten auf große Schwierigkeiten wegen der zarten Struktur und der geringen Größe der Narbe; sie wurde deshalb nicht ausgeführt.

Bei herabgesetzter Reizbarkeit einer Narbe macht man des öfteren die Beobachtung, daß durch einen Einzelreiz nur eine submaximale oder meistens gar keine Bewegung hervorgerufen wird, während eine Summe von wiederholten Reizen die volle Amplitude auszulösen vermag. Der erste Einzelreiz, der nur eine submaximale Reaktion auslöste, erreichte also offenbar die Reizschwelle für eine volle Reizbewegung nicht.

Eine Summation solcher »unterschwellig« Reize wirkt aber wie ein vollwertiger Einzelreiz.

Wiederholte Reize.

Wiederholte Reize, die jedesmal eine volle Reizbewegung auslösten, haben schließlich eine transitorische Aufhebung der Reizbarkeit im Gefolge. Ich reizte z. B. eine *Mimulus*-Narbe längere Zeit hindurch alle 15—20 Min. Die jeweils erfolgten Kontraktionen waren also bis zum Einwirken des neuen Reizes schon wieder ausgeglichen. Die Reaktion erfolgte nach den ersten Reizungen explosionsartig schnell; ebenso nahm die Rückkehr in die Ruhelage einen sehr raschen Verlauf. Nach der 8. Reizung war schon ein Langsamerwerden des ganzen Vorganges bemerkbar, bis schließlich nach der 15. Reizung nur noch eine submaximale Bewegung zustande kam. Nach der 20. Reizung blieben auch die kräftigsten Stöße und Deformationen unwirksam; die Narbe blieb offen. Am anderen Tage hatte sie ihre Reizbarkeit in vollem Umfange zurückerhalten.

Läßt man dagegen Reize wiederholt auf eine Narbe einwirken, solange sie ihre Bewegung noch nicht rückreguliert hat, z. B. in Zeiträumen von 1 Min., so nehmen die Narbenlappen eine neue Gleichgewichtslage ein; sie bleiben geschlossen. 30—40 Min. nach Aufhören dieser wiederholten Reize waren die Lappen wieder in ihre Ruhelage zurückgekehrt. Die Reizempfindlichkeit schien nicht beeinträchtigt zu sein. Aus diesem Verhalten der Narbe wäre auf eine dem »Muskeltetanus« ähnliche Erscheinung zu schließen. Das Vorkommen eines Tetanus ist bis jetzt an den Ranken und den Blättchen von *Oxalis* gefunden worden. In neuerer Zeit hat Linsbauer (1906) an den tertiären Gelenken von *Mimosa* ebenfalls einen solchen nachgewiesen, während es bis jetzt nicht gelungen ist, dasselbe für die primären und sekundären festzustellen.

Ob meine Versuchsanordnung, besonders wegen der nicht zu vermeidenden ungleichen Größe der einwirkenden Reize als einwandfrei gelten kann, wage ich nicht zu entscheiden.

Temperatur.

Die Reizempfindlichkeit nimmt in Temperaturen unter 10° und über 40° C rasch ab und erlischt bald völlig.

Es tritt dann eine transitorische Kälte- bzw. Wärmerstarre ein.

Zwischen 22° bis 30° C besteht in mäßig feuchtem Raum ein Temperaturoptimum. In höheren Temperaturen, in trockenem Raum bei ca. 45° ; in feuchtem und ebenso in Wasser bei 55° — 60° führen die Narben eine Schließbewegung aus, die zu- meist nicht kontinuierlich und explosionsartig, sondern ruckweise und langsam vor sich geht. Man wird diese Bewegung schon deshalb nicht für eine Reizerscheinung halten dürfen, weil ja bereits bei bedeutend tieferen Temperaturen (40°) ein Starrezustand eingetreten ist. Man wird sie sich vielmehr so zu erklären haben, daß durch die hohe Temperatur die Protoplasten der Zellen abgetötet und permeabel werden, wodurch eine mehr oder weniger schnell erfolgende Entspannung der, wie eingangs erwähnt, ungleich gedehnten antagonistischen Flanken eintritt, deren Folge die ruckweise Schließbewegung ist.

Durch längere Zeit einwirkende Temperaturen unter 40° können die Narben ebenfalls zum mehr oder weniger vollständigen Schließen gebracht werden; jedoch gelingt der Versuch nur in trockenem Raum, während er in feuchtem vollständig versagt. Die Erklärung dieser Erscheinung fällt nicht schwer; die von einer dünnen Kutikula überzogene Innenfläche der Narbe wird infolge der durch die hohe Temperatur gesteigerten Transpiration erheblich mehr Wasserdampf abgeben als die Außenfläche; sie wird sich also schneller und in höherem Grade verkürzen als diese, und damit sind ja die Bedingungen für eine Schließbewegung gegeben. Durch Wiederherstellung geeigneter Außenverhältnisse — niedere Temperatur, Wasserdampf — kann diese Schließbewegung rückgängig gemacht werden, wenn die Einwirkung der hohen Temperatur nicht allzu lange dauerte.

Chemische Reize.

Wie die meisten auf Stoßreize empfindlichen Pflanzenorgane sind die Narben von *Mimulus*, *Torenia* usw. auch chemisch reizbar. Kabsch (1862) hat an den Blättern von *Mimosa*, den Filamenten von *Mahonia*, *Berberis* und *Centaurea* eine chemische Reizempfindlichkeit für Ammoniak, Wasserstoff usw. nachgewiesen. Seine z. T. nicht ganz einwandfreien Versuche haben

durch Correns (1892) eine Kritik und Erweiterung erfahren, der auch die Narben zum Gegenstand seiner Untersuchung machte. Bei diesen sollen Sauerstoffentzug, Ammoniak- und Salzsäuredämpfe eine Reizbewegung auslösen.

Ich selbst untersuchte das Verhalten der *Mimulus*-Narben in Chloroform- und Ätherdämpfen. Es wurden genau abgemessene Quantitäten dieser Stoffe stets in die gleiche, luftdicht abgeschlossene Glasglocke von 6400 ccm Inhalt eingeführt und zum Verdampfen gebracht. Wenn die Verdunstung vollständig war, wurden durch eine kleine verschließbare Öffnung die Versuchsobjekte schnell eingeschoben. So konnten Äther und Chloroform in Dosen von 0,00097 Vol. % an in ihren Wirkungen auf die reizbaren Narben untersucht werden. Die Resultate dieser Versuche waren:

Ätherdämpfe, sowohl in niederen (0,00097, 0,0019 %) wie in höheren Dosen (0,003 % bis 2 %) lösen eine Reizbewegung, auch nach längerer Zeit, nicht aus, sondern wirken mehr oder weniger schnell anästhetisierend und tödlich.

Dagegen bewirkt Chloroform schon in niederen Dosen von 0,003 % an eine heftige Reaktion; die Reaktionszeit schwankt individuell. Die einmal auf einen chemischen Reiz geschlossene Narbe bleibt starr; eine Rückregulation findet nicht statt; die Narbe stirbt alsbald ab, wenn sie nicht sofort nach erfolgter Reizbewegung wieder in andere Außenbedingungen gebracht wird.

Die Angaben von Correns über das Schließen der Narbenlappen durch Sauerstoffentzug und durch Einwirken von Ammoniak- und Salzsäuredämpfen habe ich bestätigt gefunden.

2. Reizleitung.

Ich habe an meinen sämtlichen Versuchspflanzen entgegen den Angaben von Kabsch (1861), Batalin (1870) und Burk (1902) eine Reizbarkeit beider Narbenlappen festgestellt. Eine Reizleitung von einem auf den anderen Narbenlappen konnte ich beobachten bei *Mimulus cardinalis*, *Torenia Fournieri*, *Martynia lutea*, *proboscidea* und *tricolor*. Dagegen scheint bei *Mimulus guttatus* (*luteus*), *cupreus* und *moschatus* eine solche nicht vorzukommen. Ebenso wenig tritt bei *Goldfussia* eine

Reizleitung von einem zum anderen Lappen ein, wenn beide ausnahmsweise ausgebildet sind, obwohl sie einzeln auf Reize gleich gut reagieren.

Oliver (l. c.) hat nun in einer vorläufigen Nachricht verschiedene Versuche mitgeteilt, die über die Art der Reizleitung Aufschluß geben. Die Reizleitung wird demnach in den Narben nicht in derselben Weise bewerkstelligt wie bei *Mimosa*. Vielmehr ist nach Oliver die Leitung von dem in der Mitte eines Narbenlappens verlaufenden Tracheidenstrang vollständig unabhängig. Durchschneidet man diesen und reizt oberhalb der Schnittstelle, so findet trotzdem nach dem andern Lappen eine Fortleitung des Reizes statt.

Oliver glaubt, daß die Reizleitung durch das Plasma der Narbenzellen erfolgt, und zwar durch eine protoplasmatische Kontinuität von Zelle zu Zelle, die er durch Anwendung von Schwefelsäure und Hoffmanns Blau feststellen konnte.

Die Versuche Olivers gestatten jedoch meines Erachtens nur den Schluß, daß eine Reizleitung auch in anderen Geweben als im Gefäßbündel erfolgen kann. Den entsprechenden Gegenversuch scheint Oliver, wohl wegen der damit verknüpften Schwierigkeit, nicht gemacht zu haben.

Ich selbst habe mich darauf beschränkt, die Versuche Olivers nachzumachen und habe sie bestätigt gefunden.

3. Die Krümmungsmechanik.

Über die Mechanik der Reizbewegung sind bis jetzt nur Vermutungen laut geworden. (Gärtner. Dop.) Der eigenartige — S. 290 schon zitierte Erklärungsversuch von Dop baut sich offenbar auf einer nicht ganz einwandfreien Versuchsanordnung auf (Fixierung der Narbe mit Dämpfen von Osmiumsäure); er ist schon von Chauveaud (1905) zurückgewiesen worden, allerdings nicht auf experimentelle Weise; da er aber durch meine Messungen ohne weiteres widerlegt wird, kann ich es mir versagen, näher auf ihn einzugehen.

Die Reizbewegungen der Narbe konnten nun, in Hinsicht auf andere reizbare Organe, veranlaßt werden, einmal durch Wachstumsvorgänge auf den antagonistischen Flanken, oder auch durch Turgorvariationen.

Die Annahme, daß einerseits die Schließ-, andererseits die Rückregulationsbewegung der Narbe durch ungleichseitiges Wachstum bedingt sei, hatte schon von vornherein nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit; eine öfters gereizte Narbe hätte ihr Volumen durch abwechselndes Wachstum der Innen- bzw. Außenseite beträchtlich vermehren müssen, was sicher schon mit bloßem Auge hätte bemerkt werden können. Es bestätigte sich vielmehr die näherliegende Annahme, daß auch die Bewegungen der Narben Variationsbewegungen sind, wie es Pfeffer (1873) für die Gelenke von *Mimosa* und für die *Cynareenstaubfäden* durch genaue Messungen festgestellt hat.

Unter diesen Umständen konnten nun die Krümmungen, wie sie die Narbenlappen bei einer Reizbewegung ausführen, auf viererlei Art zustande kommen:

1. Der Turgor sinkt auf der Innenseite des Narbenlappens, bleibt aber konstant auf der Außenseite; die Innenseite wird sich daher verkürzen, die Außenseite ändert ihre Dimensionen nicht.
2. Der Turgor steigt auf der Außenseite, bleibt dagegen unverändert auf der Innenseite; die Außenseite wird sich verlängern, die Innenseite bleibt konstant.
3. Der Turgor sinkt auf der Innenseite und steigt in entsprechendem Maße auf der Außenseite. Die Innenseite wird sich verkürzen, die Außenseite sich verlängern.
4. Der Turgor sinkt auf der Außenseite, desgleichen aber in bedeutend stärkerem Grade auf der Innenseite; daher werden sich beide antagonistischen Flanken verkürzen, jedoch die Innenseite stärker als die Außenseite.

Jeder dieser vier Fälle war möglich; bestätigt durch die mikroskopischen Messungen wurde der vierte; es zeigte sich nämlich, daß beide antagonistischen Seiten nach erfolgter Reizbewegung eine Verkürzung ihrer Dimensionen erfahren haben, und zwar in dem Sinne, daß die Verkürzungen der Innenseite immer bedeutend größer waren als die der Außenseite; die Rückregulation der Reizbewegung wird durch den umgekehrten Vorgang bewirkt, durch eine allmähliche Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes.

Methodisches.

Die Narbenlappen wurden derart zur Messung hergerichtet, daß auf den zu messenden Seiten Tuschemarken in bestimmten Abständen angebracht wurden, die sich auf der unebenen Narbenfläche in größere und kleinere Striche zerlegten. Als Marken dienten dann irgendwelche brauchbare Stellen; nach Möglichkeit wurden immer kleine Punkte dazu gewählt; die Verbindungslinie der Marken — die zu messende Strecke — mußte bei Längenmessungen¹ immer parallel zur Griffelaxe, bei Breitenmessungen senkrecht dazu gelegen sein.

Sollte die Innenseite eines Lappens gemessen werden, so mußte der andere entfernt werden, was aber auf die Reizbarkeit des zurückgebliebenen keine schädliche Wirkung ausübte. Die Narben wurden mit einem Teil ihres Griffels abgeschnitten, in feuchte Watte gewickelt und während der Messung in einem mäßig feuchten Raum gehalten.

Als Meßinstrument benutzte ich das Zeißsche Okularschraubenmikrometer bei einer meist 100fachen Vergrößerung. Mit großer Sorgfalt mußte darauf geachtet werden, daß die zu messende Strecke immer genau senkrecht zur Längsaxe des Mikroskops lag, was dadurch leicht erreicht werden konnte, daß die betr. Narbe auf einem um drei senkrechte Axen drehbaren Korkstückchen befestigt wurde. Die richtige Lage der zu messenden Strecke konnte man daran erkennen, daß bei der richtigen Einstellung die betr. Marken gleichzeitig scharf erscheinen mußten. Die markierte Strecke wurde jedesmal dreimal in der Ruhelage und ebensooft in der Reizstellung der Narbe gemessen und daraus die Mittelwerte genommen, die dann in den Tabellen verzeichnet wurden. Die gemessenen Strecken wichen nie mehr als 0,5—0,8 Teilstriche vom Mittelwert ab².

¹) Unter Länge der Narbe verstehe ich eine zur Griffelaxe parallele Richtung; unter Breite eine dazu senkrechte, aber zur Narbenfläche parallele Richtung; unter Dicke eine zu beiden senkrechte Richtung.

²) Wie Pfeffer (1873) schon für seine Messungen an den Cynareenstaubfäden angegeben hat, wird, da die zu messenden Objekte alle leicht gekrümmt sind, nicht die markierte krumme Strecke, sondern ein zu dieser Strecke als Bogen gehörendes Sehnenstück gemessen. Der dadurch entstehende Fehler ist wegen der geringen Größe und wegen des relativ großen Krümmungsradius der markierten Strecken so unbedeutend — es würden sich bei meinen Objekten erst Unterschiede auf der 4. oder 5. Dezimalen ergeben — daß ich ihn ohne Korrektion vernachlässigen kann.

Einige Schwierigkeit bereitete die Messung der Dickenänderung. Sie konnte mit der gewöhnlichen Methode nicht festgestellt werden, da die immer leicht nach innen gekrümmten Ränder der Narbe bei Profileinstellung die Tuschemarken verdeckten. Ich benutzte daher zur Bestimmung der Dickenänderung die Mikrometerschraube (System Berger) eines Mikroskops, deren Umdrehung um einen Teilstrich eine Verschiebung des Tubus um 0,001 mm bewirkte. Die betr. Narbe wurde mit ihrer Außenseite nach oben auf Flächenansicht eingestellt; auf der Innenseite dienten als Marken Tuschestriche, die deutlich sichtbar waren. Ich stellte dann zunächst auf die gewellten Zellmembranen der Außenseite, sodann auf die Tuschemarken der Innenseite ein und fand, daß sowohl vor als auch nach Reizung dieselbe Umdrehungszahl der Mikrometerschraube nötig war, um von der oberen Einstellung zur unteren zu gelangen.

Bei Anwendung dieser Methode ist zunächst einmal angenommen, daß die Narbenflächen an der Meßstelle vollkommen parallel sind; diese Annahme kann aber ohne weiteres als realisiert betrachtet werden, da immer nur hinreichend kleine Stellen der Narbenflächen — meist senkrecht übereinander liegende Punkte — bei der Messung in Betracht kamen, außerdem die Narbenflächen senkrecht zur Tubusaxe orientiert waren.

Von Bedeutung ist weiter der Brechungsexponent der Narbe, der sich zusammensetzen wird aus den Brechungsexponenten der Zellmembranen und Zellinhaltsstoffe. Wenn nun auf der Ober- und Unterseite einer planparallelen Platte, vom Brechungsexponenten n , Marken angebracht sind, und eine Verschiebung h des Mikroskoptubus nötig ist, um von der oberen zur unteren Einstellung zu gelangen, so ist die Dicke d der Platte — in unserem Falle also der Narbe — gegeben durch die Gleichung¹:

$$d = n \cdot h.$$

Über den Brechungsexponenten der Narbe ist uns nichts bekannt; wir können also eine Zahlenangabe über die Größe d nicht machen. Das hätte an sich keine allzu große Bedeutung, wenn nicht eine weitere Komplikation hier bestehen würde. Vor wie nach erfolgter Reizbewegung erhalten wir dieselben Werte für die Verschiebung h des Tubus; daraus braucht aber durchaus nicht zu folgen, daß auch d , die Dicke, denselben Wert behalten hat; d wird nur dann konstant geblieben sein, wenn der Brechungsexponent n sich nicht geändert hat. Ob überhaupt eine Änderung des Brechungsexponenten der Narbe durch den Verlauf einer Reizbewegung bewirkt werden kann, darüber lassen sich Tatsachen zurzeit nicht angeben, einmal, weil über den Wert von n vor der Reizung nichts bekannt ist,

¹) Mathematische Ableitung dieser Formel in Kohlrausch, Lehrbuch der prakt. Physik. 1905. S. 263.

dann aber auch, weil zur Bestimmung von n keine geeigneten Methoden existieren; — die bekannten physikalischen versagen, und die bisher in der Botanik üblichen reichen nicht aus für eine einigermaßen genaue Bestimmung. —

Ausgeschlossen ist eine Änderung des Brechungsexponenten durchaus nicht — infolge chemischer Veränderungen im Zellinhalt z. B. — auf jeden Fall wäre sie für die Theorie der Bewegungsmechanik von größter Bedeutung.

Vorläufig können wir also unser Resultat nur bedingungsweise formulieren, derart, daß wir sagen: die Dicke der Narbe bleibt — nach den Ergebnissen meiner Messungen — nur dann ungeändert, wenn der Brechungsexponent n vor und nach Reizung konstant geblieben ist; einen numerischen Wert für dieselbe anzugeben, ist nicht möglich, weil genaue Bestimmungen über den Brechungsindex von Pflanzengewebe nicht vorliegen. Ich werde nun zunächst einen konstanten Brechungsexponenten annehmen und demgemäß auch die Dicke als konstante d. h. nach der Reizung unveränderte Größe in Rechnung ziehen. Im weiteren wird aber dann zu untersuchen sein, in welcher Weise eine durch Variation des Brechungsverhältnisses herbeigeführte Änderung der Dicke die gefundenen Resultate beeinflussen könnte.

Die Versuchsergebnisse stelle ich in Tabellenform zusammen und werde daran einige Erörterungen anknüpfen.

Versuchsergebnisse.

Die Zahl der ausgeführten Messungen ist so groß, daß ich mich darauf beschränken muß, eine Auswahl der gefundenen Werte in den Tabellen anzugeben. Ich habe dazu diejenigen ausgesucht, welche am meisten in den Einzelresultaten wiederkehren; absichtlich habe ich aber die größten beobachteten Extremwerte mit aufgenommen. Daß die Messungen an verschiedenen Narben nicht dieselben Verkürzungswerte ergaben, braucht nicht wunderzunehmen, da die zu den Messungen benutzten Narben individuelle Verschiedenheiten besitzen, welche nicht eliminiert werden können.

Die Tabellen IIa bis IIIb auf S. 310 und 311 zeigen nun, daß die Unterlippe ihre Dimensionen nach erfolgter Reizbewegung beträchtlich verkürzt hat. Die Länge der Außenseite hat sich um 4,6 %, die Breite um 1,3 % im Mittel verringert.

Dieselben Maße der Innenseite nehmen um 21,6 % bzw. 3,4 % im Mittel ab.

Tabelle IIa.

Mimulus cardinalis¹.

Innenseite der Unterlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	223,8	159,5	20,0 %
2.	129,6	100,5	22,5 „
3.	347,5	270,5	20,7 „
4.	205,5	162,5	22,1 „
5.	211,1	180,8	18,3 „
6.	108,9	81,7	25,5 „

Mittelwert der Verkürzung: 21,6 %.

Tabelle II b.

Mimulus cardinalis.

Außenseite der Unterlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	88,9	84,7	4,7 %
2.	158,1	150,1	5,0 „
3.	156,0	149,3	4,2 „
4.	127,2	121,2	4,8 „
5.	120,8	116,3	3,7 „
6.	186,7	176,7	5,3 „

Mittelwert der Verkürzung: 4,6 %.

Tabelle IIIa.

Mimulus cardinalis.

Innenseite der Unterlippe; Breitenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	88,1	85,8	2,6 %
2.	101,2	97,1	4,1 „
3.	77,3	75,4	2,5 „
4.	99,8	95,8	4,0 „
5.	83,1	81,1	2,0 „
6.	101,4	96,4	5,0 „

Verkürzung im Mittel: 3,4 %.

¹) Die im folgenden mit derselben Nummer versehenen Messungen in zwei aufeinander folgenden Tabellen a und b sind an derselben Narbe vorgenommen worden.

Tabelle III b.
Mimulus cardinalis.
 Außenseite der Unterlippe; Breitenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	77,2	76,1	1,5 %
2.	66,9	66,1	1,1 „
3.	63,4	62,6	1,2 „
4.	55,3	54,6	1,2 „
5.	54,8	54,2	1,0 „
6.	54,6	53,5	1,8 „

Mittelwert der Verkürzung: 1,3 %.

Entsprechende Resultate sind in den Tabellen IV a bis V b auf S. 312 bis 313 für die Oberlippe der *Mimulus*narbe zu finden. Deren Außenseite verkürzt sich demnach in der Längsrichtung um 2,9 %; in der Breite um 0,5 %. Auf der Innenseite um 11,8 % in der Längs- und um 2,5 % in der Breitenrichtung im Mittel.

Ganz analoge Resultate ergaben die Messungen an anderen zweilippigen Narben, wie an denen von *Mimulus guttatus*, *Martynia lutea* und *Torenia Fournieri*; da sie nennenswerte Unterschiede nicht aufweisen, führe ich sie einzeln nicht an.

Diese Messungen zeigen also zunächst, daß die Krümmung zustande kommt durch eine ungleiche Verkürzung der antagonistischen Seiten. Das Verhältnis der Verkürzung der Außenseite zur Verkürzung der Innenseite in der Längsrichtung ist für Ober- und Unterlippe annähernd konstant; es berechnet sich zu 0,24 bzw. 0,22; ebenso für die Breitenänderungen, deren Verhältnis 0,2 bzw. 0,3 ist.

Die Werte, wie ich sie hier in den Tabellen angegeben habe, gelten jedoch nur für Partien in der Mitte des Narbenlappens. Nach der Spitze und ebenso nach dem Griffel zu nehmen die Größen der Änderungen ab, was sehr leicht zu verstehen ist, da die Krümmung gerade an den mittleren Partien am beträchtlichsten ist. Der Griffel selbst verkürzt sich nicht; wohl aber sind an der Stelle, wo der Griffel sich in die Narbenlappen verbreitert, schon Änderungen der Dimensionen vor und nach Reizung festzustellen.

Zum Vergleich wurden auch die Längenänderungen der einlippigen Narbe von *Goldfussia* gemessen. Die Resultate sind in den Tabellen VIa und b S. 313 angegeben. Die Außenseite der Oberlippe verkürzt sich danach um 3,9 %, die Innenseite um 16,5 % in der Längsrichtung.

Tabelle IVa.

Mimulus cardinalis.

Innenseite der Oberlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene vor Reizung	Teilstriche nach Reizung	Verkürzung in Prozenten
1.	158,1	137,4	13,1 ⁰ / ₀
2.	126,3	107,8	14,7 „
3.	167,5	151,1	9,8 „
4.	383,2	342,2	10,8 „
5.	120,6	106,5	11,6 „
6.	168,6	140,3	10,8 „

Mittelwert der Verkürzung: 11,8⁰/₀.

Tabelle IVb.

Mimulus cardinalis.

Außenseite der Oberlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene vor Reizung	Teilstriche nach Reizung	Verkürzung in Prozenten
1.	122,6	118,4	3,5 ⁰ / ₀
2.	112,9	108,4	3,9 „
3.	88,6	86,9	2,0 „
4.	187,2	183,4	2,1 „
5.	86,1	83,3	3,4 „
6.	207,5	201,9	2,4 „

Mittelwert der Verkürzung: 2,9⁰/₀.

Tabelle Va.

Mimulus cardinalis.

Außenseite der Oberlippe; Breitenmessung.

No.	Gemessene vor Reizung	Teilstriche nach Reizung	Verkürzung in Prozenten
1.	60,1	60,0	0,2 ⁰ / ₀
2.	59,1	58,6	0,8 „
3.	47,1	46,9	0,4 „
4.	44,1	43,8	0,6 „
5.	42,2	42,0	0,4 „
6.	47,1	46,8	0,7 „

Mittelwert der Verkürzung: 0,5⁰/₀.

Tabelle Vb.
Mimulus cardinalis.
 Innenseite der Oberlippe; Breitenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	108,4	106,3	1,9 ⁰ / ₀
2.	105,2	103,0	2,1 „
3.	111,7	109,1	2,3 „
4.	104,3	101,3	2,9 „
5.	121,2	118,4	3,1 „
6.	110,2	107,1	2,8 „

Mittelwert der Verkürzung: 2,5⁰/₀.

Tabelle VIa.
Goldfussia anisophylla.
 Innenseite der Oberlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	237,5	193,5	18,0 ⁰ / ₀
2.	170,5	144,7	15,1 „
3.	121,6	98,4	19,0 „
4.	88,1	65,7	25,4 „
5.	101,5	85,3	15,9 „
6.	143,5	120,6	15,9 „

Mittelwert der Verkürzung: 16,5⁰/₀.

Tabelle VIb.
Goldfussia anisophylla.
 Außenseite der Oberlippe; Längenmessung.

No.	Gemessene Teilstriche		Verkürzung in Prozenten
	vor Reizung	nach Reizung	
1.	133,4	127,8	4,2 ⁰ / ₀
2.	140,4	137,8	1,8 „
3.	137,8	130,9	5,0 „
4.	158,9	148,9	6,3 „
5.	103,2	99,1	3,9 „
6.	144,3	141,3	2,1 „

Mittelwert der Verkürzung: 3,9⁰/₀.

Das Verhältnis der Verkürzung der Außenseite zur Innenseite ergibt sich bei *Goldfussia* zu 0,23, ein Wert, der mit dem für die Oberlippe von *Mimulus* gefundenen fast übereinstimmt.

Die Tabellen zeigen ferner, daß die Verkürzungen der Unterlippe etwa doppelt so groß sind als die der Oberlippe;

man wird sich diese Tatsache leicht erklären können, wenn man bedenkt, daß die Unterlippe etwa eine doppelt so große Amplitude beschreiben muß, wie die Oberlippe, um aus der Ruhelage in die Reizstellung zu gelangen, da von Anfang an der Winkel zwischen Unterlippe und verlängerter Griffelaxe erheblich größer ist als der zwischen Oberlippe und verlängerter Griffelaxe.

Messungen an Narben, die wieder in ihre Ruhelage zurückgekehrt waren, haben gezeigt, daß die zuvor verkürzten Strecken ihre frühere Länge wieder erreicht haben, daß also nach erfolgter Rückregulation der frühere Zustand wieder hergestellt ist.

Pfeffer (l. c.) hat nun berechnet, daß, infolge der Längen- und Breitenänderungen, in den reizbaren Geweben eine Volumverminderung eintreten muß; so hat er festgestellt, daß das Volumen der Cynareenstaubfäden in toto, dagegen beim primären Blattgelenk von *Mimosa* nur das der unteren Hälfte abnimmt, während das der oberen Gelenkhälfte konstant bleibt oder nur unbedeutend zunimmt.

Ich führe im folgenden die analoge Berechnung für die Narben aus. Bezeichnen wir also z. B. die Länge des Unterlappens mit l , seine Breite mit b und seine Dicke mit d , so wird das Volumen eines beliebig aus demselben herausgeschnittenen, rechtwinkligen Parallelepipeds — wir können uns die ganze Narbe aus solchen Körpern zusammengesetzt denken — vor der Reizung sein:

$$(1.) \quad l \cdot b \cdot d = V_0.$$

Nach der Reizung wird sich dieses rechtwinklige Parallelepipid in einen Körper verwandelt haben, dessen Seiten Trapeze sind. Setzt man also in die Gleichung (1) die Mittelwerte für die Verkürzungen von l und b ein, welche sich aus den Änderungen der Außen- bzw. Innenseite ergeben, so erhält man das Volumen des Parallelepipeds nach der Reizung in folgender Gleichung:

$$(2.) \quad \frac{1}{2} \left((1 - 0,046 l) + (1 - 0,216 l) \right) \cdot \frac{1}{2} \left((b - 0,013 b) + (b - 0,034 b) \right) \cdot d = V_0 \left(1 + \frac{x}{100} \right),$$

wenn wir mit x die prozentuale Änderung des Volumens bezeichnen. Ausgerechnet ergibt dies:

$$0,869 \cdot 1 \cdot 0,976 \cdot b \cdot d = V_0 \left(1 + \frac{x}{100}\right).$$

oder da $1 \cdot b \cdot d = V_0$,

$$0,869 \cdot 0,976 = 1 + \frac{x}{100}.$$

$$x = -15,2.$$

D. h. also das Gesamtvolumen der Unterlippe nimmt um 15,2 % ab. Die analoge Berechnung ergibt, daß das Volumen der Oberlippe um 8,8 % sich im Mittel verringert, also etwa nur halb so stark als das der Unterlippe.

Es ist klar, daß über den Ausfall dieser Berechnungen die Konstanz der Narbendicke entscheidet. Betrachten wir noch einmal die Gleichung $d = n \cdot h$ (S. 308). Experimentell wird nur die Größe h festgestellt; d kann sich, trotzdem h konstant ist, in zwei Fällen ändern; erstens, wenn n kleiner, zweitens wenn n größer werden sollte.

Im ersten Falle würde eine Abnahme der Dicke resultieren; der Sinn unserer Resultate bzw. Berechnungen würde dadurch nicht beeinflußt; die Volumabnahme würde nur noch größere Werte als bei konstantem d erreichen.

Anders jedoch im zweiten Falle, wenn der Brechungsexponent nach der Reizung größer geworden wäre. Dann wäre es denkbar, daß durch die demgemäß erfolgende Zunahme der Dicke die Abnahme der beiden anderen Dimensionen kompensiert würde; die Folge davon wäre ein Konstantbleiben des Volumens.

Ich führe nun im folgenden die Überlegung für die Unterlippe durch. Eine einfache Berechnung aus Gl. (2) S. 314 ergibt, daß d um 18 % zunehmen müßte, damit das Volumen der Unterlippe nach erfolgter Reizbewegung konstant bleiben würde. Für h ergab sich aus meinen Messungen eine Verschiebung um 130 Teilstriche der Mikrometerteilung, also, da 1 Teilstrich einer Verschiebung des Tubus um 0,001 mm entspricht, ein Zahlenwert von $h = 0,13$ mm. Nehmen wir ferner n zu 1,345 (nahe dem Brechungsexponenten von Wasser) an, so ergibt sich für d der Wert 0,175 mm vor der Reizung. Wächst d nach der Reizung um 18 %, so wird es ansteigen auf 0,21 mm, und für den Brechungsexponenten ergibt sich nach der Reizung der Wert 1,615, eine Größe, die den Brechungsindex des Kanadabalsams noch weit übertrifft.

Daß eine derartige Änderung des Brechungsexponenten im Reizprozeß eintreten könnte, erscheint allerdings höchst zweifelhaft, wenn man bedenkt, daß die durch die Reizung induzierten chemischen Veränderungen in den Zellen — wie sie Pfeffer

annimmt — kaum imstande sein dürften, eine derartige Veränderung der Brechungsverhältnisse hervorzurufen, wie sie z. B. ein Übergang von Wasser ($n = 1,33$) zu Schwefelkohlenstoff ($n = 1,62$) bewirken würde. Immerhin mußte auf diese Möglichkeiten hingewiesen werden, da sie unter ungünstigen Umständen doch die Versuchsergebnisse wesentlich hätten beeinflussen können.

Kleine Änderungen der Dicke werden wohl vorhanden sein; sie beeinflussen das Resultat aber nicht. Pfeffer (1873) hat auch an den Staubfäden der Centaureen keine Dickenänderung feststellen können. Bei den Änderungen der Längen- und Breitendimensionen ist ihr Konstantbleiben immerhin erstaunlich; man kann vielleicht vermuten, daß bei plötzlicher Turgorabnahme — um dies Resultat vorwegzunehmen — ein Zusammenschrumpfen der Zellen in allen drei Raumrichtungen erfolge, daß aber bei der Krümmung des gereizten Objektes die in radialer Richtung wirkende Kompressivkraft die Abnahme des Durchmessers kompensiert. Ich werde deshalb, trotz der oben angegebenen Möglichkeiten, die Dicke als konstant betrachten.

Meine Messungen zeigten, daß die Änderungen der Dimensionen auf den antagonistischen Seiten zwar in demselben Sinne, nicht aber in demselben Grade erfolgen. Es lag deshalb der Gedanke nahe, daß die Änderung des Narbenvolumens ebenfalls keine einheitliche sei, sich vielmehr zusammensetze aus Änderungen, die an verschiedenen Stellen ganz verschieden sein konnten. Z. B. werden sich zwei beliebige kleine Parallelepipede, von denen das eine nahe der Außenseite, das andere nahe der Innenfläche gelegen sein mag, durchaus verschieden ändern; das Volumen des inneren wird mehr abnehmen als das des äußeren. Denkt man sich so die ganze Narbe aus gleichen Parallelepipeden zusammengesetzt, so werden diese alle verschiedene Änderungen erfahren, in dem Sinne, wie ich es an obigem Beispiel klarzumachen versuchte.

Anstatt die Volumänderungen dieser beliebig vielen Parallelepipede einzeln zu berechnen, wähle ich einen bequemeren Weg und berechne nur die verschiedene Volumänderung zweier solcher Raumkörper, von denen jeder die Hälfte des Narbenvolumens ausmachen mag. Denkt man sich z. B. durch den Tracheidenstrang eine Ebene parallel der Narbenfläche gelegt, so mag diese die Berührungsebene der beiden Parallelepipede sein. Diese wird selbstverständlich auch lineare Änderungen

erfahren, die wir aus den prozentualen Dimensionsänderungen der Innen- bzw. Außenseite berechnen können, wenn wir eben annehmen, daß sie annähernd in der Mitte liegt. Ihre Längenänderung wird nämlich das arithmetische Mittel aus den Längenänderungen der Außen- bzw. Innenseite sein, also gleich $\frac{1}{2}(l_a + l_i)$. Ebenso berechnet sich die Breitenänderung der Mittelfläche zu $\frac{1}{2}(b_a + b_i)$. Durch Einsetzen der betr. Zahlenwerte findet man für die Oberlippe eine Verkürzung der hypothetischen Mittelfläche um 7,3 % in der Längs-, und um 1,5 % in der Breitenrichtung. Für die Unterlippe eine Verkürzung derselben Dimensionen um 13,1 % bzw. 2,4 %.

Als Dicke wird für jedes der beiden Parallelepipede $\frac{d}{2} = \delta$ in Betracht kommen, das ebenso wie d konstant bleibt. Ich bezeichne nun mit Außenvolumen V_a den Rauminhalt des nach der Außenseite eines Narbenlappens gelegenen Parallelepipeds und mit Innenvolumen V_i den Inhalt des nach innen zu gelegenen. Die Rechnung ergibt dann:

Das Außenvolumen der Oberlippe ist vor der Reizung:

$$(3.) \quad l_a \cdot b_a \cdot \delta = V_a, \text{ nach der Reizung:}$$

$$(4.) \quad \frac{1}{2} \left(l_a (1 - 0,029) + l_a (1 - 0,073) \right) \cdot \frac{1}{2} \left(b_a (1 - 0,005) + b_a (1 - 0,015) \right) \cdot \delta = V_a \left(1 + \frac{x}{100} \right)$$

Durch Auflösen der Gleichung (4) nach x , das wieder die prozentuale Volumänderung darstellt, und ebenso einer analog gebauten Gleichung für das Innenvolumen, erhält man folgende Resultate:

Das Außenvolumen der Oberlippe nimmt im Mittel um 6,1 % ab.

„ Innenvolumen	„	„	„	„	„	„ 11,4 „	„
„ Außenvolumen	„	Unterlippe	„	„	„	„ 10,7 „	„
„ Innenvolumen	„	„	„	„	„	„ 19,8 „	„

Das Verhältnis der Abnahme des Außenvolumens zur Abnahme des Innenvolumens ist nahezu gleich 1 : 2, sowohl für die Ober- als auch für die Unterlippe.

Diese Berechnungen zeigen, daß die Krümmungsbewegung bedingt ist durch eine Volumabnahme der Narbe im ganzen, wie bei den Cynareenstaubfäden, aber durch eine ungleiche Abnahme des Volumens auf den antagonistischen Flanken.

Selbstverständlich wird der Übergang von Außen- zu Innenvolumen nicht gerade auf die von mir eingeführte hypothetische Mittelfläche beschränkt sein, vielmehr wird sich jedes der einzelnen Parallelepipede — die einzelnen Zellen — je nach seiner Lage verschieden verkürzen, so daß die Änderung der Volumina von der Außenseite nach der Innenseite hin sich ganz allmählich vollziehen wird.

Diese ganz bedeutende Volumverminderung kann wohl einzig und allein nur durch eine plötzliche Abnahme des osmotischen Druckes in dem reizbaren Gewebe und damit verbundene elastische Kontraktion der gedehnten Zellmembranen erklärt werden; oder, mit anderen Worten, die Reizbewegungen der Narben sind, wie diejenigen von *Mimosa* und den *Centaurea*-Filamenten (Pfeffer, 1873), Variationsbewegungen. Allerdings fehlen bei den Narben alle äußeren Kennzeichen, die bei anderen reizbaren Organen diese Erklärung bestätigen.

Einen Flüssigkeitsaustritt, wie ihn Pfeffer (l. c.) aus den abgeschnittenen primären Gelenken von *Mimosa* und den Staubfäden von *Berberis*, ebenso aus den mit Wasser injizierten Filamenten von *Centaurea* im Momente der Reizung beobachtet hat, konnte ich an den *Mimulus*-Narben nicht bemerken. Die unter der Luftpumpe mit Wasser injizierten Narben verloren ihre Reizbarkeit und erhielten sie im Laufe längerer Zeit nicht wieder zurück.

Nun hatte Gärtner (l. c.) angegeben, man könne die Narben durch Eintauchen in Öl vollständig durchsichtig machen; ich hoffte daher, wenigstens an solchen mit Olivenöl durchtränkten Narben unter dem Mikroskop den Flüssigkeitsaustritt aus den Zellen in die Interzellularen beobachten zu können. Allein auch dieser Versuch ergab ein negatives Resultat; die Narben hatten zwar ihre Reizbarkeit durch die Ölbehandlung keineswegs verloren; dagegen konnte ich ein Eindringen von Öl in die Interzellularen, auch nach langem Einwirken, nicht beobachten.

Auch die bei *Mimosa* deutliche Verfärbung des reizbaren Gewebes konnte ich an den Narben nicht bemerken.

Es besteht hier noch ein anderes Bedenken. Die Interzellularen sind in dem oberen Teil der Narbenlappen, sowohl

im Leitgewebe als auch im Parenchym sehr spärlich; ihre Zahl und Größe nimmt dagegen in den unteren Partien und besonders im Griffel beträchtlich zu. Aber gerade in der Narbe stehen sie in keinem sonderlich günstigen Verhältnis zur Größe der Volumabnahme.

Wenn nun diese angeführten Beobachtungen nicht gerade sehr für das Zutreffen der oben gegebenen Erklärung sprachen, so erhielt sie doch noch eine gewisse Stütze durch meine plasmolytischen Untersuchungen. Ich konnte nämlich feststellen, daß durch künstliche Herabsetzung des osmotischen Druckes eine der Reizbewegung der Narbe ähnliche Schließung erreicht werden kann.

Taucht man nämlich eine Narbe in eine plasmolytische Lösung — etwa 5% KNO_3 — so beginnen die Narbenlappen wenige Sekunden danach, sich langsam und ruckweise zu schließen; sie divergieren, so lange sie der Einwirkung des Plasmolytikums ausgesetzt sind, nicht wieder.

Die im natürlichen Reizvorgange eintretende Rückregulation, die darin besteht, daß die in die Interzellularen ausgepreßte Flüssigkeit wieder in die Zellen eintritt und den früheren osmotischen Druck herstellt, kann ebenfalls künstlich ersetzt werden — nämlich durch Wasserzufuhr. Man braucht zu diesem Zwecke eine im Plasmolytikon geschlossene Narbe nur in reines Wasser zurückzubringen; nach kurzer Zeit divergieren die Lappen wieder und zwar in demselben Maße, wie sie ihren früheren Turgor wieder herstellen. Auch bei *Mimosa* habe ich durch analoge Versuche ein entsprechendes Resultat erzielt; das primäre Blattgelenk¹ krümmt sich in plasmolytischen Lösungen und streckt sich in Wasser wieder gerade.

Diese eben geschilderte Schließbewegung hat mit einer auf Reiz erfolgenden Reaktion große Ähnlichkeit; sie kann aber eine solche schon deshalb nicht sein, weil reizunempfindliche Narben in einem Plasmolytikon dieselbe Schließbewegung machen; würde z. B. die KNO_3 -Lösung einen chemischen Reiz auf die Narbe ausüben — etwa wie Chloroform — so könnten eben reizunempfindliche Narben durch eine derartige Lösung nicht zum Schließen veranlaßt werden.

¹) Das Gelenk wurde an seiner Basis abgeschnitten.

Auch wird sie nicht dadurch veranlaßt, daß das Plasmolytikum nur der Innenseite Wasser entzieht, daß also nur eine einseitige Verkürzung erfolgt, während bei der Reizbewegung dieselbe zweiseitig ist. Man könnte sich ja zunächst derartiges wohl denken; die Innenepidermis eines Lappens ist mit einer ganz schwachen, die Außenseite dagegen mit einer sehr kräftigen Kutikula überzogen. Legt man einen Tropfen eines Plasmolytikums auf die Außenseite eines Narbenlappens, so tritt, auch nach Stunden, keine Krümmung ein; bringt man dagegen einen Tropfen auf die Innenseite, so tritt nach wenigen Sekunden eine starke Krümmung ein, so daß die Innenseite konkav wird. Aus diesen Versuchen folgt, daß tatsächlich die Außenepidermis für ein Plasmolytikum so gut wie impermeabel ist, während die Innenseite einer Wirkung desselben keinen Widerstand entgegensetzt. Ebenso könnte man schließen, daß bei einem vollständigen Eintauchen der Narbe eben nur eine einseitige Turgorerniedrigung auf der Innenfläche erfolge. Daß dem nicht so ist, zeigten Messungen markierter Strecken, vor und nach erfolgter plasmolytischer Schließung. Sie ergaben eine gesamte Verkürzung der antagonistischen Flanken; die der Innenseite war beinahe doppelt so stark, als die der Außenseite. Eine solche Verkürzung der Außenseite konnte aber nur stattfinden, wenn das Plasmolytikum durch die Zellen der Innenseite in die äußeren Schichten eingedrungen war und dort ebenfalls den osmotischen Druck verringert hatte. Die plasmolytische Schließung erfolgt also tatsächlich infolge Wasserentzuges auf der ganzen Narbe, und damit verbundene Turgorerniedrigung, die auf den antagonistischen Flanken jedoch verschieden ist.

Man wird also sagen können, daß künstliche Herabsetzung des osmotischen Druckes dieselben Änderungen in den reizbaren Organen bewirkt, wie sie sonst durch die Tätigkeit des sensiblen Protoplasmas hervorgerufen werden und wie sie eben Bedingung für das Zustandekommen der Schließbewegung sind. Die Frage, auf welche Weise bzw. mit welchen energetischen Mitteln dieses rapide Sinken des Turgors und danach die langsame Wiederherstellung des alten Zustandes in dem natürlichen Verlauf einer Reizbewegung bewirkt werden, bildet

ein Kapitel für sich und interessiert uns hier nicht weiter. Pfeffer (l. c. S. 325) hat neben anderen Möglichkeiten die als sehr wahrscheinlich bezeichnet, daß die Abnahme des osmotischen Druckes infolge chemischer Umsetzungen, wie Polymerisationen, bewirkt werden könne.

Es erübrigt jetzt noch, zu untersuchen, auf welche Weise sich der große Unterschied in den Verkürzungen der Außen- bzw. Innenseite erklären läßt; man könnte zwei Möglichkeiten anführen:

1. Der osmotische Druck nimmt auf der Innen- und Außenseite des Grundgewebes in gleichem Maße ab; jedoch sind die Zellmembranen der Innenseite von Anfang an stärker gedehnt, als die der Außenseite;
2. die Zellmembranen sind auf den antagonistischen Flanken gleich stark gedehnt; der osmotische Druck nimmt jedoch auf der Innenseite stärker ab, als auf der Außenseite.

In beiden Fällen resultiert dasselbe: stärkere Kontraktion der Innenseite; erheblich schwächere auf der Außenseite.

Eine direkte Bestimmung des osmotischen Druckes vorzunehmen, ging nicht an, weil eine Plasmolyse der unter der Epidermis gelegenen Zellen nicht beobachtet werden konnte, da die Narbe, trotz ihrer geringen Dicke, zu wenig durchsichtig war.

Ebensowenig konnte die Dehnbarkeit der Zellhäute in den verschiedenen Schichten der Narbe bestimmt werden, da die geringe Dicke derselben eine Spaltung der Länge nach nicht gestattete. Auch die anatomische Struktur gibt keinen sicheren Anhalt für die uns interessierende Frage. Zwar ist es wahrscheinlich, daß die Außenepidermis ihrer stärkeren Kutikula wegen weniger dehnbar ist als die Epidermis der Innenseite; ob aber auch das Parenchym der Außenfläche weniger dehnbare Membranen besitzt als das Leitgewebe der Innenseite, das läßt sich schwer beurteilen.

Plasmolytische Studien, von denen ich einigen Erfolg erhoffte, ergaben ein vollständig unbefriedigendes Resultat, so daß ich sie nicht näher anzuführen brauche.

Man wird es deshalb unentschieden lassen müssen, welche der beiden Erklärungen für die Ursache der ungleichen Verkürzung auf den antagonistischen Flanken in Wirklichkeit zutrifft.

4. Einfluß der Bestäubung auf die Narbe.

Ich habe jetzt noch die Versuche mitzuteilen, die zeigen, welche Wirkung eine Bestäubung der Narbe mit arteigenem oder fremdem Pollen auf ihre Bewegung ausübt. Im Anschluß an die Ergebnisse dieser Versuche wird die Gelegenheit gegeben sein, die von Burk (l. c.) mitgeteilten Versuche kritisch zu betrachten.

Methodisches.

Zu den Bestäubungsversuchen wurden kräftig gewachsene Topfpflanzen der oben angeführten Spezies benutzt, die in einem Gewächshaus aufgestellt wurden; direkte Sonnenbestrahlung wurde abgehalten, außerdem immer für genügende Luftfeuchtigkeit gesorgt. Zur Kontrolle wurden entsprechende Versuche auch an Gartenexemplaren vorgenommen, die aber ein von den anderen verschiedenes Resultat nicht ergaben.

Zur Bestäubung wurden junge Narben benutzt, deren Lappen seit ca. 5—6 Stunden divergierten, die also optimale Reizempfindlichkeit besaßen. Die Korolle wurde meistens ganz oder teilweise entfernt, um zu verhüten, daß durch das aktive Abstoßen derselben, einige Tage nach dem Aufblühen, eventuell eine mechanische Reizung der Narbe bewirkt werden könnte; ebenso wurden die Antheren entfernt. Beides hat auf die Reaktionsfähigkeit und Empfindlichkeit der Narbe keinen schädigenden Einfluß. (Gärtner. 1844.)

Zur weiteren Beobachtung wurden die bestäubten Narben in Glaszylinder eingeschlossen, die oben durch ein feines Tüllnetz, unten durch feuchte Watte gegen eindringende Tiere abgesperrt wurden; neben dem Wattepfropfen wurden mehrere Glasröhren von 1—2 mm Durchmesser eingeschoben, so daß in den Glaszylindern für genügende Verbindung mit der Außenluft gesorgt war.

Das Arbeiten im Gewächshaus hatte den Nachteil, daß, trotz der Beschattung, an heißen Mittagen die Temperatur bis auf 40° und 45° stieg. Dadurch konnte, wie ich S. 303 zeigte, die Reizempfindlichkeit einer Narbe stark herabgesetzt oder sogar eine Schließbewegung veranlaßt werden. Um diese Unregelmäßigkeiten auszuschalten, wurden zu manchen Versuchen die

Blüten mit ihrem Stiel abgeschnitten, in Wasser gestellt und in einen schattigen, feuchten Raum von ca. 20⁰—25⁰ C gebracht. Die Blüten hielten sich hier sehr lange frisch, so daß die Beobachtung nicht beeinträchtigt wurde.

Die Versuche konnten sich natürlich nicht nur darauf beschränken, die unmittelbare Wirkung des Pollens auf die Narbe zu verfolgen, vielmehr mußte festgestellt werden, ob nicht der weitere Verlauf der Befruchtung irgendeinen Einfluß auf die Narbe bzw. ihre Bewegung ausübt.

Gärtner (l. c.) erwähnt schon, daß einige Zeit nach erfolgter Bestäubung die Narbe ohne einen äußeren Reiz sich wieder schließt und dann dauernd geschlossen bleibt. Diese Angabe scheint von den späteren Forschern nicht beachtet zu werden; sie wird wenigstens nirgends zitiert.

Die Versuche an den einzelnen Objekten ergaben ein übereinstimmendes Resultat; ich werde deshalb nicht alle, sondern nur eine beschränkte Zahl einzeln anführen. Ich gebrauche im folgenden einige Abkürzungen, indem ich bezeichne:

1. Den Pollen der langen Staubfäden mit P (L).
2. „ „ „ kurzen „ „ P (K).
3. „ „ von fremden Pflanzen „ P (F).

Versuchsergebnisse.

Den Verlauf der Bestäubung zeigt folgender Versuch:

1. Versuch. Die Unterlippe einer Narbe von *Torenia Fournieri* wurde mit P (K) geitonogam derart bestäubt, daß eine ziemliche Menge Pollen an ihr haften blieb; die Narbe schloß sich infolge des mechanischen Reizes sofort um 4,52 h; — nach 5 Min. begannen die Narbenlappen wieder sich zu spreizen und nach 11 Min. war der frühere Divergenzwinkel wieder erreicht.

In gleicher Weise — Variationen kommen nur in der Öffnungszeit vor — verläuft eine Bestäubung mit P (L) und P (F), sowohl bei *Torenia*, als auch bei *Mimulus*, *Martynia* und *Incarvillea*.

Gleichgültig war es ferner, ob die Bestäubung geitonogam, autogam oder xenogam war; ebenso ergaben Bestäubungen mit Pollen aus dehiszenten und mit solchen aus noch nicht geöffneten Antheren dasselbe Resultat.

Dieselben Versuche wurden im Laufe der Untersuchung genügend oft wiederholt, immer mit demselben Erfolg. Man

kann also mit absoluter Sicherheit sagen, daß ein Unterschied zwischen dem Pollen der langen und kurzen Staubblätter bez. seiner Wirkung auf die Narbe nicht besteht.

Das Schließen der Narbe bei der Bestäubung ist eben nichts anderes als die Ausführung der Reizbewegung, welche in dem reizbaren Gewebe durch die mechanische Berührung bei der Bestäubung ausgelöst wird. Führt man die Bestäubung vorsichtig aus¹, so daß jede Berührung des Narbenlappens vermieden wird, so schließt sich die Narbe innerhalb der gewöhnlichen Reaktionszeit nicht. Man sieht daraus, daß der Pollen selbst, ohne mechanische Berührung bei der Bestäubung, ein Schließen der Narbe nicht bewirkt.

Die Pollenkörner der langen bzw. kurzen Staubfäden weisen überhaupt nennenswerte Verschiedenheiten nicht auf, die eine so eigenartige Wirkung auf die Narbe hätten erklären können, wie Burk (l. c.) sie angibt. Beide Pollenarten haben in trockenem Zustand ellipsoidische Gestalt, die sich durch Wasseraufnahme schnell zur Kugelform aufrundet. Sie keimen in feuchter Luft und Wasser nach circa 3—4 Stunden, während sie auf 2—10% Rohrzucker-Agarböden schon nach Verlauf von 15—30 Min. zu keimen anfangen.

Durch vergleichende Versuche habe ich festgestellt, daß Pollenkörner auf einer arteigenen Narbe nach 1—2 Stunden zu keimen anfangen, dann aber ziemlich schnell lange Schläuche treiben.

Auch bezüglich der Befruchtung haben beide Pollenarten denselben Effekt.

Erwähnt muß hier noch werden, daß die runden Pollenkörner aus den noch nicht dehiszenten Antheren der langen wie auch der kurzen Staubfäden weder auf Rohrzucker-Agarböden, noch auch auf der Narbe selbst zur Keimung kommen. Eine Befruchtung durch solche Pollenkörner ist dann ausgeschlossen. Es wurden deshalb in sämtlichen Versuchen nur Pollenkörner aus dehiszenten Antheren zur Bestäubung benutzt.

Im Laufe der Untersuchung zeigte es sich aber, daß in verschiedenen Fällen die Narbe nach der Bestäubung doch

¹) Man erreicht dies leicht dadurch, daß man aus einer stäubenden Anthere aus nicht allzu großer Höhe Pollen auf die Narbe fallen läßt.

geschlossen blieb, gleichviel ob der dazu benutzte Pollen aus den dehiszenten Antheren der langen oder der kurzen Staubfäden stammte.

Die Beobachtung in weiteren Versuchen zeigte, daß die Menge des aufgetragenen Pollens ausschlaggebend war für das Verhalten der Narbe nach der Bestäubung. Diese vermag ich jedoch nicht genau anzugeben, einmal, weil ein bestimmtes Maß für Pollenkörner nicht zu beschaffen ist, dann auch, weil zwei dem Anscheine nach gleiche Pollenmengen trotzdem noch je nach der Adhäsion der Körner untereinander verschieden sein können.

Die folgenden Definitionen der Begriffe wenig, viel, sehr viel machen deshalb auf Exaktheit keinen Anspruch, da sie nur als Näherungswerte dienen können; sie erwiesen sich aber für meine Zwecke als hinreichend und als geeignet. Ich sage:

- a) Eine Narbe ist mit wenig Pollen belegt, wenn nur eine beliebige kleine Stelle eines Narbenlappens — welcher ist gleichgültig — mit Pollenkörnern belegt ist.
- b) Eine Narbe ist mit viel Pollen belegt, wenn ein großer Teil, etwa $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ der Innenfläche eines Lappens damit bedeckt ist.
- c) Eine Narbe ist mit sehr viel Pollen bestäubt, wenn die ganze Innenfläche mit Pollenkörnern belegt ist.

Es wird sich nun darum handeln, für diese drei Fälle einzelne Versuchsprotokolle anzugeben, und diesen das Verhalten einer unbestäubten Narbe gegenüber zu stellen.

1. Unbestäubte Narbe.

2. Versuch. *Mimulus cardinalis*. Eine Narbe öffnete sich am 24. 7. um 10 h. Am 25. 7. war sie vollständig offen und frisch. — Am 30. 7. sind die Narbenlappen gegen den Griffel zurückgerollt; der Welkprozeß beginnt. 1. 8. ist die Narbe vollständig welk.

Dieser Versuch zeigt, daß eine unbestäubte Narbe bis zu ihrem Welken unverändert offen bleibt, wenn sie nicht mechanisch gereizt, und dadurch zu einer transitorischen Schließung veranlaßt wird.

2. Bestäubung mit wenig Pollen.

- Versuch 3. *Mimulus cardinalis*. Temperatur 20° — 28° C. Narbe seit 4 Std. geöffnet. Korolle, Antheren entfernt. Am 26. 7. um 6,40 h mit wenig P (L)

- geitonogam bestäubt. Narbe schloß sich sofort und war 6,50^h wieder offen. — Am 27. 7. Narbe vollständig offen, frisch. — Am 1. 8. Narbe offen, beginnt aber zu welken. 2. 8. vollständig welk; offen; Fruchtsatz deutlich.
4. Versuch. *Mimulus cardinalis*. Temperatur 22⁰—28⁰ C. Narbe seit 5 Std. offen; Korolle, Antheren entfernt. Am 10. 7. um 5,50^h mit wenig P (K) geitonogam bestäubt; schloß sich sofort und war 6,05^h wieder offen. — Am 11. 7. Narbe offen, vollständig frisch. — Am 17. 7. offen, etwas geschrumpft und gebräunt. 18. 7. vollständig welk, Fruchtsatz deutlich.
5. Versuch. *Torenia Fournieri*. Temperatur 29⁰—30⁰ C. Am 9. 8. um 5,45^h. Narbe mit Pollen von *Antirrhinum* bestäubt. Narbe schloß sich sofort und war 5,55^h wieder offen. — Am 10. 8. vollständig offen, frisch. — Am 14. 8. offen, beginnt zu welken. Am 15. 8. vollständig welk.

Diese Versuche zeigen, daß eine Narbe sich infolge der mechanischen Berührung bei der Bestäubung schließt und nach Ablauf der gewöhnlichen Schließungsdauer wieder öffnet. Die Schließungsdauer, d. h. die Zeit zwischen dem Zusammenklappen der Narbe und dem Wiederöffnen beträgt in der Regel 8—10 Min.

Die mit wenig Pollen bestäubte Narbe bleibt dann vollständig offen bis zum Welken. P (K), P (L) und P (F) erwiesen sich als vollkommen gleichwertig, wenn man davon absieht, daß fremder Pollen eine Befruchtung nicht bewirken kann, während P (K) und P (L) der arteigenen Pflanze gleich gut befruchtend wirkt, was an dem Anschwellen des Fruchtknotens einige Tage nach der Bestäubung zu erkennen ist.

3. Bestäubung mit viel Pollen.

6. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe mit viel P (K) geitonogam bestäubt am 4. 6.; schließt sich sofort um 10^h und ist 10,18^h wieder offen. Um 12,30^h beginnt die Narbe sich langsam zu schließen und ist 12,55^h wieder geschlossen. — Am 8. 6. beginnt die Narbe zu welken; 9. 6. Narbe welk. Fruchtsatz deutlich.

Eintritt der zweiten Schließbewegung nach 2 Std. 12 Min.

7. Versuch. *Martynia tricolor*.

Narbe am 4. 6. mit viel P (K) geitonogam bestäubt; schloß sich sofort um 9,20^h und ist 9,35^h wieder offen. 12,04^h beginnt die Narbe sich wieder zu schließen, und ist 12,20^h ganz geschlossen. — Am 6. 6. beginnt sie zu welken. 7. 6. welk. Fruchtsatz deutlich.

Eintritt der zweiten Schließbewegung nach 2 Std. 29 Min.

8. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 6. 6. mit viel P (L) geitonogam bestäubt; schloß sich sofort um 10,10^h und war 10,20^h wieder offen. — Um 1,05^h fängt sie an, sich

wieder zu schließen und ist 1,22 h geschlossen. — Am 12. 6. Narbe welk, Fruchtsatz deutlich.

Eintritt der zweiten Schließbewegung nach 3 Std. 2 Min.

9. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 4. 6. mit viel P (L) geitonogam bestäubt; schließt sich sofort um 9,30 h und ist 9,46 h wieder offen. Sie beginnt um 12,15 h sich abermals zu schließen und ist 12,31 h ganz geschlossen. — Am 8. 6. Fruchtsatz deutlich; Narbe welk. Eintritt der zweiten Schließbewegung nach 2 Std. 30 Min.

Tabelle VII.

Zusammenstellung der Resultate aus den eben angeführten und einigen weiteren Versuchen.

No.	Eintritt der zweiten Schließbewegung nach erfolgter Rückregulation der ersten	Dauer der zweiten Schließbewegung
1.	2 Std. 12 Min. später	25 Min.
2.	2 „ 19 „ „	16 „
3.	3 „ 2 „ „	17 „
4.	2 „ 55 „ „	30 „
5.	2 „ 30 „ „	16 „
6.	2 „ 10 „ „	20 „
7.	2 „ 18 „ „	21 „
8.	3 „ 5 „ „	22 „
Mittelwerte	2 Std. 35 Min.	19 Min.

10. Versuch. (Bestäubung mit viel fremdem Pollen.)

Mimulus cardinalis. Narbe am 4. 6. mit viel Pollen von *Antirrhinum* belegt; schließt sich sofort 10,15 h und ist 10,30 h wieder offen. — Am 5. 6. vollständig offen, frisch. — Am 10. 6. offen, welk.

Aus diesen Versuchen folgt, daß eine mit viel Pollen (L) (K) oder (F) bestäubte Narbe bei der Bestäubung sich momentan schließt, während der Dauer der gewöhnlichen Schließungszeit geschlossen bleibt und sich dann wieder öffnet, gerade wie bei jeder nach mechanischer Reizung ausgeführten Bewegung.

Bei Bestäubung mit Pollen (L) oder (K) aus art eigenen Pflanzen erfolgt 2—3 Stunden nach der Bestäubung eine zweite Schließbewegung; eine Rückregulation derselben findet nicht mehr statt.

Dieses zweite Schließen erfolgt auch dann, wenn die Narbe die erste Schließbewegung bei der Bestäubung nicht gemacht hat, wie folgender Versuch zeigt:

11. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 6. 6. mit viel Pollen (L) geitonogam vorsichtig bestäubt, so daß sie sich nicht schloß. Bestäubung erfolgte 2,15 h. Narbe beginnt sich zu schließen 5,10 h und ist 5,40 h ganz geschlossen. — Am 12. 6. Narbe welk; Fruchtsatz deutlich.

Eintritt der Schließbewegung nach 2 Std. 55 Min.

Eine Bestäubung mit fremdem Pollen hat ein zweites Schließen der Narbe nach erfolgter Wiederöffnung nicht zur Folge.

4. Bestäubung mit sehr viel Pollen.

12. Versuch. *Torenia Fournieri*.

Narbe am 4. 6. mit sehr viel P (L) bestäubt um 4,02 h. Die Narbe ist nach 24 Std. noch geschlossen und ist stark desorganisiert. Nach 5 Tagen deutlicher Fruchtsatz.

13. Versuch. *Torenia Fournieri*.

Narbe mit sehr viel P (K) geitonogam belegt um 4,20 h. Die Narbe ist nach 16 Std. noch geschlossen und stark desorganisiert. Nach 4 Tagen deutlicher Fruchtsatz.

14. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 5. 7. mit sehr viel P (L) geitonogam bestäubt. Narbe schließt sich sofort 4,02 h. Nach 24 Std. noch geschlossen und stark desorganisiert. Nach 4 Tagen deutlicher Fruchtsatz.

15. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 4. 6. mit sehr viel P (K) geitonogam bestäubt; schließt sich sofort 11,45 h. — Nach 24 Std. noch geschlossen und stark geschädigt. Nach 5 Tagen deutlicher Fruchtsatz.

16. Versuch. (Bestäubung mit sehr viel fremdem Pollen.) *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 7. 6. mit sehr viel Pollen von *Secale* belegt; schließt sich sofort 10,10 h und bleibt geschlossen bis 1,05 h. Um 1,10 h ist die Narbe wieder vollständig offen und bleibt es bis zum Welken.

Ein ähnliches Resultat erzielte ich bei Bestäubung mit Pollen aus *Plantago*-Arten.

17. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 7. 6. mit sehr viel Pollen von *Antirrhinum* belegt; schließt sich sofort 10,20 h und öffnet sich erst 12,10 h wieder; sie bleibt bis zum Welken offen.

Dasselbe Resultat ergab eine Bestäubung mit Pollen von *Digitalis*.

Aus dieser Versuchsreihe läßt sich also folgendes schließen: Narben, die mit sehr viel Pollen (L) oder (K) bestäubt werden, schließen sich infolge der mechanischen Berührung bei der Bestäubung momentan und bleiben dann dauernd geschlossen. Die mit Pollen belegten Narbenlappen sind nach 3—4 Stunden stark desorganisiert, Befruchtung ist nach 5—6 Tagen am

Anschwellen des Fruchtknotens wahrzunehmen. Dieses Resultat wurde durch zahlreiche Versuche bestätigt.

Eine Bestäubung mit sehr viel fremdem Pollen bewirkt ebenfalls ein längeres Geschlossenbleiben, jedoch findet gewöhnlich nach 2—3 Stunden ein Wiederöffnen der Narbe, also eine Rückregulation statt.

Das über das Geschlossenbleiben oder Wiedereröffnen einer bestäubten Narbe entscheidende Moment ist also gegeben in erster Linie durch die Menge des aufgetragenen Pollens, — eine große Menge bewirkt ein Geschlossenbleiben, eine kleine Menge nicht, — in zweiter Linie auch durch die Herkunft des zur Bestäubung benützten Pollens, — art-eigener hat eine dauernde, fremder nur eine mehrere Stunden währende Schließung zur Folge.

Burk (l. c.) scheint dies nicht gefunden zu haben; es läßt sich wenigstens aus seinen Ausführungen nicht ersehen, ob er immer unter solchen Bedingungen gearbeitet hat, wie sie meiner Versuchsreihe (4) entsprechen, und welche allein ein dauerndes Geschlossenbleiben der bestäubten Narbe zur Folge haben.

Ich halte es nun für sehr unwahrscheinlich, daß solche Fälle in dem natürlichen Bestäubungsvorgang überhaupt vorkommen. Daß ein Insekt soviel Pollen auf eine Narbe bringt, daß diese zur dauernden Schließung veranlaßt wird, ist zwar nicht unmöglich, aber doch wohl nur ein Ausnahmefall. Ich habe wenigstens an sehr vielen Gartenexemplaren von *Mimulus* und *Martynia* Bestäubungen durch Insekten beobachtet, aber nie gesehen, daß die bestäubten Narben sofort geschlossen blieben; vielmehr öffneten sie sich nach der Bestäubung wieder und machten einige Stunden später eine zweite Schließbewegung, die nun nicht mehr rückreguliert wurde. Manche blieben nach Rückregulation der ersten Schließbewegung überhaupt dauernd bis zum Welken offen. Befruchtung war in den meisten Fällen eingetreten.

Von nicht allzu großer Exaktheit in der Versuchsausführung zeugt es, wenn Burk bei *Torenia* das eine Mal Pollen aus den geöffneten Antheren der langen Staubfäden, das andere Mal — zu demselben Versuch — Pollen aus den geschlossenen Antheren der kurzen Staubfäden benützt.

Ich konnte im Gegensatz zu Burk feststellen, daß auch bei *Torenia*, ebenso wie bei meinen anderen Versuchspflanzen, die Antheren der kurzen Staubfäden einige Zeit nach denen der langen dehinzieren. Pollenkörner aus noch nicht dehizenten Antheren sind, wie ich schon an anderer Stelle zeigte, nicht keimfähig. Bei Bestäubung einer Narbe mit solchem Pollen tritt nach Ablauf der gewöhnlichen Schließungszeit von 10—15 Min. eine Wiedereröffnung ein. Das eigenartige Verhalten der *Torenia*-Narbe bei Bestäubung mit P (L) bzw. P (K) bei Burk dürfte sich aus dieser durchaus nicht einwandfreien Versuchsanordnung erklären lassen. Sicher können aber die von Burk angegebenen Resultate — sie entsprechen teilweise meinen Versuchen (4) — nicht als allgemeine Regel, sondern höchstens als Ausnahmefälle Beachtung finden.

Das schon von Gärtner (l. c.) experimentell nachgewiesene »zweite Schließen« der Narbenlappen nach erfolgter Rückregulation des ersten scheint Burk übersehen zu haben.

Diskussion.

(1.) Das primäre Schließen der Narbe bei Bestäubung.

Das Zusammenklappen der Narbe bei einer Bestäubung mit beliebigem Pollen — ich nenne es zum Unterschied von der später erfolgenden zweiten Schließung die primäre Schließbewegung — erfolgt nur dann, wenn zugleich ein mechanischer Reiz auf die sensiblen Zellen ausgeübt wird. (Gärtner 1844.) Wird die Bestäubung so vorsichtig ausgeführt, daß dabei jeder den Schwellenwert erreichende Reiz — mechanische Berührung — vermieden wird, so schließt sich die Narbe innerhalb der gewöhnlichen Reaktionszeit von einigen Sekunden nicht.

Man kann daraus schließen, daß die Pollenkörner an und für sich nicht imstande sind, einen Reiz auf die Narbe auszuüben, der eine Reaktion auslösen könnte. Das Schließen der Narbenlappen ist hier also nichts anderes, als die Ausführung der Reizbewegung, welche die Bestäubung als mechanischer Prozeß veranlaßt. Die primäre Schließbewegung ist demnach eine typische Reizerscheinung.

Eine spezifische Wirkung der Pollenkörner kann, wie man leicht sieht, erst dann eintreten, wenn die Rückregulation der eben ausgeführten Reizbewegung eintritt. Diese Wirkung müßte derart sein, daß die Rückregulation von den auf der Narbe befindlichen Pollenkörnern in irgendeiner Weise unmöglich gemacht wird. Damit kommen wir aber schon zur Analyse der zweiten beobachteten Erscheinung, die wir bezeichnen als

(2.) Dauerndes Geschlossenbleiben der bestäubten Narbe.

Burk (l. c.) erklärt das Geschlossenbleiben einer bestäubten Narbe als eine Folge davon, daß der Narbe durch die Pollenkörner Wasser entzogen, und sie dadurch an der Wiederherstellung ihres früheren Turgorzustandes verhindert werde; es ist dies zweifellos die naheliegendste Erklärung. Für sie spricht auch der Umstand, daß, nach meinen Versuchen, eine Narbe nur dann geschlossen bleibt, wenn sie mit »sehr viel« Pollen belegt ist. Wenig Pollen kann der Narbe nur wenig, viel Pollen dagegen mehr Wasser entziehen; man muß dann annehmen, daß diejenige Pollenmenge, welche ich mit »sehr viel« bezeichnet habe, der Narbe dauernd soviel Wasser entziehen kann, daß es dieser unmöglich wird, ihren früheren Turgor wieder herzustellen.

Hier stößt man schon auf eine Schwierigkeit; einige Zeit, nachdem eine Narbe mit »sehr viel« Pollen bestäubt wurde, sieht diese etwas schlaff und gefaltet aus; — später — nach 1—3 Stunden — erhält sie jedoch ihr frisches, turgeszentes Aussehen wieder. Man wird daraus schließen können, daß ihr jetzt — vielleicht von dem Fruchtknoten und Griffel her — Wasser genug zur Verfügung steht, um ihren alten Turgor wieder herzustellen; ihrer Wiederöffnung würde also nichts im Wege stehen.

Wenn der Wasserentzug allein das Geschlossenbleiben bewirkte, so müßten fremde Pollenkörner, oder auch organische und anorganische Stoffe imstande sein, dasselbe durch Wasserentzug zu bewirken. Daß dies tatsächlich der Fall ist, beweisen meine Versuche 16—17, S. 328; ich gebe im folgenden

noch einige Protokolle für eine Bestäubung mit anderen Substanzen, z. B. Sand, Reisstärke:

18. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 9. 7. um 5,35 h mit trockenem Sand belegt; Narbe schließt sich sofort. — 6,50 h beginnt sie, sich wieder zu öffnen, ist 7,03 h offen.

19. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Narbe am 27. 7. mit Reisstärke belegt; schließt sich sofort um 4,40 h; sie beginnt sich 6,20 h wieder zu öffnen und ist 6,35 h offen.

Diese und meine früheren Versuche zeigen also deutlich, daß sowohl eigener als auch fremder Pollen ebenso wie ganz indifferente Substanzen, wie Sand, Reisstärke, ein längeres Geschlossenbleiben von mehreren Stunden veranlassen können. Als besonders geeignet für diese Versuche erwiesen sich die anemophilen Pflanzen (Gramineen, Plantaginaceen), deren Pollenkörner ein großes Wasseraufnahmevermögen besitzen und daher oft ein Geschlossenbleiben von mehreren Stunden bewirken. Bedingung für das Gelingen der Versuche ist, daß nur vollständig trockener¹ Pollen zur Bestäubung benützt wird; verwendet man dagegen feuchte Pollenkörner², die, wie eine mikroskopische Nachprüfung zeigte, fast durchweg durch Wasseraufnahme Kugelgestalt angenommen hatten, so tritt nach der üblichen Schließungszeit von 10—15 Min. ein Wiederöffnen der Narbe ein.

Eigentümlich ist nun der Umstand, daß die mit arteigenem Pollen bestäubten Narben dauernd bis zum Verderben der Blüte geschlossen bleiben, während die mit fremdem Pollen belegten sich nach einigen (2—3) Stunden mit großer Regelmäßigkeit wieder öffnen.

Die Resultate der einzelnen Versuche sind ganz verschieden; während eine Bestäubung mit arteigenem Pollen ein dauerndes Geschlossenbleiben zur Folge hatte, blieben die mit *Secale*- und *Plantago*-Pollen belegten Narben nur etwa 3 Stunden, die mit *Digitalis*- und *Antirrhinum*-Pollen bestäubten nur 2 Stunden und die in anderen Versuchen mit *Hemerocallis*-Pollen belegten nur 30—40 Min. geschlossen.

¹) Ich trocknete die Pollenkörner 3—4 Stunden im Exsikkator; sie waren dann zum größten Teil eingefaltet und geschrumpft.

²) Die betr. Pollenkörner wurden 3—4 Stunden in einem wasserdampfgesättigten Raum gehalten.

Man sieht sich gezwungen, anzunehmen, daß spezifische Eigenschaften der betreffenden Pollenkörner hier eine Rolle spielen; sie müssen die Befähigung besitzen, die Rückregulation in verschieden hohem Grade zu hemmen. Es mußte daher zunächst entschieden werden, ob dabei die Keimfähigkeit der Pollenkörner auf der Narbe in Betracht kommt.

Ich habe früher schon erwähnt, daß arteigener Pollen nach 2 Stunden auf der Narbe meist schon gekeimt hat. Um nun festzustellen, wie weit die Keimung des arteigenen und fremden Pollens auf den betr. *Mimulus*-Narben nach Ablauf von 3—4 Stunden¹ vorgeschritten sei, wurden in entsprechender Weise bestäubte Narben 4 Stunden nach erfolgter Bestäubung in Alkohol fixiert, und dann nach der von Jost (1907) angegebenen Methode mit Javellenwasser aufgehellt, mit verdünnter Essigsäure angesäuert, und in einer wässrigen Lösung von Anilinblau tingiert. Dann wurden die so behandelten Narbenlappen in der Flächenansicht unter dem Mikroskop durchmustert. Das Javellenwasser hatte die Narbe meist derart aufgehellt, daß man bequem sämtliche Zellschichten bei den verschiedenen Einstellungen übersehen konnte. Gefärbt hatten sich meistens nur die auf der Narbe befindlichen Pollenkörner und die vorhandenen Keimschläuche, deren Kallosepfropfen eine dunkelblaue Farbe angenommen hatten. Das Resultat dieser Untersuchungen war folgendes:

1. Die arteigenen Pollenkörner hatten nach der angegebenen Zeit von 4 Std. fast durchweg gekeimt. Die Pollenschläuche hatten schon eine beträchtliche Länge erreicht; sie wachsen eine kurze Strecke auf den Epidermiszellen hin, und dringen dann hinter der nächsten Papille in das darunter gelegene Leitgewebe ein, wo sie nahezu parallel zueinander zwischen den langgestreckten Zellen desselben nach dem Fruchtknoten wachsen. Sie sind nach 4 Stunden in diesem Leitgewebe schon in großer Zahl zu treffen. Untersucht man dagegen Narben etwa 6—8 Stunden nach erfolgter Bestäubung mit arteigenem Pollen, so sieht man, daß die Epidermis und das Leitgewebe durch die eingedrungenen Schläuche stark geschädigt sind; an vielen

¹) Es ist dies etwa die Frist, nach der sich die mit fremdem Pollen belegten Narben wieder öffnen.

Präparaten waren die Epidermiszellen nur noch schwer zu erkennen; das darunter liegende Leitgewebe war derart desorganisiert, daß die Zellen desselben oft ungeordnet durcheinander lagen.

2. Ganz anders war das Bild, das die mit fremdem Pollen belegten Narben zeigten. Die Pollenkörner von *Antirrhinum*, *Digitalis*, *Secale* und *Plantago* hatten nach 4 Stunden ebenfalls, wenn auch in geringerem Maße, gekeimt; ihre Keimschläuche hatten aber nur eine sehr geringe Länge erreicht; im Leitgewebe selbst konnten nach dieser Frist Schläuche nicht gefunden werden. Die Pollenkörner von *Lilium*-Arten hatten nicht gekeimt. Untersucht man solche fremdbestäubten Narben nach 8, oder auch nach 24 Stunden, so sieht man, daß fremde Pollenkörner z. B. die von *Plantago*, *Antirrhinum* und *Digitalis* wohl imstande sind, einige Keimschläuche ins Leitgewebe zu entsenden; meistens dringen sie aber nicht sehr tief ein und kommen sehr bald wieder an die Oberfläche, um dann irgendwo blind zu endigen. Andere Schläuche winden sich vielfach um die Narbenpapillen herum, ohne überhaupt ins Leitgewebe einzudringen. Wie Strasburger (1886) und Jost (l. c.) zeigten, sind eben die Bedingungen der Pollenkeimung viel weiter als die des Schlauchwachstums. Pollenkeimung tritt auf zahlreichen Substraten ein, die ein längeres Wachstum der Pollenschläuche nicht ermöglichen. Die Frage, warum die Schläuche von fremdem Pollen nicht in solchem Maße ins Leitgewebe einzudringen vermögen wie die arteigenen, interessiert uns hier nicht weiter.

Diese Resultate lassen nun ohne weiteres den Schluß zu, daß eben die keimenden und in das Leitgewebe eindringenden Pollenschläuche durch Wasserentzug einerseits und irgendeine Schädigung des lockeren Leitgewebes andererseits eine Rückregulation verhindern. Daß eine derart in ihren inneren Zellreihen desorganisierte Narbe — wie es meine Präparate zeigen — sich nicht wieder öffnen kann, ist nicht erstaunlich.

Man wird also sagen können: Der ganze Bestäubungsprozeß mit »sehr viel« Pollen, der ein dauerndes Geschlossenbleiben der Narbe zur Folge hat, gliedert sich in zwei Teilprozesse, in

1. das primäre Schließen der Lappen infolge des bei der Bestäubung ausgeübten mechanischen Reizes.
2. Die Hemmung der Rückregulation, die ihrerseits bewirkt wird
 - a) durch Wasserentzug seitens der Pollenkörner und der keimenden Schläuche,
 - b) durch eine chemische Schädigung des Leitgewebes seitens der wachsenden Pollenschläuche.

Ist eine der beiden Bedingungen a und b nicht erfüllt, so tritt unter allen Umständen, nach kürzerer oder längerer Zeit ein Wiederöffnen der Narbe ein; so z. B. öffnet sich eine mit Pollen von Liliaceen bestäubte Narbe nach 15—40 Minuten wieder; eine Untersuchung zeigte, daß die Körner ihre ellipsoïdische Gestalt auf der Narbe nicht im geringsten verändert, also derselben auch kein Wasser entzogen haben. Ist die Bedingung (b) nicht erfüllt, wie z. B. bei Narben, die mit Pollen von *Plantago*, *Secale*, *Antirrhinum* und *Digitalis* bestäubt wurden, deren Pollen wohl keimt, aber nicht genügend viele Schläuche ins Leitgewebe entsendet, so tritt ebenfalls eine Öffnung der Narbe, aber erst nach 2—3 Stunden ein. Dasselbe Resultat ergibt eine Bestäubung mit trockenem Sand, Reiskörner usw., Stoffe, welche der Bedingung (a) genügen. Beide Bedingungen sind erfüllt durch den Pollen der art eigenen Pflanzen.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß eine Narbe nur dann geschlossen bleibt, wenn die Pollenkörner und die keimenden Pollenschläuche die Rückregulation der primären Schließbewegung durch Wasserentzug — wodurch der Narbe die Wiederherstellung des früheren osmotischen Druckes erschwert wird — solange zurückhalten können, bis genügend viele Schläuche ins Leitgewebe eingedrungen sind und dasselbe derart geschädigt haben, daß eine Wiederöffnung ausgeschlossen ist.

Es wird nun noch zu erörtern sein, auf welche Weise die in das Leitgewebe eindringenden Pollenschläuche die Epidermis und das darunter gelegene Leitgewebe in so auffallender Weise zu schädigen vermögen. Bei ihrem Eindringen zwischen zwei Narbenpapillen werden sie die sehr dünne Kutikula

ohne großen Widerstand resorbieren können. Ferner wird man sich leicht vorstellen können, daß die Schläuche auf osmotischem Wege der Narbe eine bestimmte Zeit lang soviel Wasser entziehen können, daß sie ihren früheren Turgor nicht wiederherzustellen vermag.

Allein die Desorganisation der Narbe wird durch die eben angeführten Tatsachen nicht erklärt; sie muß eine andere Ursache haben. Es lag die Annahme irgendeines chemischen Agens nahe, das in den Pollenkörnern und Pollenschläuchen enthalten sein, durch Diffusion in das Leitgewebe gelangen und dort sein Zerstörungswerk verrichten mußte. Es gelang mir auch, aus den Pollenkörnern einen Extrakt¹ herzustellen, der die verlangte Eigenschaft, nämlich Schädigung der Narbengewebe, in hohem Grade besitzt. Brachte man einen kleinen Tropfen davon auf eine Narbe, so schloß sie sich infolge des mechanischen Reizes sofort und blieb dauernd geschlossen. Sie zeigte schon nach wenigen Minuten eine deutliche Gelbfärbung; unterm Mikroskop nahm man eine ganz ähnliche Desorganisation des Leitgewebes wahr, wie sie durch die Pollenschläuche bewirkt wird; daraus kann jedoch nicht mit Sicherheit geschlossen werden, daß in dem Extrakte die gleichen spezifischen Stoffe enthalten sind, wie in den Pollenschläuchen, welche diese Wirkung ausüben.

Interessant ist es, daß der Extrakt einen chemischen Reiz, wie z. B. Chloroform, nicht auszuüben vermag. Taucht man nämlich eine Narbe vollständig in einen solchen ein, so beginnt die Narbe sich nach 10—20 Sekunden langsam zu schließen. Dabei ist es vollständig gleichgültig, ob die zum Versuch benutzte Narbe noch reizbar ist oder nicht; ich führte ihn an ätherisierten und alten Narben mit demselben Erfolg aus, wie an reizempfindlichen. Die Schließbewegung wird allerdings durch eine chemische Wirkung — Schädigung der inneren Zellschichten — veranlaßt, aber nicht durch einen

¹) Der Extrakt wurde gewonnen aus den zerriebenen Pollenkörnern von 50—60 Antheren, die mit 2 ccm dest. Wasser vermengt wurden. Nach 5—10stündigem Stehen wurde diese Mischung filtriert und sterilisiert. Auf ähnliche Weise stellte ich mir Extrakte aus Pollen von *Martynia*, *Plantago*, *Secale*, *Lilium*, *Antirrhinum* und *Digitalis* her.

chemischen Reiz, der unter allen Umständen nur an reizbaren, nicht auch an reizunempfindlichen Objekten eine Schließbewegung auslösen könnte.

Der Extrakt besitzt also nur das Vermögen, die Narbenzellen zu schädigen, nicht aber eine chemische Reizwirkung auszuüben.

Die wirksamen Substanzen der Pollenkörner sind also wasserlöslich und werden durch Erhitzen auf 100° nicht zerstört. Sie zu isolieren, wurde nicht versucht, da es sich zeigte, daß erstens auch die Pollenextrakte anderer Pflanzen und zweitens eine ganze Reihe anderer Substanzen dieselbe zerstörende Wirkung besitzen. So wurde z. B. dauerndes Schließen der Narbe erreicht durch Belegen mit Pollenextrakten von *Martynia*, *Plantago*, *Secale*, *Lilium*, *Antirrhinum* und *Digitalis*, ferner mit dem Milchsafte verschiedener Compositen, Euphorbiaceen und Papaveraceen, ebenso durch eine ganze Anzahl anorganischer und organischer Substanzen in gelöster Form: z. B. Lösungen von Kochsalz und salpetersaurem Kalium (0,6—5%), verdünnte Schwefel- und Salzsäure, Rohr- und Traubenzuckerlösungen, Oxalsäure, Zitronensäure usw.

Damit ist schon gesagt, daß keineswegs eine spezifische Substanz des Pollens die in Rede stehende Wirkung hat.

Die mitgeteilten Beobachtungen machen es verständlich, daß bei reichlicher Bestäubung mit eigenem Pollen — durch das Eindringen vieler Pollenschläuche in das Leitgewebe — eine dauernde Schließung der Narbe stattfindet, und daß bei Bestäubung mit fremdem Pollen, dessen Schläuche nur langsam und vereinzelt eindringen, die Narben sich nach einiger Zeit wieder öffnen.

Für diese Ansicht, daß die Dauerschließung durch eine chemische Wirkung der Pollenschläuche im Leitgewebe bedingt sei, spricht auch folgender Versuch:

20. Versuch. Bestäubt man eine Narbe mit totem¹ Pollen einer art eigenen Pflanze, so öffnet sie sich 1—2 Stunden nach erfolgtem primären Schließen wieder.

Die toten Pollenkörner besitzen zwar noch das Vermögen Wasser zu entziehen; sie enthalten auch noch den schäd-

¹) Die Pollenkörner wurden 1—2 Std. in Wasserdampf gehalten.

lichen chemischen Stoff, — es läßt sich aus totem Pollen ein ebenso wirksamer Extrakt erzielen — aber sie besitzen nicht mehr die Fähigkeit, Keimschläuche zu treiben, welche das chemische Agens in dem Leitgewebe der Narbe in Wirksamkeit treten lassen.

Verhindert man, z. B. durch Einlegen einer leichten Papierschürze zwischen die beiden Narbenlappen, eine direkte Berührung derselben, und belegt dann die eine Lippe mit Pollen, Pollenextrakt oder einem beliebigen anderen der als wirksam bezeichneten Stoffe, so bleibt nur dieser Lappen gerade gestreckt, — was einem einseitigen Schließen entspricht — während der andere nach 10—15 Min. in seine ursprüngliche Lage zurückkehrt.

Wenn also als erste Bedingung für dauerndes Geschlossenbleiben die Schädigung der Narbe im allgemeinen aufgestellt wurde, so muß als zweite hinzukommen, daß die Schädigung immer beide Narbenlappen erfaßt.

(3.) Das sekundäre Schließen der bestäubten Narbe.

Die Versuchsreihe (3.) (S. 326 ff.) zeigt, daß einige Zeit — in minimo habe ich 2 Stunden 10 Min., in maximo 3 Stunden 5 Min. beobachtet — nach erfolgter Bestäubung und nach Rückregulation des primären Schließens eine zweite — sekundäre — Schließbewegung erfolgt, ohne daß ein äußerer Reiz dazu Veranlassung gegeben hätte. Diese Tatsache wird von Gärtner bereits erwähnt und als Folge „der durch die Befruchtung geendigten Funktion der Narbe“ angesehen.

Die Versuchsreihen (1—3) S. 325 ff. zeigen ferner, daß die sekundäre Schließbewegung nicht bei jeder Bestäubung eintritt. Sämtliche Bestäubungen mit wenig P (K), P (L) und P (F) haben ein solches nicht zur Folge, ebensowenig zeigt es eine unbestäubte Narbe.

Gerade aus dieser letzten Tatsache können wir folgern, daß die »sekundäre Schließbewegung« von der Bestäubung abhängt; außerdem zeigt ein Vergleich zwischen den Versuchen der Reihe 2 bzw. 3, daß sie ebenso sehr durch die Menge und die Herkunft der aufgetragenen Pollenkörner bedingt ist.

Bei der Bestäubung mit fremdem Pollen habe ich die fragliche Erscheinung nie beobachtet.

Man wird also sagen können: Eine mit viel P (L) oder (K) bestäubte Narbe macht bei der Bestäubung eine »primäre« Schließbewegung; nach Rückregulation derselben erfolgt nach einer individuell verschiedenen Zeit eine zweite Schließbewegung, — ohne äußeren Reiz — die ich als »sekundäre« bezeichnet habe. Die Analyse dieses Vorganges gestaltet sich relativ einfach.

Da das zweite Schließen durch eine Bestäubung mit »viel« Pollen bedingt ist, sind zwei Möglichkeiten gegeben. Es kann veranlaßt werden durch

- 1) die Pollenkörner
- 2) die Pollenschläuche.

Dazu ist folgendes zu bemerken. Die Pollenkörner könnten eine Schließung veranlassen durch Wasserentzug. Untersucht man eine mit reichlich Pollen bestäubte Narbe, nachdem sie sich wieder geöffnet hat, so sieht man, daß die zu oberst liegenden Schichten der Pollenkörner ihre frühere geschrumpfte Gestalt beibehalten, also kein Wasser aufgenommen haben. Dagegen sind die der Narbenfläche und den Papillen anliegenden Pollenkörner zu Kugeln aufgerundet; diese werden sich also nicht mehr ändern. Es könnte nun sein, daß die noch nicht mit Wasser imbibierten oberen Schichten von Pollenkörnern im Laufe der Zeit, durch die unteren, der Narbe anliegenden, Körner Wasser aufnehmen und so auf indirektem Wege auch der Narbe Wasser entziehen. Unmöglich würde dieser Vorgang nicht sein; da jedoch die Pollenkörner nur sehr lose in kleinen Flächen bzw. Punkten sich berühren, so wäre eine Wasseraufnahme von Pollenkorn zu Pollenkorn nur sehr langsam¹ und nur unter Überwindung großer Widerstände möglich; das dürfte selbstverständlich nur für mäßig feuchten Raum gelten, da in wasserdampfgesättigter Atmosphäre die

¹) Eine 0,1 % Na Cl-Lösung bewirkt durch osmotischen Wasserentzug eine Schließung der Narbe innerhalb einer Zeit von 3 Min. Man kann aus der geringen Schnelligkeit, mit der diese relativ hoch konzentrierte Lösung einer Narbe Wasser entzieht, auf die ganz minimale Schnelligkeit schließen, mit der ein Pollenkorn durch Quellung Wasser entziehen wird.

Pollenkörner schon aus der Luft Wasser aufnehmen können. Untersucht man dieselbe Narbe nach Stunden und Tagen, so zeigt sich, daß die oberen Schichten der Pollenkörner ihre ellipsoïdische Gestalt immer noch beibehalten, also auch kein Wasser aufgenommen haben.

Bestäubt man eine Narbe mit totem Pollen, der ein Wasserentziehungsvermögen noch besitzt, so erfolgt keine sekundäre Schließung; bestäubt man dagegen eine Narbe mit feuchtem Pollen, der ein solches nur noch in sehr beschränktem Maße besitzen dürfte, so erfolgt ein sekundäres Schließen.

Diese Tatsachen beweisen aber, daß die Veranlassung der sekundären Schließbewegung nur durch die Pollenschläuche gegeben werden kann; in welcher Weise muß im folgenden noch näher präzisiert werden. Es sind folgende Möglichkeiten vorhanden; sie kann veranlaßt werden

- a) durch einen Reiz seitens der wachsenden Pollenschläuche, der
 - a) ein mechanischer,
 - β) ein chemischer sein könnte.
- b) durch andere Einwirkungen seitens der in das Leitgewebe eindringenden und dort weiter wachsenden Schläuche.

Darüber ist folgendes zu sagen:

Daß keimende und wachsende Pollenschläuche bei ihrem Eindringen in das Narbengewebe die reizbaren Protoplasten irgendwie deformieren könnten, so daß diese Deformation — gleichwertig einer mit mechanischen Mitteln ausgeführten — als Reiz perzipiert wird, ist nicht undenkbar, aber doch höchst unwahrscheinlich, besonders deswegen, weil eine mit so geringer Schnelligkeit erfolgende Deformation, wie sie offenbar durch die eindringenden Schläuche hervorgerufen wird, kaum den Schwellenwert eines mechanischen Reizes erreichen dürfte.

Anders ist es mit den chemischen Reizen; es ist bekannt, daß Pollenschläuche sehr häufig solche ausüben. Falls aber eine derartige Reizung vorliegen sollte, ist nicht recht einzusehen, warum die sekundäre Schließbewegung nur bei Narben,

die mit »viel Pollen«, nicht auch bei solchen, die mit »wenig« arteigenem oder fremdem bestäubt sind. Die Bedingungen für das Zustandekommen eines Reizes sind hier sicher gegeben, nur ist es eben sehr fraglich, ob auch diejenigen für das Zustandekommen des Schwellenwertes vorhanden sind. Offenbar würde dies von der Zahl der vorhandenen bzw. zu gleicher Zeit ins Leitgewebe eindringenden Schläuche abhängen, von denen jeder einzelne einen submaximalen Reiz ausüben würde, deren Summation schließlich den Schwellenwert erreicht.

Gegen das Zutreffen dieser Erklärung spricht aber der Verlauf der Schließbewegung selbst; diese geht immer sehr langsam innerhalb einer Zeit von 3—11 Min. vor sich, soweit ich die Schließbewegung selbst beobachten konnte. Ein Reiz, mag er nun mechanischer oder chemischer Natur sein, löst immer eine explosionsartige Reaktion aus; auf jeden Fall beträgt die Dauer einer Reizbewegung nur Sekunden, während sie eben hier nach Minuten zählt. Ich glaube deshalb, daß die sekundäre Schließbewegung keine Reizerscheinung ist; zur Bestätigung dieser Ansicht kann ich noch folgenden Versuch anführen:

21. Versuch. *Mimulus cardinalis*.

Eine 5 Tage alte, nicht mehr reizempfindliche Narbe wurde am 7. 6. mit viel P (K) bestäubt. Die Bestäubung erfolgte um 12 h. Die Narbe schloß sich nicht. — Um 5,10 h beginnt der etwa 160° betragende Divergenzwinkel kleiner zu werden. 5,20 h ist er annähernd null geworden. — Am 8. 6. unverändert. 9. 6. Narbe welk. 14. 6. Fruchtausatz deutlich.

In diesem Falle ist also trotz erloschener Reizbarkeit eine sekundäre Schließung eingetreten. Die Perzeption eines mechanischen oder chemischen Reizes — also die Auslösung einer Reizbewegung — war ausgeschlossen.

Man wird also darauf angewiesen sein, die andere Möglichkeit zu akzeptieren, daß die im Leitgewebe wachsenden Pollenschläuche keinen Reiz ausüben, sondern vielmehr durch osmotischen Wasserentzug und chemische Schädigung eine Schließbewegung veranlassen, die jedoch von einer Reizbewegung sowohl durch ihren äußeren Verlauf als auch durch ihre Ursache vollständig verschieden ist. Sie wird um so

schneller verlaufen je grösser die Zahl der zu gleicher Zeit ins Leitgewebe eindringenden Pollenschläuche ist.

Eine Grenze für diese Zahl anzugeben, unterhalb welcher eine sekundäre Schließbewegung nicht mehr eintritt, stößt auf große Schwierigkeiten; ihre Kenntnis dürfte auch von nicht allzu großer Bedeutung sein, um so mehr, als sie durch individuelle Verschiedenheiten der Narbe usw. variieren könnte.

Man sieht aber, wie gerade in diesem Punkte ein Zusammenhang zwischen dem primären »Dauerschluß« und der sekundären Schließbewegung insofern hergestellt werden kann, als sie beide durch eine chemische Wirkung seitens der Pollenschläuche verursacht werden. Kommt der »primäre« Dauerschluß infolge der Rückregulation des »primären« Schließens nicht zustande, so tritt eine »sekundäre Schließbewegung« ein, die wieder einen »sekundären« Dauerschluß zur Folge hat, da sie niemals rückreguliert wird.

Es bedarf hier noch der Erwähnung, daß ein sekundäres Schließen nur dann erfolgt, wenn der Pollen wirklich auf der Narbe keimt. Bringt man ihn in den Griffelkanal, so keimt er ebenfalls; die Pollenschläuche dringen ins Leitgewebe ein und wachsen dort in normaler Weise weiter; eine sekundäre Schließbewegung tritt jedoch in solchen Fällen nicht ein.

Daß endlich die Befruchtung des Ovariums auf die Narbe rückwirken und ihre Schließung veranlassen könnte, ist schon deshalb nicht anzunehmen, weil die Befruchtung zu der Zeit, in welcher das sekundäre Schließen erfolgt, noch gar nicht vollzogen sein kann.

Blickt man auf die Resultate dieser Bestäubungsversuche zurück und fragt man sich, welche ökologische Bedeutung diesen Schließbewegungen zuzumessen sei, so wird man sagen müssen, daß den mit Reizbarkeit ausgerüsteten Narben irgend ein bedeutender Vorteil aus dieser Eigenschaft nicht erwächst.

Zunächst hat Burk (l. c.) in den Schließbewegungen der Narbe ein Schutzmittel gegen das Keimen von fremdem

Pollen gesehen. Meine Untersuchungen haben aber gezeigt, daß der Pollen einzelner fremder Pflanzen (*Secale* usw.) fast ebenso gut auf den Narben keimt wie arteigener, daß fremde Pollenschläuche aber nur schwer ins Leitgewebe einzudringen vermögen. Man wird also nicht speziell in der Reizbarkeit der Narben eine Schutzvorrichtung gegen das Keimen und Wachsen fremder Pollenschläuche sehen dürfen, ein solches vielmehr in spezifischen chemischen Differenzierungen der Pollenkörner und Pollenschläuche bzw. des Leitgewebes zu suchen haben.

Wenn Gärtner (l. c.) andererseits behauptet, daß die Reizbarkeit der Narben eine zur Befruchtung des Ovariums notwendige Eigenschaft der weiblichen Organe sei, so zeigen meine Versuche, daß dies ebenfalls nicht zutrifft. Befruchtung trat ein, mochte die bestäubte Narbe reizbar oder bereits unempfindlich geworden sein. Jedenfalls ist die Befruchtung von den Bewegungen der Narbenlippen völlig unabhängig.

Ein großer Vorteil für die Pollenkeimung würde durch den »primären Dauerschluß« entstehen, da der Keimungsprozeß des in einer feuchten Kammer — der geschlossenen Narbe — liegenden Pollens sicher beschleunigt würde, und er auch gegen äußere Eingriffe vollkommen geschützt wäre. Diese Fälle sind aber in der Natur so selten, wie ich schon an früherer Stelle sagte, daß sie als allgemeine Regel nicht Geltung haben können.

Was nun die ökologische Bedeutung des sekundären Dauerschlusses infolge der sekundären Schließbewegung anbelangt, so kann sie keinesfalls groß sein, da diese so spät erfolgt, daß für die schon längst vollzogene Pollenkeimung irgend ein Vorteil nicht mehr resultieren kann.

Der einzige Nutzen, welcher der Narbe aus ihrer Reizbarkeit erwachsen könnte, wird der sein, daß infolge der primären Schließbewegung der Pollen eine Zeitlang im feuchten Raum liegt, und so das zu seiner Keimung nötige Wasser schnell aufnehmen kann. Wenigstens zeigt die Pollenkeimung bei solchen »primär« geschlossenen Narben einen bedeutenden Vorsprung gegenüber solchen Narben, die vorsichtig bestäubt wurden, also ein primäres Schließen nicht gemacht haben.

Das primäre Schließen ist übrigens die einzige Bewegung der Narbenlappen, welche unabhängig von den Pollenkörnern bzw. Pollenschläuchen erfolgt. Sowohl der primäre Dauerschluß als auch die sekundäre Schließbewegung mit folgendem sekundären Dauerschluß sind durch die Pollenschläuche bedingt; schon aus diesem Grunde ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß den wachsenden Pollenschläuchen aus den sekundären Bewegungen irgend ein nennenswerter Vorteil erwachsen soll.

Auf die sich bei diesen Überlegungen aufdrängende Frage, warum andere zweilippige Narben, wie z. B. die von *Digitalis*, *Gratiola*, den *Gesneriaceen* oder gar von *Torenia exapendiculata*, die mit meinen Versuchspflanzen in engstem verwandtschaftlichen Verhältnis steht, eine Reizbarkeit nicht zeigen, wenn diese doch zur Befruchtung notwendig sein soll — darauf hat Gärtner, der sie zum ersten Male aufwarf, eine Antwort nicht gegeben. Der Versuch, sie zu finden, dürfte uns aber schon in ein Gebiet führen, in dem spekulative Überlegung mehr — ob auch dauernden? — Erfolg haben wird, als wissenschaftliche Forschung.

Zusammenstellung der Resultate.

Neben einigen anatomischen und rein reizphysiologischen Beobachtungen allgemeiner Art wurden vor allem Untersuchungen über den Krümmungsmechanismus und den Einfluß der Bestäubung auf die Bewegungen der Narbe angestellt.

A. Aus den allgemeinen Untersuchungen sei hervorgehoben:

1. Das Grundgewebe der Narbe ist in zwei differente Zellschichten geteilt, in das innere Leitgewebe und das äußere Parenchym.
2. Als wirksame Reize werden von dem reizbaren Grundgewebe chemische und mechanische Einwirkungen perzipiert, von den letzteren jede beliebige, genügend intensive Deformation der gesamten Narbe.
3. Die Narbenhaare kann man als Stimulatoren im Sinne Haberlandt's betrachten.

4. Es wurden zweierlei Arten von submaximalen Reizbewegungen festgestellt; einmal die Auslösung von kleineren Amplituden, dann auch lokale Kontraktionen der gereizten Stellen.
5. Wiederholte Reize können drei verschiedene Wirkungen ausüben:
 - a) in kurzen Zeitabständen wiederholte »unterschwellige Reize« ergeben durch Summation einen, die Reizschwelle erreichenden, »wirksamen Reiz«.
 - b) Überschwellige Reize, die in Zeitabständen wiederholt werden, nach denen die erste Kontraktion sich schon wieder ausgeglichen hat, setzen die Empfindlichkeit allmählich herab, bis diese ganz erlischt.
 - c) Überschwellige Reize, die in Zeitabständen wiederholt werden, nach denen die erste Kontraktion noch nicht verklungen ist, haben einen »Tetanus« zur Folge.

B. Krümmungsmechanik.

1. Die Reizbewegung kommt durch eine plötzliche Abnahme des osmotischen Druckes verbunden mit einer Volumverminderung des gesamten Grundgewebes zustande.
2. Diese Volumverminderung ist jedoch nicht einheitlich, vielmehr auf den antagonistischen Flanken verschieden, nämlich auf der Innenseite etwa doppelt so stark wie auf der Außenseite.
3. Durch künstlichen Wasserentzug auf osmotischem Wege kann eine der Reizbewegung ähnliche Schließung der Narbe erzielt werden, die aber mit einer Reizbewegung nicht identisch ist.

C. Bestäubungsversuche. Der Einfluß der Bestäubung auf die Narbenbewegung macht sich auf zweierlei Art geltend: erstens in einer Hemmung der Rückregulation nach erfolgtem primärem Schließen (Primärer Dauerschluß) zweitens in der sekundären Schließbewegung (sekundärer Dauerschluß.)

1. Die primäre Schließbewegung ist eine typische Reizerscheinung; sie wird nicht durch eine spezifische Wirkung der Pollenkörner, sondern durch die mechanische Berührung bei der Bestäubung ausgelöst und kann demnach auch unterbleiben, wenn die Bestäubung vorsichtig ausgeführt wird.
2. Die primäre Schließbewegung wird in den meisten Fällen rückreguliert z. B. nach Bestäubung mit „wenig“ und „viel“ Pollen.
3. In einigen Ausnahmefällen unterbleibt diese Rückregulation (z. B. nach Bestäubung mit „sehr viel“ Pollen) infolge fortgesetzten Wasserentzuges seitens der keimenden Pollenkörner, wozu dann eine schädigende Wirkung der ins Leitgewebe eindringenden und dort weiter wachsenden Pollenschläuche kommt; die Rückregulation kann jedoch nur durch solche Pollenkörner dauernd gehemmt werden, deren Schläuche im Leitgewebe weiter zu wachsen vermögen. Diese Bedingung wird erfüllt durch die arteigenen, nicht aber durch fremde Pollenkörner.
4. In der spezifischen Beschaffenheit des Leitgewebes besitzt die Narbe ein Schutzmittel gegen das Eindringen von fremden Pollenschläuchen.
5. Ausschlaggebend für das Geschlossenbleiben der Narbe nach erfolgter primärer Schließung ist in erster Linie die Menge, in zweiter die Herkunft des aufgetragenen Pollens. Arteigener, mag er aus den Antheren der langen oder kurzen Staubfäden stammen, kann einen dauernden Primärschluß, fremder nur einen längere Zeit währenden veranlassen.
6. Die sekundäre Schließbewegung erfolgt, wenn genügend viele Pollenschläuche ins Leitgewebe eingedrungen sind, z. B. einige Zeit nach Rückregulation der primären Schließung bei Bestäubung mit „viel“ Pollen. Sie ist keine Reizerscheinung, da sie auch an reizunempfindlichen Narben nachgewiesen ist; eine Rückregulation derselben hat nicht statt; sie hat also einen sekundären Dauerschluß zur Folge.

D. Ein wesentlicher ökologischer Vorteil erwächst der Narbe aus ihrer Reizbarkeit nicht. Der einzige, ganz unbedeutende Nutzen dürfte der sein, daß durch die primäre Schließung die Pollenkeimung etwas beschleunigt wird. Der primäre Dauerschluß kommt im natürlichen Bestäubungsvorgang durch Insekten so selten vor, daß er allgemeine ökologische Bedeutung nicht haben kann.

Das sekundäre Schließen und der sekundäre Dauerschluß haben auf das Schlauchwachstum keinen fördernden Einfluß, sind vielmehr durch dasselbe bedingt.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Sommersemestern 1909 und 1910 und im Wintersemester 1909/1910 im botanischen Institut der Universität Straßburg ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jost, der mir die Anregung dazu gab, für seine liebenswürdige Belehrung und Hilfe meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Hannig für vielfache Anregung und Unterstützung.

Straßburg i. Els., Botanisches Institut. Juli 1910.

Verzeichnis der im Text zitierten Literatur.

1870. Batalin, Beobachtungen über die Bestäubung einiger Pflanzen. Bot. Ztg. **28**, 53.
1825. Braconnot, Sur l'irritabilité du stigmate des Mimulus. Ann. de Chim. et de Phys. **29**, 333, 334.
1908. Brunn, Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. Dissertation. Leipzig. 1908.
1902. Burk, Over de prikkelbare stempels van Torenia Fournieri en Mimulus luteus en over voorbehoedmiddelen tegen het kiemen van vreemd stuifmeel of den stempel. Verslag van de Vergaderingen der naturkundige Afdeeling. Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam. Deel X. (Ref. Bot. Centralbl. **89**, 645.)
1905. Chauveaud, Sur les mouvements provoqués des étamines de Sparmannia et des stigmates de Mimulus. Bull. soc. bot. France. **52**, 101.
1892. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora. **75**, 87.
1867. Delpino, Bestäubung bei Mimulus guttatus. Bot. Ztg. S. 284.
1904. Dop, Contribution à l'étude des mouvements provoqués chez les végétaux. Bull. soc. bot. France. **51**.

1844. Gärtner, Über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse usw. Stuttgart. 1844.
1828. Göppert, Einwirkung des metallischen Quecksilbers auf die Vegetation. Isis von Oken. **21**, 507.
1906. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig. 1906. II. Aufl.
1909. —, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig. 1909. IV. Aufl.
1889. Hansgirg, Phytodynamische Untersuchungen. Königl. Böhm. Ges. d. Wissensch. Math. nat. Kl. II.
1907. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. 1907. S. 84.
1861. Kabsch, Anatomische und physiologische Beobachtungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Ebenda. **19**, 36.
1862. —, Über die Einwirkung verschiedener Gase und des luftverdünnten Raumes auf die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Ebenda. 1862.
1906. Linsbauer, L. u. K., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der Centaurea-Filamente mit Bemerkungen über Stoßreizbarkeit. Sep. aus Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. I. Dezember 1906. **115**.
1803. Medicus, Pflanzenphysiologische Abhandlungen.
1838. Morren, Recherches sur le mouvement et l'anatomie du style du Goldfusia anisophylla. Nouv. Mém. de l'Acad. roy. des Sciences de Bruxelles. **12**.
1887. Oliver, Über die Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Ber. d. d. bot. Ges. **5**, 162. Vorl. Mittlg.
1873. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. Leipzig. 1873.
- , Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. II. Leipzig. 1904.
1909. Renner, Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora. **99**, 127.
1886. Strasburger, Über fremdartige Bestäubung. Jahrb. f. wiss. Bot. **17**, 50.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Lutz Carl

Artikel/Article: [Untersuchungen über reizbare Narben. 289-348](#)