

ÜBER DIE ERREGUNGSLEITUNG BEI HÖHEREN PFLANZEN.

Von

Dr. KARL UMRATH

(Graz).

Mit 26 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. November 1928.)

Es kommt bei Pflanzen sehr häufig vor, daß Reizeinwirkungen an einer Stelle zu Reaktionen an mehr oder weniger weit entfernten Stellen führen, in all den Fällen soll von „Reizleitung“ gesprochen werden. Die Untersuchungen der letzten Jahre haben verschiedene Mechanismen der Reizleitung bei Pflanzen unterscheiden gelehrt, von denen zwar manche, meiner persönlichen Auffassung nach, nicht so grundverschieden sind, wie es zunächst erscheinen mag, die aber vorläufig auseinandergehalten werden müssen.

Die best aufgeklärte Art der Reizleitung wurde von RICCA¹ an *Mimosa* entdeckt und näher untersucht. Die gereizten Zellen bilden eine Erregungssubstanz, die durch den Saftstrom ausgebreitet wird und, wenn sie noch genügend konzentriert unerregte Zellen trifft, diese in den Erregungszustand versetzt. Diese Reizleitung ist aber bei *Mimosa* nicht die einzige und wohl auch nicht die wichtigste. Kriterien für diese Art der Leitung bestehen in folgendem: Die Leitung ist in akropetalem Sinn stark begünstigt wegen des Zusammenhanges mit dem Saftstrom. Tote Stellen und sonstige Unterbrechungen des organischen Zusammenhanges schließen die Leitung nicht aus. Es lassen sich Pflanzenextrakte herstellen, welche diese Reizleitung auslösen.

Andere Arten der Reizleitung sind in letzter Zeit vielfach als tropistische bei Keimlingen untersucht worden. Möglicherweise sind diese untereinander recht verschieden. Auch hier sind Reizstoffe oder auch Wuchsstoffe wirksam, die Art ihres Transportes ist aber noch unklar. Kriterien für diese Art der Leitung sind: Entbehrlichkeit des organischen Zusammenhanges, keine nähere Beziehung zum Saftstrom, Darstellbarkeit von Erregungs- bzw. Wuchsstoffen.

Eine Art der Reizleitung, die wohl nur auf kleine Entfernungen, oft nur über wenige Zellreihen in Betracht kommt, ist die in letzter Zeit besonders von BÜNNING² an der Epidermis von *Allium ascalonicum* untersuchte, die durch Diffusion von Wundstoff oder Erregungssubstanz

¹ RICCA, U.: Arch. ital. Biol. 65, 219—232 (1916).

² BÜNNING, E.: Mez' Bot. Arch. 15, 4—60 (1926).

bedingt sein dürfte. Wahrscheinlich bilden, wie BÜNNING vermutet, die von den diffundierenden Stoffen erreichten Zellen diese ihrerseits in gewissem Ausmaß. Auch die von NĚMEC¹ untersuchte Leitung traumatischer Reize in Wurzelspitzen dürfte hierher gehören. Die Vakuolisierung breitet sich gleichmäßig in basipetalem und in akropetalem Sinn aus, bei der viel weiter geleiteten Kernverschiebung und Plasmaanhäufung ist aber die Leitung in basipetalem Sinn stark bevorzugt. Diese Reizleitung dürfte sehr verbreitet sein, ist aber natürlich nur dort zu beobachten, wo eine andere, ausgiebigere nicht vorkommt. Als Kriterien für diese Art der Leitung können gelten: Abschwächung der Wirkung durch reichlich vorhandenes Wasser, in das die Erregungssubstanzen hinausdiffundieren können, und sonstige Umstände, die auf eine Ausbreitung durch Diffusion deuten; die Darstellbarkeit von Erregungs- bzw. Wundstoffen ist zu vermuten.

Die jetzt noch zu besprechende Art der Reizleitung ist die Erregungsleitung, über deren Wesen es zwar Theorien, aber keine experimentell einigermaßen gestützte Ansichten gibt. Die Erregungsleitung bei Pflanzen zeigt keinen durchgreifenden Unterschied gegenüber der bei Tieren. Sie ist an bestimmte Bahnen und an den organischen Zusammenhang in ihnen gebunden, z. B. an Nerven- und Muskelfasern der Tiere, Kambiformzellen, besser wohl Kambiformzellketten, der Pflanzen, denn die Zellgrenzen scheinen hier vielfach keine Rolle zu spielen. Diese Aufzählung der leitenden Systeme ist keine vollständige, es gibt aber sehr viele Gewebe, denen als Ganzes Erregungsleitung nicht zukommt; inwiefern sie innerhalb der einzelnen Zellen vorkommt, läßt sich vorläufig nicht sagen. Das sicherste Kriterium für die Erregungsleitung ist eine charakteristische Änderung des elektrischen Potentials, d. h. die Erregungsleitung ist mit einer Welle elektrischer Negativität verbunden, so daß die jeweils erregten Stellen elektrisch negativ gegenüber ihrem vorangehenden Zustand und gegenüber benachbarten, unerregten Stellen sind. Die Zeit zunehmender Negativität, das ist die Anstiegszeit der Negativitätswelle, steht in einer solchen Beziehung zur Leitungsgeschwindigkeit, daß das Produkt aus beiden, das ist die Strecke zunehmender Negativität zu einer bestimmten Zeit, zwischen 0,2 und 10 cm beträgt. Die Leitungsgeschwindigkeiten dürften bei Pflanzen zwischen 0,01 und 30 cm sek⁻¹ liegen, bei Tieren dürfte die untere Grenze nur etwas höher, die obere aber bei 6000 cm sek⁻¹ liegen.

In vielen Fällen sind die Erscheinungen von der Art, Stärke und Entfernung des angewandten Reizes weitgehend unabhängig und in diesen Fällen ist die Leitungsgeschwindigkeit auch vom Sinn der Leitung (akropetal oder basipetal) unabhängig. Es ist hier besonders an die Verhält-

¹ NĚMEC, B.: Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei Pflanzen S. 43: Basipetale und akropetale Leitung. Jena 1901.

nisse in Blatteilen mancher Mimosen zu erinnern. An gewissen Stellen, z. B. in der Nervmuskelverbindung oder unmittelbar distal vom Sekundärgelenk von *Mimosa pudica*, besteht ein Leitungsdekrement, das vom allgemein physiologischen Standpunkt von besonderem Interesse ist. Der bei Pflanzen häufigste Fall ist aber der, daß das Ausmaß der elektrischen Negativität, also auch das der Erregung oder die Zahl der erregten Elemente in dem beobachteten Bereich, von Art, Stärke und Entfernung des angewandten Reizes stark abhängen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, muß ich hier erwähnen, daß ich wahre Leitung mit Dekrement auf mehr als etwa 0,2 cm lange Strecken für unbewiesen halte. Die erwähnten Erscheinungen, d. h. das scheinbare Leitungsdekrement bei den meisten Pflanzen, können zustande kommen, wenn über die ganze Leitungsstrecke distinkte Dekrementstellen in großer Zahl diffus verteilt sind. Die Erregungsleitung erfolgt ja jedenfalls in Zellen, die gegenüber der Strecke in der die Leitung beobachtet wird sehr kurz sind und es liegt nahe anzunehmen, daß eine ungenügende Verbindung zweier solcher hinter einander gelegener Zellen durch Plasmodesmen ein Leitungsdekrement bedingt. Es hat, insbesondere auch nach meinen Versuchen an *Mimosa pudica*¹, den Anschein, als ob eine Dekrementstelle eine Reduktion, bzw. das Erlöschen einer einzelnen Erregungswelle bedingen würde, bei einer genügend dichten Gruppe von Erregungswellen diese Wirkung aber nur auf die jeweils erste Welle ausübte. Bei den Pflanzen mit dem erwähnten scheinbaren Leitungsdekrement über größere Strecken wirken Einzelreize nie auf größere Entfernung, offenbar weil Einzelregungen bald erlöschen und wenn die registrierten elektrischen Potentialänderungen einen Betrag erreichen, wie er etwa auch bei Pflanzenteilen ohne Leitungsdekrement zu beobachten ist, so handelt es sich nie um einzelne Erregungswellen, sondern um Wellengruppen, die ja in Dekrementstellen, durch Verlust der jeweils ersten Wellen, vor allem verkürzt werden. Beispiele bieten meine *Neptunia*-Versuche (l. c. S. 284) und die hier mitzuteilenden Versuche an *Dolichos*, *Vitis* und *Lathyrus*. Es hat sich nun in allen daraufhin untersuchten Fällen gezeigt, daß diese Erregungsleitung in basipetalem Sinn begünstigt ist.

Ich will hier zunächst die Versuche MONTEMARTINIS² an Blättern nichtsensitiver Pflanzen besprechen. MONTEMARTINI hat mit einem DEPRez-D'ARSONVALSchen Galvanometer den Strom zwischen zwei, einige Zentimeter voneinander entfernten, unverletzten Stellen am Mittelnerven eines Blattes gemessen. Zur Ableitung dienten unpolarisierbare D'ARSONVALSche Elektroden. Der Reiz wurde außerhalb der Ableitungsstrecke am Mittelnerven angebracht, meist durch Versengen mit dem glühenden Ende eines Glasstäbchens, selten durch Quetschen oder

¹ UMRATH, K.: *Planta* (Berl.) 5, 274—324; S. 295 ff. (1928).

² MONTEMARTINI, L.: *Atti Ist. bot. Univ. Pavia*, II. s., 13, 177—193 (1907).

Schneiden. MONTEMARTINI gibt an, bei Leitung in basipetalem Sinne sei, gegenüber der in akropetalem, die Leitungsgeschwindigkeit, die Intensität und Dauer des Galvanometerausschlages, sowie die Distanz auf die noch eine Wirkung nachzuweisen ist, größer. In der Tabelle auf S. 183 seiner zitierten Arbeit gibt er einige gleichartige Versuche an erwachsenen Blättern von *Arum italicum* wieder, die 5—6 cm von den ableitenden Elektroden versengt wurden. Da die Arbeit nicht leicht zugänglich ist, führe ich Mittelwerte aus diesen Angaben mit den wahrscheinlichen Fehlern hier an.

Sinn d. Leitung	Leitungsgeschw.	Intens. Mikroamp.	Dauer Min.	Vers.-Zahl
basipetal. . .	$0,39 \pm 0,06$ cm sek ⁻¹	$0,0043 \pm 0,0005$	$6,9 \pm 1,3$	8
akropetal. . .	$0,10 \pm 0,03$ „ „	$0,0018 \pm 0,0006$	$5,7 \pm 1,5$	6

Das Galvanometer MONTEMARTINIS hatte eine sehr langsame Einstellung und wie ich aus eigenen Versuchen schließe, handelt es sich bei ihm nicht um einzelne Erregungswellen, sondern um Gruppen von solchen. Seine Dauer kennzeichnet also die Länge oder Dauer der Erregungswellengruppen.

Allerdings hängt nach MONTEMARTINI und anderen der Gleichstromwiderstand der Pflanzen von der Stromrichtung ab, doch scheinen die Verschiedenheiten im Widerstand nicht auszureichen um die oben besprochenen Erscheinungen zu bedingen. Es wäre auch umgekehrt denkbar, daß die Abhängigkeit des Gleichstromwiderstandes von der Stromrichtung gar nicht primär vorhanden sei, sondern durch ungleiche Ausbreitung von Erregungsvorgängen vorgetäuscht wird, welche durch die bei der Widerstandsmessung angelegte elektrische Spannung ausgelöst werden mögen. Bei meinen gleich zu besprechenden Versuchen am Stamm von *Mimosa* wären Verschiedenheiten des Widerstandes ohne Einfluß auf das Resultat gewesen.

Für die langsame und für die rasche Erregungsleitung im Stamm von *Mimosa pudica*, sowie für die rasche im Stamm von *Mimosa Spegazzinii* habe ich durch Beobachtung der Hauptgelenksreaktionen höhere Werte für die Leitung in basipetalem als für die in akropetalem Sinne gefunden¹. Von der langsamen Leitung im Stamm von *Mimosa pudica* habe ich auch die elektrischen Potentialänderungen bei Leitung im einen und im anderen Sinne registriert (l. c. 1928, S. 303 ff.). Außer dem schon angegebenen Unterschied in der Leitungsgeschwindigkeit zeigte sich noch, daß geschlossene Wellengruppen bei Leitung in basipetalem Sinne häufiger auftreten als bei Leitung in akropetalem Sinne.

KRETZSCHMAR² hat die Ausbreitung der Plasmaströmung infolge von Wundreiz an *Vallisneria*, *Helodea* und *Hydrocharis* untersucht und eben-

¹ UMRATH, K.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. I, **134**, 189—207 (1925). Im Stamm von *Mimosa Spegazzinii* konnte ich die langsame Erregungsleitung in akropetalem Sinne nicht beobachten, da sie durch den rascher erfolgenden Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom verdeckt war.

² KRETZSCHMAR, P.: Pringsheims Jb. wiss. Bot. **39**, 273—304 (1904).

falls die Leitungsgeschwindigkeit in basipetalem Sinne höher als in akropetalem gefunden. Die Leitung auf größere Entfernung erfolgt nach seinen Beobachtungen in den Gefäßbündeln, die Leitungsgeschwindigkeiten sind gering, nach Verletzung der Leitbündel $0,003-0,05 \text{ cm sek}^{-1}$. Im Parenchym findet die Ausbreitung der Plasmaströmung langsamer und nur auf geringe Entfernung statt. Zwischen den drei untersuchten Arten scheinen Unterschiede in bezug auf die Leitungsgeschwindigkeit kaum zu bestehen. Ein endgültiges Urteil, auch über die Leitungsgeschwindigkeit, wird erst möglich sein, wenn wenigstens an einer dieser Pflanzen auch die elektrischen Begleiterscheinungen der Erregungsleitung untersucht sind und man weiß, ob es sich um einzelne Erregungsvorgänge oder um Gruppen von solchen handelt, welche Bedeutung der Frequenz zukommt usw. KRETZSCHEMAR hat auch Leitung mit zunächst zunehmender Geschwindigkeit, also mit Beschleunigung gesehen, wie das später auch für *Mimosa Spegazzinii* unter ungünstigen äußeren Bedingungen, im Herbst, beschrieben worden ist¹. Nach all dem dürfte es sich bei Ausbreitung der Plasmaströmung, wenigstens entlang der Leitbündel, um echte Erregungsleitung handeln. Möglicherweise besteht zwischen dieser und der Reizleitung durch Diffusion und eventuelle Neubildung von Erregungssubstanz, wie dies BÜNNING in seiner oben erwähnten Arbeit über Reizleitung bei traumatischer Reizung annimmt, kein scharfer Unterschied, was nach meiner persönlichen Ansicht vom Wesen der Erregungsleitung (l. c. 1928, S. 313 ff.) zu erwarten wäre. Auch mit Rücksicht hierauf wäre eine Untersuchung der elektrischen Begleiterscheinungen, gerade bei langsamer Leitung, von Interesse.

Nach Beobachtungen BOSES² an *Biophytum sensitivum* schien es, als wäre hier die Erregungsleitung in akropetalem Sinne begünstigt. Ich habe die Erregungsleitung bei dieser Pflanze daher genauer untersucht und werde hierüber im nächsten Abschnitt berichten. Die folgenden Abschnitte behandeln die Narkotisierbarkeit der Erregungsleitung, die Erregungsleitung bei der Einstellung der Blätter gegen das Licht, bei Ranken und bei Insektivoren.

Die Methodik der Registrierung der Potentialänderungen war die in meiner Arbeit über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen mitgeteilte (l. c. 1928, S. 275 ff.). Einige geringfügige Änderungen, die sich als vorteilhaft erwiesen, seien hier angeführt: Den Heizwiderstand der Verstärkerröhre habe ich von 4 auf etwa 10 Ohm erhöht und dadurch die Lebensdauer der Röhre wesentlich verlängert. Die Anodenspannung habe ich von 18 auf 12 Volt herabgesetzt. Ich mußte dann im Anodenkreis statt des bis 1000 Ohm variablen Widerstandes einen solchen bis 5000 Ohm verwenden. Bei den Versuchen an *Biophytum* und insbe-

¹ SNOW, R.: Proc. roy. Soc. Lond., B. 98, 188—201 (1925), S. 195 ff. und UMRATH, K.: l. c. (1925), S. 192 f.

² BOSE, J. CH.: Comparative Electro-Physiology, New York, Bombay and Calcutta (1907), S. 448.

sondere bei denen an *Drosera* war eine geringere Empfindlichkeit erwünscht. Ich habe dies erreicht, indem ich die negative Vorspannung des Außengitters von 2 Volt bis auf einige Zehntelvolt herabsetzte. Die Vorspannung blieb aber immer etwas stärker negativ als die, welche das Gitter von selbst als freies Gitter annimmt. Anderenfalls könnte der Gitterstrom, der vom Gitter durch die Pflanze zum Heizdraht fließt, Werte annehmen, die nicht mehr zu vernachlässigen sind¹.

Bei den zwei im Verlaufe der heurigen Versuche im Kapillarelektrometer verwandten Kapillaren war 90% der EndEinstellung bei Einschalten einer konstanten Eichspannung nach 0,23 bzw. 0,11 Sekunden erreicht. Die registrierte Kurve weicht unter diesen Umständen von der des wahren Potentialverlaufes so wenig ab, daß eine gesonderte Einzeichnung des letzteren unmöglich gewesen wäre. Eine Analyse der registrierten Kurven habe ich daher diesmal nicht ausgeführt. In alle reproduzierten Kurven habe ich Zeitmarken im Abstand von 10 Sekunden weiß eingetragen und links, schwarz Spannungseinheiten von 0,02 Volt. Anstieg der Kurve bedeutet negativ werden der Ableitungsstelle. Ausnahmsweise habe ich an den Abb. 6 und 24 eine Retusche vorgenommen, die sich aber nur auf die Beseitigung überflüssiger Marken erstreckt.

Die Versuchspflanzen standen unter denselben allgemeinen Bedingungen wie ich sie schon von meinen Untersuchungen im Sommer 1927 beschrieben habe. Ich habe wieder an im Glashauss eingewurzelten Pflanzen gearbeitet. Die Ableitung erfolgte meist wie bisher mit einer vergoldeten Nadel vom untersuchten Pflanzenteil und mit einem Eisendraht aus der Erde; diese Ableitung war monophasisch, d. h. nur die Erregungserscheinungen an der einen Ableitungsstelle waren auf den registrierten Potentialverlauf von Einfluß. Nur in einzelnen Versuchen, am Sproß von *Lathyrus* habe ich diphasisch mit zwei vergoldeten Nadeln abgeleitet (Abb. 15 und S. 196).

Störungen, wie ich sie schon beschrieben habe, haben natürlich auch diesmal das Arbeiten erschwert und Versuche an den Ranken von *Cucumis sativus* unmöglich gemacht, womit ich nicht behaupten will, daß hierbei nicht einmal jemand der mehr Geduld oder mehr Glück hat wie ich, doch zum Ziele kommen wird.

Die Erregungsleitung in der Blattspindel von *Biophytum sensitivum*.

Wie erwähnt, habe ich die Erregungsleitung bei *Biophytum sensitivum* näher untersucht, weil die Angabe BOSES, daß sie in akropetalem Sinne bevorzugt sei, allen übrigen Erfahrungen widerspricht. Es stand mir eine große Anzahl sehr schöner Pflanzen zur Verfügung, die leider gegen Erschütterung sehr empfindlich waren. Ich habe um leicht große Versuchsreihen ausführen zu können und Fehler durch Erschütterung bei der Reizung möglichst auszuschließen, in den hier zunächst mitzuteilenden sechs Versuchsreihen als Reiz das Anbrennen eines Fiederblättchens mit einem brennenden Zündholz gewählt. Bei der Messung der Leitungsgeschwindigkeit wurde erst die Reaktion des nächsten Blättchenpaares berücksichtigt und auch die des basalen und die des apikalen Fiederblättchenpaares jedes Blattes in der Regel nicht verwendet. Die Zeit wurde mit der Stoppuhr auf 0,2 Sekunden, der Weg mit dem Stechzirkel

¹ Siehe hierüber auch GICKLHORN, J. und UMRATH, K.: *Protoplasma* (Lpz.) 4, 228—258 (1928), S. 230 ff.

auf 0,1 cm gemessen. Jede Versuchsreihe umfaßt zehn Versuche. Wie auch sonst in dieser Arbeit sind die Mittelwerte mit ihren wahrscheinlichen Fehlern angegeben, in Klammern die extremen Werte. Am 24. Juli 28 bei 31,5° C ergab sich als Leitungsgeschwindigkeit in der Blattspindel bei Leitung

in basipetalem Sinne . . . 0,28 ± 0,01 cm sek⁻¹ (0,36, 0,22),
 in akropetalem Sinne . . . 0,42 ± 0,04 „ „ (0,90, 0,29),

Am 22. Juli 1928 bei 31° C ergab sich für die apikale Hälfte der Blattspindel bei Leitung

in basipetalem Sinne . . . 0,64 ± 0,07 cm sek⁻¹ (1,39, 0,28),
 in akropetalem Sinne . . . 0,57 ± 0,10 „ „ (1,60, 0,19),

für die basale Hälfte der Blattspindel bei Leitung

in basipetalem Sinne . . . 0,26 ± 0,01 cm sek⁻¹ (0,35, 0,20),
 in akropetalem Sinne . . . 0,35 ± 0,03 „ „ (0,55, 0,20).

Der unmittelbare Eindruck bei der Beobachtung war bei basipetaler Leitung eine Verzögerung in der basalen Spindelhälfte, meist mit deutlichen Stockungen, bei akropetaler Leitung eine Beschleunigung in der basalen Spindelhälfte.

Eine in allen Einzelheiten befriedigende Erklärung für diese Beobachtungen bieten die folgenden Annahmen: Es gibt in der Blattspindel von *Biophytum sensitivum* erregungsleitende Systeme, denen verschiedene Leitungsgeschwindigkeiten zukommen; diejenigen mit größter Leitungsgeschwindigkeit sind auf die apikale Spindelhälfte beschränkt, je geringer die Leitungsgeschwindigkeit, desto weiter die Erstreckung in die basale Spindelhälfte, die am langsamsten leitenden Systeme durchziehen die ganze Spindel. Ein Erregungsübergang ist von langsam auf rasch leitende Systeme möglich, nicht aber umgekehrt.

Aus diesen Annahmen folgt insbesondere für die apikale Spindelhälfte: Unabhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit vom Sinne der Leitung oder höhere Geschwindigkeit bei basipetaler Leitung. Die Versuche sind mit beiden Folgerungen vereinbar. Für die Leitung in basipetalem Sinne folgt: Gleichheit der Leitungsgeschwindigkeit in der basalen Spindelhälfte und in der ganzen Spindel, denn es kommen immer nur die langsam leitenden Systeme in Betracht. Dies stimmt ausgezeichnet mit den Versuchsergebnissen, 0,26 und 0,28 cm sek⁻¹. In der apikalen Spindelhälfte übernehmen zwar die rascher leitenden Systeme die Auslösung der Blättchenreaktionen, aber die Erregung erlischt in ihnen, wo sie endigen und es entsteht die Stockung, da die weiteren Blättchen erst reagieren, wenn sie von der Erregung eines langsamer leitenden Systems erreicht werden. Die Stockung wäre also nur in bezug auf die Aufeinanderfolge der Blättchenreaktionen vorhanden, nicht aber in den einzelnen erregungsleitenden Systemen.

Einen weiteren Hinweis darauf, daß die raschest leitenden Systeme nur im apikalen Teil der Blattspindel vorhanden sind, die Erregung in ihnen aber besonders leicht auslösbar ist, bildet der Umstand, daß mir die Erregungsauslösung durch Verbiegen eines Blättchenpaares in den Gelenken nur in der apikalen Hälfte der Blattspindel möglich war, wobei die Leitung auf diese Spindelhälfte beschränkt bleibt, und daß die Leitungsgeschwindigkeit in diesem Falle sehr hoch ist. Ich habe diese Beobachtungen in den frühen Nachmittagsstunden angestellt, zu welcher Zeit die Sensitiven überhaupt besonders empfindlich zu sein scheinen, und trotzdem hatte ich nur bei einem Teil der Blätter Erfolg. Ich gebe die Resultate einer Versuchsreihe mit 10 Versuchen vom 22. Juli 1928 bei 32° C wieder; die Leitungsgeschwindigkeit für Leitung in basipetalem Sinne ergab sich zu $1,44 \pm 0,09 \text{ cm sek}^{-1}$ (1,94, 0,66). Vergleicht man dies mit der Leitungsgeschwindigkeit in der apikalen Spindelhälfte nach Anbrennen eines Blättchens, so sieht man, daß der Maximalwert nur unwesentlich erhöht ist, entsprechend der etwas höheren Temperatur, es fehlen aber die niedrigeren Leitungsgeschwindigkeiten, wodurch der hohe Mittelwert zustande kommt. Es kommt eben nur Systemen mit dieser hohen Leitungsgeschwindigkeit eine so hohe Erregbarkeit zu, daß diese schwachen Reize ausreichen. Mit der geringen Erregbarkeit der langsam leitenden Systeme hängt wohl auch die Unmöglichkeit des Erregungsüberganges von einem rascher auf ein langsamer leitendes System zusammen.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen weisen darauf hin, daß in jedem individuellen leitenden System bei *Biophytum sensitivum* die Leitungsgeschwindigkeit von der Stärke des äuslösenden Reizes unabhängig ist und daß die Leitungsgeschwindigkeit in verschiedenen Zellzügen verschieden ist, wobei aber nicht wie bei *Mimosa* oder *Neptunia* zwei bzw. drei in vieler Hinsicht voneinander abweichende Leitungssysteme vorhanden sind.

Auch die bisher an *Biophytum sensitivum*-Blattspindeln gemessenen Leitungsgeschwindigkeiten fallen in den Bereich der hier mitgeteilten Zahlenwerte. HABERLANDT¹ fand nach Wundreizen 0,25—0,30 cm sek⁻¹, BOSE² nach elektrischen Reizen 0,18—0,91 cm sek⁻¹, je nach Temperatur (etwa 30—37° C) und anderen Umständen, ich, aus registrierten elektrischen Negativitätswellen, nach Durchschneiden der Blattspindel, $0,31 \pm 0,03 \text{ cm sek}^{-1}$ (0,42, 0,17) (l. c. 1928, S. 284).

BOSE führt allerdings (l. c. S. 449) zwei Versuche an, die eine Zunahme der Leitungsgeschwindigkeit mit zunehmender Reizstärke dartun sollen. Man muß aber damit rechnen, daß bei stärkeren elektrischen Reizen das direkt erregte Gebiet durch Stromschleifen ausgedehnt wird. Ich habe

¹ HABERLANDT, G.: Ann. d. jardin. botan. Buitenzorg, 2. Suppl., 33—38, 1898, S. 37.

² BOSE, J. CH.: l. c. S. 448 ff.

für die Versuche BOSES berechnet, wie weit sich das direkt erregte Gebiet außerhalb der Elektroden ausbreiten müßte, wenn man annimmt, daß diese Ausbreitung für die schwächsten Reize 0 ist und daß die Leitungsgeschwindigkeit konstant, wie beim schwächsten Reiz ist. Für den ersten Versuch fand ich für Erhöhung der Reizstärke auf das 1,5fache 0,9 mm, für Erhöhung der Reizstärke auf das 2fache 3,8 mm Ausbreitung des durch Stromschleifen direkt gereizten Gebietes, für den zweiten Versuch für Erhöhung der Reizstärke auf das 2-, 3- und 4fache, Ausbreitung auf 4,6, 4,9 und 5,6 mm. Diese Werte für reizauslösende Stromschleifen sind durchaus möglich und stimmen mit den von tierischen Nerven bekannten Größenordnungsmäßig überein. Eine Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Reizstärke ist also für *Biophytum sensitivum* nicht anzunehmen.

Die Narkotisierbarkeit der Erregungsleitung.

Bezüglich der älteren Narkoseversuche an Sensitiven halte ich die Kritik BOSES¹ für so berechtigt, daß ich sie hier in Übersetzung wiedergebe: „Es ist äußerst zweifelhaft, ob das leitende Gewebe im Inneren durch äußerliche Applikation eines Narkotikums wirksam narkotisiert werden kann. Die Aufgabe wäre fast so schwer, als einen zwischen Muskeln liegenden Nerven durch Chloroformbehandlung der Haut von außen zu narkotisieren! Im Falle der Pflanze ist es denkbar, daß, nach sehr langer Einwirkung, eine kleine Menge des Narkotikums durch Absorption zu den inneren leitenden Geweben gelange.“ Ich möchte noch daran erinnern, daß die Erregungsleitung in manchen Fällen sicher in der Markkronen zu lokalisieren ist und daß das vordringende Narkotikum im Holze großenteils mit dem Saftstrom fortgeführt wird, ehe es die Markkronen erreicht.

Der Ansicht HERBERTS² über die Unmöglichkeit der Narkotisierung von *Mimosa pudica*-Blättern kann ich mich nicht anschließen. HERBERT hat bei äußerlicher Darbietung gasförmiger Narkotika deren erregungsauslösende Wirkung beobachtet, die allerdings bei *Mimosa* sehr auffällig ist, aber in der Tierphysiologie ihre Analogie im Exzitationsstadium findet. Versuche, welche eine reversible Beeinträchtigung der Reaktionsfähigkeit oder der Leitfähigkeit in der Narkose hätten ergeben können, scheint er gar nicht angestellt zu haben.

MONTEMARTINI (l. c. S. 187) hat hingegen an Blättern von *Croton* und *Saxifraga* beobachtet, daß nach einstündigem Aufenthalt in einem geschlossenen Gefäß mit Ätherdampf keine Erregungserscheinungen mehr nachweisbar waren. Nicht einmal nach Verbrennungen in der Nähe der

¹ BOSE, J. CH.: *The Nervous Mechanisms of Plants*. New York, Toronto, Bombay, Calcutta and Madras (1926), S. 10 f.

² HERBERT, D. A.: *The Philippine Agriculturist* 11, 141—149 (1922), S. 145 ff.

Elektroden waren Stromschwankungen nachweisbar, die als Zeichen von Erregungserscheinungen hätten aufgefaßt werden können. Wurden die Blätter wieder in Luft gebracht, so hatten sie nach $\frac{1}{2}$ Stunde alle ihre Funktionen einschließlich der Erregungsleitung wiedergewonnen. Es dürften in der Blattspreite die erregungsleitenden Zellen der Einwirkung von Narkotika viel leichter zugänglich sein als in Blattstielen und Sprossen.

Ich habe versucht die Erregungsleitung zu beeinflussen, indem ich Äthylalkohol auf die inneren Gewebe von *Mimosa pudica*-Sprossen einwirken ließ. An ungefähr horizontal wachsenden Sprossen habe ich über etwa 1 cm die obere Hälfte entfernt und das Mark größtenteils ausgehoben. Die Wunde wurde mit Brunnenwasser, während der Narkose mit Alkohollösung feucht erhalten. Wie bei meinen bisherigen Operationen an Mimosenstämmen, habe ich nur noch das nächste Blatt über der Wunde stehen lassen und den Stamm distal von diesem durchtrennt, um den Wasserverbrauch distal von der Wunde zu verringern, denn der Wassertransport ist an der Operationsstelle beeinträchtigt. Die Ableitung des Potentials zum Elektrometer erfolgte von einer in die proximale Wundhälfte eingestochenen Nadel. Nach etwa 15—30 Minuten, als die Wundwirkung abgeklungen war, habe ich einen sekundären Blattstiel des distal stehen gebliebenen Blattes, meist leicht, angebrannt und den Potentialverlauf von der Wunde im Stamm registriert. Der angebrannte Teil des sekundären Blattstiels wurde dann, wie auch nach allen anderen Versuchen, weggeschnitten. Bis zum nächsten Versuch habe ich die Wundstelle mit der Alkohollösung feucht erhalten. Den zweiten Versuch habe ich nach 20—35 Minuten, nachdem sich die Blätter wieder ausgebreitet hatten, angestellt, indem ich einen zweiten sekundären Blattstiel stark anbrannte und den Potentialverlauf von der Wunde wieder registrierte. Hierauf habe ich die Wunde wieder mit Wasser feucht erhalten und nachdem dieselbe Zeit wie zwischen erstem und zweitem Versuch verstrichen war, einen dritten ausgeführt, indem ich einen dritten sekundären Blattstiel desselben Blattes anbrannte und wieder registrierte.

In manchen Fällen konnte im dritten Versuch, auch wenn im zweiten nur eine geringe Alkoholkonzentration angewandt worden war, keine elektrische Negativitätswelle, die als Zeichen eines Erregungsvorganges zu deuten gewesen wäre, mehr nachgewiesen werden; bei 50% Alkohol in zwei Fällen. Es wird dies verständlich, wenn man bedenkt, daß die Wunde sehr nahe an die erregungsleitende Markkrone heranreichte, so daß diese oft schon durch die Wundnähe nach einiger Zeit zum Absterben gebracht werden mochte. Derartige Fälle beweisen nichts und werden hier nicht weiter berücksichtigt.

Deutliche Erregungserscheinungen im ersten und dritten Versuch, ohne solche im zweiten, also reversible Narkose, habe ich bei Anwendung

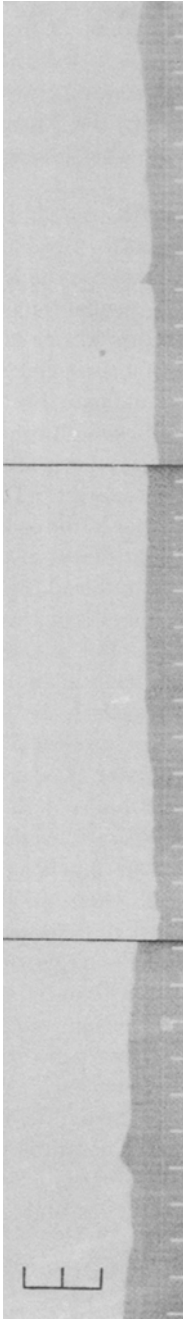


Abb. 1. 30. Juli 28. 31° C. *Mimosa pudica*. Ableitung vom Stamm, von einer Stelle mit freigelegtem und teilweise entferntem Mark. Im ersten und dritten Versuch war diese Wundstelle mit Wasser, im zweiten mit 99%igem Alkohol befeuchtet. Der Reiz bestand immer im Anbrennen eines sekundären Blattstiels des oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

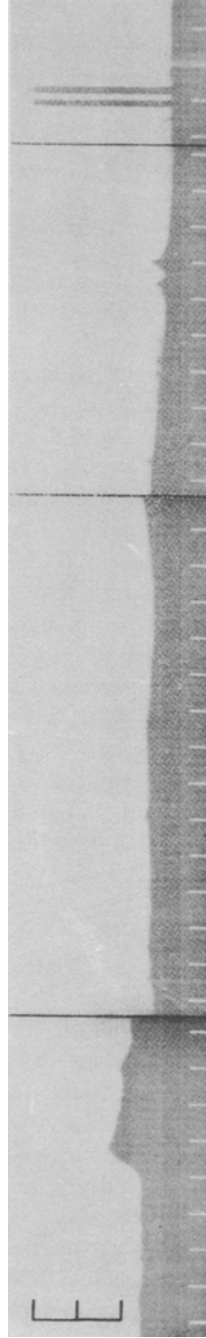


Abb. 2. 1. August 28. 29° C. *Mimosa pudica*. Ableitung vom Stamm, von einer Stelle mit freigelegtem und teilweise entferntem Mark. Im ersten und dritten Versuch war diese Wundstelle mit Wasser, im zweiten mit 50%igem Alkohol befeuchtet. Der Reiz bestand immer im Anbrennen eines sekundären Blattstiels des oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes. Eichkurven 0,06 Volt. Zu Beginn jedes Versuches, sowie vor und nach dem Etchenschlag, kleine Zacken, durch Erschütterung beim Öffnen der Dunkelkammertüre. (Diese Erscheinung ist auch an einzelnen anderen Abbildungen zu sehen, ohne daß hierauf immer verwiesen würde.) Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

von 96% Alkohol in einem Falle, Abb. 1, bei Anwendung von 50% Alkohol in drei Fällen, Beispiel Abb. 2, gefunden. Bei 33% und 25% Alkohol habe ich je einmal eine reversible Herabsetzung der Intensität der Negativitätswellen in der Narkose beobachtet. Abb. 3 gibt den Fall mit 25% Alkohol wieder; hier sind die Reaktionen des Hauptgelenkes des distalen Blattes, dessen sekundäre Blattstiele angebrannt wurden, durch positive Schwankungen, Senkungen in der Kurve zu erkennen und durch einfach gefiederte Pfeile markiert. Das Anbrennen bewirkte hier kleine, unregelmäßige Potentialschwankungen, die durch ungefederte Pfeile markiert sind, der Beginn der Negativitätswellen ist durch doppelt gefiederte Pfeile markiert. Die Narkose mußte sich vorwiegend auf den Stamm erstrecken und man sieht die Leitungszeit in diesem, das ist die Zeit zwischen Hauptgelenksreaktion und Beginn der Negativitätswelle an der Ableitungsstelle in der Wunde, in der Narkose wesentlich verlängert. Die Leitungszeit im Blatt ist im ersten Versuch am längsten, weil hier das Anbrennen am schwächsten und auf einen kleinen apikalen Teil des betreffenden sekundären Blattstiels beschränkt war.

Leider ist in den eben beschriebenen Versuchen auch bei völliger Narkose der Erregungsleitung eine Reizleitung nach der von RICCA gefundenen Art, durch Transport von Erregungssubstanz mit dem Saftstrom möglich, so daß Blätter basal von der Wund- und Narkosestelle auch bei gelungener Narkose reagieren können. An eingewurzelten Pflanzen schreibe ich im allgemeinen

bei Leitung in basipetalem Sinne der RICCASchen Reizleitung keine große Bedeutung zu, aber gerade hier, wo distal von der Narkosestelle nur mehr ein Blatt vorhanden ist und dessen Transpirationsverhältnisse und Wasserbedarf nach dem Anbrennen ganz unbekannt sind, die reagie-

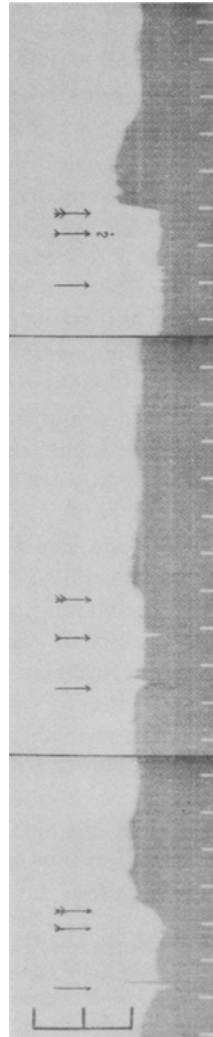


Abb. 3. 8. August 28. 31° C. *Mimosa pudica*. Ableitung vom Stamm, von einer Stelle mit freigelegtem und teilweise entferntem Mark. Im ersten und dritten Versuch war diese Wundstelle mit Wasser, im zweiten mit 25%igem Alkohol befeuchtet. Der Reiz bestand immer im Anbrennen eines sekundären Blattstiels des oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes. Der ungefederte Pfeil bezeichnet den Reizbeginn, der einfach gefiederte den Zeitpunkt der Hauptgelenksreaktion des gereizten Blattes, der doppelt gefiederte den Beginn der Negativitätswelle an der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

renden Gelenke geben ja Wasser ab, muß mit RICCA-Leitung in basipetalem Sinne gerechnet werden. Im Blattstiel kommt die RICCA-Leitung weniger in Betracht, obzwar sie unter gewissen Bedingungen vorkommen kann, aber es ist hier wesentlich schwerer die erregungsleitenden Gewebe dem Narkotikum zugänglich zu machen, ohne das Blatt allzusehr zu beschädigen.

Über die Erregungsleitung bei der Einstellung der Blätter gegen das Licht.

Wie zum Teil erst die Untersuchungen der letzten Jahre ergeben haben, wird die Einstellung der Blätter durch die Lichtrichtung, durch die Lichtverteilung auf der Spreite (Licht und Schatten) und durch die Lichtintensität bestimmt. Ich will auf diese Verhältnisse etwas näher eingehen, weil ein Einfluß von der Spreite auf die basalen Teile des Blattstiels Reizleitung voraussetzt und weil, meiner Ansicht nach, die Kompliziertheit des Zusammenhanges sehr für Leitung in voneinander getrennten Bahnen und somit für Erregungsleitung spricht.

Die älteren Untersuchungen befassen sich stets mit der Orientierung der Blätter gegen die Lichtrichtung. Sie haben ergeben, daß es sich sowohl um Phototropismus des Blattstiels, als auch um Einflüsse von der Spreite aus handeln kann.

N. G. BALL¹ hat als erster den Einfluß veränderter Lichtverteilung an der Spreite bei gleichbleibender Lichtrichtung untersucht. Er fand, daß halbseitige Beschattung der Blattspreite von *Sparmannia africana* eine Bewegung des Blattstiels, hauptsächlich im basalen Teil bewirkt, wodurch sie aus dem Schatten herausgedreht wird. Die Untersuchungen wurden bald von G. RAYDT² erweitert, indem sie nicht nur eine größere Anzahl von Pflanzen untersuchte, sondern auch feststellte, daß Beschattung der Spitze Hebung, Beschattung des basalen Spreitenteiles Senkung des Blattes bewirkt. Sie konnte es auch wahrscheinlich machen, daß eine veränderte Lichtrichtung nicht durch veränderten Schatten der Blattrippen wirkt, den Tuschestreifen neben den Rippen, die einen solchen Schatten ersetzen sollten, hatten keinen Einfluß auf die Blattstellung.

¹ BALL, N. G.: Notes from the botanical school of Trinity College, Dublin 3 259—264 (1924). Allerdings haben schon BONNET und später DUTROCHET festgestellt, daß Sprosse und Blätter benachbarte Deckungen zu fliehen suchen. DUTROCHET hat auch, indem er Versuche im Licht und im Dunkeln anstellte, festgestellt, daß es sich bei den Bewegungen um eine Lichtwirkung handelt. Zwischen veränderter Lichtrichtung und Lichtverteilung hat er aber nicht unterschieden, wenn auch vielleicht die letztere in seinen Versuchen von stärkerem Einfluß war. DUTROCHET, H.: Physiologische Untersuchungen über die Beweglichkeit der Pflanzen und Tiere 1824. OSTWALDS Klassiker der exakten Wissenschaften. Nr 154. Übers. u. herausg. von A. NATHANSOHN 1906. S. 79f.

² RAYDT, G.: Jb. f. wiss. Bot. 64, 731—769 (1925).

In letzter Zeit hat auch H. HÄRDTL¹ in einer sehr lesenswerten Arbeit über „Licht und Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Stellung des Blattes“ Versuche über halbseitige Beschattung von Blättern mitgeteilt. Er hat an seinen Objekten, soweit ihnen ein ausgeprägter Stiel zukam, *Cecropia*, *Clerodendron*, zunächst eine Bewegung im oberen Stielende beobachtet, die bis zu 20° betrug. Hierdurch entstand ein Gleichgewichtsreiz, der zum Rückgang der ersten Bewegung führte. Unterdessen bewirkte der einseitige Lichtreiz eine Bewegung im unteren Stielende. S. 316 f. schreibt HÄRDTL: „Die zuerst im oberen Gelenk einsetzende phototropische Bewegung kann einmal mit der örtlich nahen Lage dieser Bewegungszone zum Entstehungsort der tropistischen Reizung, dann aber auch im Hinblick auf Eintritt und Dauer der Bewegung mit den anatomisch-morphologischen Unterschieden unschwer in Zusammenhang gebracht werden, als ja der Stiel entsprechend der Abnahme des statischen Momentes gegen die Spreite hin schwächer ist. Dieser Umstand wirkt auf die Beweglichkeit fördernd.“ S. 320 schreibt er aber: „Beim Fortbestehen beider Reize“ (Licht- und Gleichgewichtsreiz) „muß es in der gemeinsamen Bewegungszone“ (im apikalen Stielende) „zu einem Antagonismus kommen, der eine basale Weiterleitung des phototropischen Reizes bedingt, und im basalen Stielende zur Geltung gelangt.“ Ich kann mich dieser letzteren Auffassung um so weniger anschließen, als ihr ein bei HÄRDTL S. 316 angeführter Versuch widerspricht. Ein Blatt wurde einseitig belastet und die unbelastete Spreitenhälfte von oben beschattet. Obzwar der Antagonismus zwischen Licht- und Gleichgewichtsreiz hier von Anfang an bestand und nicht wie sonst erst durch die Bewegung im oberen Stielende bedingt war, trat doch eine Bewegung im unteren Stielende erst sehr spät auf. Meine eigenen, allerdings nicht zahlreichen Beobachtungen über Bewegung nach halbseitiger Spreitenbeschattung beziehen sich nur auf Blätter mit gut reaktionsfähigem Gelenk an der Basis des Blattstiels. Bei *Dolichos giganteus* schienen mir die Bewegungen im Hauptgelenk, an der Basis des Blattstiels, und in den Sekundärgelenken, an der Basis der Blättchen, etwa gleichzeitig einzutreten, jedenfalls sehr bald, etwa 3—4 Minuten nach Beginn der halbseitigen Beschattung. Bei *Mimosa pudica* beobachtete ich 1,5—3 Minuten nach halbseitiger Beschattung Stellungsänderungen im Hauptgelenk, ebenso bei *Neptunia oleracea*. Bewegungen in den Sekundärgelenken habe ich hier nicht bemerkt, aber auch nicht eigens auf sie geachtet. An den Versuchspflanzen HÄRDTLs scheinen Bewegungen im basalen Teil des Blattstiels erst nach vielen Stunden oder einigen Tagen eingetreten zu sein. Ich glaube, daß dieser Unterschied vor allem durch die verschiedene Reaktionsfähigkeit der Bewegungszone bedingt ist.

Schließlich muß ich noch an die bekannte Erscheinung erinnern, daß

¹ HÄRDTL, H.: Beiträge Biol. Pflanz. 15, 275—326 (1927).

viele Pflanzen bei hoher Lichtintensität ihre Blätter nicht mehr ausgebreitet, senkrecht zur vorherrschenden Lichtrichtung einstellen, sondern Teile der Spreite gegen einander neigen, so daß die aufgefangene Lichtmenge verringert wird. Es ist dies besonders auch bei den Fiederblättern vieler Leguminosen und Oxalidaceen schön zu sehen.

Während nun die Blättchen der meisten gefiederten Blätter eine durch die Lichtintensität bestimmte feste Lage einnehmen, befinden sich die Fiederblättchen von *Biophytum sensitivum* bei günstigen äußeren Bedingungen, vor allem bei hoher Temperatur, in steter Bewegung. Rasche Senkungen, die den Eindruck ruckartiger Bewegungen machen, wechseln mit langsamen kaum wahrnehmbaren Hebungen. BOSE¹ hat diese Be-

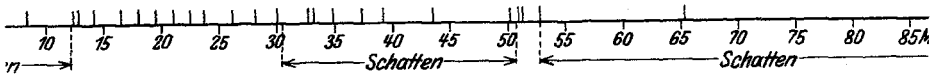


Abb. 4. 14. Juli 28. 33,5° C. *Biophytum sensitivum*. Senkungs- und Hebungsbewegungen eines Fiederblättchens, bei Schatten und bei Sonne, durch Striche markiert. Zeitmarken 5 Minuten.

wegungen als autonome beschrieben. Ich habe mich aber, teils durch Beobachtung von Pflanzen die für einige Zeit beschattet wurden, teils durch Beobachtung von Pflanzen die nebeneinander, einige in direktem Sonnenlicht, einige im Schatten standen, überzeugt, daß diese Bewe-

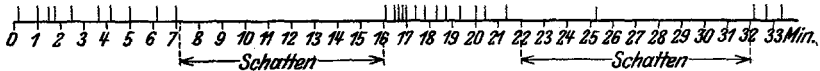


Abb. 5. 18. Juli 28. 34° C. *Biophytum sensitivum*. Senkungs- und Hebungsbewegungen eines Fiederblättchens, bei Sonne und bei Schatten, durch Striche markiert. Zeitmarken Minuten.

gungen der Blättchen in ihrer Frequenz von der Lichtintensität abhängen. Abb. 4 und 5 geben zwei solche Beobachtungen an je einem bestimmten Fiederblättchen wieder, die Senkungen sind durch Striche markiert. Daß die erste Reaktion nach Belichtung mit einer Latenz von etwa 10 Sekunden auftritt, ist aus den Abbildungen nicht deutlich ersichtlich, wohl aber, daß die Reaktionen in den ersten Minuten der Belichtung besonders zahlreich sind, wie auch, in Abb. 4, daß ein Lichtrhythmus unter Umständen erst nach längerer Beschattung verschwindet. Bei Betrachtung der Pflanzen sieht man auch ohne weiteres, daß mit zunehmender Lichtintensität und damit häufigeren Senkungsbewegungen der mittlere Winkel um den die Blättchen unter der Horizontalen liegen zunimmt.

Bei näherer Betrachtung eines Blattes erkennt man, daß die Senkungen der einzelnen Blättchen nicht unabhängig voneinander erfolgen, sondern daß, nachdem sich eines gesenkt hat, nach kurzer Zeit immer weiter entfernte reagieren, ohne daß aber alle Blättchen des betreffenden

¹ BOSE, J. CH.: Researches on irritability of plants. New York, Bombay and Calcutta (1913), S. 288.

Blattes hierbei in Mitleidenschaft gezogen würden. Die reagierenden Blättchen einerseits, die nicht reagierenden andererseits, stehen zwar oft in kleinen Gruppen beisammen, sind aber sonst unregelmäßig über die Blattspindel verteilt. Das nächste Mal ist die Verteilung in reagierende und nicht reagierende Blättchen dann wieder eine andere, aber doch so, daß kein Blättchen allzulange keine Senkungsbewegung ausführt. Begreiflicherweise ist es nicht ganz leicht die Leitungsgeschwindigkeit zu bestimmen mit der sich diese Blättchenreaktionen ausbreiten, denn erstens weiß man im Vorhinein nicht wo die Bewegung anfangen wird und muß sich rasch entschließen mit der Messung zu beginnen, zweitens reagieren manche Blättchen nicht, man kann sich also auch nicht von vorn herein vornehmen, bis zu welchem Blättchen man messen will. Nach einiger Übung habe ich aber zwei Messungsreihen durchgeführt, eine von 12 Messungen, am 12. Juli 1928, bei $31 (27-34)^{\circ} \text{C}$, die $0,33 \pm 0,03 (0,71, 0,09) \text{ cm sek}^{-1}$, eine von 10 Messungen, am 23. Juli 1928, bei 33°C , die $0,44 \pm 0,01 (0,74, 0,29) \text{ cm sek}^{-1}$ ergab. Ein Vergleich mit den im vorvorigen Abschnitt mitgeteilten Erregungsleitungsgeschwindigkeiten von *Biophytum sensitivum* zeigt, daß die hier beobachteten Leitungsgeschwindigkeiten mittleren Erregungsleitungsgeschwindigkeiten gleichkommen. Schon die bisher mitgeteilten Beobachtungen beweisen, meiner Ansicht nach, daß die durch Licht ausgelösten Blättchenbewegungen bei *Biophytum* durch Erregungsleitung weiter übermittelt werden.

Die Kurven der elektrischen Potentialänderungen von Blattspindeln bei Beschattung und bei Belichtung stimmen mit den sonstigen Beobachtungen aufs beste überein. Drei solche Kurven sind in Abb. 6—8 wiedergegeben, zum Vergleich eine, welche die Erregungsvorgänge nach Durchschneiden der Blattspindel erkennen läßt, in Abb. 9. Es ist nicht leicht von *Biophytum* so schöne Kurven zu bekommen und sie haben mich viel Zeit gekostet, aber die Schwierigkeit besteht lediglich darin, über so lange Zeit so störungsfreie Kurven zu erhalten. Zunächst ist noch zu bemerken, daß ich in den Lichtversuchen die Marke durch Abstellen der Elektrometerbeleuchtung möglichst knapp vor Entfernung des schattengebenden Schirmes angebracht habe, daß aber zwischen beiden Manipulationen doch 3—6 Sekunden vergangen sein mögen. In vielen Versuchen ist es auffallend, daß zu Anfang der Belichtungszeit eine länger dauernde Erhebung der Kurve, Negativität der Ableitungsstelle, besteht, die vielleicht einem Erregungsvorgang im Parenchym oder in sonst nicht erregungsleitenden Zellen zuzuschreiben ist; besonders deutlich in Abb. 7. Dem Vorgang der Erregungsleitung entsprechen die verhältnismäßig niedrigen und rasch ablaufenden Erhebungen, die in ihrem zeitlichen Verlauf einzelnen Wellen in Abb. 9 sehr nahe kommen. Der geringen Intensität der Potentialänderungen entspricht der Umstand, daß nicht alle Blättchen reagieren, daß also die Erregung offenbar

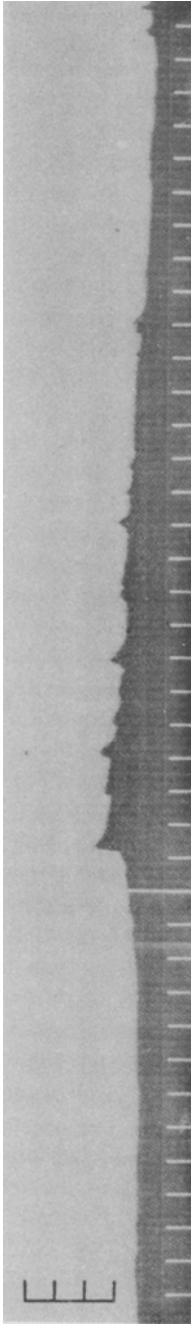


Abb. 6. 12. Juli 28. 34°C. *Biophyllum sensitivum*. Ableitung von der Blattspindel. Schatten bis zur weißen Marke, dann Sonne. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

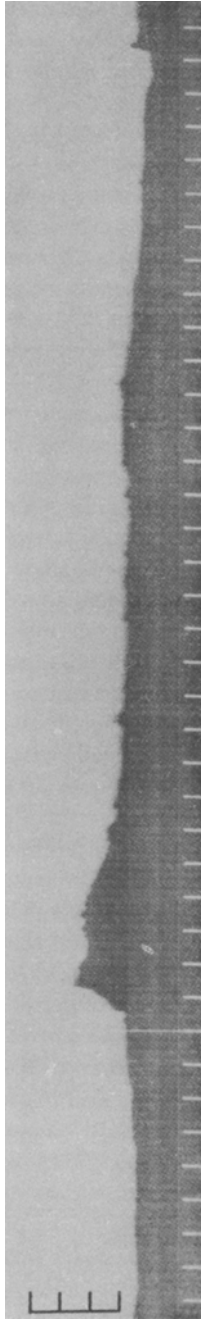


Abb. 7. Wie Abb. 6, dieselbe Ableitungsstelle, am selben Blatt.

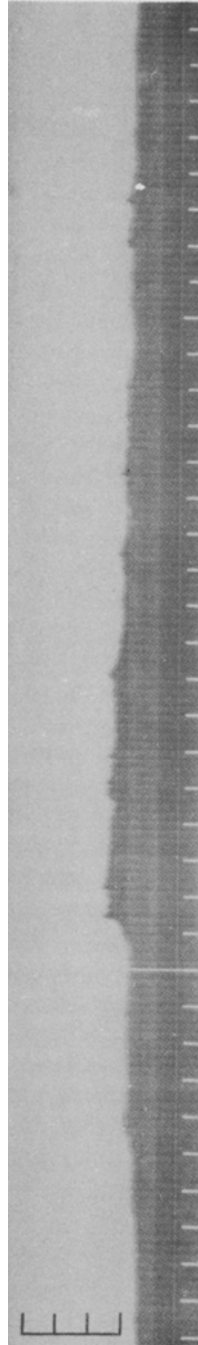


Abb. 8. 21. Juli 28. 32°C. *Biophyllum sensitivum*. Ableitung von der Blattspindel. Schatten bis zur weißen Marke, dann Sonne. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

auf einige wenige leitende Zellzüge beschränkt ist. Der Latenz von einigen Sekunden vom Beginn der Belichtung entspricht dieselbe Latenz bei Beobachtung der Reaktion, der in der ersten Zeit der Belichtung größeren Dichte der Erregungswellen, die in dieser Zeit häufigeren Reaktionen. Der zeitliche Abstand der Erregungsvorgänge ist in der Regel wohl kleiner als der zwischen den Reaktionen eines Blättchens, es werden wahrscheinlich so gut wie alle Erregungsvorgänge registriert, während, wie gesagt, nicht alle jedes Blättchen treffen.

In Abb. 9 ist der erste, sehr steile Anstieg der Kurve unmittelbare Folge des Durchschneidens der Blattspindel, des damit verbundenen Wasseraustrittes aus den Gefäßen usw. Abgesehen hiervon sind die ersten fünf großen Erhebungen je von einigen kleineren gefolgt, die wohl Ausdruck von Erregungsercheinungen in verschiedenen, nebeneinander liegenden, wahrscheinlich verschieden rasch leitenden Systemen sind. Die weiteren neun großen Wellen stehen allein. Die Frequenz der hohen Wellen entspricht der der Erregungswellen in einem erregungsleitenden System und wohl auch in dem zu vorübergehender Tätigkeit erweckten Automatiezentrum in der Nähe der Wundfläche. Der Abstand zwischen zwei großen Erregungswellen zeigt in Abb. 9 erst zwischen der zwölften und dreizehnten Welle eine deutliche Zunahme. Auch nach Anbrennen der apikalen Blättchen habe ich den Abstand zweier solcher Wellen nicht unter 20 Sekunden gefunden.

Bei *Mimosa pudica* ist es eine lange und allgemein bekannte Erscheinung, daß insbesondere junge Blätter zu Beginn einer intensiven Belichtung im Hauptgelenk, mitunter auch in den Tertiärgelenken, maximal reagieren. Ich möchte hier darauf hinweisen, daß diesem Vorgang eine Latenz von mehreren Sekunden bis etwa einer Minute zukommt.

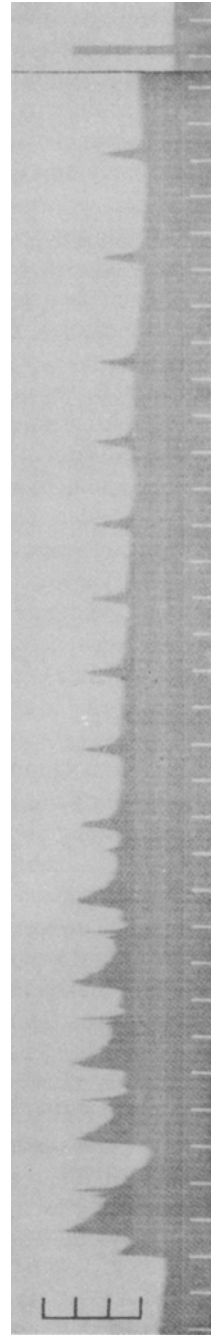


Abb. 9. 21. Juli 28. 33° C. *Biophytum sensitivum*. Ableitung von der Blattspindel. Reiz; Durchschneiden der Blattspindel 2,2 cm von der Ableitungsteile. Leitungsgeschwindigkeit 0,48 cm sek⁻¹. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

Einige Kurven vom Potentialverlauf im Blattstiel vor und während einer Belichtung des Blattes, die nicht zu maximalen Reaktionen der Gelenke führte, habe ich schon in einer früheren Arbeit wiedergegeben und besprochen (l. c. 1928, S. 312 ff.). Auch hier traten als Zeichen von Erregungserscheinungen aufzufassende Potentialänderungen mit einer Latenz von manchmal nur etwa 20 Sekunden, oft aber über 1 Minute auf. Wie gesagt habe ich nach halbseitiger Beschattung eines Blattes erst nach 1,5—3 Minuten eine seitliche Bewegung desselben feststellen können. Es scheinen sich alle diese Erregungsrhythmen erst einige Zeit nach einer Beleuchtungsänderung zu ändern und erst nach einer weiteren Zeit ihren definitiven Wert anzunehmen.

Ich möchte noch auf eine Erscheinung hinweisen, die GOEBEL¹ besonders für *Mimosa invisa* beschreibt, die man aber auch an *Mimosa pudica* beobachten kann, daß nämlich an teilweise besonnten, teilweise beschatteten Blättern, die Fiederblätter an den ersteren Stellen mehr oder weniger gehoben, an den letzteren ausgebreitet sind. Wenn man hier nicht ausschließlich direkten Einfluß auf die Gelenke annimmt, muß man erregungsleitende Systeme annehmen, die das Blättchen mit seinem Tertiärgelenk verbinden, weitere Tertiärgelenke aber nicht oder kaum beeinflussen. Andererseits muß es nach dem früher Gesagten auch Leitungssysteme geben, die die verschiedenen Blättchen mit dem Hauptgelenk verbinden. Gerade bei *Mimosa pudica* ist ein Leitungssystem bekannt, welches das ganze Blatt und den Sproß durchzieht, von dem die Erregung auf das Hauptgelenk übergeht, nie aber auf Tertiärgelenke; es ist das das rasch leitende System, in welchem die Erregung nur durch mechanische Verletzung, nicht auch durch Anbrennen auslösbar ist². Ich will keineswegs behaupten, daß dieses System an der Einstellung des Blattes gegen das Licht beteiligt ist, sondern wollte nur darauf hinweisen, daß ähnlich komplizierte bzw. isolierte Leitungssysteme, wie sie für die komplizierte Lichteinstellung notwendig sind, auch sonst nachgewiesen wurden.

Um auch einzelne nicht sensitive Pflanzen zu untersuchen habe ich noch Versuche an *Dolichos*- und *Vitis*-Blättern angestellt und zunächst die Erregungsleitung im allgemeinen an *Dolichos giganteus*-Blattstielen untersucht. Wenn man die Spreite reizt, kann man zwar Erregungserscheinungen im Blattstiel nachweisen, aber man kann nicht beurteilen, in welcher Weise sich die Leitungszeit auf Spreite und Blattstiel verteilt und kann daher die Leitungsgeschwindigkeit im Blattstiel nicht bestimmen, wenn man, wie ich, monophasisch ableitet, so daß nur die

¹ GOEBEL, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl., S. 475. Jena 1924.

² UMRATH, K.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I, 134, 21—44 (1925 a).

Negativitätswellen einer Stelle registriert werden. Ein glattes Durchschneiden des Blattstiels bewirkt an einer einige Zentimeter entfernten Stelle keine nachweisbaren Erregungserscheinungen, wahrscheinlich weil der Reiz nicht lang genug andauert und einzelne Erregungswellen bald erlöschen. Ich habe auch Reizelektroden, je eine in eines der seitlichen Blättchen, eingestochen und mit einem starken Induktionsstrom durch mehr als eine Minute tetanisch gereizt, wobei die *durchströmten* Gelenke in wenigen Sekunden ihren Turgor verloren, ohne im Blattstiel Erregungserscheinungen nachweisen zu können. Die elektrische Erregbarkeit dürfte daher höchstens eine sehr geringe sein. Auch das Anbrennen des Blattstiels führte nicht zu befriedigenden Resultaten, die erregungsleitenden Zellen in den Gefäßbündeln scheinen durch das umgebende mechanische Gewebe einigermaßen geschützt, während das Rindenparenchym bald kollabiert und der Blattstiel sich verbiegt. Zu brauchbaren Ergebnissen bin ich durch Anbrennen der Gelenke mit einem Zündholz gelangt. Der Reizmoment ist auf der Kurve meist gut zu erkennen, die den einzelnen Erregungsvorgängen entsprechenden Potentialänderungen sind miteinander weitgehend verschmolzen und erreichen zusammen einen Betrag, wie er auch sonst z. B. an Sensitiven zu beobachten ist. Der Rückgang erfolgt nur langsam und ist in meinen Kurven nur im Anfangsteil sichtbar. In Abb. 10 ist ein Versuch wiedergegeben. Für die Leitungsgeschwindigkeit ergab sich aus sechs Versuchen $0,51 \pm 0,04$ ($0,79, 0,35$) cm sek^{-1} bei 30 ($26-34$) $^{\circ}$ C. Als Anstiegszeit wurde die der ersten Negativitätswelle gemessen, soweit diese in den Kurven als einzelne Welle erkannt werden konnte, aus sieben Versuchen ergab sich $3,49 \pm 0,47$ ($7,20, 1,70$) sek bei 30 (26 bis 34) $^{\circ}$ C.



Abb. 10. 19. Mai 23. 26° C. *Dolichos giganteus*. Ableitung vom Blattstiel. Reiz: Anbrennen eines apikalen Gelenkes, 6,8 cm von der Ableitungsstelle. Eichkurve 0,06 Volt. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

Der Rückgang erfolgt nur langsam und ist in meinen Kurven nur im Anfangsteil sichtbar. In Abb. 10 ist ein Versuch wiedergegeben. Für die Leitungsgeschwindigkeit ergab sich aus sechs Versuchen $0,51 \pm 0,04$ ($0,79, 0,35$) cm sek^{-1} bei 30 ($26-34$) $^{\circ}$ C. Als Anstiegszeit wurde die der ersten Negativitätswelle gemessen, soweit diese in den Kurven als einzelne Welle erkannt werden konnte, aus sieben Versuchen ergab sich $3,49 \pm 0,47$ ($7,20, 1,70$) sek bei 30 (26 bis 34) $^{\circ}$ C.

In einigen Versuchen habe ich vom Blattstiel von *Dolichos giganteus* abgeleitet, während die Spreite zunächst beschattet, dann besonnt war. Die Kurven des elektrischen Potentials zeigen in beiden Abschnitten nur geringe Unterschiede, kleine Erhebungen, die als Ausdruck von Erregungserscheinungen gedeutet werden können, sind im zweiten Teil der Aufnahme, bei belichteter Spreite, wohl etwas häufiger. Mitunter zeigt sich auch, wie bei *Biophytum*, zu Beginn der Belichtung eine länger dauernde Erhebung der Kurve. In Abb. 11 ist ein Versuch wiedergegeben.

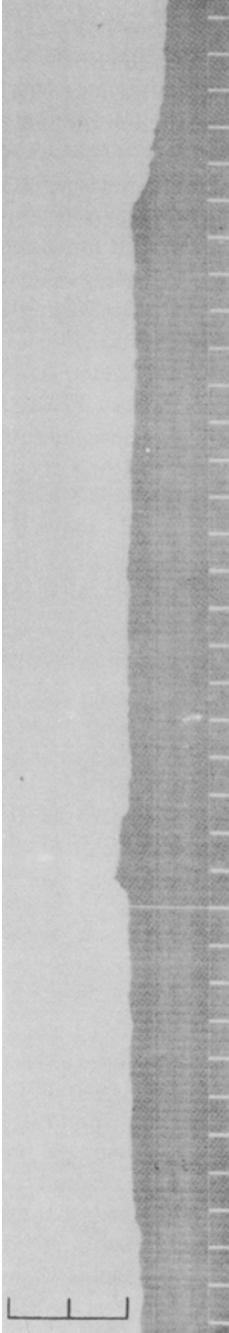


Abb. 11. 31. Mai 23. 30°C. *Dolichos giganteus*. Ableitung vom Blattstiel. Schatten bis zur weißen Marke, dann Sonne. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

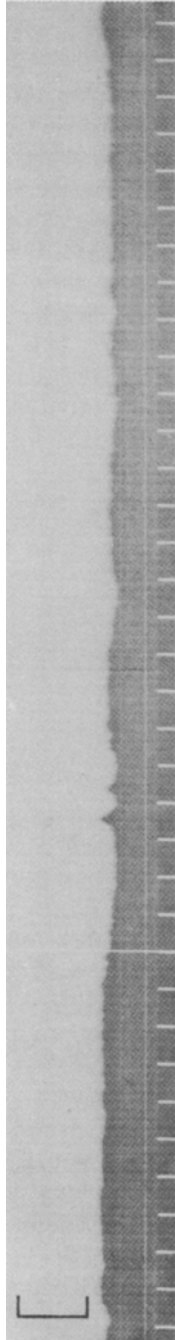


Abb. 12. 12. Juni 23. 35°C. *Vitis vinifera*. Ableitung vom Blattstiel. Schatten bis zur weißen Marke, dann Sonne. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

Auch an Blättern von *Vitis vinifera* habe ich Lichtversuche in derselben Weise angestellt. Auch hier war der beobachtete Effekt ein geringer, doch dürften die erwähnten kleinen Potentialänderungen zur Zeit der

Belichtung der Spreite häufiger sein, als während der Beschattung. Ein Versuch ist in Abb. 12 wiedergegeben.

Alles in allem kann man wohl sagen, daß Erregungsleitung bei der Einstellung der Blätter gegen das Licht eine wichtige Rolle spielt, wofür die Beobachtungen an *Biophytum* besonders beweisend sind, während die an anderen Pflanzen hiermit wenigstens am besten vereinbar sind. Ich will freilich nicht behaupten, daß nicht auch andere Arten der Reizleitung, insbesondere für den Phototropismus des Blattstiels, in Betracht kommen.

Die Erregungsleitung bei Rankenpflanzen.

Ich habe versucht an den Ranken von *Vitis vinifera* Erregungsleitung nachzuweisen, indem ich das Potential einer Stelle der Ranke registrierte und apikal von dieser Stelle reizte. Durchschneiden der Ranke in einigen Zentimetern Entfernung von der Ableitungsstelle hatte nur selten positiven Erfolg. Das Anbrennen ist ein Reiz, der sich für *Vitis* nicht eignet, er scheint hier, auch an Blättern, im Gegensatz zu anderen Pflanzen, beträchtliche Potentialänderungen zu bedingen, die mit der Erregungsleitung nicht in Zusammenhang stehen. Ich habe deshalb elektrisch gereizt. Eine etwa 1 cm lange Strecke, einige Zentimeter apikal von der Ableitungsstelle wurde durch 10 Sekunden mit einem Induktionsstrom tetanisch gereizt. Sowohl die Ableitungselektrode, als auch die Reizelektroden waren in die Ranke eingestochene vergoldete Nadeln. Erregungserscheinungen konnten nur dann nachgewiesen werden, wenn die



Abb. 13. 6. Juni 28. 31° C. *Vitis vinifera*. Ableitung von einer Ranke. Reiz: tetanischer Induktionsstrom durch 10 Sekunden, 5,1 cm distal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

durchströmte Strecke durch die Reizung schwer geschädigt wurde. Es sprechen daher diese Versuche keineswegs für eine elektrische Erregbarkeit der *Vitis*-Ranken. Für die hier interessierende Frage der Erregungsleitung ist es allerdings unwesentlich, ob die Reizung als eine elektrische oder als eine traumatische aufzufassen ist. Ein Versuch ist in Abb. 13 wiedergegeben. Aus fünf Versuchen bei 32 (30—33)° C ergab sich die Leitungsgeschwindigkeit zu $0,21 \pm 0,02$ (0,32; 0,13) cm sek⁻¹, die Anstiegszeit einer Negativitätswelle zu $4,26 \pm 0,93$ (7,92; 2,24) sek.

Als zweite Rankenpflanze habe ich *Lathyrus latifolius* untersucht, weil FITTING¹ für diese angibt, daß die Ranken auch reagieren, wenn der Sproß in größerer Entfernung verletzt wird, hier also eine gut ausgebildete Erregungsleitung zu erwarten war. Ich möchte hier erwähnen, daß ich schon bei Untersuchungen an sensitiven Pflanzen, so besonders an *Neptunia*, den Eindruck gewonnen hatte, daß die in den untersuchten Pflanzenteil eingestochene, zur Ableitung des Potentials dienende Nadel, die Erregungsleitung an der untersuchten Stelle ungünstig beeinflusst

¹ FITTING, H.: Jb. f. wiss. Bot. 39, 424—526 (1904), S. 460 ff.

und daß ich glaube, daß dies in noch höherem Maße für die so dünnen und zarten Ranken gilt. Dies und der Umstand, daß man bei Beobachtung der mechanischen Reaktion leichter eine große Anzahl von Versuchen anstellen kann, als bei Registrierung des elektrischen Potentials, wobei einem im letzteren Fall seltener zu beobachtende Erscheinungen leichter entgehen, mögen daran schuld sein, daß ich so weitgehende Erregungsleitung an *Lathyrus* nicht beobachtet habe.

Zunächst habe ich die Erregungsleitung im Sproß nach Anbrennen

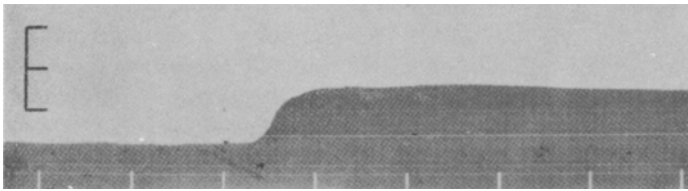


Abb. 14. 13. Juni 28. 31° C. *Lathyrus latifolius*. Ableitung vom Sproß. Reiz: Anbrennen eines oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

eines oberhalb der Ableitungsstelle inserierten Blattes untersucht. Abb. 14 gibt einen Versuch bei monophasischer Ableitung wieder, wie ich sie bisher immer angewandt habe. Da die Leitungsgeschwindigkeit im Sproß



Abb. 15. 14. Juni 28. 31° C. *Lathyrus latifolius*. Diphaseische Ableitung vom Sproß; Distanz zwischen den Ableitungselektroden 4,2 cm. Reiz: Anbrennen eines oberhalb der Ableitungsstrecke inserierten Blattes. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheiten 0,02 Volt.

aus solchen Kurven nicht zu entnehmen ist, habe ich in den meisten Versuchen diphaseische Ableitung angewandt. Es wurde von zwei Nadeln abgeleitet, die einige Zentimeter voneinander entfernt in den Sproß eingestochen waren und ein einige Zentimeter oberhalb inseriertes Blatt wurde angebrannt. Ein Erregungsvorgang an der oberen Ableitungsstelle bewirkt Negativwerden derselben und damit Anstieg der Kurve, ein Erregungsvorgang an der unteren Ableitungsstelle Negativwerden dieser letzteren und damit Abfall der Kurve. Aus dem Abstand der ableitenden Elektroden und der Zeit zwischen Beginn des Anstiegs und des Abfalls der Kurve, kann man die Leitungsgeschwindigkeit berechnen. Der Abfall erreicht nur einen geringeren Betrag wie der Anstieg, dem scheinbaren

Dekrement der Erregungsleitung entsprechend. Dieser Unterschied ist in dem in Abb. 15 wiedergegebenen Versuch besonders gering. Aus sieben Versuchen bei 28 (25—31)^o C ergab sich für die Leitungsgeschwindigkeit $0,88 \pm 0,07$ (1,42, 0,66) cm sek⁻¹, für die Anstiegszeit $2,62 \pm 0,30$ (4,86, 1,28) sek.

An Rankenträgern habe ich nur einige Versuche angestellt. Als Reiz wurde ein Blättchen angebrannt, das demselben Blatt wie der Rankenträger angehörte. Es ließen sich sehr deutliche Negativitätswellen re-

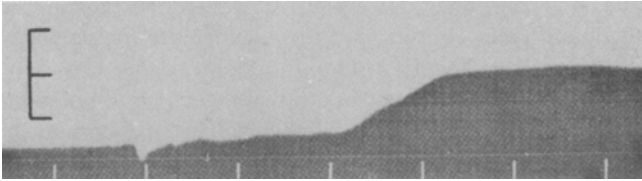


Abb. 16. 22. Juni 28. 31^o C. *Lathyrus latifolius*. Ableitung von einer Ranke. Reiz: Anbrennen eines zum selben Blatt gehörigen Blättchens. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

gistrieren. Sieben Versuche bei 31 (29—32)^o C ergaben für die Anstiegszeit $3,10 \pm 0,65$ (6,46, 0,87) sek.

An den Ranken selbst habe ich eine größere Anzahl von Versuchen angestellt. Zunächst habe ich gereizt indem ich, wie in den Versuchen



Abb. 17. 25. Juni 28. 34^o C. *Lathyrus latifolius*. Ableitung von einer Ranke. Reiz: Anbrennen eines zum selben Blatt gehörigen Blättchens. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.



Abb. 18. 22. Juni 28. 31^o C. *Lathyrus latifolius*. Ableitung von einer Ranke. Reiz: Durchschneiden der Nachbarranke, 3,2 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

mit Rankenträgern, ein Blättchen angebrannt habe. In diesen Versuchen, von denen zwei in Abb. 16 und 17 wiedergegeben sind, habe ich immer deutliche Negativitätswellen erhalten. Die Anstiegszeit ergab sich aus sechs Versuchen bei 32 (29—34)^o C zu $3,24 \pm 0,36$ (5,62, 1,87) sek. In weiteren Versuchen habe ich, wenige Zentimeter von der Ableitungsstelle entfernt, die Ranke selbst in ihrem apikalen Teil oder eine Nachbarranke durchschnitten. Die Negativitätswelle war immer nur klein, manchmal nicht sicher festzustellen. Ein Versuch ist in Abb. 18 wiedergegeben. Aus sechs brauchbaren Versuchen bei 31 (29—32)^o C ergab sich die Leitungsgeschwindigkeit zu $0,62 \pm 0,06$ (0,85, 0,25) cm sek⁻¹, die Anstiegs-

zeit zu $0,86 \pm 0,06$ (1,18, 0,63) sek. Nur in drei brauchbaren Versuchen habe ich die Spitze der Ranke einige Zentimeter von der Ableitungsstelle angebrannt, sie ergaben bei 31 (30—32)⁰ C für die Leitungsgeschwindigkeit $1,22 \pm 0,25$ (1,93, 0,71) cm sek⁻¹, für die Anstiegszeit $1,31 \pm 0,22$ (1,97, 0,93) sek. Es hat den Anschein als würden, wenn der Reiz im Durchschneiden einer Ranke besteht, nur mehr reduzierte Negativitätswellen, die erlöschenden Erregungsvorgängen entsprechen, abgeleitet. Vielleicht hängt hiermit die etwas geringere Leitungsgeschwindigkeit zusammen, andererseits ist beim Anbrennen die Reizstelle nicht genau zu lokalisieren. Die geringe Anstiegszeit in den beiden letztgenannten Versuchsreihen dürfte daher rühren, daß es sich hier um die wirkliche Anstiegszeit einer einzelnen Negativitätswelle handelt, während diese Wellen nach Anbrennen eines Blättchens so zahlreich, dicht und einander superponiert sind, daß die erste Welle nicht als solche einzeln kenntlich ist.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die hier mitgeteilten Leitungsgeschwindigkeiten durchaus in demselben Bereich liegen, wie die, welche FITTING (l. c. S. 487 f.) nach Beobachtung der mechanischen Reaktion der Ranken näherungsweise berechnet hat.

FITTING hat auch gezeigt, daß auf Wundreiz bei Ranken (l. c. S. 493 ff.), ebenso wie im primären Blattstiel von *Mimosa pudica*¹ (l. c. S. 511 ff.) eine Leitung über abgetötete Stellen nicht mehr stattfindet. Das Abtöten erfolgte durch heißes Wasser, Wasserdampf, Chloroformwasser, ebenso wirkte eine überstandene Plasmolyse, auch wenn die Zellen wieder turgeszent geworden waren. FITTING hat weiter an Ranken 1—2 cm lange Strecken 1—2 Stunden auf 0—2⁰ C abgekühlt und durch diese Stelle Leitung mit scheinbar unveränderter Geschwindigkeit beobachtet (l. c. S. 440 f.), ebenso in 2—3 cm langen auf 0—2⁰ C gekühlten Strecken des primären Blattstiels von *Mimosa pudica* (l. c. S. 507). Beide Versuche können heute nicht mehr gegen die Erregungsleitung im lebenden Plasma angeführt werden, denn in beiden Fällen hat die Leitungszeit nur einen geringen Teil der Reaktionszeit ausgemacht, so daß eine Verlängerung der Leitungszeit auf ein Vielfaches kaum merklich gewesen wäre. Bei Ranken nimmt offenbar die Latenz zwischen Erregung und Bewegungsreaktion die längste Zeit in Anspruch, bei *Mimosa pudica* ist die Leitungs-

¹ Nach FITTING findet nach Verbrennen von Fiederblättchen Leitung im primären Blattstiel in basipetalem Sinn auch über abgetötete Stellen statt, nach SNOW aber nicht (Proc. roy. Soc. Lond. B. 96, 349—374 [1924], S. 364). Hingegen soll nach SNOW (l. c. 1924, S. 366), entgegen FITTING, im primären Blattstiel von *Mimosa pudica* Leitung in akropetalem Sinn über abgelötete Stellen auch nach Wundreiz vorkommen. Offenbar handelt es sich in all diesen Fällen um Leitung nach RICCASCHER Art, die eben stark von den wechselnden Transpirationsverhältnissen und sonstigen Umständen, die auf die Wasserbewegung im Blatt von Einfluß sind, abhängt. Hierdurch dürften sich diese und manche andere scheinbar widersprechende Ergebnisse erklären.

zeit im primären Blattstiel meist sehr gering gegenüber dem „Aufenthalt“ distal von den Sekundärgelenken (UMRATH, l. c. 1925 a, S. 40). Auf seine Narkoseversuche an Ranken mit negativem Ergebnis (l. c. S. 441 f.) legt FITTING selbst keinen großen Wert, weil er die Narkose der inneren Gewebe für schwer kontrollierbar hält.

Ich glaube, alles was wir über die Reizleitung bei Ranken wissen, spricht sehr dafür, daß es sich hier vorwiegend um Erregungsleitung handelt¹. Das scheinbare Dekrement der Erregungsleitung, ich erinnere an die Versuche, bei welchen die Ranken durchschnitten wurden, stimmt mit der nur sehr geringen Ausbreitung der Bewegungsreaktion nach Berührungsreizen überein. Ich will aber nicht behaupten, daß nicht auch andere Arten der Reizleitung bei Ranken eine gewisse Rolle spielen, insbesondere der Umstand, daß an einseitig reaktionsfähigen Ranken Reizung der Oberseite eine Krümmung verhindert, also hemmend wirkt, legt den Gedanken an Erregungs- und Hemmungsstoffe nahe, die meiner Ansicht nach ja auch in keinem Gegensatz zum Vorkommen von Erregungsleitung stehen. Einige Versuche durch Einstellen von Rankenträgern, Ranken tragenden Blättern oder Sprossen in Pflanzenextrakte Rankenkrümmungen auszulösen, waren erfolglos, obzwar bekanntlich der entsprechende Versuch an Sensitiven höchst einfach ist. Es wäre aber möglich, daß die Transpiration der Ranken zu gering ist, als daß genügend Substanz aufgenommen würde, oder daß der osmotische Druck der Lösungen, welche die Erregungssubstanz noch in genügender Konzentration enthielten, ein so hoher war, daß die Ranken durch Wassermangel ihr Reaktionsvermögen verloren haben. (Die Elektrolyte waren aus den Lösungen allerdings weitgehend entfernt.)

Die Erregungsleitung bei einzelnen Insektivoren.

Bei den Insektivoren, die mir zur Verfügung standen, habe ich zunächst die Erregungsleitung als solche untersucht und mich des Wunderreizes zur Erregungsauslösung bedient und bin dann zur Untersuchung der Erregungserscheinungen bei Fütterung mit Insekten übergegangen. Leider stand mir *Dionea* bisher nicht zur Verfügung, die allerdings schon von BURDON-SANDERSON² untersucht wurde.

Um zunächst die Erregungsleitung, insbesondere auch die Leitungsgeschwindigkeit in der Blattspreite einer *Drosera* kennen zu lernen, habe ich *Drosera binata* untersucht, weil die Spreite hier sehr lang und schmal

¹ Schon 1906 hat FITTING eine solche Auffassung als mit anderen mindestens gleichberechtigt angesehen. Eg. Physiol. 4, 684—763 (1905); 5, 155—249 (1906), S. 224 ff.

² BURDON-SANDERSON, J.: Biol. Zbl. 2, 481—500 (1882); 9, 1—14 (1889); Proc. roy. Soc. Lond. 21, 495 (1875). — BURDON-SANDERSON, J. and PAGE, F. J. M.: Ebenda 25, 411 (1877). — BURDON-SANDERSON, J.: Philos. Trans. roy. Soc. Lond. B. 179, 417 (1888).

ist, so daß man, wenn man vom basalen Drittel ableitet, die äußerste Spitze abschneiden kann, ohne daß die direkten Folgen dieses Eingriffes zu starke störende Potentialänderungen an der Ableitungsstelle bedingen würden. In Abb. 19 ist ein Versuch von einem ausgewachsenen Blatt in bestem Zustand wiedergegeben. Das Auftreten zweier Erregungsvorgänge, etwa in dem hier ersichtlichen zeitlichen Abstand, war typisch; Registrierungen über längere Zeiträume habe ich nicht, so daß ich nicht sagen kann, ob etwa noch weitere Erregungsvorgänge folgten. Bei 32 (28—34)^o C ergab sich die Leitungsgeschwindigkeit aus acht Versuchen zu $0,22 \pm 0,02$ (0,38, 0,11) cm sek⁻¹, die Anstiegszeit aus neun Messungen zu $2,97 \pm 0,40$ (7,01, 0,96) sek. Zwei Versuche an alten Blättern, deren Drüsenköpfchen keine Sekretropfen mehr aufwiesen, bei 31 bzw. 33^o C, ergaben als Leitungsgeschwindigkeiten 0,11 bzw. 0,085 cm sek⁻¹, als Anstiegszeiten 5,56 bzw. 2,21 sek. Die Leitungsgeschwindigkeit scheint also in alten Blättern herabgesetzt zu sein, was mit den Ergebnissen MONTEMARTINIS (l. c. S. 186) an *Croton*, *Saxifraga* und *Viburnum* übereinstimmt. Abb. 20 gibt einen Versuch wieder. Die auf die Negativitätswelle folgende Senkung der Kurve, Positivierung der Ableitungsstelle, ist bei *Drosera* (auch *D. rotundifolia*) mitunter zu beobachten. Es wäre denkbar, daß es sich hier um eine Wasserbewegung, vielleicht um Wasseraustritt in die Interzellularen handelt. Vom Blattstiel von *Drosera binata* habe ich nur einmal abgeleitet, die Erscheinungen waren dieselben wie an der Spreite, auch zwei Erregungsvorgänge.

Bei *Drosera rotundifolia* habe ich zunächst vom basalen Teil der Spreite abgeleitet und einige Tentakel am apikalen Rand durchschnitten. Abb. 21 gibt einen Versuch wieder. Aus sechs derartigen Versuchen ergab sich bei 33 (29—34)^o C als Leitungsgeschwindigkeit $0,077 \pm 0,014$ (0,157, 0,038) cm sek⁻¹, als Anstiegszeit $4,74 \pm 0,24$ (6,02, 3,87) sek. Die Leitungsgeschwindigkeit im Blattstiel ist etwa doppelt so hoch und es fragt sich ob es sich hier wirklich um Unterschiede zwischen Blattstiel und Spreite handelt oder ob etwa die Leitung in den Tentakeln, die meist 1—2 mm von ihrer Ursprungsstelle durchschnitten wurden, so langsam verläuft, daß hierdurch die gesamte Leitungszeit beträchtlich verlängert wird. Die Entfernung zwischen Reiz- und Ableitungsstelle betrug 6 bis 8 mm. Über die Leitungsgeschwindigkeit in *Drosera*-Tentakeln liegt eine Angabe von DARWIN¹ vor, an Randtentakeln hat er 10 Sekunden nach einem starken Reiz eine Einkrümmung gesehen. Als Leitungsweg gibt DARWIN $\frac{1}{20}$ inch, das ist 0,13 cm an, es handelt sich hier aber nur um eine ganz beiläufige Angabe. Ein Randtentakel ist etwa 0,3 cm lang, die Entfernung vom Köpfchen zur Krümmungszone ist etwa 0,2 cm. Das würde eine Leitungsgeschwindigkeit von 0,02 cm sek⁻¹ ergeben. In weiter unten zu besprechenden Versuchen habe ich auf Tentakel in der

¹ DARWIN, CH.: Insectivorous plants. London 1875, S. 253.



Abb. 19. 12. August 28. 34°C. *Drosophila birata*. Ableitung von der Spreite. Reiz: Abschneiden der Spreitenspitze, 2,7 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

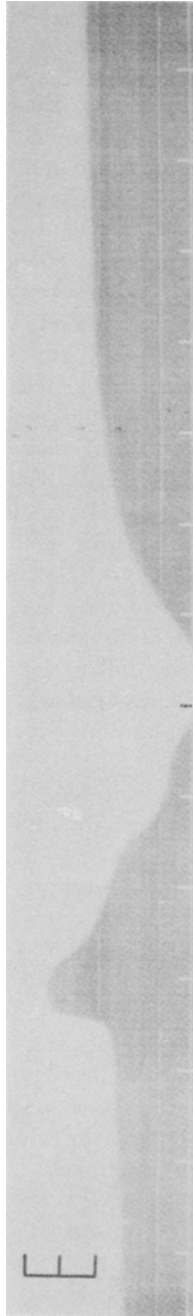


Abb. 20. 5. August 28. 31°C. *Drosophila birata*. Ableitung von der Spreite eines alten Blattes. Reiz: Abschneiden der Spreitenspitze, 2,1 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

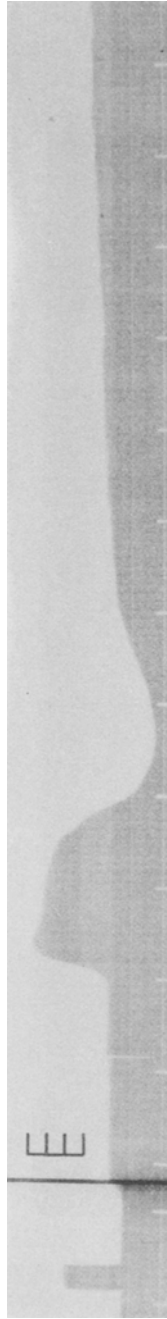


Abb. 21. 6. Juli 28. 34°C. *Drosophila rotundifolia*. Eichkurve 0,06 Volt. Ableitung vom basalen Teil der Spreite. Reiz: Abschneiden einiger Tentakel 0,7 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

Nähe des Randes, die noch wenigstens 0,2 cm lang waren, Mückenlarven aufgelegt und den Potentialverlauf von der Blattfläche registriert. Die ersten deutlichen Erregungserscheinungen habe ich 6,5 Sekunden nach



Abb. 22. 6. Juli 23. 32° C. *Drosophila rotundifolia*. Ableitung vom Blattstiel. Reize durch Pfeile markiert. Erster Reiz: Abschneiden einiger Tentakel 1,6 cm von der Ableitungsstelle. Zweiter Reiz: Anschneiden des Blattstiels 0,8 cm von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheiten 0,02 Volt.

Auflegen der Mückenlarven beobachtet, was eine Leitungsgeschwindigkeit von $0,03 \text{ cm sek}^{-1}$ ergibt. Von den sechs Versuchen über die Leitung in der Spreite, deren Ergebnis oben angeführt wurde, ergaben zwei als Leitungsgeschwindigkeit $0,038$, einer $0,040 \text{ cm sek}^{-1}$. Wenn man $0,03 \text{ cm sek}^{-1}$ als Leitungsgeschwindigkeit in den Tentakeln annimmt, und ich glaube, daß dieser Wert vom wahren nicht stark abweicht, so ist nicht anzunehmen, daß die geringe Leitungsgeschwindigkeit in der Spreite vorgetäuscht wird durch lange Leitungszeit in den Tentakeln. Entweder es erfolgt die Leitung in der Spreite nicht nur in den Leitbündeln, sondern über eine gewisse Strecke auch im Parenchym (DARWIN, l. c. S. 247 ff.) und dann mit etwa derselben Geschwindigkeit wie in den Tentakeln, oder es ist in vielen Fällen, wegen des komplizierten Verlaufes der Gefäßbündel, der Leitungsweg viel länger, wie die zwischen Reiz- und Ableitungsstelle gemessene Entfernung.

In weiteren Versuchen habe ich vom Blattstiel abgeleitet und einige Tentakel durchschnitten. Bei 30 (29—32)° C ergaben sieben Versuche für die Leitungsgeschwindigkeit $0,137 \pm 0,013$ (0,21, 0,08) cm sek^{-1} , sechs Versuche für die Anstiegszeit $6,52 \pm 0,30$ (8,14, 5,94) sek. Schließlich habe ich bei derselben Ableitung in sechs Versuchen den Blattstiel selbst mehr oder weniger stark angeschnitten, selten durchschnitten. Bei 30 (28 bis 31)° C ergab sich für die Leitungsgeschwindigkeit $0,155 \pm 0,019$ (0,25, 0,08) cm-sek^{-1} , für die Anstiegszeit $7,37 \pm 0,41$ (9,50, 5,90) sek. Abb. 22 gibt einen Versuch wieder in dem erst einige Tentakel abgeschnitten, dann der Blattstiel angeschnitten wurde,

Abb. 23 einen solchen in dem der Blattstiel durchschnitten wurde.

Die registrierten Erregungserscheinungen nach Durchschneiden einiger Tentakel waren dieselben, ob vom basalen Teil der Spreite oder ob

vom Blattstiel abgeleitet wurde, obzwar im letzteren Fall der Leitungsweg etwa doppelt so lang war. Ebenso waren sie bei Ableitung vom Blattstiel gleich, ob einige Tentakel durchschnitten wurden oder ob der Blattstiel selbst angeschnitten oder durchschnitten wurde, obzwar im letzteren Fall der Reiz sicher stärker und der Leitungsweg nur etwa halb so lang war. Diese Versuche an *Drosera* sprechen also für dekrementlose Leitung.

Des öfteren habe ich versucht an Blättern von *Drosera rotundifolia* Erregungserscheinungen nachzuweisen, nachdem ich auf einige in der Nähe der Ableitungsstelle inserierte Tentakel ein oder zwei lebende oder absterbende Mückenlarven aufgelegt hatte. Die Registrierung erfolgte bei geringerer Geschwindigkeit des lichtempfindlichen Papiers über eine längere Zeit. Die größte Schwierigkeit bestand darin, Blätter zu finden, an denen über genügend lange Zeit keine Störungen auftraten. In einzelnen Versuchen bewirkte das Auflegen der Mückenlarven keine merk-

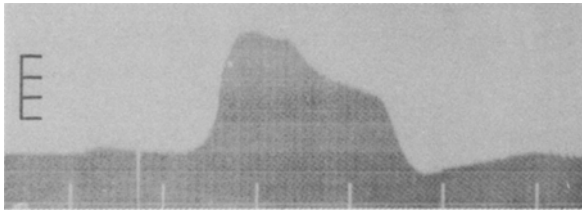


Abb. 23. 9. Juli 28. 31°C. *Drosera rotundifolia*. Ableitung vom Blattstiel. Reiz: Durchschneiden des Blattstiels, 1,3 cm distal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

lichen Potentialänderungen, es haben aber auch oft während der Beobachtungszeit die um die Ableitungsstelle inserierten Tentakel noch nicht reagiert. In vielen Fällen waren nach Auflegen der Mückenlarven Potentialänderungen nachzuweisen, manchmal von nur geringem Betrag und von verschiedener Dauer, im allgemeinen mit Anstiegszeiten von 1 bis 10 Sekunden. Nicht selten waren auch Potentialänderungen von größerem Betrag zu verzeichnen, die oft ihrem zeitlichen Verlauf nach als typische Negativitätswellen kenntlich waren und mitunter auch dem Betrage nach nicht hinter den durch Wundreiz bedingten zurückstanden. Das Auflegen der Mückenlarven äußerte sich in den Kurven immer durch eine Senkung (Positivierung, als weißer Strich imponierend) mit eventuell nachfolgender kurzer Hebung (z. B. Abb. 24). In einzelnen Versuchen trat eine Negativitätswelle unmittelbar beim Auflegen der Mückenlarve auf, woran eine, nicht immer vermeidliche, Zerrung an der ableitenden Nadel schuld sein mag. Die sich nach einiger Zeit einkrümmenden Tentakel kamen in der Regel in die Nähe der ableitenden Nadel, ich glaube aber nach allen meinen Erfahrungen nicht, daß sie etwa durch Druck auf diese Erregungserscheinungen an der Ableitungsstelle hervorgerufen

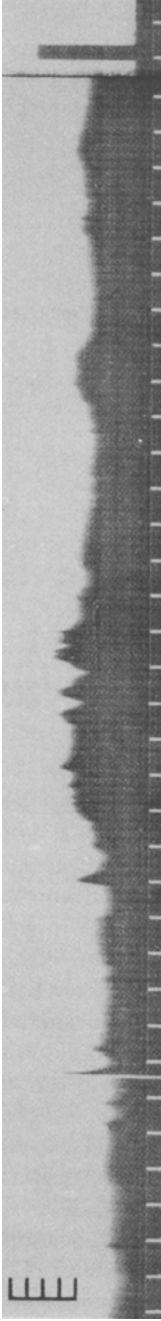


Abb. 24. 17. Juli 28. 36°C. *Drosophila rotundifolia*. Ableitung vom basalen Teil der Spreite. Eine Mückenlarve auf die in der Nähe der Ableitungsteile inserierten Tentakel aufgelegt; hierdurch wurde die Senkung (weißer Strich) und nachfolgende kurze, steile Erhebung der Kurve bedingt. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.



Abb. 25. 15. August 28. 31°C. *Drosophila rotundifolia*. Ableitung von der Spreite, in der Nähe des Randes. Zu der durch den Pfeil markierten Zeit eine Mückenlarve auf die in der Nähe der Ableitungsteile inserierten Tentakel aufgelegt. Zeitmarken 10 Sekunden, Minuten hervorgehoben, Spannungseinheit 0,02 Volt.

hätten, in manchen Fällen treten die Erregungserscheinungen hierzu auch zu früh auf. Zwei Versuche sind in Abb. 24 und 25 wiedergegeben, letzterer erstreckt sich über besonders lange Zeit.

Daraus, daß ich in den genannten Versuchen in den ersten Minuten nach Auflegen einer Mückenlarve auf einige Tentakel nur in der Nähe von deren Insertionsstelle Erregungserscheinungen nachweisen konnte, sowie daraus, daß die Bewegungsreaktion von Tentakeln in größerer Entfernung erst sehr lange nach dem Aufbringen eines Beutestückes bemerkbar wird, ist zu schließen, daß die durch Beutetiere bewirkten Reize zwar sehr lange Zeit hindurch zur Auslösung von Erregungserscheinungen führen, daß diese aber an Leitungsbahnen mit beschränkter Ausdehnung und wahrscheinlich auch mit Dekrementstellen gebunden sind, so daß eine Erregungsaus-

breitung auf größere Distanz erst zustande kommt, wenn eine längere Gruppe von Erregungswellen entsteht oder wenn solche von verschiedenen Tentakeln kommende einander ergänzend unterstützen. Daß die Erregungsleitung von jedem Tentakel aus hier auf bestimmte Bahnen beschränkt bleibt, dürfte auch Voraussetzung dafür sein, daß sie an den weiteren Tentakeln, soweit diese dazu fähig sind, eine gerichtete Reaktion auszulösen vermag. Die weite dekrementlose Erregungsausbreitung nach Wundreizen könnte sowohl dadurch bedingt sein, daß mehrere, wahrscheinlich alle, leitenden Systeme fast gleichzeitig erregt werden, als auch dadurch, daß einzelne noch erregt werden, die durch das Aufbringen von Beutetieren überhaupt nicht erregt werden. Die Unterschiede dürften hier ähnliche sein, wie zwischen der Leitung der Erregungsvorgänge, die zur Einstellung der Blätter gegen das Licht führen und zwischen der Leitung nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz bei *Mimosa*, etwa nach traumatischen, elektrischen oder ähnlichen Reizen. Diese Verhältnisse habe ich seinerzeit ausführlich besprochen (l. c. 1928, S. 313).

An *Pinguicula (alpina oder vulgaris)* habe ich die Erregungsleitung untersucht, indem ich vom Mittelnerven abgeleitet und das Blatt spitzwärts durchschnitten habe. Erregungserscheinungen waren nur nachzuweisen, wenn Reiz- und Ableitungsstelle nicht über 2 cm voneinander entfernt waren. Ein Versuch ist in Abb. 26 wiedergegeben. Sieben

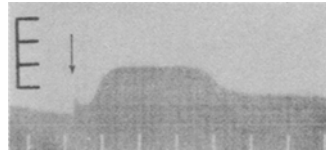


Abb. 26. 15. August 28. 34° C. *Pinguicula*. Ableitung von der Mittelrippe des Blattes. Reiz: Durchschneiden des Blattes, 1,0 cm distal von der Ableitungsstelle. Zeitmarken 10 Sekunden, Spannungseinheit 0,02 Volt.

Versuche bei 31 (28—34)° C ergaben als Leitungsgeschwindigkeit $0,25 \pm 0,01$ (0,31, 0,17) cm sek⁻¹, als Anstiegszeit der Negativitätswelle $10,0 \pm 0,5$ (12,6, 7,2) sek. Nach Auflegen einer Mückenlarve konnten Potentialänderungen nur dann nachgewiesen werden, wenn die ableitende Nadel schief eingestochen und die Mückenlarve über der Ableitungsstelle aufgelegt wurde. Auch dann handelte es sich nur um eine Negativierung von geringem Betrag, einer scheinbaren Latenz von etwa 10 Sekunden und einer Anstiegszeit von etwa 30—60 Sekunden (drei Versuche).

Ich glaube, meine Versuche machen es höchst wahrscheinlich, daß die Bewegungen und wahrscheinlich auch die Sekretionen am *Drosera*-Blatt, die durch einen Insektenfang bewirkt werden, durch Vermittlung von Erregungsleitung zustande kommen. Auch für das Blatt von *Pinguicula* ist eine solche Annahme mit meinen Versuchen vereinbar. Es ist hier zwar die Erregungsleitung im allgemeinen nicht gut ausgebildet, aber auch die Bewegungsreaktionen des Blattes sind nur gering und treten erst nach längerer Zeit auf. Über die Erregungsleitung bei *Dionaea muscipula* möchte ich nicht viel sagen solange ich nicht über eigene Versuche

verfüge, doch geht aus denen BURDON-SANDERSONS, l. c., unzweifelhaft hervor, daß die Erregungsleitung bei dieser Pflanze sehr gut ausgebildet ist. So besteht nach unseren bisherigen Kenntnissen bei den Insektivoren eine enge Beziehung zwischen der Geschwindigkeit und dem Ausmaß der Bewegungsreaktionen einerseits und der Ausbildung der Erregungsleitung andererseits.

Zusammenfassung.

Die Erregungsleitung bei Pflanzen ist, in allen daraufhin untersuchten Fällen, wenn sie nicht vom Sinn der Leitung unabhängig ist, in basipetalem Sinn begünstigt.

Für die Blattspindel von *Biophytum sensitivum*, die eine Ausnahme von dieser Regel zu bilden schien (BOSE), hat sich ergeben, daß ihr erregungsleitende Bahnen mit verschiedener Leitungsgeschwindigkeit zukommen, zwischen denen ein Erregungsübergang nur von langsamer auf rascher leitende möglich ist. Die rasch leitenden sind auf die apikale Spindelhälfte beschränkt.

Durch Narkose der inneren Gewebe des Sprosses von *Mimosa pudica* lassen sich die, nach Reizung der Blätter auftretenden, als Begleiterscheinungen von Erregungsvorgängen aufzufassenden, elektrischen Negativitätswellen reversibel unterdrücken oder herabsetzen, in welchem letzterem Fall auch eine Verminderung der Leitungsgeschwindigkeit im Stamm festgestellt werden konnte.

Bei *Biophytum sensitivum* ist die von der Lichtintensität abhängige Lage der Blättchen keine feste, sondern durch rhythmische Senkungsbewegungen mit zwischenliegenden langsamen Hebungen bedingt. Insbesondere die Messung der Leitungsgeschwindigkeit, aber auch die Registrierung der Negativitätswellen zeigt, daß die Übermittlung durch Erregungsvorgänge erfolgt. Auch die an anderen Blattstielen, *Mimosa*, *Dolichos*, *Vitis*, gemessenen elektrischen Potentialänderungen bei verschiedener Belichtungsintensität lassen sich dahin deuten, daß Erregungsvorgänge die Lichteinstellung der Blätter übermitteln.

An Ranken von *Vitis* und *Lathyrus* wurden, insbesondere nach starken Reizen, elektrische Negativitätswellen nachgewiesen, die wohl als Zeichen von Erregungserscheinungen aufzufassen sind. Sie sprechen nicht für eine besondere Ausbildung der Erregungsleitung in den Ranken, was ja nach der geringen Ausbreitung der Krümmungsreaktion nach schwachen Reizen auch nicht zu erwarten ist. Die Leitungsgeschwindigkeit stimmt mit der seinerzeit von FITTING nach Beobachtung der mechanischen Reaktion schätzungsweise angegebenen überein.

Von Insektivoren wurden *Drosera* und *Pinguicula* untersucht. Von den Blättern von *Drosera binata* und *rotundifolia* lassen sich nach Wundreizen Negativitätswellen ableiten, die auf eine wohl ausgebildete Erregungsleitung ohne Dekrement deuten. Von der Spreite von *Drosera*

rotundifolia wurden derartige Negativitätswellen, vielfach von geringerem Ausmaß, auch nach Fütterung mit Mückenlarven registriert. An Blättern von *Pinguicula* lassen sich nach Wundreiz Negativitätswellen nachweisen, die auf weniger gut ausgebildete Erregungsleitung mit scheinbarem Dekrement schließen lassen. Nimmt man hinzu, daß nach den Untersuchungen BURDON-SANDERSONS die Erregungsleitung bei *Dionaea muscipula* wohl noch besser ausgebildet ist als bei *Drosera*, so ergibt sich für die untersuchten Insektivoren ein deutlicher Parallelismus zwischen Geschwindigkeit und Ausbreitung der Bewegungsreaktion beim Insektenfang einerseits und Ausbildung der Erregungsleitung andererseits.
