

nyl.  
99 h /

*Das d. Uebere in Pflanzenreihen zu nennen  
folgt folgende  
die Max für die*

# Contractile Gewebe

im

## Pflanzenreiche

von

**Professor Dr. Ferdinand Cohn.**

---

Aus dem Jahresberichte der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische  
Cultur. 1861. Heft I.

---

Breslau, 1861.  
Bei Josef Max und Komp.

Phyt. 99<sup>2</sup>

Cohn

Phyt. 99<sup>1/2</sup>

# Contractile Gewebe

im

## Pflanzenreiche

von

**Professor Dr. Ferdinand Cohn.**

---

Aus dem Jahresberichte der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische  
Cultur. 1861. Heft I.

---

Breslau, 1861.

Bei Josef Max und Komp.

REPUBLICAN  
LIBRARY  
OF THE  
STATE OF MISSISSIPPI

# Contractile Gewebe im Pflanzenreiche

von

Professor Dr. Ferdinand Cohn,

vorgetragen in der Sitzung der botanischen Section vom 1. November 1860.

---

Wenn die Entdeckungen der neuesten Zeit uns gelehrt haben, dass die Grenzlinien, welche man früher zwischen den Reichen der Thiere und der Pflanzen zu ziehen versuchte, unter den niedrigsten Organismen sich mehr oder weniger verwischen, so wurde doch bisher als allgemeine Leitregel angenommen, dass wenigstens die höheren Thiere von den höheren Pflanzen sich scharf und durchgreifend durch eine Reihe von Charakteren abgrenzen, welche diesen letzteren völlig abgehen. Namentlich sollen sämtlichen Pflanzen contractile Organe abgehen, wie sie die Bewegungen sämtlicher Thiere vermitteln.\*) Denn wenn auch den höheren Pflanzen eine gewisse Reizbarkeit nicht abgesprochen werden konnte, Angesichts jener energischen und deutlichen Bewegungen und Gestaltsveränderungen, welche Blatt- und Achsenorgane so vieler Arten, theils nach mechanischen, theils nach anderen Einwirkungen vollziehen, so hat man sich doch stets bemüht, die Reizbarkeit der Pflanzen als etwas von der der Thiere völlig Verschiedenes hinzustellen; namentlich aber war man einstimmig in dem Streben, die Ursache der pflanzlichen Bewegungen in allen andern Naturkräften eher zu suchen, als in einer Contractilität, d. h. in einer specifischen Fähigkeit des Gewebes, auf äussere Reize sich momentan zu verkürzen, wie dieselbe für die Thätigkeit der thierischen Muskeln charakteristisch ist. Es genügt hierbei, die beiden letzten und bedeutendsten Forscher, die diesen Gegenstand genauerer Untersuchung unterworfen, einander gegenüber zu stellen. Schacht findet, „dass die

---

\*) Ich sehe dabei von den contractilen Zellen ab, von denen Schenk berichtet, da sie eben nur bei einigen der niedersten offenbar an der Grenze beider Reiche stehenden Organismen gefunden worden sind, ebenso von Hoffmann's contractilen Gebilden bei *Agaricus*, die noch genauere Bestätigung bedürfen.

Bewegungen der Pflanzen zum grössten Theil sich als Spannungsphänomene, entweder durch ungleichseitige Zusammenziehung der Theile beim Austrocknen, oder durch örtliche Turgescenz oder Erschlaffung eines bestimmten parenchymatischen Gewebes, auffassen lassen, welche wahrscheinlich durch Diffusion vermittelt werden und unter dem Einfluss des Gesamtlebens der Pflanzen vor sich gehen. Muskeln und Nerven, wie sie in den höheren Thieren die Bewegungen vermitteln, fehlen den Pflanzen; die Bewegungserscheinungen in den höheren Gruppen des Pflanzenreichs können deshalb nicht wohl mit den willkürlichen Bewegungen im Thierreich, die unter dem Einfluss des Sensorium stehen, verglichen werden.“ (Anatomie und Physiologie der Gewächse, II, p. 504.) Und ebenso ist auch Hofmeister in seiner Abhandlung „über die Beugungen saftreicher Pflanzentheile durch Erschütterung“ zu dem Resultat gekommen, dass die Bewegungen der Blätter von *Mimosa pudica* und ähnliche im Wesentlichen nur auf eine Erschlaffung der einen Gelenkhälfte durch mechanische Erschütterung zurückzuführen sind. Insofern die nachfolgenden Beobachtungen beweisen, dass die Bewegungen gewisser Pflanzentheile von der Thätigkeit contractiler Organe abhängig sind, welche in ihrer Functionirung mit Muskeln in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen, indem sie es ferner wahrscheinlich machen, dass die Hauptmomente dieser Erscheinungen, die Empfänglichkeit für Reize und die Fähigkeit, durch dieselben zu Formveränderungen angeregt zu werden, den Pflanzenzellen als solchen zukommen, dürfen sie wohl auf allgemeines Interesse Anspruch machen.

Anregung zu dieser Arbeit gab die Untersuchung eines talentvollen und strebsamen jungen Botanikers, Herrn Stud. Kabsch, welcher sich auf meinen Rath im Laufe dieses Sommers mit der Reizbarkeit und den Bewegungen der Staubgefässe im Allgemeinen beschäftigt hat und seine Resultate in einer besonderen Abhandlung zu veröffentlichen im Begriff steht. Im August dieses Jahres war es Herrn Kabsch gelungen, die Angaben von Treviranus und Morren über die Reizbarkeit der Filamente von *Centaurea*, die, wie es scheint, in neuerer Zeit von Niemand berücksichtigt worden sind, nach allen Richtungen hin zu bestätigen und zu erweitern. Indem Herr Kabsch mir diese höchst merkwürdigen Erscheinungen vor-demonstrirte, wurde ich veranlasst, daran eine Reihe von Untersuchungen zu knüpfen, an denen Herr Kabsch zum grossen Theil ebenfalls Theil genommen hat. Ehe ich diese ausführlicher beschreibe, schiebe ich eine kurze Zusammenfassung dessen, was bisher über unsern Gegenstand bekannt geworden ist, voraus.

Die Reizbarkeit der Staubfäden bei einigen Distelarten wurde im Jahre 1764 vom Grafen J. Battista dal Lavola (nach Koelreuter; Treviranus schreibt den Namen Covolo) entdeckt (*Discorso della irritabilità di alcuni fiori nuovamente scoperta; Firenze*) und bereits von einer Verkürzung derselben abgeleitet. Koelreuter bestätigte die That-

sache für *Scolymus hispanicus*, *Serratula arvensis*, *Cynara Scolymus* und *Cardunculus*, *Onopordon arabicum*, *Centaurea moschata*, *nigra*, *spinosa*, *ragusina*, *Cineraria*, *Scabiosa glastifolia*, *benedicta*, *eriphora* und *salmantica*; ferner für *Buphthalmum maritimum*, *Cichorium Intybus* und *Endivia*, *Hieracium sabaudum*. Insbesondere die Blümchen der *Centaurea* taumeln gleichsam in Folge von Stoss oder Berührung. Hat das Blümchen durch die Bewegung eine gezwungene Lage angenommen, so kehrt es nach einiger Zeit wieder unmerklich in die alte Lage zurück. Bei jeder Bewegung rückt das Pistill etwas weiter fort und treibt gewöhnlich, indem es sich durch die Antherenröhre hindurchdrängt, eine kleine Quantität Samenstaub vor sich her; die Antherenröhre wird dabei mehr oder weniger abwärts gezogen. Die Bewegung zeigt sich nicht immer unmittelbar nach dem Stoss oder der Berührung, sondern öfters erst in einer oder etlichen Secunden darauf. Jeder Versuch lässt sich am selben Blümchen mehr als einmal wiederholen, nach einer längern oder kürzeren Zwischenzeit, je nachdem die Witterung warm oder kalt ist. Eben diese Umstände bestimmen auch die grössere oder geringere Lebhaftigkeit. Diese Bewegung scheint, wie schon der Graf Lavola bemerkt, von den sich verkürzenden Staubfäden herzurühren. Zieht sich nur einer oder etliche von einer Seite zugleich zusammen, so bewegt sich das Blümchen nach eben derselben Gegend, von deren Seite die Verkürzung bewirkt worden; geschieht diese gleich darauf bei entgegengesetzten, so erfolgt eine gegenseitige, und eine Circularbewegung, wenn sie sich wechselweise geschwind nach einander verkürzen. (Dritte Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von Versuchen über das Geschlecht der Pflanzen, Leipzig 1766, S. 125.)\*)

Bei *Centaurea Isnardi* beobachtete Sowerby eine Zusammenziehung, sowie er die Antheren berührte. L. C. Treviranus studirte insbesondere die gefranzten\*\*) Filamente von *Centaurea pulchella* Led., welche aus einem schwammigen, sowohl ausdehnbaren, als sehr contractilen Zellstoffe gebildet sind, vermöge dessen sie, durchgeschnitten, sich sehr verkürzen und durch Herabziehen der Antheren den obern Theil des Griffels entblößen. Zuweilen ziehen sich nur auf einer Seite des Blümchens die Träger zusammen, dann ist auch die Verkürzung ungleich. Nach einiger Zeit tritt unmerklich das vorige Verhältniss wieder ein und dann lässt sich die Reizung mit Erfolg wiederholen. (Physiologie II, Th. 2, p. 765.)

Auch Ch. Morren (*Notice sur la motilité des fleurons dans les Cynarées. Bulletins de l'Académie de Bruxelles* 2. Juli 1843, *Dodonaea* II, p. 41) hat

---

\*) Ich habe diese Versuche so ausführlich berichtet, weil sie bekunden, wie wenig Fortschritte die Pflanzenphysiologie seit 100 Jahren gemacht, und dass Koelreuter fast ebensoviel über diesen Gegenstand beobachtet hat, als alle Späteren.

\*\*) Schon Morren hat diesen Ausdruck auf die eigenthümlichen zweizelligen Haare zurückgeführt, welche die Filamente der Cynareen bekleiden.

dieses Phänomen einer besondern Untersuchung unterworfen; er beobachtete dasselbe vorzugsweise an den Blüthchen der grossen Centaureen (namentlich *Centaurea ruthenica*); doch zeigte dasselbe auch *Centaurea Jacea*, bei einer Temperatur über 28° R.)\* Nach seiner Angabe sollen sich an einem jungen Blüthchen, dessen Griffel die Antherenröhre noch nicht durchbrochen hat, in Folge einfacher leichter Berührung folgende Stadien unterscheiden lassen. Zuerst zeigt das Blüthchen eine wellenförmige Bewegung, durch welche dasselbe sich dem Centrum des Köpfchens nähert und wieder von ihm entfernt (*ondulation du fleuron*); gleichzeitig tritt Pollen aus der Antherenröhre (*projection du pollen*); alsdann erhebt sich auch der Griffel über diese Röhre (*sortie du style*). Bei hoher Temperatur und bedeutender Reizbarkeit tritt auf Berührung eine einfache oder selbst wiederholte Kreisdrehung des Blüthchens ein (*rotation du fleuron*); auch die ganze Antherenröhre senkt sich und hebt sich wieder (*abaissement du tube anthérique et élévation de ce même tube*), womit zugleich ein neues Austreten von Pollen (*éjaculation du pollen*) und in Folge dessen erst jetzt die Befruchtung der Narbe verbunden ist. Schliesslich kommt das Blüthchen zur Ruhe (*repos*) und bleibt nun unbeweglich.“ Alle diese Bewegungen gehen allein von den Filamenten aus, welche durch die Berührung sich verkürzen, und zwar in der Regel eins nach dem andern, der Reihe nach, von rechts nach links fortschreitend, oder auch umgekehrt. Durch diese Verkürzung werden Griffel und Corolle gekrümmt, die Antherenröhre herabgezogen und dadurch das Austreten des Pollens bewirkt. Dass die Filamente einzeln reizbar sind, konnte Morren durch Auf- und Ausschneiden der Corolla constatiren.

Herr Kabsch hat durch Untersuchungen an *Centaurea macrocephala* die zum Theil etwas vagen Angaben von Morren, übereinstimmend mit Koelreuter, dahin präcisirt, dass, wenn mit einem spitzen Körper die aus der Corolle eines Blüthchens herausragende Antherenröhre an irgend einer Stelle berührt wird, diese letztere, und mit ihr das ganze Blüthchen, sich zuerst nach der gereizten Seite hin beugt, dann sich nach der entgegengesetzten Seite zurückkrümmt, worauf schliesslich eine mehr oder minder vollkommene Kreisbewegung folgt. Hiermit ist, wie auch Morren angiebt, das Austreten des Griffels und des Pollens verbunden.

Um den hierbei stattfindenden Vorgang genau zu studiren, muss man den Geschlechtsapparat der Blüthe blosslegen, indem man die Corolle durch zwei parallele Längsschnitte mit Hülfe einer feinen Scheere von oben nach unten spaltet, dann die umgelegten Corollenlappen möglichst nahe der Insertionsstelle der Staubgefässe abschneidet. Man kann auch mit der Pincette einzelne Corollenzipfel möglichst tief ausreissen und die

---

\*) Eigene Versuche haben gezeigt, dass *Centaurea Jacea* auch bei viel niedriger Temperatur reizbar ist.

dadurch gespaltene Corolle mit der Scheere völlig abschneiden. Der Geschlechtsapparat besteht aus dem geraden oder etwas gekrümmten, fadenförmigen Griffel, der oben das bekannte mit Haaren besetzte Knötchen trägt und sich an seiner Spitze in zwei, mit Narbenflächen besetzte Aeste spaltet. Der Griffel tritt durch die von den 5 verwachsenen, oben in Zähne sich verlängernden Antheren gebildete Röhre hindurch, an welcher unten die 5 faden- oder bandförmigen, etwas abgeplatteten Filamente angewachsen sind, während die unteren Enden derselben ziemlich tief der Innenseite der Corolle sich inseriren, (Vergl. die nebenstehende Figur.) Durch das Präpariren wird der blösgelegte Geschlechtsapparat stark gereizt, so dass die Filamente gerade Fäden darstellen, welche dem Griffel platt anliegen (vergl. Fig. 2). Ueberlässt man nun das Präparat einige Minuten der Ruhe, so sieht man die Filamente sich bogenförmig krümmen, womit selbstverständlich eine Verlängerung derselben und zugleich ein Entfernen vom Griffel verbunden ist. Je länger man wartet, desto convexer werden die Filamente, welche zuletzt fast Halbkreise bilden, und desto grösser wird der Abstand derselben vom Griffel (vergl. Fig. 1). Berührt man nun ein Filament mit der Nadel an irgend einem



Figur 1.  
Geschlechtsapparat  
mit ausgedehnten  
Filamenten.

Punkte, so zieht es sich innerhalb einiger Secunden dergestalt zusammen, dass es wieder ganz gerade gestreckt erscheint und dem Griffel anliegt, etwa so, wie die ausgezogenen Sehne eines Schiessbogens beim Aufhören der Spannung sich gerade zieht. (Figur 2.) Da das Filament in unserem Präparat an seinen beiden Enden befestigt ist, so ist mit dieser Geradestreckung selbstverständlich eine Verkürzung in seiner Länge verbunden — mindestens um so viel, als eine Kreissehne durch den zu ihr gehörigen Bogen an Länge übertroffen wird. In Wirklichkeit ist die Verkürzung noch weit bedeutender; denn man überzeugt sich leicht, dass auch die Antherenröhre von dem bei der Berührung verkürzten Filamente um eine gewisse Grösse herabgezogen und nach ihm herübergebogen wurde. Die Folge davon ist, dass das an der entgegengesetzten Seite befindliche Filament, da es sich nicht mit verkürzt hat, jetzt in der Regel einen noch um etwas convexeren Bogen bildet. Berührt man nun dieses, so verkürzt es sich ebenfalls, indem es sich gerade streckt und die Spitze des Griffels zu sich herabzieht; auf diese Weise kann man ein Filament nach dem andern verkürzen.



Figur 2.  
Schematischer  
Längsschnitt  
des Geschlechts-  
apparats mit  
verkürzten  
Filamenten.

Unmittelbar, nachdem die Verkürzung eines Staubfadens ihr Maximum erreicht hat, beginnt er sich wieder auszudehnen, und nach einer grös-

seren oder geringeren Zahl von Minuten hat derselbe sich aufs Neue zum Bogen gekrümmt, und vermag nun auf wiederholte Berührung sich wieder gerade zu strecken. Reizt man sämtliche Staubfäden mit einem Male, was am leichtesten durch eine Berührung des Griffels geschieht, so verkürzen sich die Filamente auch gleichzeitig, und erscheinen dann nicht nur selbst als 5 gerade, straffe, dem Griffel anliegende Fäden, sondern ziehen auch die Antherenröhre um ein beträchtliches Stück abwärts; man überzeugt sich davon am leichtesten, wenn man die Antherenröhre mit einer scharfen Scheere in der Mitte durchschneidet, wobei natürlich auch der Griffel in gleicher Höhe abgeschnitten wird; im Maximum der Verkürzung dagegen sieht man den Griffel um  $\frac{1}{2}$  mm. über die Schnittfläche der Antherenröhre hinausragen, was natürlich, da der Griffel selbst sich nicht verlängert hat, nur auf einem Herabziehen der Antherenröhre beruht. Hört die Wirkung des Reizes auf, so hebt sich auch die Antherenröhre wieder so, dass sie den Griffel völlig einschliesst, wohl auch über diesen noch ein Stückchen hinausragt, indem durch den Moment des Abschneidens die Staubfäden sich schon etwas verkürzt haben, was sich nachträglich wieder ausgleicht. Man kann die ganze Einrichtung des Geschlechtsapparates von *Centaurea* mit jener bekannten Maschine vergleichen, bei welcher in Folge der Centrifugalkraft fünf Messingfedern einen Ring an einer Säule herauf- und hinabziehen und dabei sich selbst bald gerade strecken, bald mehr oder weniger bogenförmig krümmen; nur ist am Geschlechtsapparat von *Centaurea* der Ring (die Antherenröhre) bei Geradestreckung der Federn (hier der Filamente) am tiefsten herabgezogen, bei der Krümmung derselben dagegen am höchsten hinaufgeschoben, während bei der Centrifugalmaschine bekanntlich gerade das Umgekehrte stattfindet.

Aus diesen Eigenschaften der Filamente erklären sich auch nach der Deutung von Kabsch die von Morren unterschiedenen Bewegungen der Blüthchen; denn wird ein solches an einem Punkt gereizt, so zieht sich zunächst der an der berührten Stelle gelegene Staubfaden zusammen und beugt den Griffel, zum Theil auch das ganze Blüthchen, nach der Richtung des Reizes hinüber; in Folge dessen wird die enge Corolla an einer der entgegengesetzten Filamente angedrückt, und indem sich nun auch dieses zusammenzieht, das zuerst gereizte sich aber schon wieder zu strecken beginnt, so wird auch das ganze Blüthchen nach der entgegengesetzten Seite hinübergezogen; aus demselben Grunde verkürzen sich auch die übrigen Filamente nach einander, und daher tritt in der Regel auch eine mehr oder minder vollkommene Kreisbewegung des Blüthchens ein.

Wenn das bisher geschilderte Verhalten der Filamente eine Verkürzung ihres ganzen Gewebes in Folge einer Berührung augenscheinlich machte, wie dies auch in der That schon von den ersten Beobachtern ohne Ausnahme angenommen wurde, so war es doch, um die Thatsache mit wissenschaftlicher Schärfe und Sicherheit zu constatiren, erforderlich,

directe mikrometrische Messungen anzustellen. Zu diesem Zweck wurde der blossgelegte Geschlechtsapparat eines *Centaurea*-Blüthchens (die Versuche wurden an *Centaurea macrocephala* und *americana* angestellt) an seinem Corollenende mit Hülfe einer, um ein Charnier drehbaren Klammerpinzette, wie sie Plössl seinen grossen Instrumenten beizulegen pflegt, dergestalt am Mikroskopisch befestigt, dass der Geschlechtsapparat wagrecht und frei über dem Tisch schwebte und insbesondere eines seiner Filamente in möglichst horizontaler Lage sich unter dem Focus des Mikroskops befand. Auf diesem Filamente wurden mit chinesischer Tusche 2 schwarze Punkte in einer Entfernung von circa  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  mm. bezeichnet; der Abstand dieser Punkte wurde dann bei schwacher Vergrösserung (Ocular I und Objectiv 1 von Plössl von etwa = 40 Linearvergrösserung) mit Hülfe eines Plössl'schen Schraubenmikrometers durch wiederholte Messungen festgestellt, und zwar erstens in dem Momente, wo das Filament in convexestem Bogen den höchsten Grad seiner Ausdehnung erreicht zu haben schien, dann aber unmittelbar nach der Reizung, wo es sich am stärksten zusammengezogen hatte.

Messungen dieser Art haben mit mehreren Schwierigkeiten zu kämpfen, die man sich klar machen muss, um danach ihren Werth beurtheilen zu können. Die Punkte auf dem Filament erscheinen in der Vergrösserung des Mikroskops natürlich als unregelmässige schwarze Figuren, und man muss sich an diesen erst bestimmte Ecken aussuchen, die man als Endpunkte für die Messung gebrauchen kann. Bei der Lage und Formveränderung aber, welche die Staubfäden bei ihrer Verkürzung erleiden, lassen sich diese Markirungspunkte nicht immer wiederfinden. Wichtiger noch ist folgender Umstand. Im ausgedehnten Zustande stellt, wie schon gesagt, das Filament am Geschlechtsapparat einen mehr oder minder convexen Bogen dar; unter dem Mikroskop wird aber natürlich, aus bekannten optischen Gesetzen, nicht die ganze Länge des Bogens zwischen den 2 bezeichneten Punkten, sondern nur dessen ideale Sehne gemessen. Die durch das Schraubenmikrometer angegebene Entfernung der beiden Punkte ist daher geringer, als in Wirklichkeit, und zwar ist die Differenz zwischen der gemessenen und der wahren Entfernung um so grösser, je convexer der Bogen ist, den das Filament bildet; es kann selbst der Fall eintreten, dass die Entfernung der Punkte sich scheinbar verringert, während sie sich in der That vergrössert hat, etwa wie bei der ausgezogenen Sehne einer Armbrust sich die Entfernung der beiden Anheftpunkte, nicht aber die Länge der Sehne selbst verkleinert. Legt sich der Staubfaden bei seiner Verkürzung straff an den Griffel, so giebt allerdings das Schraubenmikrometer nun die wahre Entfernung an; da aber, wie die Untersuchungen ergaben, sofort nach dem Aufhören des Reizes die Ausdehnung wieder beginnt, die sogar in den ersten Secunden eine sehr bedeutende ist, so ist es unmöglich, das Maximum der Verkürzung direct zu bestimmen, indem die Manipulationen der Messung auch

bei der grössten Uebung einen Zeitraum von 20—30 Secunden erfordern, in welcher Zeit sich der Faden bereits wieder mehr oder weniger ausgedehnt hat.

Sucht man sodann das Gesetz der Ausdehnung durch zahlreiche, in kurzen Zwischenräumen wiederholte Messungen festzustellen, so tritt der Uebelstand ein, dass, indem sich mit der Verlängerung des Filaments die Convexität des Bogens stetig vergrössert, auch die zu messende Strecke beständig aus dem Focus tritt und neue Einstellung erfordert. Rechnet man hierzu noch die Mängel, die bekanntlich der Messung grösserer Distanzen durch das Schraubenmikrometer stets anhaften, so ergibt sich, dass die Angaben, welche wir erhalten, keine absolute, sondern nur eine relative Genauigkeit beanspruchen können, dass insbesondere die Werthe für die Maxima der Ausdehnung, wie der Zusammenziehung stets zu klein ausfallen müssen. Ein Theil der Fehler lässt sich dadurch beseitigen, dass man nicht zu grosse Distanzen auf dem Staubfaden misst, wobei der Längenunterschied von Bogen und Sehne, sowie die verschiedene Focaldistanz eher vernachlässigt werden darf; vorzüglich aber suchten wir durch oft wiederholte Messungen eine grössere Uebung in den Manipulationen und somit auch genauere Angaben zu erlangen. Von den sehr zahlreichen Messungen, welche ich grösstentheils mit Unterstützung des Herrn Kabsch gemacht, wird die nachstehende Auswahl genügen, um ein allgemeines Bild von den Vorgängen zu geben; ihr blosser Anblick bewahrheitet ihre Richtigkeit im Wesentlichen, und ihr wahrscheinlicher Fehler mag sich in den meisten Fällen höchstens auf 2 bis 3 Tausendstel Linien belaufen. Ohne ein so genau gearbeitetes Schraubenmikrometer, wie Plössl es liefert, wäre es überhaupt unmöglich gewesen, dergleichen Messungen anzustellen, da insbesondere hierzu ein Ocularmikrometer mit seiner verwirrenden Menge von Strichen und für grössere Entfernungen völlig unbrauchbar ist. Hätte nicht in diesem nasskalten Sommer, in welchem die grossen Centaureen bei uns nicht recht zur Blüthe kamen, mir das Material so spärlich zu Gebote gestanden, so würde ich versucht haben, die Filamente durch eine schwache Belastung gerade zu strecken und den Coefficienten ihrer Ausdehnung und Verkürzung mit Beseitigung aller Krümmung in grösserer Genauigkeit festzustellen. Ich gebe auch die Hoffnung nicht auf, dass es gelingen werde, den Verlauf der Zusammenziehung und Ausdehnung nach dem Verfahren von Helmholtz mit Hilfe eines Myographen durch die Filamente selbst, in ähnlicher Weise wie bei den Muskeln, direkt aufzeichnen zu lassen, und dadurch noch anschaulichere Resultate zu erlangen.

---

Experiment I am 10. August Vormittags. Temperatur  $16\frac{1}{2}^{\circ}$  R.

Ein Blüthchen von *Centaurea macrocephala* wurde geöffnet, der Geschlechtsapparat frei herauspräparirt, zwei Punkte an einem Staubfaden mit Tusche bezeichnet, und ihre Entfernung gemessen; sie beträgt im Zustand der grössten Ausdehnung in 3 wiederholten Messungen

674, 673, 671, im Mittel 673.\*)

Um 10 Uhr 34 Minuten wird der Staubfaden berührt; er verkürzt sich sofort:

erste Messung 10 h 35' = 618
36' = 628
37' = 639
41' = 647
44' = 655
55' = 673
56' = 675

Der Staubfaden wird zum zweitenmal gereizt 10 h 57'; die Entfernung der beiden Punkte beträgt:

um 10 h 58' = 616
11 h 5' = 642
10' = 653
13' = 659 etc.

Experiment II am 11. August Vormittags. Temperatur  $16^{\circ}$  R.

Der Geschlechtsapparat eines andern Blüthchens von *C. macrocephala* wird in ähnlicher Weise untersucht. In Folge der Präparation ziehen sich die Staubfäden zusammen; daher gaben die ersten Messungen der Distanz zwischen zwei auf einem Staubfaden bezeichneten Punkten wachsende Grössen:

9 h 48' = 631	9 h 53' 30" = 521	10 h 7' = 496
49' = 642	54' —" = 599	8' = 510
50' = 648	56' —" = 610	9' = 524
	58' —" = 618	12' = 533
Erste Reizung 9 h 53'	10 h 0' —" = 636	Dritte Reizung 10 h 17'
	5' —" = 642	
	Zweite Reizung 10 h 6''	
		10 h 18' = 502
		19' = 536
		23' = 541
		25' = 559 etc.

\*) Die Zahlen bedeuten hier, wie in allen folgenden Experimenten, Tausendstel einer Wiener Linie nach dem Schraubenmikrometer von Plössl.

## Experiment III am 12. August Vormittags. Temperatur 16° R.

Verfahren wie oben. Die Entfernung zweier Punkte auf einem Staubfaden betrug in 6 verschiedenen Messungen: 735, 731, 733, 732, 731, 732, im Mittel 732,3. Erste Reizung 10 h 24' 25".

10 h 45' 0" = 702	10 h 57' 2" = 680.	10 h 17' 50" = 673
47' 22" = 714	58' 21" = 708	19' 0" = 703
50' 10" = 729	59' 38" = 710	20' 45" = 716
54' 12" = 734	1' 5" = 723	21' —" = 718
Zweite Reiz. 10 h 56' 8"	2' 22" = 726	26' —" = 732
	3' 26" = 732	etc.
	10' 15" = 735	

Dritte Reizung 10 h 17'

## Experiment IV an einem andern Staubfaden desselben Blüthchens nach demselben Verfahren.

Entfernung zweier Punkte am Staubfaden = 534, 537, 537. Erste Reizung 11 h 35'.

11 h 35' 25" = 467	11 h 50' 42" = 478	12 h 27' 15" = 463
37' 0" = 487	51' 40" = 490	28' 5" = 475
38' 15" = 502	52' 40" = 495	30' 30" = 483
39' 10" = 507	54' —" = 507	40' —" = 496
40' 20" = 512	55' 20" = 511	41' —" = 499
41' 45" = 520	12 h 71' —" = 522	
43' —" = 526	9' —" = 524	Vierte Reizung 12 h 42'
44' 20" = 529		
45' 20" = 532	Dritte Reiz. 12 h 26' 45"	
47' —" = 533		
48' —" = 533		
50' —" = 533		

Zweite Reiz. 10 h 50' 10"

12 h 43' = 446
45' = 470
50' = 490
58' = 488
1 h 1' = 488

Fünfte Reizung 1 h 2' u. 1 h 3' = 449

Experiment V an *Centaurea americana* am 17. August. Temperatur = 19° R.

Der Geschlechtsapparat eines Blüthchens wurde um 2 Uhr Nachmittags frei präparirt; die Entfernung zweier Punkte auf einem Staubfaden gemessen um 4 h = 535; erste Reizung 4 h 40'.

4 h 41' = 462	4 h 53' = 395	5 h 6' = 433
42' = 472	55' = 418	7' = 439
43' = 478	56' = 459	8' = 470
44' = 484	57' = 468	9' = 477
45' = 497	58' = 478	14' = 496
48' = 505	58½' = 485	15' = 499
49' = 501	59' = 488	
50' = 501	5 h 0' = 492	Vierte Reizung 5 h 17'
51' = 501	2' = 494	
52' = 501	3½' = 503	
Zweite Reiz. 4 h 52' 30"	4' = 499	
	5' = 501	

Dritte Reiz. 5 h 5' 30"

5 h 18' = 419	5 h 37' = 403	5 h 44' = 421
19' = 443	38' = 417	45' = 433
20' = 463	39' = 436	46½' = 455
21' = 476	41' = 454	6 h 15' = 480
22' = 482	42' = 460	30' = 482
23' = 487		35' = 485
24' = 491	Sechste Reizung 5 h 43'	Siebente Reizung 6 h 37'
26' = 491		
34' = 498		
36' = 498		

Fünfte Reizung 5 h 36'

6 h 38' = 384	7 h 4' = 394
39' = 408	5' = 397
40' = 416	6' = 408
41' = 432	8' = 423
42' = 434	15' = 464
43' = 439	16' = 462 etc.
44' = 447	

7 h 0' = 444

Achte Reizung 7 h 2'

## Experiment VI.

a) An einem Staubfaden von *Centaurea* wird die Entfernung zweier Punkte in der Mitte des Filaments gefunden = 550. Erste Reizung 10 h 27'.

10 h 28' = 493	11 h 2' = 480
29' = 512	3' = 494
30' = 517	4' = 507
31' = 521	u. s. f.
33' = 528	
35' = 534	
40' = 539	
41' = 543	
45' = 544	
48' = 546	

---

An demselben Staubfaden werden zwei Punkte nahe an der Insertionsstelle der Antheren bezeichnet, und ihre Entfernung gefunden = 640; hierauf wird der Staubfaden gereizt um 11 h 16'; die Entfernung beträgt:

11 h 17' = 596
18' = 612
19' = 616
35' = 637
37' = 636 etc.

---

b) An einem andern Staubfaden beträgt die Entfernung zweier Punkte in der Nähe der Insertionsstelle in die Corolle 654; erste Reizung 12 h 7'.

12 h 8' = 608
9' = 616
10' = 632
11' = 635
12' = 643
13' = 645 etc.

---

Hierauf werden zwei Punkte in der Mitte desselben Staubfadens bezeichnet; ihre Entfernung beträgt im Mittel 537. Sodann wird der Staubfaden wieder gereizt um 1 h 8'; die Entfernung beträgt nun 519, dann steigend 525, 529, um 1 h 30' = 532.

## Experiment VII.

Aus einem Staubfaden der *Centaurea macrocephala* wird ein 9 mm. langes Stück aus der Mitte herausgeschnitten und auf ein Objectglas ge-

legt. Die Entfernung zweier Punkte auf demselben ist = 622; um 3 h 30' wird das ausgeschnittene Stück durch Berührung gereizt:

3 h 31' = 605	3 h 55' = 569	4 h 12' = 567
32' = 602	57' = 596	15' = 604
34' = 606	58' = 606	u. s. f.
41' = 619	4 h 3' = 615	
43' = 621	8' = 624	
53' = 622		
Dritte Reizung 4 h 10'		
Zweite Reizung 3 h 54'		

Ich gehe jetzt daran, die Resultate, welche sich an unsere Beobachtungen knüpfen lassen, zusammenzufassen:

1) Wird ein Filament von *Centaurea* an irgend einem Punkte berührt so ist die unmittelbare Folge davon eine Verkürzung desselben. Bei grösserer Reizbarkeit genügt ein einfaches Berühren mit einer Nadel etc., bei geringerer ist ein etwas längeres Streichen erforderlich.

2) Das Filament verkürzt sich in seiner ganzen Länge, ebenso wohl die an den beiden Enden, wie die in der Mitte befindlichen Theile. Ob die Verkürzung in allen Theilen des Staubfadens gleich gross ist, lässt sich aus den bisherigen Beobachtungen nicht mit voller Sicherheit erkennen; die Unterschiede, welche ich in Experiment VI a und b beobachtete, halte ich für zufällig. Allen andern Theilen der Blüthe, der Corolle, wie dem Griffel und höchst wahrscheinlich auch den Antheren geht die Fähigkeit, sich zu verkürzen, völlig ab.

3) Die Verkürzung der Staubfäden beginnt mit dem Momente der Berührung und schreitet sehr rasch, aber doch nicht augenblicklich, bis zu einem Maximum fort; man kann den Verlauf der Verkürzung noch mit den Augen verfolgen. Die bisherige Beobachtungsmethode gestattete nicht, die Curve der Verkürzung genauer festzustellen. Die Verkürzung erreicht das Maximum auch dann, wenn der Reiz nur ein momentaner war; wenn zum Beispiel eine Nadel das Filament nur einen Augenblick berührte, so zieht sich gleichwohl der Faden bis zur höchsten Verkürzung zusammen.

4) Aus dieser Beobachtung folgt auch, dass sich der Anstoss zur Verkürzung von dem gereizten Punkte aus nach beiden Enden oder auch von einem Ende zum andern hin fortpflanzt.

5) Das Maass der Verkürzung ist verschieden und hängt ab von dem Alter des Staubfadens, von der Temperatur und anderen Einflüssen, welche die Reizbarkeit erhöhen oder abschwächen. Befindet sich der

Staubfaden in dem unverletzten Geschlechtsapparat, so hat auf das Maass seiner Verkürzung auch die Ausdehnung der übrigen Filamente Einfluss. Ein einziges Filament, das sich contrahiren will, wenn die 4 übrigen ausgedehnt sind, findet natürlich grösseren Widerstand, als wenn es erst gereizt wird, nachdem die übrigen bereits verkürzt waren. Dagegen scheint es für die Reizbarkeit der Staubfäden völlig gleichgültig, ob dieselben in der unverletzten Blüthe oder im blossgelegten Geschlechtsapparate sich befinden, oder ob der Staubfaden einzeln, getrennt von den übrigen, gereizt wird, wie schon Morren fand. Die einzeln ausgeschnittenen Stücke eines Filaments verkürzen sich in Folge des Reizes eben so gut, wie der ganze Staubfaden\*) (Experiment VII).

6) Die bisher angewendete Methode reicht nicht aus, um das Maximum der Verkürzung ganz genau anzugeben; dieselbe ist allemal bedeutender, als die Messungen erkennen lassen.

In den bisher beobachteten 31 Fällen betrug die Verkürzung:

1.	von 518	auf 396	Differenz 122	= 23 %
2.	„ 396	„ 279	„ 117	= 29 %
3.	„ 370	„ 282	„ 88	= 23 %
4.	„ 608	„ 549	„ 60	= 10 %
5.	„ 642	„ 521	„ 121	= 19 %
6.	„ 642	„ 496	„ 146	= 22 %
7.	„ 554	„ 502	„ 52	= 9 %
8.	„ 673	„ 618	„ 55	= 8 %
9.	„ 675	„ 616	„ 59	= 9 %
10.	„ 622	„ 569	„ 53	= 8 %
11.	„ 624	„ 567	„ 57	= 9 %
12.	„ 732	„ 702	„ 30	= 4 %
13.	„ 734	„ 680	„ 54	= 7 %
14.	„ 735	„ 673	„ 62	= 8 %
15.	„ 537	„ 467	„ 70	= 13 %
16.	„ 533	„ 478	„ 55	= 10 %
17.	„ 524	„ 463	„ 61	= 12 %
18.	„ 499	„ 446	„ 53	= 10 %
19.	„ 488	„ 449	„ 40	= 8 %
20.	„ 655	„ 608	„ 47	= 7 %
21.	„ 538	„ 519	„ 19	= 3 %
22.	„ 550	„ 493	„ 57	= 10 %
23.	„ 546	„ 480	„ 66	= 12 %
24.	„ 642	„ 596	„ 46	= 7 %

\*) Wären nicht solche isolirte Stücke zu leicht dem Vertrocknen ausgesetzt und die Manipulation mit ihnen zu schwierig, so würde ich es überhaupt vorgezogen haben, die verschiedenen Experimente nur mit solchen anzustellen.

{	25. von 705 auf 682 Differenz	23 = 3 %
	26. „ 501 „ 462 „	39 = 8 %
	27. „ 501 „ 395 „	106 = 21 %
	28. „ 501 „ 433 „	67 = 13 %
	29. „ 500 „ 420 „	80 = 16 %
	30. „ 498 „ 403 „	95 = 19 %
	31. „ 485 „ 384 „	101 = 21 %

(Die in Klammern zusammengefassten Zahlen sind aus verschiedenen Reizungen desselben Staubfadens entnommen; 10 und 11 von dem ausgeschnittenen Stück eines Filaments in Experiment VII.)

Der mittlere Werth für die Verkürzung, aus den 31 vorstehenden Messungen entnommen, beträgt etwas über 12 %, etwa  $\frac{1}{8}$  der Länge. Ein Filament, das im ausgedehnten Zustande 12 mm. lang ist, würde hiernach in Folge einer Berührung sich auf 10,5 mm. verkürzen.

In Wirklichkeit ist die Verkürzung sicherlich bedeutend grösser, da, wie gesagt, das Maximum der Verkürzung niemals gemessen werden konnte. Nehmen wir in den aufgezählten Fällen an, dass allemal die grösste der bei mehrfacher Reizung desselben Fadens erhaltenen Zahlen am wenigsten hinter der Wahrheit zurückbleibt, so würde die mittlere Verkürzung über 14 % (über  $\frac{1}{7}$ ) betragen; einzelne Messungen weisen jedoch darauf hin, dass die Fäden nicht selten um  $\frac{1}{8}$  bis  $\frac{1}{4}$  ihrer Länge sich verkürzen.

7) Unmittelbar nachdem die Verkürzung ihr Maximum erreicht hat, beginnt auch schon wieder die Verlängerung des Staubfadens; die Beobachtungen ergeben, dass derselbe in den ersten Minuten bei weitem am stärksten sich ausdehnt, dass aber später die Ausdehnung nur sehr langsam zu ihrer früheren Höhe anwächst. Die Curve der Ausdehnung erhebt sich daher in den ersten Minuten sehr steil, um allmählich in immer flacheren Bogen aufzusteigen.

Dasselbe Gesetz ist bekanntlich auch bei der Ausdehnung der Muskeln nach Reizungen nachgewiesen worden, und es ist mir ausserdem sehr wahrscheinlich, dass, wie es bei den Muskeln der Fall ist, auch bei den Staubfäden die Ausdehnung in den ersten Secunden eine langsamere sei, erst dann aber rasch in starker Progression zunehme, da anfangs sich sicherlich die ausdehnenden und zusammenziehenden Kräfte mehr im Gleichgewicht halten müssen. Durch die Messungen liess sich jedoch ein solches Gesetz aus leicht erklärlichen Gründen bisher noch nicht erweisen.

Im Experiment V betrug die Ausdehnung eines im Maximum  $\frac{1}{20}$  W. L. langen Stücks bei verschiedener Reizung desselben Fadens:

## Unmittelbar nach dem Reiz:

22 ml. in 3 Minuten	$7\frac{1}{2}$ ml. pro Minute
84 „ „ 5 „	$17\frac{4}{5}$ „ „ „
44 „ „ 3 „	$14\frac{4}{5}$ „ „ „
28 „ „ 4 „	$19\frac{1}{2}$ „ „ „
51 „ „ 4 „	$12\frac{3}{4}$ „ „ „
34 „ „ $2\frac{1}{2}$ „	$13\frac{3}{5}$ „ „ „
48 „ „ 3 „	16 „ „ „
29 „ „ 4 „	$7\frac{1}{4}$ „ „ „

im Mittel: circa 13 ml. pro Minute =  $2\frac{3}{5}$  %.

## Kurz vor dem Maximum der Verlängerung:

14 ml. in 3 Minuten	$4\frac{3}{4}$ ml. pro Minute
9 „ „ 5 „	$1\frac{4}{5}$ „ „ „
22 „ „ 6 „	$3\frac{2}{3}$ „ „ „
10 „ „ 4 „	$2\frac{1}{2}$ „ „ „
3 „ „ 5 „	$\frac{8}{5}$ „ „ „
15 „ „ 3 „	5 „ „ „
40 „ „ 8 „	5 „ „ „

im Mittel: circa 3 ml. pro Minute =  $\frac{3}{5}$  %.

(ml. bedeutet Tausendstel einer Wiener Linie.)

8) Die Zeit, welche vom Maximum der Verkürzung bis zur grössten Ausdehnung erforderlich ist, ist ebenfalls verschieden; sie beträgt in der Regel etwa 10 Minuten; häufig jedoch vergingen 15 Minuten und mehr; nur selten war schon nach 6 Minuten die grösste Ausdehnung erreicht. Die Reizbarkeit der Staubfäden nimmt ab mit dem Alter der Blüthe; sie ist am grössten in der Epoche, wo der Griffel noch nicht die geschlossene Antherenröhre durchwachsen hat, und etwas später; sobald aber der Griffel, welcher längere Zeit nachher wächst, das Maximum seiner Ausdehnung erreicht hat und die beiden Narbenäste auseinanderpreizt, dann ist die Fähigkeit der Filamente, auf äussere Reize sich zu verkürzen, erloschen, obwohl die Corolla in dieser Epoche noch kein Anzeichen des Verwelkens zeigt. Hieraus ergiebt sich, dass die Fähigkeit, befruchtet zu werden, am Griffel erst dann eintritt, wenn die Staubfäden ihre Reizbarkeit schon wieder verloren haben.

9) Wird ein Staubfaden, welcher nach erfolgter Reizung das Maximum der Verkürzung überschritten hatte und bereits in der Ausdehnung begriffen ist, wiederum gereizt, so zieht er sich sofort von neuem zusammen. Auf diese Weise kann man durch in kurzen Zwischenräumen wiederholte Reizungen ein Filament, wenigstens eine Zeitlang, constant im Maximum der Verkürzung erhalten.

Zwei Punkte auf einem Filament wurden bezeichnet, ihre Entfernung von Minute zu Minute im Stadium der Ausdehnung bestimmt zu 345, 348, 350, 370. Als hiermit das Maximum der Ausdehnung erreicht war, wurde der Faden berührt und zog sich zusammen auf 286 (22 %).

Vier von Minute zu Minute aufeinanderfolgende Messungen, zwischen welchen jedesmal eine neue Reizung durch Berührung des Fadens erfolgte, ergaben:

286

282

283

288.

Ob jedoch bei sehr oft wiederholter Reizung die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen, sich nicht allmählich verringert, ob nicht alsdann neue Reizungen nur eine geringe Contraction bewirken, oder vielleicht gar trotz fortdauernden Reizes eine Ausdehnung eintreten würde, habe ich leider zu constatiren verabsäumt.

Die Erledigung dieser Frage wäre von der grössten theoretischen Wichtigkeit, insofern es darauf ankommt, ob bei den Filamenten, wie bei den Muskeln, eine Ermüdung eintritt. Ist man berechtigt, von den Beobachtungen bei anderen Pflanzen auf den vorliegenden Fall zu schliessen, so ist das Eintreten der Ermüdung nach oft wiederholten Reizungen mit grosser Wahrscheinlichkeit zu erwarten. Dafür sprechen nicht bloss die Experimente an *Berberis* und *Mimosa*, sondern insbesondere auch die Beobachtungen Nitschke's an *Drosera*, welcher fand, dass der Reiz, den der Druck eines fremden Körpers (Sand, Pflanzensamen, todte oder lebendige Insecten) auf das Gewebe des Blattes ausübt, eine Krümmung (Contraction?) seiner Oberfläche veranlasst, dass aber nach einiger Zeit das Blatt sich von selbst wieder ausbreitet, trotzdem dass der reizende Körper fortwirkt, und dass das Blatt nachher eine Zeitlang überhaupt nicht auf Reize reagirt. Dasselbe findet sicher auch bei *Dionaea* statt. Dass in unseren Experimenten an den Filamenten von *Centaurea* die mehrfach wiederholten Berührungen (wie bei Experiment V) immer wieder die kräftigsten Contractionen veranlassten, wird vermuthlich darin liegen, dass dem gereizten Staubfaden jedesmal Zeit gelassen wurde, sich zu erholen; ein solches Erholen ermüdeter Blätter ist auch bei *Mimosa* leicht zu beobachten.

10) Wenn wir nun auch gefunden haben, dass bei kürzerer Dauer des Experiments die Fähigkeit der Staubfäden, sich durch Berührung in einem gewissen Verhältniss zu verkürzen, sich nicht verringert, wofern denselben nur Zeit zur vollständigen Ausdehnung, und damit wahrscheinlich auch zur Erholung geboten wird, so tritt bei langer Dauer des Versuches ein anderer höchst merkwürdiger Umstand ein. Es stellt sich nämlich heraus, dass der reizbare Staubfaden sich weniger ausdehnt, oder vielmehr, dass die Länge des Staubfadens auch im Maximum der Ausdehnung stetig abnimmt, dass also der Staubfaden, auch abgesehen von

den vorübergehenden, durch äussere Reizung veranlassten Contractionen, fortdauernd und stetig sich verkürzt.

Das absolute Maximum der Fadenlänge betrug im Exper. IV bei der ersten, zweiten, dritten, vierten, fünften Reizung

537	534	524	499	488
-----	-----	-----	-----	-----

 $1\frac{1}{2}$  $1\frac{3}{4}$ 

2

 $2\frac{1}{2}$ 

3 Stunden

nach Beginn des Experiments.

Ein ähnliches Resultat ergibt sich aus Experiment V, wie aus andern hier nicht aufgezählten Versuchen.

11) Trotz dieser fortdauernden Verkürzung, die von der auf äussere Reize eintretenden vorübergehenden Contraction ganz unabhängig ist, behält der Staubfaden längere Zeit hindurch seine Reizbarkeit bei, obwohl dieselbe allmählich abnimmt. Ueberlässt man den Geschlechtsapparat aber etwa 24 Stunden sich selbst, indem man ihn unberührt stehen lässt, so erlischt die Fähigkeit, auf äussere Reize sich zusammenzuziehen, vollständig in den Staubfäden; gleichwohl aber schreitet die stetige Verkürzung derselben in steigender Progression fort.

Der im Experiment IV benutzte Staubfaden wurde am folgenden Tage wieder gemessen, nachdem der frei präparirte Geschlechtsapparat, 21 Stunden an der Nadel angespiesst, sich selbst überlassen geblieben war; die Entfernung der beiden Punkte, welche bei Beginn des Experiments 537 betragen hatte, betrug dann nur 297, 294, 297, 296, 296, im Mittel 296; der Staubfaden hatte sich demnach von selbst während dieser Zeit im Verhältniss von 537 zu 296, also um 45 %, fast um die Hälfte seiner Länge verkürzt.

12) Auf den ersten Blick scheint es, als rühre diese von äusseren Reizungen unabhängige Verkürzung der Staubfäden davon her, dass in Folge der Austrocknung ihre Gewebe sich beständig zusammenziehen, wie ja bekanntlich alle wasserreichen Pflanzengewebe beim Welkwerden zusammenschrumpfen und in Folge dessen sich verkürzen.

Diese Deutung der Erscheinungen ist jedoch völlig unrichtig. Die Verkürzung der Staubfäden, welche nach einigen Stunden eintritt, ist durchaus nicht mit einem Welkwerden derselben verbunden, sondern es befinden sich dieselben im Gegentheil in um so gespanntem Zustande, je mehr ihre Länge abnimmt.

In manchen Fällen, wo die Antherenröhre sich leicht am Griffel herauf- und hinabschiebt, wird jene in Folge der Verkürzung der Staubfäden so tief herabgezogen, dass der Griffel, der vorher kaum 1—2 mm. über die Spitze der Antherenröhre sich erhob, nun 5—6 mm. über dieselbe herausragt.

Gewöhnlich jedoch haftet die Antherenröhre so fest am Griffel, dass dieselbe sich nicht an ihm herunterschiebt, was namentlich dann eintritt, wenn sich nicht alle Staubfäden gleichzeitig und in gleichem Verhältniss con-

trahiren. Alsdann wird der Griffel, der an der Verkürzung der Staubfäden keinen Antheil nimmt, von diesen in ähnlicher Weise gebeugt, wie etwa ein Schiess-Bogen, wenn sich die Sehne desselben verkürzt. In der That gleicht nach etwa 24 Stunden der Geschlechtsapparat ganz genau einem stark gespannten Bogen, dessen gekrümmter Theil von dem Griffel gebildet ist, während die fünffache Sehne von den Filamenten dargestellt wird, die jetzt nur 6—7 mm. lang sind, während sie Tags vorher eine Länge von 10—12 mm. besaßen. Die Convexität des Bogens wird fortdauernd natürlich um so bedeutender, je mehr die Zusammenziehung der Staubfäden fortschreitet.

13) Schon dieser Zustand beweist, dass die Verkürzung der Staubfäden nicht von einem Welkwerden derselben abhängt, sondern auf einer activen Spannung beruht. Directe Versuche widerlegen die Vermuthung, dass hierbei ein Austrocknen des Gewebes im Spiele ist, noch schlagender.

Frei präparirte Geschlechtsapparate wurden am Corollenende mit Nadeln auf einer Korkplatte befestigt, welche den Stöpsel einer Glasflasche bildete; diese wurde so weit mit Wasser gefüllt, dass die Spitzen der auf dem Kork angespiessten Geschlechtsapparate nirgends in's Wasser eintauchten. In dieser Flasche, deren Raum demnach ganz von Wasserdämpfen gesättigt war, konnte von einem Austrocknen und Zusammenziehen der Staubfäden in Folge der Verdunstung natürlich nicht die Rede sein. Gleichwohl verkürzten dieselben sich eben so rasch und eben so bedeutend, als ob sie in freier Luft sich befunden hätten.

Bei Beginn dieses Versuchs am 14. August, 5 Uhr Nachmittag betrug die Entfernung zweier Punkte auf dem Staubfaden eines in der Glasflasche angespiessten Geschlechtsapparates 620; am folgenden Tage

um 8 h —' Morgens,	nach 15 Stunden =	490 (verkürzt um 21 %)
„ 10 h 30' „	„ 17½ „ =	405 ( „ „ 34 %)
„ 4 h —' Nachmitt.,	„ 23 „ =	348 ( „ „ 44 %)
17. Aug. 7 h Morg.,	„ 38 „ =	320 ( „ „ 48 %).

Die Länge des Staubfadens hatte sich also in der mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre im Verhältniss von 62 : 32, also fast um die Hälfte verkleinert.

Auf einem zweiten Staubfaden desselben Geschlechtsapparates maass die Entfernung zweier Punkte:

am 13. Aug. 5 h Nachmitt.	=	478	.
„ 14. „ 8 h früh	=	419	nach 15 Stunden (verkürzt um 12 %)
10 h 30' früh	=	315	„ 17½ „ ( „ „ 34 %)
4 h Nachmitt.	=	295	„ 23 „ ( „ „ 39 %)
„ 15. „ 7 h früh	=	272	„ 38 „ ( „ „ 43 %).

Dieser Staubfaden hatte sich sichtlich etwas weniger zusammengezogen, als der andere.

Die Fähigkeit der Staubfäden, sich auf Berührung augenblicklich zu contrahiren, blieb auch in der feuchten Atmosphäre wenigstens 3 Stunden völlig unverändert; allmählich aber, je mehr die Länge der Staubfäden abnahm, erlosch die Reizbarkeit vollständig.

14) Um schliesslich auf die einfachste Weise die Frage zur Entscheidung zu bringen, ob die bei dem Erlöschen der Reizbarkeit fortdauernde Verkürzung der Staubfäden mit der Verdunstung in irgend einem Zusammenhange stände, wurde ein Geschlechtsapparat am Corollenende mit Hilfe von etwas Wachs auf einem Glasstöpsel befestigt, und dieser auf den Grund eines Glases gestellt, welches mit Wasser angefüllt ward. Auf diese Weise war der Geschlechtsapparat ganz von Wasser umgeben; die Reizbarkeit der Staubfäden, d. h. ihre Fähigkeit, sich nach Berührung plötzlich zusammenzuziehen, verschwindet im Wasser fast augenblicklich; nichts desto weniger fingen die Staubfäden sich bald an zu verkürzen, und bereits nach 5 Stunden war der Griffel von den straff gespannten und sich zusammenziehenden Filamenten zur Bogenform gekrümmt. Nach 20 Stunden bildeten die Filamente nur die Sehne eines Halbkreises, zu dem der Griffel bereits von ihnen zusammengebogen worden war; sie hatten nur eine Länge von 7 mm., während sie anfangs wohl 11 mm. lang gewesen waren. Bei einem andern gleichzeitigen Versuche war der Griffel eines in derselben Weise ins Wasser getauchten Geschlechtsapparats nicht gekrümmt, wohl aber die Antherenröhre so weit zurückgezogen worden, dass das Griffelende 5 mm. über ihre Spitze herausragte. Als die bei diesen Versuchen benutzten Geschlechtsapparate von den Glasstöpseln abgelöst wurden, so stellte sich heraus, dass sie nun von selbst im Wasser untersanken, während sie bei Beginn des Experiments stets auf die Oberfläche auftauchten und die Glasstöpsel eben nur als Ballast dienten, um sie am Grunde des Wassers festzuhalten.

15) Aus diesen Versuchen ergibt sich unwidersprechlich, dass die Staubfäden zur Zeit ihrer grössten Reizbarkeit am längsten sind, dass sie sich sodann allmählich, aber fortdauernd, zusammenziehen, dass jedoch diese Zusammenziehung kein hygroskopisches Phänomen ist und aus der Verdunstung des Wassers oder Austrocknung des Gewebes nicht erklärt werden darf.

Es musste demnach vermuthet werden, dass zwischen der Zusammenziehung der Filamente, dem Erlöschen ihrer Reizbarkeit und dem allmählichen Absterben ihrer Gewebe ein directer Zusammenhang bestehe. Um diese Vermuthung zu prüfen, kam es darauf an, das Absterben der Filamente auf künstlichem Wege rasch herbeizuführen.

Zu diesem Zweck wurde ein frei präparirter Geschlechtsapparat mit Hilfe einer Klammerpincette auf einem Stückchen Kork unter einer Glasglocke aufgestellt, auf deren Boden sodann Aether ausgegossen wurde. Die Aetherdämpfe, welche die Glasglocke erfüllten, tödten bekanntlich in kurzer Zeit alles lebende Pflanzengewebe. Nach 12 Stunden hatten sich

die Staubgefäße so zusammengezogen, dass der Griffel um  $2\frac{1}{4}$  mm. über die Spitze der Staubgefässröhre hinausragte, während er beim Beginn des Versuches ziemlich im selben Niveau mit demselben stand. Es waren vorzugsweise zwei Filamente, die sich so verkürzt hatten, dass sie nun völlig straffe Sehnen von 6 mm. Länge darstellten. Da bei diesem Versuche immerhin die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, dass nach Entweichung der Aetherdämpfe aus der Glasglocke eine starke Verdunstung im Gewebe eingetreten sei, und diese die Verkürzung veranlasst habe, so wurde ein zweiter Versuch so abgeändert, dass auf dem Boden eines etwas Wasser enthaltenden Gefässes ein Geschlechtsapparat mit Hilfe einer Klammerpincette frei aufgestellt wurde; alsdann wurde über das Ganze eine kleine Glasglocke gestürzt und der Raum derselben durch Baumwollenbäusche, die mit Aether getränkt waren, mit den Dämpfen des letzteren erfüllt. Obwohl bei diesem Apparat, auch nach dem Entweichen des Aethers die Luft mit Wasserdämpfen erfüllt blieb, so verkürzten sich doch die Staubfäden, nachdem sie durch den Aether getödtet waren, schon in 2—3 Stunden so bedeutend, dass sie eine straffe Sehne von 6 mm. Länge bildeten, während der Griffel zu einem Bogen von  $3\frac{1}{2}$  mm. Höhe, fast einem Halbkreise gleich, zusammengekrümmt ward. Die absolute Länge des Griffels bleibt bei allen diesen Versuchen unverändert; nur bei sehr langer Dauer des Experiments verkürzt sich der Griffel ebenfalls etwas, aber nur wenig, jedoch ganz allein durch Zusammenschrumpfen.

16) Mechanische Erschütterung ist nicht der einzige Reiz, welcher die lebendigen Staubfäden zu plötzlicher Contraction veranlasst; unsere Untersuchungen haben uns noch einen zweiten, ebenso kräftigen in der Electricität kennen gelehrt.

Mangel an hinreichendem Material (in den kalten Augusttagen dieses Sommers kamen, wie gesagt, bei uns nur wenige der grösseren Centaureaköpfchen zur Blüthe) hat mich verhindert, die Frage von der Einwirkung der Electricität nach allen Richtungen hin zu erledigen. Inzwischen sind unsre Versuche doch wenigstens der Hauptsache nach entscheidend gewesen.

Zu diesem Experiment wurde ein Neefscher Inductionsapparat benutzt, den Herrn Professor Heidenhain mir in liberalster Weise zum Gebrauch überliess. Der von einem einfachen Dubois'schen Element erzeugte Strom wird bekanntlich dazu benutzt, um einen mit Hilfe eines federnden Hammers beständig in einer aus zahlreichen, isolirten Drahtwindungen gebildeten Rolle unterbrochenen und umgekehrten secundären Strom von bedeutender physiologischer Wirksamkeit zu induciren; indem die Electroden dieses Inductionsstroms in zwei Quecksilbernäpfe a und b tauchen, so kann durch einen, beide Näpfe verbindenden Draht-Bügel der Kreis geschlossen werden. Hierauf wurde ein frisch präparirter Geschlechtsapparat mit dem Corollenende zwischen die Backen einer Plössl'schen stählernen Klammerpincette eingeklemmt, das obere Ende der Pincette

mit einem Draht eng umwunden und mit Hülfe eines Retortenhalters so befestigt, dass die Spitze der Pincette und der darin eingeklemmte Geschlechtsapparat vertical abwärts gerichtet war; das andere Ende des Drahts tauchte in den einen der beiden Quecksilbernäpfe a; dagegen reichte das untere freie Ende des Geschlechtsapparats (die Antherenröhre) in einen Wassertropfen, welcher auf der Oberfläche eines dritten Quecksilbernapfs c schwamm. Indem dieser Napf c durch einen Drahtbügel mit dem Quecksilbernapf b in Verbindung gesetzt ward, so war die Möglichkeit gegeben, den Inductionsstrom durch den Geschlechtsapparat selbst hindurch gehen zu lassen; der Strom wurde in diesem Falle von der Inductionsspirale aus in den Napf a, dann, durch die Stahlpincette, in den Geschlechtsapparat, von da durch Vermittlung des Wassertropfens und der mit einander verbundenen Näpfe c und b nach der andern Electrode der Spirale zurückgeleitet. Der Inductionsstrom ging augenblicklich durch den Geschlechtsapparat, sobald der die Näpfe a und b verbindende Drahtbügel herausgenommen wurde; durch Wiedereinsetzen desselben hörte die Einwirkung der Electricität auf die Filamente augenblicklich auf.

Noch bequemer erwies sich folgende, ebenfalls von Herrn Professor Heidenhain mir freundlichst überlassene Vorrichtung, welche zugleich gestattete, die Einwirkung der Electricität direct unter dem Mikroskop zu studiren. Auf den Tisch des Mikroskops wird ein Hornring von geeigneter Grösse gelegt; an diesem Ringe werden zwei dünne, rechtwinklig gebogene Kupferstreifen dergestalt aufgekittet, dass die Enden der kürzeren Schenkel horizontal auf dem Ringe liegen und bis zu einem Abstände von etwa 10 mm. einander genähert sind. Ein Geschlechtsapparat wird nun dergestalt auf die beiden Kupferstreifen gelegt, dass er gewissermaassen die Brücke zwischen denselben bildet, und das Corollenende auf den einen, die Antherenröhre auf den andern Streifen zu liegen kommt, die Filamente dagegen frei und ohne Unterlage zwischen ihnen sich befinden, so dass ihrer Ausdehnung und Zusammenziehung kein mechanisches Hinderniss entgegensteht. Durch zwei Wassertropfen, die man an den beiden Enden des Geschlechtsapparats auf die Kupferstreifen fallen lässt, wird eine vollkommene Leitung hergestellt. Die längeren Schenkel der Kupferstreifen sind vertical abwärts gebogen und tauchen in zwei Quecksilbernäpfe, welche selbst wieder durch Dräthe mit den Electroden der Inductionsspirale in Verbindung gesetzt werden. Auf diese Weise wird der Strom ebenfalls durch den Geschlechtsapparat hindurchgeleitet, während man seine Einwirkung auf diesen augenblicklich aufhebt, sobald man die Quecksilbernäpfe a und b durch einen Drahtbügel in directe Verbindung bringt.

Das Ergebniss ist bei beiden Methoden natürlich das nämliche. In demselben Augenblicke, in welchem der Strom durch den Geschlechtsapparat hindurchtritt, verkürzen sich die Filamente genau ebenso, wie nach einer mechanischen Erschüt-

terung; es tritt, wie man bei den analogen zoophysiologischen Experimenten sagen würde, augenblicklich eine Zuckung ein.

Sistirt man nun die Einwirkung der Electricität, so dehnen sich die Fäden wieder auf ihre alte Länge aus und können durch einen neuen Strom von neuem zur Verkürzung gereizt werden. Dass bei dieser Verkürzung die Electricität als eigener Reiz, nicht etwa durch eine mit ihr angeblich verbundene mechanische Erschütterung, von der bei unserer Methode ja gar nicht die Rede sein kann, wirkt, bedarf keiner weitern Ausführung. Die Verkürzung der Staubfäden durch die Electricität äussert sich, ganz ebenso wie nach mechanischer Reizung, theils dadurch, dass die vorher im Bogen ausgedehnten und weit vom Griffel abstehenden Fäden sich augenblicklich zur straff anliegenden Sehne zusammenziehen, theils durch Aufwärtsschieben der Antherenröhre, welches bei den Versuchen mit der Klammerpincette mitunter so bedeutend war, dass der Geschlechtsapparat dadurch aus dem Wassertropfen, in den seine Antherenröhre eintauchte, herausgehoben und dadurch die Leitung unterbrochen wurde.

Bei unserer Methode lässt sich bekanntlich die Intensität des Inductionsstromes beliebig verstärken oder schwächen, je nachdem man durch Schieben die secundäre Spirale der primären nähert oder von ihr entfernt.

Es stellt sich hierbei heraus, dass schon schwache Ströme, bei weiterem Abstände der Rolle, die Contraction der Filamente veranlassen. Verstärkt man dagegen den Strom durch Anschieben der secundären Rolle an die primäre bedeutend, so veranlasst derselbe im Momente seines Durchgehens durch den Geschlechtsapparat zwar ebenfalls ein plötzliches Verkürzen der Filamente, aber es erfolgt nun keine Ausdehnung mehr, die Reizbarkeit ist vernichtet; die Filamente verharren in ihrem verkürzten, so zu sagen tetanischen Zustande. Es treten vielmehr sofort die Vorgänge auf, die wir bereits als Begleiter des allmählichen Absterbens in den Staubfäden kennen gelernt haben; die Verkürzung des Filaments schreitet fordauernd weiter, so dass in einer halben Stunde der Faden sich schon zur Hälfte seiner ursprünglichen Länge zusammengezogen hat, gerade so, als ob er ohne Anwendung einer electricischen Erschütterung durch 24 Stunden dem langsamen Absterben überlassen gewesen wäre. Während ein schwacher Strom nur wie eine einfache mechanische Erschütterung wirkt und eine schnell vorübergehende Contraction (Zuckung) veranlasst, scheint eine starke Entladung den Faden zu tödten und die mit dem Sterben verbundene stetige und progressive Zusammenziehung zu veranlassen. Ich citire zur Erläuterung des eben Gesagten die Messungen von einigen darauf bezüglichen Versuchen:

I. Zwei Punkte auf einem Filament von *Centaurea americana* sind um 479 (tausendstel Linien) von einander entfernt. Unmittelbar nach dem momentanen Durchtritt des schwachen Stroms wird die Entfernung gefunden = 322 (Verkürzung um ca. 33 %). Sofort beginnt wieder die

Ausdehnung des Filaments; die Entfernung beträgt in der nächsten Messung schon 349 u. s. f., bis sich der Faden wieder zur ursprünglichen Länge ausgedehnt hat. Eine zweite heftigere Entladung verkürzt den Faden augenblicklich auf 295 (Verkürzung um ca. 39 %) und es findet keine Ausdehnung mehr statt.

II. An einem andern Geschlechtsapparat beträgt die Entfernung zweier Punkte auf einem Staubfaden 530. Eine schwache Entladung zieht sie zusammen auf 430 (Verkürzung um 19 %). Darauf folgt wieder eine Ausdehnung. Eine zweite kräftige Entladung bewirkt eine plötzliche Verkürzung auf 322, welche bei einer dritten darauf folgenden Messung bis 316 fortgeschritten ist (Verkürzung um 41 %).

III. Die Entfernung zweier Punkte auf einem Staubfaden beträgt 517; eine starke Entladung bewirkt eine augenblickliche Verkürzung auf 300, die in der vierten darauf folgenden Messung auf 292 abgenommen hat (Verkürzung 43 %).

IV. Die Entfernung zweier Punkte auf einem Staubfaden beträgt nach vier gleichen Messungen 417. Eine heftige Entladung bewirkt eine plötzliche Verkürzung auf 292. Die Abnahme der Länge schreitet stetig fort, die nächste Messung ergiebt die Entfernung der Punkte = 286, die folgende = 268, dann = 270, dann = 271, etwas später = 257, 254 und 254. 30 Minuten nach der Entladung findet sich dieselbe Entfernung in Folge zweier gleichen Messungen = 240 (Verkürzung gegen den Anfang des Experiments = 43 %).

Durch diese rasche Verkürzung treten Beugungen des Griffels zur Bogenform durch die straff gespannten Filamente ein, wie wir sie bereits beschrieben haben.

Durch eine ähnliche Methode haben Pflüger und Schacht bei *Mimosa pudica* festgestellt, dass ein mässiger Inductionsstrom die Fiederblättchen zusammenschlagen macht, so weit er den gemeinschaftlichen Blattstiel durchläuft. Dagegen haben bereits Dreu und van Marum gefunden, dass starke electriche Schläge die Reizbarkeit der *Mimosa* vernichten, und Schacht hat dies neuerdings wieder bestätigt. Dass Galvanismus die reizbaren Staubfäden von *Berberis* gleich mechanischer Berührung zur Bewegung reizt, hat Nasse, dass starke electriche Schläge diese Reizbarkeit vernichten, A. von Humboldt nachgewiesen. Auf die Krümmung der *Drosera*-Blätter durch den galvanischen Strom hat Nitschke aufmerksam gemacht.

Leider habe ich es versäumt, die Einwirkung eines constanten, so wie eines längere Zeit wirksamen, fortdauernd unterbrochenen Stroms auf die Filamente von *Centaurea* zu studiren. Ich vermuthe zwar, dass letzterer, ähnlich wie bei den Muskeln, eine stetige Contraction der Filamente veranlassen wird. Es ist jedoch um so dringender nothwendig, dies durch directe Beobachtung zu constatiren, weil sich auch hierbei herausstellen müsste, ob nicht endlich eine Ermüdung der contractilen Ge-

webe eintritt, deren Nachweis für die theoretische Auffassung dieser Vorgänge von Wichtigkeit wäre.

17) Aus den bisher entwickelten Beobachtungen glauben wir uns berechtigt, die fortdauernde und stetige Verkürzung, welche die Staubgefässe mit dem Erlöschen der Reizbarkeit erleiden, als ein Sympton des Absterbens derselben aufzufassen, möge dasselbe nun rasch durch Aetherdämpfe, durch Wasser, oder durch heftige electriche Entladungen herbeigeführt werden, oder von selbst allmählich und ohne äussere Gewalt eintreten.

Die Verkürzung scheint auch in allen Fällen in demselben Verhältniss bis zu einem constanten Minimum vorzuschreiten, was immer auch die Veranlassung des Absterbens gewesen sein mag; wir haben sie in den 7 oben erwähnten Fällen = 45 %, 48 %, 43 %, 39 %, 40 %, 43 %, 43 % bestimmt; und sie kann wohl, da nicht überall die grösste Verkürzung gemessen worden, etwa gleich der Hälfte der ursprünglichen Fadenlänge im absoluten Maximum der Ausdehnung angenommen werden. Eine weitere Betrachtung macht es nicht schwer, die physikalische Kraft zu erkennen, welche offenbar als der nächste active Factor bei dieser Verkürzung auftritt.

Ich meine die Elasticität des Zellengewebes. Die Elasticität ist es, welche jeder Formveränderung eines Gewebes Widerstand leistet, und dasselbe, wenn eine solche Veränderung eingetreten ist, wieder in seine frühere natürliche Form zurückzuführen bestrebt ist. Je grösser die Elasticität eines Körpers, desto schwieriger ist es im Allgemeinen, denselben gewaltsam auszudehnen; je geringer jene, desto grösser ist seine Dehnbarkeit. Besitzt ein Körper eine geringe aber sehr vollkommene Elasticität, so lässt er sich zwar leicht dehnen, nimmt aber augenblicklich seine ursprünglich kürzere Form wieder an.

Für diese Verhältnisse geben unsere Staubfäden anschauliche Beläge. Denn ähnlich wie im Muskel sind die elastischen Kräfte des Staubfadens in seinen verschiedenen Zuständen verschieden. In reizbarem Stadium ist die Elasticität gross, die Dehnbarkeit dem zufolge gering, so dass es nur mit Mühe gelingt, den ausgedehnten Staubfaden durch Ziehen noch etwas zu verlängern. Indem aber der Staubfaden seine Reizbarkeit verliert, so nimmt das Maass der Elasticität zwar ab, und daher auch die Dehnbarkeit zu, so dass der Faden sich nun leicht und zwar sehr bedeutend ausziehen lässt; der elastische Zustand bleibt jedoch stets ein höchst vollkommener, so dass der ausgedehnte Faden beim Aufhören der Spannung sofort wieder seine frühere, kürzere Form annimmt. Selbst wenn sich in Folge des Absterbens der Staubfaden bis auf die Hälfte seiner früheren Länge zusammengezogen hat, so lässt er sich mit geringer Gewalt, indem man die beiden Enden des Geschlechtsapparats vorsichtig auseinanderzieht, wieder zu seiner früheren Länge, also um das Doppelte, ausdehnen; auf diese Weise kann man auch den zum Bogen zusammengekrümmten

Griffel mit der Hand leicht dadurch gerade strecken, dass man die zusammengezogenen Staubfäden wieder auszieht. Lässt man nun die ausdehnenden Hände los, so schnellen die Staubfäden augenblicklich zusammen, als ob es Kautschuckfäden wären, und beugen den Griffel zum Bogen zurück. Man kann diesen Versuch beliebig wiederholen und sich so von der geringen aber höchst vollkommenen Elasticität der beim Absterben zusammengezogenen Staubfäden überzeugen.

18) Vielleicht können wir dem Verständniss diesser Erscheinungen noch einen Schritt näher treten, indem wir untersuchen, in welchen Geweben die ausdehnenden und die zusammenziehenden Kräfte des reizbaren Filaments ihren Sitz haben.

Die Staubfäden von *Centaurea* — ich verweise in dieser Beziehung auf die specielleren Untersuchungen und Abbildungen in der Abhandlung des Herrn Kabsch — bestehen aus einem Gewebe sehr zartwandiger Zellen, deren Länge den Querdurchmesser um das Mehrfache übertrifft. Die ungewöhnliche Zartheit ihrer Zellmembranen äussert sich nicht blos in der grossen Schwierigkeit, Schnitte zu machen, sondern auch darin, dass, mit dem Deckglas zerdrückt, die Zellen fast alle Consistenz verlieren; übrigens bestehen ihre Membranen, wie J und S erweisen, aus gewöhnlicher Cellulose. Die Oberfläche des Staubfadens wird begrenzt von einem Epithelium grösserer, aber ebenfalls sehr zarter Zellen mit schwachwelligen Conturen, die, etwa 3—4 mal so lang als breit, ein dichtes Protoplasma mit grossem Zellkern umschliessen und sich zu eigenthümlichen, conisch-cylindrischen Haaren dergestalt verlängern, dass immer je zwei benachbarte Zellen zunächst der ihnen gemeinschaftlichen Scheidewand in Gestalt zweier platt aneinander liegenden Kegelhälften sich erheben. Es ist demnach jedes Haar durch eine Scheidewand seiner Länge nach in 2 Hälften getheilt, die zwei sich berührenden Epithelienzellen angehören. Das ganze Epithelium ist von einer Cuticula umgeben, die sich auch über die Haare ununterbrochen fortzieht. Schon Treviranus, der sie mit Franzen vergleicht, und insbesondere Morren, haben auf die eigenthümliche Structur der *Centaurea*-Haare aufmerksam gemacht. Im Inneren des Filaments befindet sich das Gefässbündel, aus wenigen, weiteren und engeren Spiralgefässen nebst den dazu gehörigen Prosenchymzellen bestehend und von Luftcanälen umgeben.

In Bezug auf die Rolle, welche diese Gewebe bei der Reizbarkeit der Filamente spielen, müssen folgende Möglichkeiten erwogen werden: Es können entweder dieselben Zellen Sitz der ausdehnenden und zugleich auch der zusammenziehenden Thätigkeit sein, oder es können verschiedene Theile des Fadens in dieser Beziehung verschiedene Functionen besitzen.

Die mikroskopische Untersuchung bietet für die Entscheidung dieses Dilemma's leider fast unüberwindliche Schwierigkeiten; da sich natürlich nur dann das Gewebe eines Staubfadens genau untersuchen lässt, wenn

dasselbe von Wasser durchtränkt ist, in diesem Falle aber die Contraction erfahrungsmässig bereits eingetreten ist, so ist es auch unmöglich, die Veränderungen, die beim Uebergang des ausgedehnten in den zusammengezogenen Zustand eintreten, unter starker Vergrösserung direct und genau zu verfolgen. Die Formveränderungen, welche an den Epithelialzellen bei schwächerer Vergrösserung trocken während der Reizung eines Staubfadens beobachtet werden und die sich am deutlichsten in der Veränderung der mit Tusche aufgemalten Flecken darstellen, gestatten kaum eine schärfere Characterisirung und Beschreibung. Es lässt sich eben weiter nichts sagen, als dass die Zellen sichtlich vor unsern Augen kürzer werden. Aus diesem negativen Resultate aber ergeben sich folgende positive Schlüsse.

1. Die Zusammenziehung geht in dem ganzen Zellgewebe vor sich. Wäre dies nicht der Fall, so müsste dasjenige Gewebe, welches sich bei der Zusammenziehung des ganzen Filaments nicht in gleichem Verhältnisse selbst contrahiren würde, Faltungen, Quetschungen, Zerrungen zeigen, wovon aber durchaus nichts zu sehen ist. In einem auf die Hälfte verkürzten Filamente sehen die Zellen völlig normal aus; und wenn wir nicht wüssten, dass sie kurz vorher eine doppelt so grosse Länge besessen, würden wir es ihnen äusserlich durchaus nicht ansehen. Ob jedoch die wellenförmigen Faltungen, welche die Epidermiszellen zeigen, möglicherweise nicht erst durch die Contraction entstehen, liess sich allerdings nicht entscheiden; bekanntlich finden sich aber dergleichen Formen auch bei den Epidermiszellen solcher Pflanzengewebe, in denen keine Reizbarkeit sichtbar ist.

2. Dagegen ist das Gefässbündel offenbar bei der Zusammenziehung nicht activ thätig; denn wenn man einen stark (auf die Hälfte seiner früheren Länge) zusammengezogenen Staubfaden unter dem Mikroskop untersucht, so findet man die Spiralgefässe nicht gerade gestreckt, sondern in wellenförmigen Biegungen in den Hohlraum der Luftgänge hineingekrümmt — offenbar darum, weil sie bei der Contraction des Zellgewebes in Folge geringerer Elasticität sich nicht in gleichem Verhältnisse zu verkürzen vermochten. Hierdurch aber fällt auch jede Möglichkeit fort, in den Spiralgefässen etwa die Spiralfedern zu suchen, welche das Zusammenschnellen der Filamente vermittelten.

3. Dass die Spannung in verschiedenen Theilen des Querschnittes eines lebenden Staubfadens verschieden gross ist, ergibt sich daraus, dass ein der Länge nach aufgeschnittener Faden sich augenblicklich zu einer Schneckenlinie dergestalt zusammenrollt, dass die Schnittfläche die convexe Seite bildet. Dies lässt sich nur so auffassen, dass das zunächst an der Epidermis befindliche Gewebe eine bedeutendere Verkürzung erlitt, als die innere, durch den Schnitt blossgelegte Fläche, oder dass umgekehrt diese sich mehr ausgedehnt hat als jenes.

Morren spricht eine Ansicht aus, welche in obigen Beobachtungen eine gewisse Stütze zu finden scheint: dass das Gefässbündel bei den Bewegungen der Staubfäden den unthätigen, das im Innern befindliche Zellgewebe dagegen den beweglichen, contractilen, und die Oberhaut (*derme*) mit der Cuticula den elastischen Theil darstelle (l. c. p. 51).

Ich selbst habe mich bisher nicht davon überzeugen können, dass, abgesehen vom Gefässbündel, welches ich allerdings auch nur für passiv halten muss, die elastischen und die contractilen Kräfte des Staubfadens auf die verschiedenen Theile des Parenchyms dergestalt vertheilt seien, dass dem einen nur diese, dem andern nur jene Function zukäme; ich neige mich vielmehr zu der Annahme, dass das gesammte parenchymatische Gewebe des Staubfadens die Fähigkeit besitze, sich selbstthätig abwechselnd auszudehnen und zusammenzuziehen, dass dasselbe überall Contractilität und Elasticität vereinige, obwohl ich nicht in Abrede stellen will, dass die verschiedenen Zellschichten ein quantitativ verschiedenes Maass dieser beiden Kräfte besitzen mögen. Ich gebe jedoch zu, dass diese Seite unserer Untersuchung noch weit entfernt ist, einen sichern Anhalt zu geben; doch hoffe ich mit günstigerem Material und schärferer Methode in Zukunft auch zu festeren Resultaten zu gelangen.

19) Eine andere Frage wäre die, ob, — vorausgesetzt, dass die Contractilität des Gewebes in den Zellen ihren Sitz hat, — die Zellmembran oder der Zellinhalt es sei, dem wir die active Rolle dabei zuzuschreiben haben. Die Dutrochet'sche Hypothese von der Endosmose als Ursache der pflanzlichen Bewegungen hat den letzteren, Hofmeister's Theorie dagegen die erstere in den Vordergrund geschoben. Unsere Beobachtungen geben hierüber keinen Aufschluss.

Es hängt die Entscheidung dieser Frage so wesentlich mit den allgemeinen Ansichten vom Zellenleben zusammen, dass sie wohl erst dann aufgeklärt sein wird, wenn die Streitfrage über die Rolle, welche Zellmembran und Primordialschlauch im Pflanzenleben spielen, im Allgemeinen gelöst sein wird. Wenn ich mir aber die zahlreichen Thatsachen gegenwärtige, welche die Contractilität des Zellinhalts (Primordialschlauchs) insbesondere in seinem freien Zustande als Primordialzelle bei niederen Pflanzen darthun, daneben die Structur der Amöben stelle, welche nach Auerbach's Nachweisen aus einer elastischen Zellmembran und einem contractilen Zellinhalt bestehen, so muss ich es der Analogie wegen für wahrscheinlicher halten, dass der lebendige proteinreiche Inhalt, der Primordialschlauch, das eigentliche Contractile in der Zelle sei, während die Cellulosemembran nur vermöge ihrer Elasticität den activen Bewegungen des Inhalts zu folgen befähigt ist.

20) Nicht minder wichtig wäre eine Entscheidung der Frage, ob die Formveränderungen der contractilen Zellen sich ausschliesslich auf die Verkürzung ihres Längendurchmessers, welcher allerdings vorzugsweise ins Auge fällt, beschränken. Aus einer rein theoretischen Betrachtung

wird man geneigt sein, den Schluss zu ziehen, dass die Zellen, indem sie kürzer werden, nöthwendig auch dicker werden müssen, da ja nicht anzunehmen ist, dass durch eine einfache Reizung ihr Volumen und dem entsprechend auch ihre Dichtigkeit sich momentan verändere. Unsere Messungen an einzelnen Zellen konnten allerdings kein zuverlässiges Ergebniss constatiren, weil die Zunahme des Querdurchmessers einer einzelnen Zelle, auch wenn sie stattfindet, doch nur so gering sein könnte, dass sie in die Fehlergrenzen unserer Messapparate fällt. Ich habe dem dadurch abzuhelfen gesucht, dass ich entweder die ganze Breite eines Filaments, oder doch einer auf seiner Oberfläche mit Tusche aufgezeichneten Figur vor und nach der Verkürzung zu messen mich bemühte. Leider sind auch diese Messungen aus den im Eingange bereits aufgeführten Ursachen mit so vielen Fehlerquellen behaftet, dass sie kaum zu einem Resultat von befriedigender Schärfe führen können. Ein Staubfaden von *Centaurea macrocephala* hat, wie schon erwähnt, eine etwas abgeplattete, fast bandförmige Gestalt, so dass seine Breite 0,37—0,40 mm., seine Dicke nur 0,25 mm. beträgt; ein Filament von *Centaurea americana* fand ich nur 0,15 mm. breit. Nehmen wir an, dass sich in Folge eines Reizes ein Filament um  $\frac{1}{8}$  seiner Länge verkürzt, so würde, vorausgesetzt, dass das Volumen unverändert bliebe, die Breite und Dicke dagegen in gleichem Verhältniss zunähme, ein 0,100 mm. breites Stück alsdann eine Breite von 0,106 mm. besitzen, welche Veränderung sich bei der Ungleichheit der Dicke in verschiedenen Theilen des Filaments schwer ausser Zweifel stellen lässt. Meine auf diesen Gesichtspunkt gerichteten zahlreichen Messungen scheinen jedoch in der That herauszustellen, dass, während der Staubfaden kürzer wird, er gleichzeitig in der Breite etwas zunimmt.\*)

Aber wenn auch diese Thatsache ganz ausser Zweifel gesetzt sein wird, so bleibt noch immer das Problem ungelöst, auf welche anatomische Structurverhältnisse es sich begründe, dass die mit der Reizung eintretenden Formveränderungen der Zellen gerade die Verkürzung der einen und die Vergrößerung der andern Dimension zur Folge haben.

Es gewährt hierbei einen schlechten Trost, dass in Bezug auf die letzte Ursache der Formveränderungen, welche andere contractile Gewebe, namentlich auch die thierischen, auf Reize eingehen, wir uns in derselben Unwissenheit befinden.

---

\*) Es zeigt sich auch hieraus, dass zwischen der Verkürzung, welche die Zellen der absterbenden Filamente erleiden, und der hygroscopischen, auf dem Austrocknen beruhenden Zusammenziehung gewöhnlicher langgestreckter Zellen ein absoluter Unterschied stattfindet. Diese letzteren verkürzen sich nämlich nach allen Dimensionen, aber vorzugsweise bedeutend in der Richtung des Querdurchmessers, in der Längenrichtung dagegen nur so wenig, dass dies nur bei genauer Messung wahrnehmbar wird. (Vergl. Mohl, Pflanzenzelle, pag. 18.)

21) Wenn wir nun schliesslich versuchen, die bisherigen Beobachtungen zu einem Gesamtbild zusammenzufassen, so treten uns als möglich zwei Deutungen entgegen, von denen die folgende alle Erscheinungen am einfachsten erklären möchte.

In dem Filamente von *Centaurea* sind zwei Kräfte thätig, die im Verhältniss des Antagonismus zu einander stehen: die Elasticität, welche als eine rein physikalische Kraft vom Leben ganz unabhängig ist und in den Zellwänden ihren Sitz hat; eine Expansivkraft, welche an das Leben gebunden ist, und vielleicht dem Zellinhalt (Primordialschlauch) zuzuschreiben ist.

So lange das lebendige Filament reizbar ist, hat die Expansivkraft das Uebergewicht, und daher befindet sich der Faden in dem Zustande einer Ausdehnung und demzufolge einer Spannung, welche am grössten ist, wenn das ungereizte Filament das absolute Maximum seiner Verlängerung festhält, etwas geringer, aber immer noch bedeutend, wenn es in Folge einer Reizung sich momentan verkürzt hat.

Indem die Expansivkraft mit dem Leben des Filaments allmählich erlischt, so gewinnt die bisher von ihr überwundene Elasticität die Oberhand und bewirkt eine stetig zunehmende Verkürzung der Fadenlänge. Der Reiz wirkt gewissermaassen wie ein momentaner und partieller Tod, insofern er die Expansivkraft plötzlich abschwächt, wobei natürlich die Elasticität eine augenblickliche, verhältnissmässig jedoch geringere Zusammenziehung veranlasst. Erst wenn im Tode die Expansivkraft gänzlich erloschen, bewirkt die nun allein thätige Elasticität eine dauernde und zwar weit bedeutendere Verkürzung des ganzen Zellgewebes.

Unter dieser Auffassung ist die Verkürzung der Zellen nach äusseren Reizungen eigentlich ein passives Phänomen; das Active liegt in der Ausdehnung derselben während des Lebens im Allgemeinen und insbesondere im Stadium der Verlängerung.\*)

22) Eine andere Deutung scheint sich allerdings uns aufzudrängen, wenn wir die hier entwickelten Erscheinungen mit denen vergleichen, welche die contractilen Gewebe im Thierreiche darbieten.

Bei einer solchen Parallele darf ein Gesichtspunkt nicht ausser Acht gelassen werden, dessen Vernachlässigung die meisten schiefen Urtheile verschuldet, welche wir gewöhnlich bei derartigen Vergleichen hören.

Bei allen höheren Thieren sind die wichtigsten und allgemeinsten contractilen Organe die Muskeln, faserige Gewebe von einer ganz be-

---

\*) Wenn ich gleichwohl in dieser Abhandlung die Bezeichnung contractil für das Gewebe der *Centaurea*-Filamente beibehalten habe, so habe ich damit nur die charakteristische Fähigkeit dieses Gewebes ausdrücken wollen, in Folge eines Reizes sich momentan zu verkürzen, ohne darüber ein Urtheil auszusprechen, ob diese Zusammenziehung eine active oder passive sei. Hätte ich das Gewebe als expansibel bezeichnet, so würde das leicht zu dem Missverständniss Veranlassung haben geben können, als geschehe durch Reiz eine Verlängerung desselben.

stimmten Form, deren Thätigkeit im normalen Zustande nur unter dem Einfluss von motorischen Nerven stattfindet, welche letztere wieder im lebenden Organismus von einem oder mehreren Centralorganen (Gehirn, Rückenmark, Ganglien) beherrscht werden. Die Thierphysiologie ist gewöhnt, Contractilität ohne Muskelthätigkeit, die Thätigkeit der Muskeln aber ohne Einfluss der Nerven sich gar nicht vorzustellen — ich sehe hier von den idiomuskulären Erscheinungen ab —; da nun aber bei den Pflanzen weder die specifischen Formen der Muskeln, noch insbesondere Nerven zu finden sind, so ist es erklärlich, dass fast alle Lehrbücher von einer Analogie der thierischen und pflanzlichen contractilen Organe Nichts wissen wollen.

Sie vergessen dabei nur, dass ja auch im Thierreich der Muskel nicht das einzige contractile Organ ist, dass die Histologie selbst der höheren Thiere auch von contractilen Zellen weiss, dass insbesondere gewisse niedere Thierclassen, viele Entozoen, Quallen, Siphonophoren, Symphyten, Hydroiden, Polypen, Protozoen und Rhizopoden weder Muskeln noch Nerven besitzen, trotz dessen aber Contractilität, und ich füge gleich hier hinzu, auch Empfindung im höchsten Grade äussern. Für die Amoeben hat Auerbach zuerst mit Entschiedenheit nachzuweisen gesucht, dass sie nichts weiter seien, als einfache, empfindende und durch den Antagonismus contractiler und elastischer Kräfte sich bewegende Zellen. Mag man die eigentlichen Infusorien für einzellige Organismen oder für complicirten Baues halten, darin sind doch alle neueren Forscher einig, dass sie weder Muskeln noch Nerven besitzen, dass die contractile Substanz ihres Parenchyms, ohne weitere Sonderung, Bewegung und Empfindung vermittelt. Für die Polypen, insbesondere für die Gattung *Hydra*, von der Ecker einst annahm, dass sie aus formloser Sarcode bestände, hat Leydig neuerdings gezeigt, dass sie aus einem Gewebe höchst contractiler Zellen zusammengesetzt seien, ohne dass diese in Muskeln und Nerven metamorphosirt sind.

Wenn man demnach für die contractilen Gewebe der Pflanzen Analoga im Thierreich suchen will, so kann man dieselben offenbar nur diesem contractilen Parenchym der niederen Thiere, nicht aber den Muskeln und Nerven höherer Organismen gegenüberstellen. Nur insofern die Lebensthätigkeiten der contractilen Substanz im Wesentlichen die nämlichen sind, möge dieselbe nun zu Fäden, oder zu Zellen, oder zu Muskeln geformt auftreten, werden wir auch berechtigt sein, zwischen dem contractilen Zellgewebe der Pflanzen und den Muskeln Vergleichen anzustellen. Wir sind dazu gewissermaassen genöthigt, weil eben die Contractilitätserscheinungen im Thierreich bisher fast nur an Muskeln studirt sind; wir dürfen aber nie vergessen, dass wir dabei wohl Analoges, aber nicht Gleichartiges in Parallele bringen.

23) Wer die Gesetze der Muskelphysiologie studirt hat, dem wird schon bei der obigen Darstellung unserer Versuche an den Filamenten

von *Centaurea* in die Augen springen, dass, abgesehen von den Einflüssen der Nerven, die Erscheinungen in beiden Fällen wesentlich die nämlichen sind. Es sind namentlich die langsamer thätigen, dem Einfluss des Willens entzogenen glatten organischen Muskeln, die in ihrem Verhalten die meiste Aehnlichkeit zu dem pflanzlichen Gewebe bieten, während bei den animalischen, gestreiften, willkürlichen Muskeln die grössere Energie der Erscheinungen nur entferntere Verwandtschaft zu zeigen scheint.

Jeder Reiz, welcher Art er auch sein möge, hat auf den Muskel nur ein und dieselbe Wirkung, nämlich ihn zu verkürzen und zugleich zu verdicken; der Muskel verkürzt sich durch den Reiz augenblicklich oder in einer langsam fortschreitenden Bewegungswelle, er dehnt sich dann aber weit langsamer wieder zu seiner natürlichen Länge aus, und zwar in einer Curve, die der der contractilen Filamente ganz analog ist; die Verkürzung der Muskeln ist allerdings in der Regel bedeutender, als wir sie bei unseren Filamenten beobachtet, da sie im Mittel auf die Hälfte der Länge sich erstreckt, bis auf  $\frac{5}{6}$  im äussersten Falle vorschreiten kann.

Auch im Muskel steht der Contractilität die Elasticität entgegen. Der Muskel besitzt, gleich dem Filament, eine geringe, aber sehr vollkommene Elasticität; beide kann man wie Kautschukfäden abwechselnd ausdehnen und wieder zusammenfahren lassen. Der Elasticitätsmodulus des Muskels ist geringer, die Dehnbarkeit grösser im verkürzten, als im ausgedehnten Zustande, d. h. dieselbe Last dehnt den verkürzten thätigen Muskel stärker aus, als den ausgedehnten unthätigen. Obwohl unsere Versuche an den Filamenten in dieser Beziehung bei weitem nicht genau genug sind, so zeigt doch der Augenschein, dass der zusammengezogene Staubfaden sich bei weitem leichter und bedeutender dehnen lässt, als der ausgedehnte.

Spätere Versuche erst werden herauszustellen haben, ob die elastischen Kräfte in den contractilen Filamenten auch in allen Einzelnen denselben Gesetzen folgen, wie sie Weber in so scharfsinniger Weise für die Muskeln nachgewiesen hat.

Der kräftigste Muskelreiz ist Electricität; obwohl diese nicht direct, sondern nur mittelbar durch die Nerven auf die Muskeln einwirkt, so bewirkt sie doch dieselben Verkürzungen (Zuckungen), wie wir sie bei den Filamenten beobachtet. Mechanische Erschütterungen haben in beiden Fällen dieselbe Wirkung, dass sie, wenn auch nur an einem Punkte angebracht, doch die ganze Länge des contractilen Organs zur Verkürzung veranlassen.

Ausserdem kennen wir noch eine Reihe von Muskelreizen, deren Einfluss auf die contractilen Staubfäden von *Centaurea* jedoch nicht studirt ist. Dazu gehören die Alcalien, das warme Wasser (über 60°), welches eine vorübergehende Wärmestarre herbeiführt, die Kälte, welche ähnliche Wirkungen ausübt, die Lähmungen durch vegetabilische Gifte, Rhodan-

calium, Blausäure, Aether- und Chloroformdämpfe etc. Vergleichen wir jedoch die Beobachtungen, welche über die Einwirkung dieser Agentien bei *Mimosa pudica* und anderweitig gemacht sind, so können wir kaum daran zweifeln, dass dieselben auf die reizbaren Pflanzentheile die nämliche Wirkung haben, wie auf die Muskeln.\*)

Im künftigen Jahre hoffe ich diese Erscheinungen, insbesondere die Wirkung des Curare, der Blausäure etc. auch an den contractilen Staubfäden genauer studiren zu können.

24) Unter dem Gewichte dieser Thatsachen wird nur ein in vorgefassten Ansichten befangenes Urtheil im Stande sein, zwischen den Thätigkeits-Erscheinungen der contractilen Filamente und der Muskeln einen wesentlichen Unterschied festzuhalten. Wenn freilich die Deutung, welche wir oben von den im lebenden Filament thätigen Kräften gegeben, die richtige ist, so würde, trotz der äusseren Uebereinstimmung in den Erscheinungen, dennoch ein innerer Unterschied zwischen Filamenten und Muskeln bestehen. Man nimmt an, dass der ausgedehnte Zustand des lebendigen Muskels seine unthätige natürliche Form darstellt, die Contraction dagegen auf einer activen Thätigkeit desselben beruhe, welche der Elasticität des Gewebes entgegenwirkt.

Wir glaubten dagegen annehmen zu müssen, dass bei den Filamenten die elastischen Kräfte des Zellgewebes bestrebt seien, dieses fortwährend zu verkürzen; dass die Ausdehnung von einer besonderen activen Lebensthätigkeit ausgehe, die Verkürzung dagegen ein passiver Effect sei, beruhend auf einer momentanen Erschlaffung der expansiven Thätigkeit.

Bei der offenbaren Uebereinstimmung jedoch, die zwischen den beiden Erscheinungsreihen stattfindet, ist eine solche Verschiedenheit der wirkenden Ursache nicht eben wahrscheinlich. Wenn anders die bisherige Auffassung der Muskelthätigkeit wirklich eine festbegründete ist, worüber ich kein Urtheil habe, so würde nichts übrig bleiben, als auch die Contraction der Filamente in gleicher Weise zu deuten, wie dies bei den Muskeln geschieht, nämlich als Folge einer besonderen activen Kraft, der Contractilität, welche durch die Reizungen ausgelöst wird, und mit welcher zugleich, wie bei dem Muskel im Momente seiner Thätigkeit, eine Veränderung des elastischen Zustandes verbunden wäre.

25) Wir würden über das wahre Verhältniss zwischen der Contractilität der thierischen und der pflanzlichen Gewebe klarer sehen, wenn wir im Stande wären, die merkwürdige Zusammenziehung, welche die absterbenden Filamente erleiden, richtig zu deuten. Was zunächst die Thatsache selbst betrifft, so scheint sie mir nicht ohne Analogie im

---

\*) Kälte verringert die Reizbarkeit der *Mimosa*; Wasser von 40° bewirkt Zusammenlegen der Blättchen (Wärmestarre?), während solches von 30° keinen Einfluss hat. Säuren, Alcalien, ätherische Oele wirken als Reizmittel. Blausäure veranlasst Lähmung, Chloroform vorübergehende Narcose, etc.

Thierreiche, wenigstens in den niedersten mit contractilem Parenchym begabten Classen. Eine *Amoeba*, *Diffugia*, eine *Foraminifere*, deren Körpersubstanz während des Lebens activ in lange Fortsätze sich ausstreckt, zieht bei jeder mechanischen Berührung, aber auch dauernd beim Sterben, sich zu einer Kugel zusammen, die nur einen kleinen Theil ihres früheren Durchmessers einnimmt; dasselbe thun die Vorticellen, Stentoren etc., in denen offenbar während des Lebens eine ausdehnende Kraft thätig ist, die sogar unter dem Einfluss des Willens steht. Wer den beim Leben zum langen Schlauch ausgestreckten Körper der *Hydra* gesehen, hat Mühe, denselben in dem kleinen Schleimklümpchen wieder zu erkennen, zu dem der Polyp sich ebenso bei der Berührung wie dauernd beim Sterben contrahirt. Dunkler ist die Analogie bei den Muskeln der höheren Thiere, obwohl ich glaube, dass unter den Vorgängen, welche unter dem Namen der Todtenstarre zusammengefasst werden, sich Vergleichungspunkte mit obigen Erscheinungen finden möchten. Ich vermeide es vorläufig, auf diese streitigen Punkte weiter einzugehen, da ich hoffe, dass genauere Untersuchungen uns bald in den Stand setzen werden, unser Urtheil mit grösserer Bestimmtheit abzugeben. Bis jetzt ist uns keine Thatsache bekannt, welche uns nöthigen müsste, die Thesis aufzugeben, dass das Princip der Contractilität in den bisher genauer erforschten Fällen des Thier- und Pflanzenreichs das nämliche ist.

26) Niemand wird daran glauben, dass die Contractilität, wie wir sie für die Filamente der *Centaurea* bestimmt, diesen Pflanzen allein und ausschliesslich eigen sei.

Wenn wir die Reihe von Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich uns vergegenwärtigen, so stellt sich uns eine ausserordentlich grosse Zahl von Thatsachen entgegen, welche zur Vergleichung mit unseren Beobachtungen auffordern. Es sind zunächst die eigentlichen Thatsachen der bisher sogenannten Irritabilität der Pflanzen\*): die Bewegungen, welche die Staubfäden von *Berberis*, *Cactus*, *Cistus* etc., die Narben der Gesneraceen, die Griffel der Stylideen, die Labella einiger Orchideen, die Blätter vieler Leguminosen, Oxalideen, Droseraceen etc., die Stengel und Ranken der windenden und kletternden Pflanzen auf äussere elektrische, chemische, namentlich aber auf mechanische Reize vollziehen. Daran schliessen sich die periodischen, sogenannten Schlaf-Bewegungen

---

\*) Unter Irritabilität versteht die Botanik bisher etwas anderes, als die Physiologie der Thiere, insofern letztere seit Haller damit eben die spezifische Eigenschaft der Muskeln bezeichnet, durch den Einfluss der Nerven oder sonstiger Reize in Thätigkeit, Contraction, versetzt zu werden, die erstere dagegen mit Irritabilität nichts weiter ausgedrückt wissen will, als dass in gewissen Pflanzen durch äussere Einflüsse Bewegungen veranlasst werden, die jedoch angeblich auf allgemeinen physikalischen Kräften beruhen. Es ist die Aufgabe dieses Aufsatzes gewesen, darzuthun, dass auch den Pflanzenzellen eine Irritabilität im Sinne Haller's innewohnt.

der Stengel, Blätter und Blüten, bei denen das Licht als wesentlichster Reiz auftritt; ferner die nicht periodischen Bewegungen fast aller jüngeren Pflanzentheile nach dem Lichte hin, welche für gewöhnlich nur in der Wachstumsrichtung, als Bewegung aber erst bei einer Entziehung oder Modification des Lichtreizes bemerklich werden. Endlich hat neuerdings Hofmeister nachgewiesen, dass alle jüngeren Pflanzensprosse und Blätter durch mechanische Erschütterung in Biegung versetzt werden.

In allen diesen Fällen ist die Erscheinung die nämliche, dass in Folge des Reizes, von welcher Art derselbe auch sei, ein bisher gerader Pflanzentheil sich krümmt, oder dass umgekehrt ein gekrümmter Pflanzentheil sich gerade streckt oder eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite erleidet. In den meisten Fällen wirkt der Reiz nur vorübergehend, und hört die durch ihn veranlasste Gestaltveränderung des betreffenden Pflanzenorgans früher oder später wieder auf.

Die Auffassung und Deutung dieser Erscheinungen ist zwar bei verschiedenen Forschern eine verschiedene gewesen; da jedoch alle bisherigen Arbeiten in der Voraussetzung übereinstimmen, dass die Reizbarkeitserscheinungen der Pflanzen mit denen der Thiere eigentlich nichts gemein haben, so sind es in der Regel bekannte physikalische Kräfte, von denen man die Bewegungen der reizbaren Pflanzen ableitet. Zwar ist Dutrochet's Theorie — von der durch den Reiz veranlassten gesteigerten endosmotischen Spannung des Zellinhalts und einer darauf beruhenden Anschwellung der betreffenden Pflanzengewebe — neuerdings mit Recht fast allgemein, insbesondere durch die Beobachtungen von Sachs und Hofmeister, zurückgewiesen worden. Dennoch wird auch jetzt noch überall die Hypothese zu Grunde gelegt, dass Bewegungen der Pflanzen nicht von einer Verkürzung, sondern von einer zunächst durch den Reiz gesteigerten Ausdehnung oder Turgescenz gewisser Gewebe abzuleiten seien.

In dieser Beziehung verdienen die Untersuchungen von Hofmeister die grösste Beachtung. Hofmeister fand, dass die Krümmung, welche junge, noch in der Längenausdehnung begriffene Pflanzensprosse durch wiederholte mechanische Erschütterung, z. B. Schütteln mit der Hand, wiederholte Pendelstösse, leichtes Ausziehen, erleiden, von einer Zunahme ihres Volumens, sowie ihrer Länge, sowohl auf der concaven, als auf der convexen Seite, niemals aber von einer Verkürzung begleitet sei. „Weder bei der Krümmung erschütterter Sprosse, noch bei der Wiederaufrichtung gebeugt gewesener, seien Contractionen der Gewebe wirksam. Obwohl die Krümmung stets von einer Erschlaffung der gekrümmten Stelle begleitet sei, so beruhe sie durchaus nicht auf Erschlaffung, ebensowenig aber auf Welken, welches stets mit Volumensverminderung verbunden sei.“ (Pringsheim's Jahrbücher II, p. 253.)

Nach Hofmeister ist es vielmehr das Mark, welches in allen der Krümmung fähigen Pflanzentheilen saftreich ist und der Intercellulargänge

entbehrt, dem ein beträchtliches Ausdehnungsbestreben zukommt, durch den Widerstand aber, den die umgebenden Rinden- und Holzcylander leisten, in Schranken gehalten wird.

„Die nächste Wirkung der Erschütterung, wie gleichmässiger Dehnung eines Sprosses ist die Verlängerung der Wandungen aller Zellen und Gefässe. Hört die Ursache der Ausdehnung auf, so werden die elastischsten der gedehnten Zellenwände, Epidermis und Holz, bestrebt sein, auf ihre frühere Länge zurückzukehren. Aber die Nachwirkung der erlittenen Ausdehnung wird sie zwingen, dem Dehnungsbestreben des Markes in Etwas zu folgen; es wird eine Verlängerung des Markes eintreten. Sind nun die der Streckung Widerstand leistenden Gewebe einseitig minder stark entwickelt, oder war die durch Erschütterung bewirkte Beugung des Sprosses einseitig stärker, so wird jene Verlängerung des Sprosses von einer Krümmung desselben begleitet sein“. Ausserdem wird durch starke und wiederholte Erschütterungen die Elasticität des Gewebes, welches dem Ausdehnungsbestreben des Marks Widerstand leistet, verringert, seine Dehnbarkeit vergrössert; das hiervon abhängende Erschlaffen des Pflanzentheils vergrössert die Krümmung. Auch die Reizbarkeit von *Mimosa pudica* beruht auf einer von der mechanischen Erschütterung (auch andere Reize, Brennen, galvanische Entladungen wirken nur als solche) veranlassten Erschlaffung der allein reizbaren Gelenkhälfte, durch welche der Widerstand, den diese dem Ausdehnungsbestreben der entgegengesetzten Gelenkhälfte leistete, plötzlich aufgehoben wird, und in Folge dessen eine Verlängerung der letzteren eintritt. (l. c. p. 257. 264.)

27) Es ist schwer, gegen das Gewicht dieser Betrachtungen anzukämpfen, umso mehr, wenn sie auf die Autorität eines Forschers wie Hofmeister gestützt sind.

Doch kann ich einige theoretische Bedenken gegen den ersten Theil seiner Theorie nicht zurückhalten; den zweiten, insofern er die Erschlaffung der Zellen, das heisst die Verminderung der Elasticität, die Erhöhung der Dehnbarkeit betrifft, haben meine Untersuchungen ebenfalls bestätigt, und es ist dieses Gesetz ja auch für die gereizte Muskelfaser nachgewiesen worden. Dagegen würde man a priori schwerlich vermuthet haben, dass gerade das Mark ein so mächtiges Ausdehnungsbestreben im lebendigen Spross besitze, da seine weitere Entwicklung, das Auftreten von immer grösser werdenden Intercellularräumen, sein späteres Auseinanderreissen in kugelige oder sternförmige Zellen und seine endliche Zerstörung eher dafür zu sprechen schienen, dass vielmehr das Mark wegen seiner geringeren Ausdehnungsfähigkeit nicht im Stande sei, dem Wachstumsbestreben des Holzes zu folgen, dass das Mark bis zum Zerreißen gespannt sei, nicht aber selbst eine Spannung auf das Holz ausüben könne. Viel eher hätte man vermuthen mögen, dass gerade die Gewebe des Holzes in einem beträchtlichen Ausdehnungsbestreben begriffen seien, wenn man die gewöhnliche Annahme über die Entstehung der

schiefen Scheidewände des Prosenchym's für wahr hält. Ebenso wenig würde man vermuthet haben, dass das lose, anscheinend in Zerreiſung begriffene schwammförmige Mesophyll des Blattes ein so grosses Ausdehnungsbestreben besitze und in Folge dessen eine solche Spannung auf die Gefässbündel der Nerven ausüben könne, wie es Hofmeister für die Erklärung der Blattkrümmung durch Erschütterung voraussetzt (l. c. p. 255), da es im Gegentheil so aussieht, als ob dasselbe durch die stärker sich ausdehnende Epidermis gespannt wäre. Aber auch zugegeben, dass in Folge einer Erschütterung das Mark des betreffenden Pflanzentheils sich auszudehnen, das Holz dagegen sich zu verkürzen bestrebt ist, so kann dadurch immer noch keine Krümmung entstehen, wenn nicht die eine dieser Kräfte auf der einen Seite des Sprosses stärker wirkt als auf der andern, wenn also die concave Seite des Holzes sich nicht stärker zusammenzöge, oder das Mark sich an dieser Seite stärker ausdehnte als an der convexen. Daraus möchte vielleicht folgen, dass die eigentliche Ursache für die Krümmung eben nur in der verschiedenen Stärke der an verschiedenen Stellen desselben Gewebes thätigen Kraft, nicht aber, wie Hofmeister nachzuweisen bestrebt ist, in den verschiedenen Kräften der verschiedenen Gewebe zu suchen sei.

Alle diese theoretischen Einwendungen verlieren jedoch ihr Gewicht Angesichts der so sorgfältigen und scharfsinnigen Versuche von Hofmeister, und es bleibt uns nur noch die Möglichkeit offen, dass vielleicht seine Schlussfolgerungen, insofern dieselben eine Ausdehnung des Gewebes als nächste und allgemeine Folge der Erschütterung zu bekunden scheinen, noch eine andere Deutung zulassen werden, wenn anders, wie doch kaum zu bezweifeln, die Beugungen erschütterter Sprosse überhaupt in dieselbe Klasse mit den eigentlichen sogenannten Reizbewegungen der Pflanzen fallen. Gerade darum aber muss ich auf der Wichtigkeit der hier von uns entwickelten Beobachtungen bestehen, indem sie den ersten klaren und zweifellösen Fall hinstellen, wo als directe Folge eines Reizes in einem Pflanzenorgan eine Formveränderung in Gestalt einer Verkürzung des gereizten Gewebes auftritt. Nun ist aber ohne Zweifel auch bei allen übrigen durch Reize veranlassten Krümmungen und sonstigen Bewegungen im Pflanzenreich der allgemeine äusserliche Eindruck ein solcher, dass er eine wesentliche und ursächliche Uebereinstimmung aller dieser Phänomene höchst wahrscheinlich macht. Wir müssen daran erinnern, dass in allen bisher bekannten pflanzlichen, ebenso wie bei den meisten im Thierkörper stattfindenden Bewegungen, das Gegenspiel antagonistischer Gewebe in den entgegengesetzten Hälften unverkennbar ist, eine jede Beugung, Hebung oder Senkung möglicherweise eben so gut durch die Verkürzung der einen, wie durch die Verlängerung der andern Gewebshälfte herbeigeführt werden kann; wenn wir daher nicht — wofür nicht die geringste Wahrscheinlichkeit spricht — den einzigen bisher

im Pflanzenreiche nachgewiesenen Fall, wo ein contractiles Organ gleichsam, wie ein isolirter Muskel, ohne Antagonisten auftritt und jeden äusseren Reiz durch Verkürzung beantwortet, für eine völlig isolirte Ausnahme halten wollen, so dürfen wir wenigstens darauf bestehen, dass alle früheren Beobachtungen und Ansichten über Pflanzenreizbarkeit, insofern sie eine Ausdehnung pflanzlicher Gewebe durch den Reiz zu beweisen scheinen, auf Grund der hier constatirten Thatsachen einer Revision unterworfen werden.

Uebrigens haben ja auch unsere Untersuchungen nachzuweisen gesucht, dass, wie es bei den Muskeln der Fall ist, so auch bei den Zellen von *Centaurea*, indem ihr Längsdurchmesser sich verkürzt, ihr Querschnitt sich gleichzeitig vergrößert. Es wäre daher wohl möglich, dass bei einer gewissen Anordnung der Zellen der zunächst in die Augen fallende Effect eines Reizes eine Verlängerung des ganzen Pflanzentheils nach einer bestimmten Richtung sei; wenn auch der Vorgang in den einzelnen Zellen der nämliche wäre, wie an der *Centaurea*. Wenn wir daher den Ausdruck wählen, dass die Pflanzenzellen durch den Reiz zu einer Formveränderung veranlasst werden, so werden sich darunter alle bisher bekannten Fälle schon jetzt unterordnen lassen, ohne späteren Untersuchungen zu präjudiciren.

28) Uns hat sich aus unseren bisherigen Untersuchungen eine Ueberzeugung aufgedrängt, welche ihren stricten Beweis allerdings noch von zukünftigen Forschungen erwartet, die uns jedoch mit einer rationellen Betrachtung der gesammten lebendigen Natur und insbesondere der neueren Forschungen über die an der Grenze zwischen Thier- und Pflanzenreich stehenden Organismen im Einklang zu stehen scheint. Die alte Physiologie ist im Irrthum gewesen, indem sie Empfindung und Bewegung als Eigenschaften aufgefasst hat, die dem Thiere als solchem zukommen, der Pflanze als solcher abgehen. Der alte Satz: „*Plantae vivunt, animalia vivunt et sentiunt*“, ist nicht mehr zu halten: er ist entweder nicht für alle Thiere wahr, oder er gilt auch für die Pflanzen. Gewöhnlich wird Empfindung mit Bewusstsein verwechselt; wenn allerdings unter Empfindung die Fähigkeit verstanden werden soll, von äusseren Eindrücken dergestalt afficirt zu werden, dass dieselben sammt dem Orte, auf den sie zunächst wirken, zum Bewusstsein kommen, so kann eine solche Empfindung nicht gedacht werden ohne Nerven, die jeden Eindruck isolirt und rein zu einem bestimmten Centralorgan fortleiten. Aber dann können offenbar auch alle jene Thiere keine Empfindung besitzen, welche überhaupt weder Gehirn, noch Rückenmark, noch Ganglien, noch Nerven besitzen. Bei einem Bandwurm, einem Armpolyp, einem Infusorium, deren gesamntes Körperparenchym nur eine empfindende Substanz ist, können unmöglich klare, distincte Eindrücke zu Stande kommen; ebensowenig können wir ihnen irgend eine höhere psychische Thätigkeit, insofern dieselbe ein Centralorgan voraussetzt, zuschreiben; die Empfindung muss

sich bei ihnen auf die einfachste Form der Irritabilität beschränken, d. h. auf die Fähigkeit des Parenchyms, durch äussere Reize afficirt, und zwar zu bestimmten, theils zweckmässigen, theils anscheinend zwecklosen Bewegungen veranlasst zu werden.

Dieselbe Fähigkeit aber müssen wir auch den reizbaren Geweben der Pflanzen zuerkennen. Es zerlegt sich aber diese Fähigkeit in drei verschiedene Momente: erstens in die Fähigkeit, durch gewisse äussere Einwirkungen überhaupt afficirt zu werden: die Reizbarkeit; zweitens in die Fähigkeit, in Folge dieses Reizes eine innere Bewegung, und zwar in Gestalt einer Formveränderung einzugehen: die Contractilität; und drittens in die Fähigkeit, den Reiz fortzuleiten, so dass die Wirkungen desselben nicht bloss an der Stelle zum Vorschein kommen, wo der Reiz unmittelbar applicirt wurde, sondern auch in weit entfernten Punkten: die Fähigkeit der Reizleitung. Die Wirkung des Reizes kann nach den Gesetzen thierischer Physiologie nicht so aufgefasst werden, als ob die mechanischen, physikalischen, chemischen Kräfte, die den Reiz hervorrufen, als solche im reizbaren Organe thätig werden und unmittelbar den Bewegungseffect herbeiführen, etwa wie nach Hofmeister das Schütteln und selbst das Brennen, wie die electriche Entladung in der Form einer mechanischen Erschütterung im Spross fortgepflanzt werden soll. Es findet vielmehr offenbar im lebendigen Gewebe eine Umsetzung der von aussen einwirkenden physikalischen Kräfte in eine specifische, organische Kraft statt, und allein diese specifische organische Kraft giebt den Anstoss zu einer inneren Bewegung im reizbaren Gewebe, deren Wirkung wir in der Formveränderung, der Aenderung der Elasticität, Entwicklung von Wärme etc. frei werden sehen. In der Nervenphysiologie wird diese organische Kraft, in welche der äussere physikalische Reiz sich umsetzt, seit Johannes Müller als motorische Kraft (*vis nervosa Halleri*) bezeichnet.

29) Wenn der Reiz in einem Gewebe geleitet wird, so ist es wiederum nicht die von aussen einwirkende, sondern die aus der Umsetzung dieser äusseren hervorgegangene innere motorische Kraft, die sich im Organismus fortpflanzt und ihren Anstoss auch auf Gewebe überträgt, die nicht unmittelbar von den äusseren Reizen afficirt wurden.

Wenn ein Nerv gebrannt, gezwickt, durch einen electricen Strom oder durch chemische Reagentien gereizt wird, so ist es nicht der Druck, die Hitze, die Electricität, die Säure, welche als solche, indem sie im Nerven weiter geleitet werden, Zuckungen des Muskels veranlassen, sondern es ist die motorische Nervenkraft, die durch jene Reize ausgelöst wird und sich in den Nerven weiter fortpflanzt.

Wenn wir durch eine Flamme das zunächst getroffene Fiederpaar einer *Mimosa pudica* zusammenschlagen sehen, so wäre es möglicherweise denkbar, dass diese Bewegung eine ebenso directe Wirkung der Wärme sei, wie etwa die Ausdehnung eines geglühten Eisendrahtes oder die

Krümmung eines Holzstabes im Feuer. Wenn aber auch das nächst darunter liegende, ja alle folgenden Fiederpaare bis zur Insertion des Specialblattstiels in den gemeinschaftlichen Blattstiel des gefiedert-vierzähligen Blattes, eines nach dem andern, sich zusammenlegen, so ist es offenbar, dass nicht die Wärme als solche im Specialblattstiel und in's Blattparenchym fortgeleitet wird, sondern dass die Wärme in eine spezifische motorische Kraft sich umgesetzt hat, welche im Blattstiel sich fortpflanzt und den Anstoss zur Bewegung auf alle die Gewebe überträgt, zu denen sie geleitet wird. Wir können die Gesetze der Leitung des Reizes an dem Mimosenblatt weiter verfolgen, indem wir sehen, dass, nachdem die Paare der Blättchen von der Spitze nach der Basis des Specialblattstiels sich in centripetaler Richtung zusammengelegt, der Anstoss zum Zusammenlegen sich nun von der gemeinschaftlichen Basis nach den Spitzen der drei übrigen Specialblattstiele in centrifugaler Richtung weiter verbreitet, so dass die an diesen befestigten Blättchen in umgekehrter Ordnung von unten nach oben zusammenschlagen; dass alsdann, oder auch gleichzeitig, die motorische Kraft sich auch im gemeinschaftlichen Blattstiel nach dessen Gelenk hinabsteigend fortpflanzt und eine Bewegung desselben herbeiführt, dass der Reiz endlich auch auf die übrigen Blätter sich überträgt und auch diese zu der entsprechenden Bewegung veranlasst. Umgekehrt bewirkt ein Einschnitt in's Holz nach Meyen sofort ein Beugen des Blattstiels, und von hier aufsteigend ein Zusammenlegen der Fiederblättchen, auch wenn die Verletzung ohne mechanische Erschütterung ausgeführt wurde.

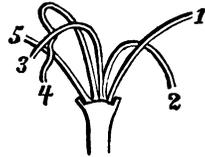
Wenn bei Anwendung der Electricität und sehr heftiger mechanischer Erschütterung auch die Fortleitung der äusseren Impulse als solcher nicht in Zweifel gezogen werden kann, so glauben wir doch der Analogie nach die Wirkung derselben auf die *Mimosa* nicht diesen physikalischen Kräften, sondern ihrer Umsetzung in motorische Kraft zuschreiben zu dürfen, ebenso wie ja auch im Nerven zwar die Electricität als solche sich fortleitet, die Zuckung aber nicht auf diese, sondern auf die motorische Kraft der Nerven zurückgeführt wird. Die Wirkung der Electricität und des Brennens aber auf mechanisch fortgeleitete Stösse reduciren zu wollen, ist offenbar ganz unmöglich.

Alle diese Thatsachen aber beweisen, dass in der *Mimosa* eine Leitung des Reizes in dem Sinn, wie wir sie oben aufgefasst haben, ganz ebenso stattfindet, wie in den Nerven der Thiere; ja es kann kaum daran gezweifelt werden, dass bei diesen Pflanzen ein bestimmtes Gewebe (das Gefässbündel) ausschliesslich die Leitung des Reizes vermittelt, während in einem anderen Gewebe, dem Gelenkparenchym, die durch den Reiz angeregten Formveränderungen (Bewegungen) vor sich gehen, ebenso wie auf die Nerven ausschliesslich die Leitung der bewegenden Kraft, auf die Muskeln ausschliesslich die Contractilitäterscheinungen selbst vertheilt sind.

Aber in ganz analoger, wenn auch minder vollkommener Weise sehen wir den Reiz auch in allen anderen irritablen Pflanzengeweben fortgeleitet. Das Blatt von *Dionaea* faltet sich augenblicklich, das von *Drosera* langsam, wenn das reizende Insect auch nur einen Fleck, nur ein einzelnes Härchen erschüttert hat. Der Staubfaden von *Centaurea* contractirt sich in seiner ganzen Länge, auch wenn er nur an einem Punkte berührt wurde. Wir haben oben gezeigt, dass sich im letzteren Falle der Reiz langsam in peristaltischen Wellen, wie in den organischen Muskeln fortpflanzt.

Diese werden bekanntlich nicht im Moment einer schnell vergehenden Reizung, sondern erst nach einiger Zeit zu einer Zusammenziehung angeregt, welche in gewisser Ordnung über die ganze Länge des Muskels fortschreitet. In ganz ähnlicher Weise, wie sich z. B. der Darmkanal durch den Reiz der Speise in langsamen, über die ganze Länge des Muskels sich verbreitenden Wellen zusammenzieht, wirkt ein mechanischer Reiz auch auf die Filamente von *Centaurea*. Man beobachtet diess am besten, wenn man die fünf Filamente dergestalt frei präparirt, dass sie an ihren oberen Enden durch die Antherenröhre, an den unteren durch das Stück der Corollenröhre, der sie eingefügt sind, verbunden bleiben. Wenn man nun die Antherenröhre abschneidet und dadurch die Filamente am oberen Ende isolirt, so krümmen sich dieselben gewöhnlich im schwachen Bogen etwas nach auswärts, so

das die concave Seite des Bogens nach aussen gerichtet ist; das ganze Präparat gleicht dann einer Hydra mit 5 ausgebreiteten Armen. Man kann nun jedes einzelne Filament reizen, indem man es an irgend einer Stelle mit der Nadel leicht an seiner Aussenseite herührt. Alsdann sieht man successive folgende Bewegungen am Filamente vor sich gehen: Zuerst beugt sich der Faden nach der Seite hin, an welcher die Berührung stattfand, in diesem Fall also nach aussen; alsdann schlägt er im Bogen nach der entgegengesetzten Seite zurück, also nach innen, und endlich sieht man wellenförmige Beugungen über seine ganze Länge verlaufen. Berührt man das Filament dagegen an seiner Innenseite, so beugt es sich erst nach innen, dann nach aussen, zuletzt treten auch hier die Wellenbewegungen ein. Diese verschiedenen Bewegungen sind gewaltsam, schlagend, aber doch in solchem Tempo aufeinander folgend, dass man sie bequem unterscheiden kann. Die Erklärung scheint mir einfach darauf zu beruhen, dass sich der Reiz von der Berührungsstelle langsam nach den übrigen Theilen des contractilen Gewebes fortpflanzt. Da, wo der Reiz unmittelbar wirkt, veranlasst er augenblicklich eine Verkürzung der entsprechenden Seite, und daher krümmt sich zunächst der Faden nach der Seite hin, von welcher der Reiz kommt. Indem der Reiz sich nun langsam nach der entgegengesetzten Seite fortpflanzt, versetzt er



Filamente oben abgesehritten.  
Die Ziffern entsprechen den aufeinander folgenden Bewegungen eines auf der Aussenseite gereizten Filaments.

dieselbe in Contraction, während an der zuerst betroffenen Seite die Wirkung des Reizes schon wieder aufhört, und daher krümmt sich das Filament nun zurück. Endlich schreitet die Reizwelle nach den beiden Enden und veranlasst dadurch eine schlängelnde Bewegung. Werden gleichzeitig mehrere oder sämtliche Filamente gereizt, so bieten die sich hin und her schlängelnden, oft durcheinander sich schlingenden Fäden ein so merkwürdiges Schauspiel, dass man eine mit ihren Armen sich bewegendende Hydra, nicht aber ein pflanzliches Präparat vor sich zu haben glaubt. Ich fand die Filamente mitunter so reizbar, dass schon die leiseste Erschütterung durch den Athem oder durch das Aufheben des Präparats mit der Pinzette genügte, um das Ganze in Zuckungen zu versetzen. Man kann die fünf Filamente auch dergestalt freilegen, dass sie durch die Antherenröhre verbunden bleiben, während man sie von ihrer Insertionsstelle an der Corolla abschneidet; der Erfolg ist der nämliche.

Die bisherigen Beobachtungen bei *Centaurea*, wie bei *Dionaea*, *Drosera* etc., scheinen dafür zu sprechen, dass bei diesen Pflanzen das Geschäft der Reizleitung nicht auf ein bestimmtes Gewebe localisirt ist, vielmehr scheinen hier alle Zellen des reizbaren Gewebes als solche gleichzeitig die Fähigkeit zu besitzen, durch äussere Reize eine innere motorische Kraft auszulösen, sie weiter zu leiten, und in Folge derselben zu Formveränderungen angeregt zu werden, wie wir dies ja auch bei den contractilen Geweben derjenigen Thiere, bei denen Muskeln und Nerven nicht gesondert sind, annehmen müssen.

30) Halten wir schliesslich zusammen, dass zwar energische Reizbewegungen im Pflanzenreiche nur selten beobachtet werden, dass aber der anatomische Bau der reizbaren Gewebe keine charakteristischen Eigenthümlichkeiten erkennen lässt, die sich nicht auch bei anderen Pflanzgeweben finden liessen, dass ferner die Empfänglichkeit für den Reiz des Lichtes, sowie für mechanische und vielleicht auch für elektrische Erschütterungen allen jugendlichen, lebenskräftigen Geweben zuzukommen scheint, und stellen wir diese Thatsache neben die Erscheinungen der thierischen Reizbarkeit, so drängt sich uns die Ueberzeugung auf, dass die Fähigkeit, auf äussere Einwirkung durch innere Bewegung und Formveränderung zu reagiren, den Zellen als solchen zukommt, und zwar eben so gut den thierischen wie den pflanzlichen. Es ist eben eine Eigenschaft der lebendigen Zelle: reizbar zu sein, in Folge des Reizes vorübergehend ihre natürliche Form zu verändern und durch ihre Elasticität diese später wieder anzunehmen. Allerdings scheint diese Eigenschaft in den Pflanzenzellen nur bei einem sehr gesteigerten Lebensprocess in merklicher Weise sich zu äussern; wenigstens beobachten wir bei Pflanzen die Reizbarkeit nur während der lebhaftesten Vegetation, besonders zur Blüthezeit, wo alle Lebensthätigkeit auf's höchste gesteigert ist. Ich erinnere daran, dass die Staubfäden, deren häufige Reizbarkeit bekannt ist, auch die einzigen Organe in

der Pflanze sind, welche eine für das Thermometer in bedeutenderem Maasse merkbare Temperaturerhöhung zeigen, obwohl ohne Zweifel alle lebendigen Pflanzenzellen durch ihren chemischen Process eigene Wärme entwickeln. Sobald der Lebensprocess in einem Pflanzentheile herabgestimmt ist, d. h. sobald der Spross zu verholzen beginnt, sobald bei *Mimosa* die äussere Temperatur erniedrigt wird, sobald bei reizbaren Blüthen theilen der überhaupt nur sehr kurze Kreis ihrer Lebensentwicklung sich zu Ende neigt, so erlischt auch ihre Irritabilität, wenigstens insofern sie nach aussen wahrnehmbare Wirkungen hervorzubringen vermag.

Es mag hierin die Ursache zu suchen sein, warum im Pflanzenreiche die Irritabilität und Contractilität der Zelle nur ausnahmsweise in gesteigertem Maasse sich geltend macht; aber wir haben keinen Grund, den reizbaren Geweben eine eigene, von allen anderen verschiedene Kraft zu vindiciren, wir glauben in ihnen nur eine in gewissen Epochen quantitativ oder intensiv gesteigerte, aber allen Zellen als solchen innewohnende Lebensthätigkeit zu erblicken. Uebrigens giebt es ja auch viele Infusorien, deren contractile Substanz wegen einer starren Cuticula niemals sich in energischen Bewegungen zu äussern vermag, z. B. *Paramecium*, *Stylocichia* etc.

Niemals haben wir uns davon überzeugen können, dass im Thierreich, in den Bereichen der Empfindung und Bewegung, eine ganz neue Sphäre von Lebensthätigkeit hinzutreten, die selbst den niedersten und einfachsten Thieren zukommen, sämmtlichen Pflanzen aber eo ipso völlig abgehen sollte. Die physiologische Arbeitstheilung ist allerdings in den höheren Thierklassen auf's höchste vollendet, und demnach sind auch die einzelnen physiologischen Functionen der Zelle auf verschiedene, ausschliesslich dafür bestimmte und dem entsprechend auch in besonders geeigneter Weise organisirte Gewebe vertheilt; diese Functionen zeigen daher auch die reichste und vollkommenste Entwicklung. So sind z. B. die Functionen der Ernährung, der Respiration und der Circulation auf den Darmkanal, die Lungen und die Gefässe vertheilt; die Empfindung und Leitung der Reize ist dem Nervensystem, die durch den Reiz hervorgerufenen Formenänderungen und Bewegungen sind den Muskeln vorbehalten.

Je weiter wir aber in der Rangordnung der Thiere hinabsteigen, desto unvollkommener ist die physiologische Arbeitstheilung, desto mehr Functionen muss ein und dasselbe Gewebe vorstehen, und desto weniger entwickelt sind demgemäss auch die Thätigkeiten derselben. Dasselbe gilt in noch höherem Grade von den Pflanzen, wo im Allgemeinen eine und dieselbe Zelle die sämmtlichen Geschäfte des Lebensprocesses: Nahrungsaufnahme und Assimilation, Respiration und Saftleitung zu besorgen hat, oder höchstens gewisse Gewebe bei im Uebrigen gleichartiger Structur vorzugsweise, aber keineswegs ausschliesslich, sich mit der einen oder der anderen Arbeit beschäftigen. Wir glauben nun, dass auch die

Thätigkeit der Irritabilität und der Contractilität von den Pflanzenzellen vermittelt wird, freilich in viel minder vollkommener Weise, als bei den höheren Thieren, wo diese Functionen auf zwei verschiedene, besonders dafür organisirte Gewebssysteme vertheilt sind. Wer den Pflanzen die Fähigkeit absprechen will, durch Reize zu Bewegungen veranlasst zu werden, weil sie nicht Muskeln und nicht Nerven besitzen, der müsste ihnen auch die Möglichkeit ableugnen, Nahrung aufzunehmen, weil sie weder Mund noch Magen haben, oder Säfte fortzuleiten, weil sie nicht Herz noch Gefässe, oder zu athmen, weil sie nicht Lungen oder Kiemen besitzen. Es hat eben bei den Pflanzen die einzelne Zelle alles Das zu verrichten, was bei den höheren Thieren den verschiedenen Organen zugetheilt ist, freilich eben darum auch in viel vollkommenerer Weise zur Wirksamkeit kommt.

31) Ich habe mich in dieser Darstellung darauf beschränkt, dem pflanzlichen Zellgewebe die Empfänglichkeit für Reize und die Fähigkeit, in Folge derselben die Form zu verändern, Irritabilität und Contractilität, zuzusprechen, und muss es einer phantasievolleren Naturbetrachtung überlassen, die offenbar an eine höhere Organisation gebundenen Thätigkeiten der localisirten Empfindung, des Selbstbewusstseins und des Willens auch den Pflanzen zu vindiciren, da diese Thätigkeiten vielmehr meiner Ueberzeugung nach auch den niedersten Thieren abgehen.

Wenn man freilich Empfindung, wie dies gewöhnlich bei Thieren geschieht, überall da voraussetzen wollte, wo auf äussere Reize zweckmässige Bewegungen erfolgen, so wäre es nicht schwer, auch dafür im Pflanzenreich Beweise aufzufinden. Das Licht ist offenbar einer der kräftigsten Reize für viele Pflanzenzellen; ebenso steht es fest, dass es den grünen Pflanzentheilen zuträglich ist, wenn ihre Oberflächen der Lichtquelle unter einem rechten Winkel zugeneigt sind. Wenn wir nun beobachten, dass ein Blatt, dessen Oberfläche gewaltsam vom Licht abgekehrt wurde, sich in wenig Stunden mit bedeutendem Kraftaufwande umwendet, oder dass ein Stengel sammt seinen Blättern sich täglich unter einem bestimmten Winkel hebt und senkt, um dem Gange der Sonne zu folgen (cf. S. Ratchinsky, *Mouvements des plantes sous l'influence de la lumière. Bull. de la Soc. d. nat. de Moscou. 1857.*), dass eine niedergelegte Blüthenähre sich in ein Paar Stunden aufrichtet, dass alle Schwärmsporen dem Lichte zuschwimmen u. s. w., so sind dies offenbar lauter zweckmässige Bewegungen, welche den äusseren Anschein bieten, als seien dieselben auf Lichtempfindung zurückzuführen.

32) Als zweckmässig müssen wir auch die von den contractilen Staubfäden der *Centaurea* ausgeführten Bewegungen anerkennen, wenn wir den Befruchtungsprocess bei diesen Pflanzen und ihren Verwandten genauer studiren. Die Antheren werden bei den Cynareen früher reif, als die Narben; wenn die Spitze des Griffels die Antherenröhre noch nicht durchmessen hat, ist der Pollen bereits ausgetreten und erfüllt das Innere

der Antherenröhre. Wenn um diese Zeit, wo gerade die Filamente am reizbarsten sind, durch eine Berührung der Blüthchen eine Verkürzung der Filamente, und in Folge dessen gleichzeitig ein Abwärtsziehen der Antherenröhre stattfindet, so sieht man sofort eine Menge Pollen in klumpigen Massen an der Spitze der Antherenröhre heraustreten. Aber dieser Pollen ist nicht im Stande, die eigenen Narben zu befruchten, denn abgesehen davon, dass in Folge der eigenthümlichen Anordnung der Haare auf dem bekannten Knötchen unter der Spaltungsstelle des Griffels kein Pollenkorn über dieses Knötchen hinauszugelangen im Stande ist, so sind um diese Zeit auch die eigentlichen, mit Papillen besetzten Narbenflächen der Griffeläste noch fest auf einander gelegt; sie trennen sich erst dann von einander, indem die Aeste des Griffels auseinanderspreizen, und werden dadurch zur Befruchtung befähigt, wenn die Filamente längst ihre Reizbarkeit verloren haben. Morren hat aus diesem Grunde das Austreten des Pollens bei der ersten Berührung als „Pollution“ bezeichnet. Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass das einzelne Blüthchen trotz der anscheinend so nahen Vereinigung von Antheren und Narben doch nicht im Stande ist, sich selbst zu befruchten, sondern dass die Blüthchen des *Centaurea*-Köpfchens nur scheinbar hermaphroditisch, in Wahrheit aber dichogamisch sind.

Da ferner die Pollenkörner stets in Klümpchen vereinigt bleiben und daher schwerlich durch den Wind als Staub verbreitet werden können, so ist die Befruchtung bei diesen Blüthen, wie in so vielen anderen Fällen — ich erinnere hierbei nur an Wimmer's und Wichura's Untersuchungen bei Weiden — nur durch die Mitwirkung der Insecten möglich. Wenn ein Insect das Köpfchen einer *Centaurea* besucht, so veranlasst es, indem es die Antherenröhren der reizbaren Blüthchen berührt, ein Zurückziehen der ersteren und ein darauf folgendes Austreten von Pollen an der Spitze der Röhren. Ohne eine Verkürzung und Wiederverlängerung der Antherenröhre würde sich überhaupt kaum begreifen lassen, wie der Pollen aus dem Innern der Antherenröhre nach aussen zu gelangen im Stande sein sollte. Der in Folge der Reizung an der Spitze der Antherenröhre herausgetretene Pollen befruchtet aber keineswegs die Narbe seines eigenen Blüthchens, welche eben um diese Zeit noch gar nicht reif ist, sondern er bleibt an den Beinen des reizenden Insects hängen und wird von diesen auf die geschlechtsreife Narbe irgend eines andern Blüthchens entweder im selben oder in einem andern Köpfchen abgestreift.

Dass dieser Vorgang bei der ganzen Familie der Cynareen der allgemeine sei, lässt sich nicht nur aus den Beobachtungen von Kölreuter und Andern entnehmen, welche gezeigt haben, dass die Reizbarkeit den Filamenten der verschiedensten Gattungen und Arten von distelartigen Gewächsen innewohnt, sondern sie hätte sich schon aus dem so allgemeinen Vorkommen von Bastarden in dieser Abtheilung der Com-

positen, namentlich bei der Gattung *Cirsium*, vermuthen lassen müssen. Wenn wirklich, wie man bisher gewöhnlich anzunehmen pflegte, jedes einzelne Blüthchen des Distelkopfes beim Durchwachsen des Griffels durch die Antherenröhre sich selbst befruchtete, so bliebe es kaum denkbar, wie überhaupt hybride Pflanzen sich bei dieser Gattung bilden könnten; und es wäre absolut unerklärlich, wie gerade unter den Cirsien die Bastarde so häufig vorkommen können, dass man schwerlich auf einer Wiese, wo zwei *Cirsium*-Arten untereinander wachsen, vergeblich nach Hybriden suchen wird. Wenn man aber weiss, dass Narben und Antherenröhre in demselben Blüthchen niemals zugleich geschlechtsreif sind, dass dagegen sehr leicht die Antheren der einen Art gleichzeitig mit den Narben einer andern befruchtungsfähig sein mögen, und dass Insecten, die auf der einen Species durch Reizung der Filamente sich mit dem in Folge dessen aus den Antherenröhren austretenden Pollen beladen, ihn alsdann auf die Narben einer anderen Art übertragen können, so verliert das Vorkommen der Bastarde alles Auffallende, ja es wird die Möglichkeit leicht begreiflich, dass unter Umständen die Hybriden häufiger werden können, als die echten Stammarten, wie dies sich in der Natur nicht selten antreffen lässt. Dass bei *Centaurea* die Reizbarkeit der Staubfäden unter Mitwirkung der Insecten das Austreten des Pollens aus der Antherenröhre veranlasst, hat bereits der scharfsichtige Kölreuter ausgesprochen (l. c. p. 119). Auch Curt. Sprengel hat schon die Thatsache erkannt, dass bei *Carduus nutans* die beiden Geschlechter ungleichzeitig sich entwickeln, dass also die Blüthchen dieser Distel dichogamisch seien (Entdecktes Geheimniss p. 971). Wenn Kölreuter angiebt, dass bei *Cichorium Intybus* und *Hieracium sabaudum* die Filamente eben so reizbar sind, wie bei den Centaureen, so wäre eine neue Bestätigung dieser Thatsache von grossem Interesse; denn das häufige Vorkommen der Bastarde bei den Hieracien weist bereits offenbar darauf hin, dass auch die Blüthchen dieser Gattung dichogam sind; dasselbe ist für alle Blüten mit syngenesistischen Staubfäden, insbesondere auch für die Campanulaceen, Lobeliaceen, Violarieen etc. zu vermuthen.

Die Entdeckungen Kölreuter's über die Reizbarkeit der Filamente bei den Cacteen und Cistineen scheinen dafür zu sprechen, dass auch diesen eine ganz ähnliche Contractilität innewohnt, wie wir sie bei *Centaurea* studirt haben. Ich hoffe, namentlich in den ersteren ein besonders günstiges Object für weitere Untersuchungen zu finden, und seitdem sich die Electricität für die contractilen Gewebe der Pflanzen als ein eben so wirksamer Reiz herausgestellt hat, wie für Nerven und Muskeln, so ist dadurch die Anstellung weiterer und exacterer Versuche wesentlich erleichtert. Die Physiologie der contractilen Gewebe ist noch in ihren Anfängen, doch hoffen wir, dass ihr tieferes Studium nur eine neue Bestätigung für den Satz liefern werde, welcher, wie ich glaube, der Ausgangspunkt für die allgemeine Physiologie und Entwicklungsgeschichte ist:

dass das Princip des Lebens in der ganzen organischen Natur, im Thier- und Pflanzenreich das nämliche ist, nur mannigfach abgestuft nach der verschieden hohen Organisation, dass aber alle Lebenserscheinungen der Organismen auf das Leben der Zelle zurückgeführt werden müssen.

33) Ich schliesse diese Abhandlung, indem ich die Resultate der Untersuchungen an den Staubfäden von *Centaurea* in folgende Sätze zusammenfasse:

1. Die Staubfäden verkürzen sich auf mechanische Berührung augenblicklich in ihrer ganzen Länge, auch wenn nur ein Punkt gereizt wurde, und zwar in allen Theilen ziemlich in gleichem Verhältniss, im Durchschnitt um  $\frac{1}{7}$  ihrer Länge, doch unter Umständen wohl um  $\frac{1}{4}$ . Gleichzeitig scheint der Staubfaden im Verhältniss dicker zu werden.

2. Nach dem Maximum der Verkürzung beginnt der Faden sich wieder auszudehnen, und zwar in einer ähnlichen Curve, wie ein gereizter Muskel; nach etwa 10 Minuten hat derselbe wieder seine frühere Länge erreicht.

3. Auch andere Reize, insbesondere auch ein electricischer Strom veranlasst beim Durchtritt durch den Faden augenblicklich eine Verkürzung (Zuckung).

4. Die Reizbarkeit in den Fäden erlischt nach einiger Zeit von selbst, was in der lebendigen Blüthe etwa um die Zeit eintritt, wo die Griffeläste sich auseinanderbreiten und die Narben befruchtungsfähig werden. Gleichzeitig aber verkürzt sich der Staubfaden fortdauernd, so dass er sich endlich beim völligen Erlöschen der Reizbarkeit auf die Hälfte der Länge (im ausgedehnten Zustand während der Reizbarkeit) zusammengezogen hat.

5. Diese stetige Verkürzung, die mit der durch Reize momentan erfolgenden, aber vorübergehenden Contraction nicht zu verwechseln ist, ist ein Symptom des Absterbens, aber kein hygroskopisches Phänomen, indem sie auch in derselben Weise in kürzester Zeit eintritt, wenn die Reizbarkeit des Fadens durch Aetherdämpfe, durch Ertränken im Wasser, durch starke electriche Entladungen vernichtet wird.

6. Die Verkürzung beim Absterben ist vielmehr eine Wirkung der Elasticität, der im reizbaren Staubfaden eine expansive Kraft das Uebergewicht hält; die elastischen Kräfte des Fadens ändern sich beim Absterben derart, dass das Maass der Elasticität zwar abnimmt und die Dehnbarkeit zunimmt, dass aber auch der auf die Hälfte verkürzte Faden noch eine, zwar geringe, aber höchst vollkommene Elasticität, gleich einem Kautschukfaden, besitzt.

7. Das der Verkürzung fähige Gewebe des Staubfadens ist das Parenchym, welches vom gewöhnlichen Zellgewebe keine besonderen Unterschiede zeigt; das Gefässbündel verhält sich wenigstens beim Zusammenziehen passiv.

8. Diese, sowie eine Reihe analoger Beobachtungen, sprechen dafür, dass dem Zellgewebe der Filamente von *Centaurea* eine Irritabilität (im Sinne Haller's), sowie eine motorische, im Gewebe selbst fortgeleitete Kraft innewohnt, welche die wesentlichsten Uebereinstimmungen mit den in dem contractilen und irritabilen Gewebe der Thiere thätigen Kräften zeigt. Diese Analogieen lassen sich allerdings nicht sowohl auf die von Nerven abhängigen Muskeln der höhern Thiere, welche durch die auf's höchste ausgebildete physiologische Arbeitstheilung auch zu den vollkommensten Leistungen qualificirt sind, als vielmehr auf das reizbare und contractile Parenchym der niedersten Thiere, welche weder Muskeln noch Nerven besitzen, begründen.

9. Insofern es höchst unwahrscheinlich ist, dass die für das Zellgewebe der Filamente bei *Centaurea* erkannten Gesetze eine isolirte Ausnahme darstellen sollten, so ist vielmehr anzunehmen, dass die gleichen Kräfte alle auf Reize erfolgenden Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche veranlassen. Nehmen wir hierzu die zweckmässigen Bewegungen aller jüngeren Pflanzentheile nach dem Lichte, sowie die von Hofmeister nachgewiesenen Beugungen derselben durch mechanische und electriche Erschütterung, so werden wir zu dem Schlusse gedrängt, dass Irritabilität und Contractilität, d. h. die Fähigkeit, durch äussere Reize zu vorübergehenden Formveränderungen veranlasst zu werden, sich nicht auf das Thierreich beschränkt, sondern gleich der Assimilation, Respiration, Saftleitung, Fortpflanzung etc., eine Lebensthätigkeit der Zelle als solcher sei, wenn sie auch im pflanzlichen Gewebe wegen einfacherer Organisation und geringerer Lebensenergie nur ausnahmsweise in energischeren Bewegungen sich manifestirt.

10. Teleologisch genommen, vermittelt die Reizbarkeit der Filamente bei den Cynareen zweckmässige Bewegungen, insofern die Blüten dieser Pflanzen, wie vielleicht aller Compositen, sich als dichogamisch herausgestellt haben, wie das häufige Vorkommen der Bastarde bei *Cirsium* und *Hieracium* schon hätte vermuthen lassen; die durch besuchende Insecten gereizten Filamente veranlassen bei ihrer Verkürzung in Folge eines eigenthümlichen Mechanismus ein Austreten des Pollens aus der Antherenröhre, welcher von diesen Thierchen selbst wieder auf die Narben anderer Blüten gebracht werden muss, da die Narben in Blüten mit reizbaren Staubgefässen noch nicht befruchtungsfähig sind.