SINNESORGANE

IM

PFLANZENREICH.

SINNESORGANE

IM

PFLANZENREICH

ZUR PERCEPTION MECHANISCHER REIZE

VON

Gottlieb Friedrich Johann

Dr. G. HABERLANDT

O. Ö. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT GRAZ.

MIT SECHS LITHOGRAPHIRTEN DOPPELTAFELN UND EINER FIGUR IM TEXT.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1901.

Vorwort.

Den Plan zu den vorliegenden Untersuchungen habe ich bereits vor zwölf Jahren entworfen. Verschiedene andere Arbeiten verzögerten jahrelang seine Ausführung. Nach einigen Voruntersuchungen, deren Ergebnisse theilweise schon in der zweiten Auflage meiner »Physiologischen Pflanzenanatomie«, 1896, mitgetheilt sind, kam ich erst vor zwei Jahren dazu, den Gegenstand im Zusammenhang zu bearbeiten.

Das untersuchte Pflanzenmaterial stammte hauptsächlich aus dem botanischen Garten zu Graz, einiges auch aus dem zu Buitenzorg. Für die freundliche Uebersendung von Untersuchungsobjecten bin ich mehreren Fachgenossen zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

Möge gleich den anderen Brücken, die seit mehr als einem halben Jahrhundert zwischen Thier- und Pflanzenreich geschlagen wurden, auch die in diesem Buche aufgebaute ihre Belastungsprobe bestehen!

Kallwang in Steiermark, am 28. August 1901.

G. Haberlandt.

Inhaltsverzeichniss.

Erstes Capitel.

Einleitung.

Zweites Capitel.

Specielle Untersuchungen.

Drittes Capitel.

Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

Druckfehler.

Auf S. 49 Zeile 27 und 28 lies Perceptionsorgane für Berührungsreize statt Perceptionsorgane Berührungsreize.

Erstes Capitel.

Einleitung.

I. Stellung der Aufgabe.

An die Erkenntniss, dass die Pflanzen zur Aufnahme verschiedenartiger äusserer Reize auch mit specifisch verschiedenen Reizbarkeiten ausgestattet sind, hat sich allmählich die Ueberzeugung geknüpft, dass manche dieser Reizbarkeiten ihr vollständiges Analogon in den Sinnesfähigkeiten der Thiere finden. Da durch die Sinne Empfindungen vermittelt werden, so ist durch die Gleichstellung pflanzlicher und thierischer Reizbarkeit das schon von Aristoteles aufgestellte, von Linné neu bekräftigte Unterscheidungsmerkmal des Thieres gegenüber der Pflanze, der alleinige Besitz eines Empfindungsvermögens, hinfällig geworden.

Wenn der Physiologe von Empfindung und Empfindungsvermögen spricht, so legt er das Hauptgewicht nicht auf das Zustandekommen eines psychischen Vorganges, sondern auf jene Kette physiologischer Processe, die mit ersterem unzertrennlich verbunden oder, wenn man will, mit ihm identisch sind. Ihm ist die psychische Seite der Empfindung blos eine schon ausserhalb seines Forschungskreises liegende Begleit- oder Parallelerscheinung gewisser physiologischer Reizvorgänge, deren Ablauf allein Gegenstand seiner Untersuchungen sein kann. Denn nur diese lassen sich an anderen Organismen, die ausserhalb des untersuchenden Subjectes stehen, wirklich beobachten. Inwieweit diese Vorgänge zugleich psychische Geschehnisse sind oder zu solchen führen, entzieht sich bei anderen Organismen, vom Mitmenschen angefangen bis zum niedersten Thier und der Pflanze, der objectiven Beobachtung. Nur durch Analogie kann auf solche psychische Vorgänge geschlossen werden, und die Sicherheit dieser Schlüsse wird natürlich um so geringer sein, je mehr sich

die physiologischen Reizvorgänge von denjenigen unterscheiden, die sich im menschlichen Organismus abspielen. Das ist ja oft genug schon ausgesprochen worden.

Für den Physiologen ist also die Empfindung jedenfalls blos ein physiologischer Vorgang. In diesem einschränkenden Sinne wird mit gutem Recht auch in der neueren Pflanzenphysiologie von »Empfindungsvermögen« und »Sinneswahrnehmungen« gesprochen. Dabei wird allerdings angenommen, dass bei den Pflanzen die Sinnesfunctionen in der Regel nicht an bestimmte Organe gebunden sind, deren ausschliessliche oder doch wesentliche Aufgabe die Perception von äusseren Reizen ist. Specifische Sinnesorgane von gleicher Art, wie man sie bei den Thieren kennt, kommen nach der herrschenden Auffassung im Pflanzenreich nur ganz vereinzelt und ausnahmsweise vor. Namentlich gilt dies für die höheren Pflanzen. In dieser Annahme steckt aber noch ein Rest der in rein physiologischer Hinsicht bereits überwundenen aristotelisch-linné'schen Begriffsbestimmung von Thier und Pflanze. Eine unbefangene Betrachtungsweise muss vielmehr zu der Folgerung gelangen, dass so wie bei den höheren Thieren die fortschreitende Arbeitstheilung zur Entstehung immer complicirterer Sinnesorgane geführt hat, auch bei den höheren Pflanzen mit den gesteigerten und differencirten Ansprüchen an das Vermögen der Reizperception das Bedürfniss nach Ausbildung entsprechend gebauter besonderer Sinnesorgane verbunden war.

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist es, zu zeigen, dass auch im Pflanzenreich, speciell bei den höher entwickelten Pflanzen, Sinnesorgane und überhaupt besondere Einrichtungen, die der Reizperception dienen, allgemeiner verbreitet sind, als man bisher angenommen. Ich beschränke mich dabei auf eine bestimmte Kategorie von derartigen Einrichtungen, auf jene nämlich, die zur Perception von Stoss-, Reibungs- und Berührungsreizen, also, allgemein gesagt, von mechanischen Reizen dienen. Diese Reize können sowohl Bewegungen auslösen (Bewegungsreize), als auch morphogenetische Processe veranlassen (formative oder morphogene Reize). Nur die ersteren habe ich hier in Betracht gezogen[1]).

---

1) Da in diesem Buch blos die Reizperception, nicht aber auch die Reizreaction, der ausgelöste Bewegungsvorgang, zu besprechen ist, so entfallen alle Erörterungen über die jeweiligen Bewegungsmechanismen. Nur so viel sei hier bemerkt, dass wenn im speciellen Theil dieser Arbeit von Bewegungs-

Das wenige, was hierüber bisher bekannt war, ist durch neue Beobachtungen ergänzt und erweitert worden. Wenn ich begreiflicherweise auch nicht alle Pflanzen, bei denen nach unseren bisherigen Kenntnissen mechanische Reize Bewegungen auslösen, untersuchen konnte, so glaube ich doch, keinen wichtigen Einzelfall übergangen zu haben. Jedenfalls reichte die Anzahl der untersuchten Pflanzen aus, um die verschiedenen Typen der Perceptionsorgane festzustellen. Dabei wurde stets eine möglichst genaue Analyse und Präcisirung der in Betracht kommenden mechanischen Reize versucht und auf Grund der gewonnenen Erfahrungen die Uebereinstimmung zwischen Bau und Function der betreffenden Einrichtungen, sowie das Gemeinsame ihrer Constructionsprincipien nach Möglichkeit aufgehellt.

II. Historisches.

Von der »Reizbarkeit« des pflanzlichen Organismus ist bereits in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts und auch schon früher gesprochen worden, wenn auch dieser Begriff damals noch unklar und vieldeutig war. So führt z. B. LINK[1]) die Bewegungen der Mimosa pudica, Dionaea muscipula, der Berberis-Staubfäden etc. auf die Reizbarkeit dieser Pflanzen zurück und hebt als treffendes Argument gegen die Versuche einer rein mechanischen oder chemischen Erklärung jener Bewegungen die »Gewöhnung an den Reiz« hervor. Später hat H. MOHL[2]) in seiner berühmten Inauguraldissertation und Preisschrift das Winden der Ranken um ihre Stützen auf die Reizbarkeit dieser Organe zurückgeführt, im Gegensatze zu KNIGHT, der eine rein mechanische Erklärung zu geben versuchte. Schon einige Jahre vorher hatte DUTROCHET[3]) in klarer und bestimmter Weise die

---

geweben die Rede ist, im Sinne der herrschenden Auffassung Turgorschwankungen als Ursache der Contraction, resp. Expansion des betreffenden Bewegungsgewebes angenommen werden. Allerdings ist diese Art des Bewegungsmechanismus nur für wenige Fälle (Mimosa pudica, Centaurea) sichergestellt (vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, I. Aufl. 2. Bd. p. 227 ff.).

1) D. H. F. LINK, Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen 1807.

2) H. MOHL, Ueber den Bau u. das Winden der Ranken- u. Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

3) Recherches sur la structure intime des animaux et des végétaux. 1824.

geotropischen und heliotropischen Krümmungen als Reizbewegungen gekennzeichnet und diese Auffassung auf alle sichtbaren Bewegungen der Pflanzen (mouvements visibles) ausgedehnt.

Wenn so zunächst nur mehr oder minder auffallende, rasch verlaufende Bewegungsvorgänge als Folge stattgefundener Reizungen betrachtet wurden — eine Einschränkung, die auch heutzutage noch hin und wieder gemacht wird —, so hat meines Wissens zuerst TREVIRANUS in seiner 1838 erschienenen »Physiologie der Gewächse« den Begriff des Reizes und der Reizbarkeit in einem viel weiteren, allgemeineren Sinne aufgefasst[1]). Indem er die Reizbarkeit als eine fundamentale Eigenschaft jedes pflanzlichen Organismus hinstellt und ganz allgemein von »Lebensreizen« spricht, fühlt er sich aber genöthigt, jene besonderen Reizbarkeiten, durch welche die Pflanzen auf äussere Reize mit zweckmässigen Bewegungen reagiren, in eine eigene Gruppe zusammenzufassen, die er nun als ihr »Empfindungsvermögen« anspricht. Damit war die »Sensibilität« als eine höhere, auch im Pflanzenreich vorkommende Stufe der »Irritabilität« gekennzeichnet.

In noch bestimmterer und klarerer Weise hat dann GUSTAV

---

1) In neuerer Zeit ist bekanntlich PFEFFER (Die Reizbarkeit der Pflanzen, Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Aerzte, Leipzig 1893) im Hinblick auf den Charakter der »Reizung« als eines Auslösungsvorganges für eine weitestgehende Fassung des Reizbegriffes eingetreten. Er beruft sich dabei auf JOHANNES MÜLLER, der bereits 1844 die allgemeinen, d. h. »formalen« Bedingungen des Lebens der Pflanzen und der Thiere als Lebensreize oder integrirende Reize zusammengefasst hat. Sechs Jahre vorher hat aber bereits TREVIRANUS im II. Bande seiner »Physiologie der Gewächse«, Bonn 1838, den »Lebensreizen« ein besonderes, ausführliches Capitel gewidmet (p. 658 ff.). Dass er den Begriff der »Lebensreize« im Wesentlichen richtig erfasst hat, geht aus folgenden Stellen deutlich hervor: »Man kann daher Reizbarkeit auch das Vermögen belebter Körper nennen, gegen Einwirkungen der allgemeinen Natur anders zu reagiren, als geschieht, wenn der Gegenstand der Einwirkung ein Unbelebtes ist« (p. 658). »Alle Agentien der allgemeinen Natur können Reize für das thierische und Pflanzenleben sein, die allgemeinsten aber, ohne welche das Leben nicht bestehen kann, sind: ununterbrochener Zugang organischer Materie, Wasser, atmosphärische Luft und ein gewisser Grad von Licht und Wärme« (p. 664). Nachdem er auf das schnellere Reifen der Früchte hingewiesen, die von Insecten angestochen wurden, sagt er: »In ähnlicher Weise wird die Wirkung der Reize überhaupt Ursache des Wachsthums« (p. 663). Im Hinblick auf die Verschiedenartigkeit der äusseren Einflüsse nimmt TREVIRANUS auch eine verschiedene Reizbarkeit der zur Aufnahme jener Einflüsse bestimmten Organe an: »Jedes Organ hat insofern seine besondere Reizbarkeit, und selbst jedes Individuum hat die seinige.« (p. 660.)

Theodor Fechner in seinem 1848 erschienenen Buche »Nanna« den Pflanzen »ein reich entwickeltes Sinnesleben« zugeschrieben[1]).

Die Weiterentwickelung dieser Auffassung wurde bekanntlich eine Reihe von Decennien hindurch aufgehalten, indem mit dem Aufblühen der experimentellen Pflanzenphysiologie die Versuche einer rein physikalisch-chemischen Erklärung der Reizerscheinungen in den Vordergrund traten. Je genauer man aber in die Einzelheiten und den Ablauf dieser Vorgänge eindrang, desto deutlicher trat schliesslich die Unmöglichkeit zu Tage, dieselben direct physikalisch zu erklären, und durch die Arbeiten von Sachs und Pfeffer kamen die alten Begriffe des Reizes und der Reizbarkeit in schärferer, klarerer Fassung wieder zur Geltung. Eine höchst wichtige Unterstützung erfuhr diese Auffassung durch die berühmten Versuche Ch. Darwin's über die Sensibilität der Wurzelspitzen für den Schwerkraftreiz und der Keimblattscheiden mancher Gräser für den Reiz des Lichtes. Jetzt erst vermochte sich auch die Auffassung gewisser Reizbarkeiten der Pflanzen als Sinnesfähigkeiten eine allgemeinere Anerkennung zu verschaffen. Sachs, Pfeffer, Hanstein, Frank u. a. haben gewisse Empfindlichkeiten der Pflanzen mit den Sinnen der Thiere verglichen oder sie direct als solche bezeichnet. Am eingehendsten und bestimmtesten ist diese Parallelisirung von Fr. Noll[2]) in seinem anregenden Vortrage über »das Sinnesleben der Pflanzen« durchgeführt worden. In neuester Zeit hat sich auch Fr. Czapek[3]) um die Klärung der Vergleichspunkte zwischen der Reizperception und den Reizbewegungen der Pflanzen und der Thiere verdient gemacht.

Mit der Erkenntniss, dass auch den Pflanzen ganz allgemein Sinnesfähigkeiten zukommen, hat aber die weitere Erkenntniss, dass sie auch Sinnesorgane besitzen, nicht gleichen Schritt gehalten.

---

1) Nanna oder Ueber das Seelenleben der Pflanzen. 1848. II. Auflage, herausgegeben von Kurt Lasswitz. Hamburg u. Leipzig 1899. — In diesem merkwürdigen Buche paart sich in ganz unvergleichlicher Weise die feinfühligste poetische Auffassung des Pflanzenlebens mit streng wissenschaftlicher Gedankenschärfe. Was Fechner z. B. im IX. Capitel über die Reizbewegungen der Pflanzen sagt, ist eine ganz klare wissenschaftliche Auseinandersetzung, bei der auch die vorhandene Litteratur sorgfältig benutzt wird. Seine Auffassung der Reizvorgänge als Auslösungen ist so klar, als sie es in damaliger Zeit überhaupt sein konnte.

2) Das Sinnesleben der Pflanzen. Vortrag, gehalten bei dem Jahresfeste der Senckenbergischen Naturforsch. Ges. Frankfurt a. M. 1896.

3) Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 32. Bd. Ferner: Reizbewegungen bei Thieren und Pflanzen. Centralbl. für Physiologie. 1899.

Speciell gilt dies für die Sinnesorgane zur Perception mechanischer Reize. Zwar ist schon im Jahre 1804 von Sydenham Edwards die Sensibilität der bekannten sechs Borsten auf den Blattlappen von Dionaea muscipula entdeckt worden, allein diese für die Reizphysiologie der Pflanzen so bedeutungsvolle Beobachtung fiel bald wieder der Vergessenheit anheim. Es ist gewiss sehr bezeichnend, dass im Verlauf der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts nicht weniger als fünf Forscher unabhängig von einander die Sensibilität der Dionaea-Fühlborsten entdeckt haben: Sydenham Edwards 1804, Nuttal 1818, Curtis 1834, Lindley 1848, Oudemans 1859. In die Lehr- und Handbücher der Botanik fand aber diese ebenso merkwürdige als unbequeme Thatsache keinen Eingang.

Im Jahre 1862 erkannte dann Ch. Darwin die Bedeutung der eigenthümlichen, bandförmigen Fortsätze des Säulenrandes der Blüte bei der Orchideengattung Catasetum als Perceptionsorgane für Stossreize und bezeichnete sie deshalb in treffender Weise als »Fühlhörner oder Antennen«. Auch diese Entdeckung blieb aber von physiologischer Seite so gut wie unbeachtet.

Zu Beginn der sechziger Jahre suchte W. Kabsch in mehreren in der »Botanischen Zeitung« erschienenen Aufsätzen nachzuweisen, dass bei den reizbaren Geschlechtsorganen verschiedener Blüten (Berberis, Centaurea, Helianthemum, Stylidium) Haarbildungen und Epidermispapillen eine Rolle beim Reizvorgange und bei der Reizbewegung spielen. Seine Ausführungen sind aber unklar und nicht beweisend; auch geht aus ihnen nicht hervor, ob er jene Papillen und Haare als wirkliche Perceptionsorgane aufgefasst hat. Im speciellen Theile dieses Buches wird übrigens auf die Angaben von Kabsch noch näher einzugehen sein.

Ungefähr zehn Jahre danach vermuthete Ferd. Cohn in den mehrzelligen gegliederten Haaren der Blattoberfläche von Aldrovandia vesiculosa die Organe der Reizperception. Er liess sich dabei von dem richtigen Analogieschluss leiten, dass diese Haare den sensiblen Borsten des Dionaea-Blattes entsprechen. Fast gleichzeitig (1875) theilte Ch. Darwin in seinem Buch über insectenfressende Pflanzen eine Reihe wichtiger Beobachtungen über die Reizbarkeit der Drosera-Tentakel und Dionaea-Borsten mit.

Im Jahre 1885 entdeckte Pfeffer die Fühltüpfel in den Epidermisaussenwänden verschiedener Cucurbitaceen-Ranken. Er sprach sie ausdrücklich als Perceptionsorgane für Contactreize an und verglich sie dementsprechend mit den Tastkörperchen der menschlichen Haut.

In der II. Auflage meiner »Physiologischen Pflanzenanatomie« 1896 habe ich den »reizpercipirenden Organen« ein eigenes Capitel gewidmet. Es wurde das allgemeine Bauprincip der Perceptionsorgane für mechanische Reize festgestellt, die Histologie der bisher bekannten Organe dieser Art besprochen und durch neue Beobachtungen erweitert und u. a. auch eine kurze Beschreibung der bis dahin unbekannten Fühlpapillen der Staubblätter von Opuntia vulgaris und Portulaca grandiflora mitgetheilt.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass bei nur wenigen Pflanzen bisher Sinnesorgane und überhaupt anatomische Einrichtungen zur Perception mechanischer Reize bekannt sind. Die allgemein herrschende Annahme, dass bei den Pflanzen im Gegensatze zu den Thieren eine diffuse Ausbreitung der Empfindlichkeit Regel, die Localisirung der Empfindlichkeit auf bestimmte Stellen von besonderem anatomischen Bau dagegen Ausnahme sei, entspricht daher nur unseren derzeitigen, sehr lückenhaften Kenntnissen.

III. Begriffsbestimmungen und terminologische Bemerkungen.

Im Hinblick auf den schon oben ausdrücklich betonten Umstand, dass in der Sinnesphysiologie der Pflanzen selbstverständlich blos die der objectiven Beobachtung zugängliche, rein physiologische Seite der Erscheinungen zu behandeln ist, könnte man es für zweckmässig halten, von allen doppelsinnigen Ausdrücken, die auch in der Psychologie gebraucht werden, wie Sinn, Sinnesorgan, Empfindung, Empfindungsvermögen etc. ganz abzusehen und durchaus neue Ausdrücke zu schaffen. Derselbe Gesichtspunkt hat ja auch vor Kurzem Beer, Bethe und v. Uexküll[1]) veranlasst, eine ganz neue »objectivirende« Nomenclatur für die Physiologie des Nervensystems vorzuschlagen. Wenn ich mich dieser Neuerung nicht anschliesse, so ist für mich dabei Folgendes massgebend: ganz abgesehen davon, dass es immer sein Missliches hat, gleich eine ganze Anzahl neuer Ausdrücke einführen zu wollen — ein Umstand, der freilich nicht ausschlaggebend sein darf —, so könnte durch eine von der in der Thierphysiologie üblichen ganz abweichende Nomenclatur leicht der

1) Vorschläge zu einer objectivirenden Nomenclatur in der Physiologie des Nervensystems. Biolog. Centralbl. 1899 und Physiolog. Centralbl. 1900.

Anschein erweckt werden, als handelte es sich bei der Reizaufnahme und Reizleitung im pflanzlichen Organismus um etwas von den analogen Vorgängen im Thiere principiell Verschiedenes. Dieser Anschein muss aber unbedingt vermieden werden. Ich lege das grösste Gewicht darauf, dass die Wesensgleichheit dieser Vorgänge im Thier- und Pflanzenreiche immer wieder zum Ausdruck kommt, und ein Mittel zu diesem Zwecke ist mir der Anschluss an die allgemein übliche Terminologie der Thierphysiologen. Ob sich diese entschliessen werden, in Zukunft von Tangoreceptoren, Stiboreceptoren, Gustoreceptoren, Photoreceptoren statt von Tast-, Geruchs-, Geschmacks- und Sehorganen zu sprechen, entzieht sich meiner Beurtheilung. Ich möchte aber meinen, dass der fernere Gebrauch der bisher üblichen Termini kaum zu den von Beer, Bethe und v. Uexküll befürchteten Missverständnissen Anlass geben wird, so lange man sich des Doppelsinnes, der in den Begriffen Sinn, Empfindung u. s. w. steckt, klar bewusst ist und das Physiologische vom Psychologischen reinlich sondert.

Wenn in der pflanzenphysiologischen Litteratur der letzten Jahre hin und wieder von Sinnesorganen (Perceptionsorganen, Aufnahmsapparaten) geredet wurde, so geschah dies meist in einer Weise, die eine schärfere Präcisirung dieses Begriffes vermissen liess. Sobald nur eine räumliche Sonderung zwischen den Orten der Perception und der Reaction constatirt war, wurde nicht selten von Sinnesorganen gesprochen, ohne Rücksicht darauf, ob das betreffende Organ noch anderen Functionen dient, und ob es in seinem anatomischen Bau auch Anpassungen an die Sinnesfunction erkennen lässt. So hat z. B. Noll in seinem Vortrage über das Sinnesleben der Pflanzen die Vegetationskegel der Wurzeln, die Spitzen der Keimblattscheiden mancher Gräser, die Drüsenköpfchen der Drosera-Tentakel, ja sogar die Gelenkpolster von Mimosa pudica als Sinnesorgane bezeichnet oder sie wenigstens mit solchen verglichen. Auch Czapek[1]) hat in einer Aufzählung von »Aufnahmsapparaten« bei pflanzlichen Objecten gleichzeitig die Spitze von Haupt- und Nebenwurzeln, die Keimscheidenspitze der Gräser, die Lamina vieler Laubblätter, die Fühltüpfel der Ranken und die Fühlpapillen mancher Filamente genannt. Der Begriff »Sinnesorgan« oder »Aufnahmsapparat« ist bei diesen Forschern ein rein physiologischer; in gleicher Weise werden zuweilen auch in der Thierphysiologie die menschliche

1) Jahrbücher für wissensch. Bot. 32. Bd. p. 179.

Haut, die Zungenspitze, der Entenschnabel etc. als Sinnesorgane bezeichnet. So wie aber in diesen, auch verschiedenen anderen Functionen dienenden Organen noch besondere, histologisch differencirte Sinnesorgane, die mannigfachen Typen der Tastkörperchen etc. zu unterscheiden sind, die allein als Sinnesorgane im strengeren Sinne des Wortes gelten können, so muss eine solche Einschränkung des Begriffes auch auf pflanzenphysiologischem Gebiete Platz greifen. Der Begriff »Sinnesorgan« muss ein anatomisch-physiologischer oder, allgemeiner gesagt, ein morphologisch-physiologischer werden, Bau und Function sind gleichmässig zu berücksichtigen.

In diesem Sinne bezeichne ich als Sinnesorgane oder Perceptionsorgane[1]) allgemein alle diejenigen morphologischen, resp. anatomischen Einrichtungen, die im Dienste der Aufnahme eines äusseren Reizes stehen und dementsprechend eine mehr oder minder weitgehende Uebereinstimmung zwischen Bau und Function erkennen lassen.

Bei dieser weitesten Fassung des Begriffes ist es demnach kein integrirendes Merkmal eines Sinnesorgans, dass es den Reiz selbst percipire. Eine blos aus mechanischen Zellen bestehende steife Borste, die mit ihrem kegelförmigen Fussstück in das reizbare Parenchym des Gelenkpolsters von Mimosa Spegazzinii eingekeilt ist, und die bei ihrer Berührung lediglich als ein Hebelapparat wirkt, der die lebendige Kraft des Stosses auf das reizbare Gewebe überträgt, steht im Dienste der Reizperception und ist insofern ein Sinnes- oder Perceptionsorgan im weiteren Sinne des Wortes. Ich werde in diesem Buche alle diejenigen anatomischen Einrichtungen, die auf rein mechanische Weise die Uebertragung eines Stoss- oder Berührungsreizes auf das sensible Bewegungsgewebe des betreffenden Organes vermitteln und so das unmittelbare Werkzeug des Reizes vorstellen, als Stimulatoren bezeichnen. Die Borsten an den Gelenkpolstern von Mimosa Spegazzinii, die Zähne an den Staubblättern von Sparmannia africana sind z. B. solche Stimulatoren. Sie percipiren den Reiz selbst nicht, erleichtern und begünstigen aber die Reizaufnahme.

Als Sinnesorgane im engeren, eigentlichen Sinne des Wortes sind diejenigen Aufnahmseinrichtungen aufzufassen, die zufolge der specifischen Structur ihres sensiblen Protoplasmas einen bestimmten

---

1) Beer, Bethe u. v. Uexküll verwerfen aus den obgenannten Gründen den Ausdruck »Perceptionsorgan« und sprechen von »Receptionsorganen«.

Reiz selbst percipiren[1]); der dadurch geschaffene Reiz- oder Erregungszustand pflanzt sich dann bis zu den Stellen fort[2]), wo er die Veranlassung zu einer bestimmten Reaction giebt — nach mechanischen Reizen meist eine biologisch vortheilhafte Bewegung auslöst. Was an diesen eigentlichen Sinnesorganen der directen Beobachtung zugänglich ist, das ist bekanntlich nicht die »reizempfängliche Structur« des Protoplasmas, auf die es in letzter Instanz vor allem ankommt, das sind vielmehr blos jene speciellen Einrichtungen, welche die Art der Einwirkung, die Angriffsweise des Reizes auf das sensible Protoplasma bestimmen und regeln. Alle unsere Bemühungen, in den Zusammenhang zwischen Bau und Function der Sinnesorgane einzudringen, müssen sich auf diese, die eigentliche Reizung des Protoplasmas gewissermassen blos vorbereitenden Einrichtungen und Actionen beschränken.

In Bezug auf die Sinnesorgane für mechanische Reize handelt es sich also stets darum, zu zeigen, wie durch geeignete anatomische, resp. histologische Einrichtungen die zur Reizung erforderliche plötzliche Deformirung des empfindlichen Protoplasmas besonders leicht und stark wird[3]). Dies ist zugleich das allgemeinste Bauprincip dieser Apparate.

Das Sinnesorgan kann entweder blos Theil einer einzelnen Zelle sein, wie z. B. der Fühltüpfel einer Cucurbita-Ranke, die Fühlpapille eines Opuntia-Staubfadens. Oder man kann die ganze Zelle als Sinnesorgan auffassen, wie z. B. bei der sensiblen Epidermis der Berberis- und Abutilon-Staubfäden, weil hier nicht nur die verdünnten Wandpartien, sondern auch noch andere Theile der ganzen Zelle im Dienste der Reizperception stehen. Endlich kann das Sinnesorgan zwei- bis mehrzellig sein, wie die Fühlhaare der Centaurea-Staubfäden, die Fühlborsten von Aldrovandia und Dionaea. Letztere Beispiele lehren zugleich, dass am Aufbau eines mehrzelligen Sinnesorgans — wie bei den Thieren — nicht immer blos reizpercipirende Zellen betheiligt sind. Häufig nehmen daran, sofern es sich um Sinnesorgane zur Perception mechanischer Reize handelt, auch mechanische Zellen theil, die dann in Bezug auf den eigentlichen

---

1) »Elective Receptionsorgane« im Sinne der von Beer, Bethe u. v. Uexküll vorgeschlagenen Terminologie. Physiol. Centralbl. 1900. p. 140.

2) Wenn gewöhnlich von »Reizfortpflanzung« gesprochen wird, so ist dies nur eine abgekürzte Ausdrucksweise.

3) Vgl. G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. II. Aufl. p. 477.

Perceptionsapparat dieselbe Rolle spielen, wie die früher erwähnten Stimulatoren.

Bei der oben aufgestellten Definition der pflanzlichen Sinnesorgane ist absichtlich vermieden worden, in diesen Begriff auch das Merkmal aufzunehmen, dass das betreffende Organ ausschliesslich oder hauptsächlich zur Reizaufnahme bestimmt sein müsse. Die sensiblen Epidermiszellen eines Berberis- oder Abutilon-Staubfadens, einer Ranke vollziehen neben der Reizperception auch die Schutzfunction eines Hautgewebes, und auch diese Leistung spricht sich in ihrem Bau entschieden aus. Soll aber die Sinnesfunction einer solchen reizempfänglichen Epidermis und die damit im Zusammenhang stehende Structur betont werden, so werde ich im Nachfolgenden die betreffende Epidermis als Sinnesepithel bezeichnen.

In der Mehrzahl der Fälle stehen die betreffenden Sinnesorgane allerdings ausschliesslich oder doch hauptsächlich im Dienste der Reizperception. Das sind dann Sinnesorgane im engsten, eigentlichsten Sinne des Wortes; sie reihen sich den übrigen anatomisch-physiologischen Gewebesystemen und localen Apparaten gleichwerthig an.

Alle jene Zellen der Sinnesorgane, in deren Protoplasma sich die Reizperception vollzieht, sollen im Nachfolgenden als Sinneszellen bezeichnet werden, unbekümmert darum, ob die Reizaufnahme ihre ausschliessliche Aufgabe ist oder nicht. Dabei wird aber vorausgesetzt, dass sich die Sinnesfunction auch im histologischen Bau der betreffenden Zellen ausspricht. Diese Einschränkung ist nothwendig, weil sonst, rein physiologisch betrachtet, fast jede lebende Zelle des Pflanzenleibes als Sinneszelle zu betrachten wäre; denn äussere Reize percipirt wohl jede lebende Pflanzenzelle.

Der Sinn für die Wahrnehmung mechanischer Reize, dessen Organe in diesem Buche besprochen werden, deckt sich nur theilweise mit dem sogenannten Gefühlssinn der Thiere. Denn dieser letztere vermittelt nicht nur Druck- und Tastempfindungen, auch Schmerz- und Temperaturempfindungen fallen in seinen Bereich. Man hat deshalb in neuerer Zeit den Begriff des Gefühlssinns, da er sehr verschiedene Empfindungsqualitäten umfasst, als zu unbestimmt fallen gelassen. Namentlich haben sich hervorragende Psychologen dagegen ausgesprochen[1]), diese allerdings auch aus dem

1) Vgl. W. Wundt, Grundzüge der physiolog. Psychologie. 4. Aufl. I. Bd. p. 285. Fr. Jodl, Lehrbuch der Psychologie. Stuttgart 1896. p. 171.

Grunde, weil in der Psychologie mit dem Ausdruck »Gefühl« ein ganz anderer Sinn verbunden wird, als in dem physiologischen Begriff »Gefühlssinn«. Am genauesten entspricht der Sinn des pflanzlichen Organismus, mit dessen Organen wir uns im Nachfolgenden zu beschäftigen haben, dem Tastsinn der Thiere, und ich würde nicht zögern, ganz allgemein von den Tastorganen, den Tastpapillen, Tasthaaren der Pflanzen zu sprechen, wenn nicht zu dem Begriffe des Tastens eine active Bewegung des reizpercipirenden Organes oder Organismus gehören würde. Dieser Bedingung entsprechen im Pflanzenreich, abgesehen von den activ beweglichen Formen der Thallophyten und den Schwärmsporen blos die Ranken der höher entwickelten Gewächse, die im wahren Sinne des Wortes tastende Bewegungen ausführen, bevor sie nach Berührung mit einem festen Körper die Reizbewegung vollziehen. Das insectenfangende Blatt von Dionaea muscipula, das Filament des Staubfadens von Berberis vulgaris lässt aber der Reizbewegung keine Tastbewegung vorausgehen, sondern wartet unbeweglich auf das den Stossreiz ausübende Insect. Nun ist es natürlich für den Reizvorgang selbst und für das Wesen des betreffenden Sinnes und Sinnesorganes ganz gleichgültig, ob die lebendige Kraft des Stosses, die zur Deformirung des sensiblen Protoplasmas führt, von dem reizenden Fremdkörper oder dem reizpercipirenden Organismus ausgeht, allein der altherkömmliche Sprachgebrauch spricht nur in letzterem Falle von »Tasten«. Indem ich diesem Sprachgebrauch Rechnung trage, aber auch nur deshalb, will ich die im Nachfolgenden zu beschreibenden Sinnesorgane für mechanische Reize als Fühltüpfel, Fühlpapillen, Fühlhaare, Fühlborsten bezeichnen, wie ich dies bereits in meiner »Physiol. Pflanzenanatomie« gethan habe. Im gleichen Sinne wird ja auch häufig in der zoologischen Litteratur von Fühlhaaren statt von Tasthaaren etc. gesprochen. Dass der Ausdruck »Gefühl«, wie oben erwähnt wurde, mehrdeutig ist und in der Psychologie in einem ganz anderen Sinne gebraucht wird, ist wohl kein triftiger Grund, um die vorhin genannten bequemen Ausdrücke zu vermeiden.

IV. Untersuchungsmethoden.

Der Nachweis, dass irgend ein bestimmtes Organ als Sinnesorgan fungirt, ist bei den Pflanzen mit denselben Schwierigkeiten verknüpft, wie bei den niederen Thieren, deren Organisations-

verhältnisse von denen des Menschen und überhaupt der Wirbelthiere wesentlich abweichen.

Einen wichtigen Fingerzeig für die Auffindung von Sinnesorganen liefert in der Regel die Beobachtung, wie und wo das betreffende Organ (Staubblatt, Laubblatt etc.) unter natürlichen Verhältnissen gereizt wird. Die jeweils ausgelöste Reizbewegung hat stets eine biologische Bedeutung, und das Auftreten von Sinnesorganen steht mit dieser in einem meist nicht schwer zu überblickenden Zusammenhang. An den natürlichen Reizstellen hat man daher vor allem nach Perceptionsorganen zu suchen. Für die weitere Untersuchung und Beweisführung stehen sodann verschiedene Wege offen.

Am entscheidendsten ist in dieser Hinsicht natürlich das physiologische Experiment. Wenn man z. B. beobachtet, dass schon bei leichter Berührung der Borsten auf der Oberseite des Dionaea-Blattes oder einer Borste auf der sensiblen Gelenkhälfte des primären Blattstiels von Mimosa pudica die Reizbewegung ausgelöst wird, während an anderen Stellen eine kräftigere Berührung nothwendig ist, um die Reizung zu erzielen, so ist in diesen und ähnlichen Fällen direct nachgewiesen, dass die betreffenden Organe Stellen erhöhter Empfindlichkeit repräsentiren, d. i. als Sinnesorgane im weitesten Sinne des Wortes dienen. — Sehr häufig sind aber die fraglichen Organe viel zu klein, um mit ihnen direct experimentiren zu können. So ist es z. B. ganz unmöglich, experimentell festzustellen, ob die Fühlpapillen der Opuntia-Staubfäden, die Fühltüpfel der Cucurbitaceen-Ranken thatsächlich als Sinnesorgane fungiren. In solchen Fällen hat die Untersuchung andere Wege einzuschlagen.

Wenn von einer anatomischen Einrichtung vermuthet wird, dass sie zur Perception mechanischer Reize dient, so wird man, falls das Experiment ausgeschlossen ist, zunächst festzustellen haben, ob der Bau dieser Einrichtung eine erleichterte Reizperception, d. h. eine leichtere und ausgiebigere Deformation des Protoplasmas ermöglicht. Es fällt in der Regel nicht schwer, auf Grund der Gestaltung, der Dickenverhältnisse der Zellmembranen und der Lagerung der betreffenden Vorrichtung, mit Sicherheit angeben zu können, ob ein bestimmter mechanischer Reiz an dieser Stelle eine stärkere Deformirung des Protoplasmas zur Folge haben muss, als an anderen Stellen des reizbaren Organes (Staubfadens, Blattes etc.). Ist so die Mechanik der fraglichen Einrichtung festgestellt und der Nachweis der Uebereinstimmung zwischen Bau und Function erbracht, dann ist die Auffassung dieser Einrichtung als eines Sinnes- oder

Perceptionsorganes vollkommen gerechtfertigt. Auf Grund einer solchen Argumentation hat z. B. PFEFFER die Fühltüpfel einiger Cucurbitaceen-Ranken als Einrichtungen zur Erleichterung der Reizperception aufgefasst, obgleich sie den Ranken anderer Pflanzen fehlen.

Je einfacher die fragliche Einrichtung gebaut ist, desto grösser ist aber die Möglichkeit, dass sie auch anderen Zwecken dient oder sogar eines anderen Zweckes halber da ist, und dass die Sinnesfunction gewissermassen blos eine unbeabsichtigte Nebenfunction der betreffenden Einrichtung vorstellt. Es ist daher stets nothwendig, auch vergleichend anatomisch vorzugehen, und zwar wird sich die Vergleichung nach drei Richtungen hin zu bewegen haben.

Man wird erstens nachsehen müssen, ob die als Sinnesorgan angesprochene Einrichtung auf das reizbare Organ der betreffenden Pflanze beschränkt ist, oder ob sie auch an anderen nicht reizbaren Organen derselben Pflanzenart auftritt. Ist letzteres der Fall, so kann zwar die betreffende Einrichtung noch immer als Perceptionsorgan fungiren, allein der die Perception erleichternde Bau ist dann nicht das Ergebniss einer besonderen Anpassung an die Sinnesfunction, und nur in diesem Falle wird man streng genommen von einem eigentlichen Sinnesorgan sprechen dürfen.

Zweitens hat sich die Vergleichung auf die gleichnamigen Organe verschiedener nahe verwandter Pflanzenarten zu erstrecken, von denen die einen reizbar, die anderen nicht reizbar sind. Wenn nur die ersteren die fraglichen Perceptionsorgane besitzen, die letzteren dagegen nicht, so liegt darin eine Bestätigung der Sinnesfunction der betreffenden Einrichtung. So sind z. B. die mechanisch reizbaren Drüsenköpfchen der Tentakel von Drosera rotundifolia mit Fühltüpfeln versehen, während die mechanisch nicht reizbaren Tentakel von Drosophyllum lusitanicum derselben entbehren.

Drittens endlich wird die Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte Einrichtung als Sinnesorgan fungirt, um so grösser sein, je grösser die Zahl der reizbaren, unter einander nicht oder nur entfernt verwandten Pflanzenarten ist, bei denen dieselbe Einrichtung wiederkehrt. So ist z. B. der Umstand, dass winzig kleine, meist zartwandige Papillen an den Staubfäden von Opuntia vulgaris, Portulaca grandiflora und verschiedener Centaureen, an der Columna von Stylidium graminifolium und an den Antennen von Catasetum Darwinianum auftreten, wohl ein sehr triftiger Grund, diese Papillen

als Organe der Reizperception aufzufassen, ganz abgesehen davon, dass schon ihr Bau zu Gunsten dieser Ansicht spricht.

Im Grossen und Ganzen ist dies auch die Methodik der Untersuchungen über die Sinnesorgane, speciell die Tastorgane der Thiere. In den meisten Fällen ist das physiologische Experiment als directes Erkennungsmittel nicht anwendbar, da die betreffenden Organe viel zu klein sind. Da hat dann die vergleichend-morphologische Untersuchung einzusetzen und auf Grund der unbestreitbaren Thatsache, »dass der specifischen Function stets auch eine specifische Organisation zu Grunde liegt«, aus dem Bau auf die Function zu schliessen[1]). Wer die Berechtigung und Beweiskraft dieses Untersuchungsverfahrens bestreiten wollte, der würde damit zugleich die Möglichkeit leugnen, bei Thieren und Pflanzen mikroskopisch kleine Sinnesorgane überhaupt aufzufinden.

In einem Punkte ist der Zoologe und Thierphysiologe allerdings im Vortheil, wenn es sich um die Erkennung eines Sinnesorganes handelt: in oder zwischen den Sinneszellen endigen stets Nervenfasern, und häufig hat man schon diesen directen Zusammenhang mit dem Nervensystem, das Vorhandensein einer Nervenendausbreitung, für genügend erachtet, um das betreffende Endorgan als Sinnesorgan zu charakterisiren. Ein untrügliches Kennzeichen ist allerdings auch das nicht, denn auch an andere Organe, z. B. an drüsige Apparate, können Nervenfasern herantreten. Bei den Pflanzen fehlen allem Anscheine nach in jenen Organen, die mit Sinneswerkzeugen für mechanische Reize ausgestattet sind, fibrilläre Structuren, die den Nervenfibrillen an die Seite zu stellen wären. Der Reiz pflanzt sich von Zelle zu Zelle in den zarten Plasmaverbindungen fort, welche die Zellwände durchsetzen. Doch wird auf diesen Punkt noch ausführlicher im Schlusscapitel dieses Buches zurückzukommen sein.

In Bezug auf die technischen Untersuchungsmethoden, die ich angewendet habe, kann ich mich ganz kurz fassen. Die betreffenden Objecte wurden theils im frischen, theils im fixirten Zustande untersucht, die Schnitte mit freier Hand, wenn nöthig mit dem Mikrotom hergestellt. Zur mikroskopischen Beobachtung benutzte ich, wenn sehr starke Vergrösserungen nothwendig waren, Reichert's

---

1) Vgl. Oskar u. Richard Hertwig, Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. p. 138.

Objectiv für homogene Immersion $^1/_{12}$ (18[b]) und Zeiss' Objectiv für homogene Immersion $^1/_{12}$, Apert. 1,25, sowie Zeiss' Apochromat 2,0 mm, Apert. 1,30. — Zur Reizung der betreffenden Organe dienten mir in der Regel: 1) eine feine Stahlnadel, 2) ein menschliches Barthaar, im Durchschnitt 140 μ dick und 12 mm lang, 3) ein menschliches Kopfhaar, 94 μ dick und 12 mm lang. Die Nadel wie die Reizhaare waren an entsprechend langen Holzstäbchen als Griffen befestigt.

Zweites Capitel.

Specielle Untersuchungen.

I. Staubblätter.

Opuntia vulgaris.

Die Reizbarkeit der Staubfäden einiger Opuntia-Arten (O. vulgaris, Ficus indica, nana, Tuna) ist schon seit VAILLANT (1669—1722) bekannt. Eine biologische Schilderung ihrer Reizbewegungen hat in neuerer Zeit A. KERNER für O. nana[1]) gegeben. Hiernach dient die fleischige Narbe des kegelförmigen dicken Griffels als Anflugsstelle. Sucht dann das Insect von der Narbe aus in die mit Nektar gefüllte, die Griffelbasis umgebende Grube zu klettern, so berührt es die Filamente der Staubblätter, die sich nun gegen den Griffel, beziehungsweise gegen den Gast zu krümmen und diesen mit Pollen beladen.

Nach SCHULZ[2]) neigen sich bei Opuntia vulgaris die reizbaren Staubfäden bei Berührung durch Insecten einwärts und überschütten die Narben ganz dicht mit Pollen, so dass regelmässig erfolgreiche Selbstbestäubung eintritt.

Meine an O. vulgaris angestellten physiologischen Beobachtungen stimmen mit diesen Angaben überein. Die Filamente der Staubblätter sind ihrer ganzen Länge nach ringsum reizbar, gegen die Basis zu in etwas erhöhtem Maasse, doch tritt, sowie bei Berberis, immer nur eine Einwärtskrümmung der Filamente, also gegen den Griffel zu, ein. Wenn man ein Staubblatt, bloss die Anthere berührend, nach auswärts biegt, so krümmt sich das Filament nur sehr schwach oder gar nicht nach einwärts. Die Krümmung unterbleibt, wenn man das Staubblatt an der Anthere nach einwärts biegt. Das an der Innenseite des Filaments befindliche Bewegungs-

---

1) Pflanzenleben, I. Aufl. 2. Bd. p. 264.

2) Vgl. P. KNUTH, Handbuch der Blütenbiologie. 2. Bd. I. Theil. p. 436.

gewebe ist also direct nur durch Zug reizbar, wobei jene Zugwirkung, die durch eine nicht zu starke Biegung erzielt wird, nur als ein schwacher Reiz zur Geltung kommt. Wenn man aber ein Staubblatt mit einer Pincette an der Anthere der Länge nach zerrt, so ist die Einwärtskrümmung des Filamentes sehr stark.

Während Biegungen des Staubblattes, wobei blos die Anthere berührt wird, keine oder nur eine geringfügige Reizkrümmung zur Folge haben, löst eine gleich starke Biegung, bei der man mit der Nadel das Filament streifend berührt, eine sehr kräftige Reizkrümmung aus. Dieselbe ist stärker, wenn die Biegung nach auswärts, als wenn sie nach einwärts erfolgt. Berührung des Filamentes wirkt also als Reiz, doch muss dieselbe ziemlich kräftig sein, so dass sie zu einer Biegung des Staubfadens führt. Wenn man das Filament bloss ganz schwach streift, so dass keine Biegung erfolgt, so tritt auch keine oder nur eine ganz schwache Einwärtskrümmung ein. Die Deformation der Perceptionsorgane, der Fühlpapillen, welche die Staubfäden besitzen, muss also eine verhältnissmässig ausgiebige sein, damit die Bewegung ausgelöst wird.

Die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen wurden zur Mittagszeit im Juli 1900 bei hoher Temperatur (30° C. im Schatten) an direct besonnten Blüten angestellt. Kühleres Wetter setzt die Reizbarkeit stark herab.

Die als Fühlpapillen entwickelten Perceptionsorgane der Filamente von Opuntia vulgaris sind von mir bereits vor mehreren Jahren aufgefunden und in der II. Aufl. meiner »Physiolog. Pflanzenanatomie« in Kürze beschrieben worden.

Jede der langgestreckten, gegen die Mitte zu etwas verbreiterten Epidermiszellen des Filamentes besitzt annähernd in der Mitte (Taf. I, Fig. 1, 3), selten an einem Ende (Fig. 11) eine kegelförmige Papille, die im Verhältniss zur Flächenausdehnung der Aussenwand der betreffenden Epidermiszelle winzig klein ist (Fig. 3). Während die Länge einer Epidermiszelle 180—200 μ, ihre Breite in der Mitte, dort wo die Papille sitzt, 25—30 μ beträgt, misst die 8—10 μ hohe Papille an ihrer Basis im Durchmesser ca. 10—12 μ, an ihrem abgerundeten, nicht selten etwas überneigenden Scheitel 4—5 μ. An den äusseren längeren Staubblättern werden die Papillen gegen die Basis zu immer kürzer, so dass sie zuletzt kaum mehr vorragen und eher als Fühltüpfel zu bezeichnen sind (Fig. 2). An den inneren kürzeren Staubblättern werden umgekehrt die Papillen gegen die Basis des Filamentes zu etwas höher. Die Aussenwände der Epidermis-,

resp. Sinneszellen sind mässig verdickt, mit einer wohl ausgebildeten, glatten Cuticula versehen. An der Basis der Papille verdickt sich die Wand in mehr oder minder auffallender Weise (Fig. 1, 4), und wenn die Papille relativ hoch ist, so dehnt sich diese Verdickung auch auf den unteren Theil der Papillenwand aus (Fig. 5, 10). Um so auffälliger hebt sich von diesem verdickten Ring der Papillenbasis die äusserst zarte Wand des oberen Theils, resp. des abgerundeten Scheitels der Papille ab. Während jener Ring 4—5 μ dick ist, beträgt die Dicke der zarten Papillenwand bloss 0,6—0,8 μ. Der Uebergang von den verdickten zu den verdünnten Wandtheilen ist ein ziemlich rascher, nicht selten ein fast plötzlicher.

Auf der dünnen Wand der Papille ist die Cuticula wesentlich zarter, als auf den übrigen Theilen der Aussenwand. Darunter befindet sich noch eine ganz schmale Celluloseschicht, so dass der Bau der verdünnten Papillenwand kein wesentlich anderer ist, als der der Aussenwand überhaupt. In der unteren Hälfte des Filamentes sind die Aussenwände der Epidermiszellen mit einem sehr zarten System von Quermaschen bedeckt (Fig. 7). Wie Längsschnitte lehren, handelt es sich um ein Netz von zarten Querrinnen an der Innenseite der Membran, die in der Oberflächenansicht den zarten Querstreifen entsprechen, während die abgerundeten Verdickungsleistchen die Maschenfelder repräsentiren. Dieses Rinnennetz setzt sich, aus weiten unregelmässigen Maschen bestehend, auch auf den verdickten unteren Theil der Papillenwand fort.

Die Sinneszelle wird von einem ziemlich stark entwickelten Plasmaschlauche (mit grossem, beliebig gelagertem Zellkern) ausgekleidet, der in die Papille einen hohlen oder soliden Fortsatz hineinsendet. Derselbe löst sich von der Papillenwand bei Plasmolyse leicht ab.

An älteren Staubblättern sind die Papillen häufig von einer ziemlich stark lichtbrechenden, homogenen, an die Callusbelege der Siebplatten erinnernden Substanz erfüllt, die polsterförmig gegen das Zelllumen vorragt (Taf. I, Fig. 8 a—d). Der Plasmabeleg, der das Polster bedeckt, ist dicker als an anderen Stellen. Häufig ist in dieser homogenen Masse das stark verengte Lumen der Papille als feiner Canal sichtbar. Nicht selten legt sich die fragliche Substanz in Form eines mächtigen Verdickungsringes an jene Zone der Papille an, wo der Uebergang von der verdickten zur verdünnten Wandpartie stattfindet (Fig. 8 d). Dann wird, wenn der Ring zu einer soliden Masse verschmilzt, im oberen Theil der Papille das Plasma

abgekapselt. Nur ausnahmsweise erfolgt diese Abkapselung durch eine Cellulosekappe, wie bei Cereus. — Mit Chlorzinkjod färbt sich die das Lumen der Fühlpapillen mehr oder minder ausfüllende Substanz intensiv rothbraun, mit Anilinblau intensiv blau (mit einem Stich ins Grünliche), wie die Callussubstanz der Siebplatten. Doch ist sie mit dieser stofflich nicht ganz identisch, da sie, mit Kalilauge behandelt, bloss anquillt.

Dass die vorstehend besprochenen Papillen der Epidermiszellen thatsächlich die Perceptionsorgane der reizbaren Staubfäden von Opuntia sind, geht vor allem aus der Thatsache hervor, dass das sensible Plasma unter der äusserst zarten Zellhaut des Papillenscheitels in der exponirtesten, für Berührungsreize zugänglichsten Lage sich befindet. Wenn ein Insect das Filament berührt, wird es vor allem das Papillenplasma deformiren. Diese Deformirung wird in der Weise vor sich gehen, dass durch die Berührung die gewölbte zarte Papillenwand mehr oder minder eingedrückt wird: das bedeutet für die angrenzende Plasmahaut einen tangentialen Zug, resp. Druck, je nachdem die darüber befindliche Membranpartie ihre Wölbung verringert oder verstärkt. In der Mitte der Papille wird ersteres, am Rande letzteres der Fall sein.

Ein Einwand gegen die Auffassung der Papillen als Perceptionsorgane könnte vielleicht aus der Beobachtung abgeleitet werden, dass auch an dem nicht reizbaren Griffel von Opuntia vulgaris, wenn auch nicht Fühlpapillen, so doch wenigstens tüpfelähnliche Membranverdünnungen vorkommen, ganz ähnlich jenen, die man als »Fühltüpfel« an den unteren Partien der Filamente wahrnehmen kann (Taf. I, Fig. 12). Der dicke, gegen die Basis zu kolbig angeschwollene Griffel ist mit einer dickwandigen Epidermis versehen, deren Aussenwände in der Mitte der betreffenden Zellen je einen runden, scharf ausgeprägten Tüpfel besitzen. Die verdünnte Membranstelle ist ca. 1,5 μ dick, der Tüpfelcanal 2—3 μ weit. Im oberen Theil des Griffels ist nur eine geringe Anzahl von Epidermiszellen mit solchen Tüpfeln versehen, gegen die Basis zu werden die Tüpfel häufiger, doch ist ihr Vorkommen ein auffallend ungleichmässiges: auf grössere Strecken hin besitzt wie an den Filamenten jede Zelle einen Tüpfel; daneben giebt es dann wieder Partien der Epidermis, die 100 und mehr Zellen umfassen, von denen nicht eine einzige einen Tüpfel besitzt. Dieses unregelmässige Vorkommen beweist schon, dass man es in diesen Tüpfeln mit functionslosen Gebilden zu thun hat, die zwar phylogenetisch mit den Fühltüpfeln und Fühlpapillen

der Filamente verwandt, resp. identisch sind, deren Uebergreifen auf den nicht reizbaren Griffel aber blos dem Umstande zuzuschreiben ist, dass die histologischen Grenzen benachbarter, functionell verschiedenartiger Pflanzenorgane — hier also der Staubblätter und Griffel — in der Regel keine ganz scharfen sind. In dem Auftreten von Fühltüpfeln auf den nicht reizbaren Flanken mancher Cucurbitaceen-Ranken tritt uns eine analoge Erscheinung entgegen.

An den Blumenblättern habe ich nirgends, auch nicht auf der Oberseite der Blattbasis, Fühlpapillen oder Fühltüpfel beobachtet.

Cereus speciosissimus DC.

Die Reizbarkeit der Staubblätter verschiedener Cereus-Arten hat zuerst Medicus[1]) beobachtet.

Bei der obengenannten Art sind die Staubfäden ca. 6 cm lang. Die grossen Epidermiszellen besitzen eine ähnliche Gestalt wie die von Opuntia, sind also langgestreckt, an ihren Enden etwas verschmälert. Ihre Aussenwände sind schwach oder mässig stark verdickt, die Seiten- und Innenwände zart. Der Protoplast ist als ziemlich dünner Plasmaschlauch entwickelt; der grosse, häufig gelappte oder eingeschnürte Zellkern liegt meist der Aussenwand an und befindet sich häufig in nächster Nähe der Fühlpapille. In jener Zone, in der das Filament mit Fühlpapillen versehen ist, treten in den Epidermis-, resp. Sinneszellen zahlreiche, relativ grosse kugelige Stärkekörner auf, die in der Regel aus einigen (3—4) Theilkörnern zusammengesetzt sind.

Im Gegensatze zu Opuntia kommen die Fühlpapillen nicht auf der ganzen Oberfläche des Filamentes, sondern bloss an seinem obersten Drittel vor. Jede Zelle besitzt nur eine Papille, die in der Mitte, eben so häufig aber auch in der Nähe des oberen oder unteren Zellendes gelegen ist.

Die Papillen sind kleiner als die von Opuntia und von sehr verschiedener Grösse (Taf. I, Fig. 13, 14). Manche erheben sich kaum über das Niveau der Epidermis, so dass sie eher als Fühltüpfel zu bezeichnen wären, andere sind als typische Papillen entwickelt und erreichen eine Höhe von 5—8 μ. Bemerkenswerth ist, dass die Papillen nicht von der unteren Grenze ihres Vorkommens an gegen die

1) F. C. Medicus, Pflanzenphysiologische Abhandlungen. Leipzig 1803.

Antheren zu gleichmässig grösser werden, sondern dass grosse und kleine unregelmässig mit einander abwechseln.

Die Wand der Papille ist gegen ihren Scheitel zu sehr zart und besteht wie bei Opuntia aus der hier dünnen Cuticula und einem schmalen Cellulosehäutchen. Die dünne Wandpartie geht ringsum allmählich in die dickere Aussenwand der Epidermiszellen über, die dort, wo das Lumen der Papille in das Zelllumen mündet, ringsum eine etwas stärkere Verdickung aufweist (Fig. 13, 15). Das Lumen der Papille hat bald nur die Gestalt eines engen, 2—3 μ weiten Canals, der sich an seinem oberen Ende häufig etwas verbreitert und ganz mit Plasma gefüllt ist (Fig. 14 a), bald ist es weiter, im Längsschnitt trichterförmig, wenn die Papille breiter ist und stärker vorragt; dann wird auch das Lumen der Papille nicht ganz von Plasma erfüllt, sondern der ihre Wandung auskleidende Plasmabeleg zeigt bloss unter dem zartwandigen Scheitel der Papille eine grössere Dicke (Fig. 13).

In den grösseren Papillen älterer Staubblätter wird das scheitelständige Plasma nicht selten eingekapselt, indem sich darunter eine uhrglas- oder kappenförmige Membranlamelle bildet, die sich mit ihren Rändern an die Membran der Papillenbasis anlegt. Es ist dies eine Erscheinung, die bekanntlich auch an den Enden oder localen Erweiterungen der Bastzellen verschiedener Pflanzen zu beobachten ist[1]). Im vorliegenden Falle setzt sich die neugebildete Membranlamelle zweifellos auf der Innenseite der Epidermisaussenwand, dieselbe verdickend, fort. Es handelt sich offenbar um nichts anderes, als um eine nachträgliche Membranverdickung durch Apposition einer neuen Hautlamelle; allein dieser Verdickungsprocess ist nicht imstande, auf die zarte Papillenwand überzugreifen Dafür entsteht unter der Papille jene uhrglasförmige Membrankappe als unmittelbare Fortsetzung der apponirten neuen Hautlamelle. Daraus scheint hervorzugehen, dass die der zarten Papillenwand anliegende Hautschicht des Protoplasten, die wir als das eigentliche reizpercipirende Organ desselben zu betrachten haben, die Fähigkeit zur Membranbildung verloren hat. Reizperception und Membranbildung erfordern offenbar ganz verschiedene Plasmastructuren. Eine Partie der Hautschicht, die einmal der Reizperception gedient hat, kann bei unserer Pflanze ihre Structur nicht mehr so weit verändern und umwandeln, dass sie nunmehr zur Membranbildung befähigt wäre.

---

1) Vgl. G. Krabbe, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. 18. Bd. p. 380 ff.

Wie die das Papillenplasma ganz oder theilweise einkapselnde Membrankappe gebildet wird, ob durch eine sich neu differenzirende Plasmahaut oder dadurch, dass vorerst die membranbildende Hautschicht unter der Epidermisaussenwand vom kreisförmigen Rande der Papillenbasis aus weiterwachsend das Loch in ihr gewissermassen schliesst — diese Frage liegt bereits ausserhalb des Bereiches dieser Untersuchungen.

Portulaca grandiflora.

Die Filamente der Staubblätter dieser Pflanze sind ringsum bis auf die nicht sensible basale Partie reizbar. Wird ein Staubblatt nach einwärts gebogen, so krümmt es sich kräftig nach auswärts; wird es nach auswärts gebogen, so krümmt es sich ebenso kräftig nach einwärts. Biegt man es nach der Seite, so krümmt es sich in entgegengesetzter Richtung, doch nicht so kräftig wie nach aus- oder einwärts. Die Reizbewegung erfolgt in allen Fällen nur dann in ausgiebigem Maasse, wenn beim Biegen das Filament berührt wird. Wenn man dabei bloss die Anthere berührt, so tritt keine oder nur eine schwache Reizbewegung ein. In dieser Hinsicht verhalten sich also die Staubfäden von Portulaca wie die von Opuntia: nicht die Biegung als solche, sondern der auf die Fühlpapillen des Filamentes ausgeübte Druck wirkt als Reiz. Dieser Druck muss aber eine gewisse Intensität erreichen, um percipirt zu werden. Beim leisen Streichen des Filamentes mit einer Nadel oder einem Barthaare erfolgt keine Reizung. Die Nadel gleitet dabei über die Fühlpapillen hinweg, ohne sie hinreichend zu deformiren. Durch einen Druck senkrecht zur Oberfläche des Filamentes dagegen, wobei die Fühlpapillen von oben her etwas eingedrückt werden, wird eine kräftige Reizbewegung erzielt. So z. B. wenn man ein Filament mit einer Pincette sanft anfasst, ohne es zu biegen.

Fast jede der längsgestreckten Epidermiszellen des Filamentes weist ungefähr in der Mitte, seltener einem Zellende genähert, eine winzige Fühlpapille auf, die lebhaft an die gleichen Organe von Opuntia erinnert (Taf. I, Fig. 16, 18). Doch ist sie noch kleiner und namentlich niedriger. Die sehr zarte Papillenwand, die gegen die Basis zu allmählich in eine stärker verdickte Wandpartie übergeht, wird von der glatten Cuticula überzogen, die hier nicht merklich dünner ist, als an den übrigen Theilen der Epidermisaussenwand. Darunter befindet sich eine äusserst zarte Celluloselamelle.

Die Form der Papille ist vom Turgescenzzustande der Zelle abhängig. Bei normalem Turgor ragt die kegelförmige Papille verhältnissmässig mehr vor und besitzt eine breite Basis. Der äussere und innere Contour der verdickten Wandpartie rings um die Papille herum geht in bogigem Verlaufe in den Contour der Aussenwand über Fig. 18. Nach erfolgter Plasmolyse ist die Papille weit niedriger; ihr zartwandiger Scheitel ragt oft kaum über das Niveau der Epidermis empor Fig. 17. Unterhalb desselben bildet die Cuticula nunmehr eine ringförmige, seichte aber scharf ausgeprägte Rinne. Offenbar hat sich die Cuticula nicht in dem Masse contrahirt, wie die Celluloseschicht, und sich infolge dessen gefältelt. Auffallend ist ferner, dass die verdickte Wandpartie an der Basis der Papille gegen das Zelllumen zu eine ziemlich scharfe Ringkante bildet, so dass das Lumen der Papille nicht allmählich, wie vor der Plasmolyse, sondern plötzlich in das Lumen der Zelle übergeht.

Auch an Alkoholmaterial ist häufig diese Veränderung der Papillenform zu beobachten.

Der Protoplast der Epidermis-, resp. Sinneszellen bildet einen gleichmässigen Wandbeleg. Bloss in der Papille ist er dicker, so dass das Lumen kleinerer Papillen von Plasma gänzlich ausgefüllt ist; der grosse Zellkern liegt fast immer der Aussenwand an, und zwar in nächster Nähe der Papille, oft sogar unmittelbar unter ihr. Leukoplasten mit Stärkekörnern sind ziemlich häufig. Der Zellsaft ist roth gefärbt.

Unmittelbar unter der Anthere, sowie an der nicht reizbaren basalen Partie des Filamentes fehlen die Fühlpapillen. Knapp über der Insertion des Filamentes wachsen die Epidermiszellen zu sehr grossen, nicht dünnwandigen Papillen aus, die mit der Reizperception nichts zu thun haben. Uebergänge zwischen diesen und den Fühlpapillen kommen nicht vor.

Am Griffel habe ich nur hin und wieder vereinzelte Fühlpapillen aufgefunden. Häufiger treten sie dagegen auf der Oberseite der Blumenblattbasen auf. Ihr Vorkommen an dieser Stelle fällt unter denselben Gesichtspunkt, wie das Vorkommen von Fühltüpfeln am Griffel von Opuntia.

Berberis vulgaris.

Die Staublätter von Berberis führen bekanntlich, wenn ihre Filamente auf der Oberseite (Innenseite) gereizt werden, eine plötzliche

Bewegung aus, indem sie sich gegen die Narbe zu krümmen, und, wenn die Reizung durch ein nektarsuchendes Insect erfolgt ist, den Pollen auf Kopf oder Rüssel desselben abstreifen[1]). Jedes der sechs Staubblätter liegt etwas über seiner Insertion den beiden ei- oder wulstförmigen orangerothen Nektarien auf, die jedes Blumenblatt oberseits trägt (Taf. II, Fig. 1). Der Querschnitt des Filamentes in dieser Zone zeigt eine gerundete Oberseite und zwei flach concave Einsenkungen auf der Unterseite. An seiner Basis ist das Filament etwas angeschwollen und vor seinem Uebergange ins Connectiv etwas verbreitert.

Im Hinblick auf die Lage der Nektarien und des sich ansammelnden Honigs erscheint es begreiflich, dass sich die Reizbarkeit auf die Oberseite des Filamentes beschränkt und auch hier unmittelbar über der Insertionsstelle, sowie im oberen verbreiterten Theile, der an die Anthere grenzt, nicht vorhanden oder nur sehr schwach ausgeprägt ist. Die reizbaren Partien der Oberseite des Filamentes zeichnen sich nun durch den Besitz einer relativ grosszelligen, auffallend papillösen Epidermis aus, die bereits von früheren Forschern beobachtet und in verschiedener Weise mit der Reizbarkeit und der Reizbewegung des Filamentes in Beziehung gebracht worden ist.

Schon Franz Unger[2]) war der Meinung, dass die papillösen Zellen dieses »Epithels« durch einen beliebigen Reiz eine Verminderung ihres Turgescenzzustandes erfahren, und dass dadurch die Reizbewegung verursacht wird. Nach Herstellung des ursprünglichen Turgescenzzustandes soll dann das Filament sich wieder gerade strecken. Unger erblickte also in dem papillösen Epithel der Filamentoberseite sowohl das den Reiz percipirende wie auch das die Bewegung activ herbeiführende Gewebe. Eine ähnliche Ansicht hat Kabsch[3]) geäussert. Nachdem er gleichfalls auf die »ausgezeichnet entwickelten papillenartigen Zellen der inneren Epidermis« hingewiesen, sagt er: »die Wirkung des Reizes würde dann wahrscheinlich darin bestehen, dass sich die Zellen der inneren Epidermis etwas contrahiren, während das zarte Gewebe der äusseren Epidermis sich ausdehnt, wodurch natürlich eine Krümmung des ganzen Staubfadens veranlasst werden muss.«

1) Vgl. H. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten. p. 124.

2) Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855. p. 419.

3) Anatomische und physiologische Beobachtungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Bot. Zeitung 1861. p. 26.

Später hat PFEFFER[1]) im Anschluss an seine bekannten Untersuchungen über die Reizbewegungen der Cynareen-Staubfäden und der Gelenkpolster von Mimosa pudica die Reizkrümmung des Berberis-Staubfadens auf eine plötzliche Turgorsenkung des derbwandigen, zwischen der oberen Epidermis und dem Gefässbündel gelegenen Gewebes zurückgeführt. Dem papillösen Epithel der Filamentoberseite schreibt PFEFFER keine Bedeutung zu, weder bei der Reizperception, noch bei der Ausführung der Bewegung. Gegen diese Auffassung, die man wohl als die herrschende bezeichnen darf, hat sich vor einigen Jahren G. CHAUVEAUD[2]) gewendet, indem er die frühere Ansicht von der activen Rolle des Epithels wieder aufgriff. Er glaubte beobachtet zu haben, dass sich infolge der Reizung das der Innenwand jeder Epithelzelle anliegende dicke Plasmaband plötzlich ausdehnt, und während seine Ränder auf die Radialwände einen Zug ausüben, sich bogig vorwölbt; es soll so mit seiner convexen Seite auf die Aussenwand drücken, so dass die Zelle höher und dabei kürzer wird. Die Folge dieser Verkürzung des Epithels in der Längsrichtung sei dann die Krümmung des Filamentes. Es scheint kaum nöthig, diese sonderbare Ansicht eigens zu widerlegen.

Auf der Oberseite des Filamentes sind die Epidermiszellen nächst der Insertion des Staubfadens nicht papillös. Dann tritt aber rasch eine immer stärkere Vorwölbung der Aussenwände ein, so dass von der ersten Zelle an, die eine schwache Vorwölbung zeigt, die fünfte bis sechste Zelle bereits mit einer typisch ausgebildeten Papille versehen ist. Diese ausgeprägt papillöse Beschaffenheit zeigt die Epidermis bis gegen das obere Ende des Filamentes, wo die Papillen bedeutend niedriger werden. Seitlich reichen dieselben in typischer Ausbildung bis an den äussersten Rand des Filamentes, soweit überhaupt das Insect mit letzterem in Berührung kommen kann. Auf der Unterseite des Filamentes sind die Epidermiszellen gar nicht oder nur schwach papillös. Gegen das Connectiv zu werden die Papillen etwas ausgeprägter, etwa so wie in dieser Zone auf der Oberseite.

Dass die typisch papillöse Epidermis auf dem reizbaren Theil der Oberseite des Filamentes thatsächlich die Berührungsreize percipirt, dass sie also als Sinnesepithel, ihre Zellen als Sinnes-

---

1) Physiologische Untersuchungen. 1873. p. 157.

2) Mécanisme des mouvements provoqués du Berberis. Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris. Tome CXIX. p. 103—105.

zellen zu betrachten sind, geht vor allem daraus hervor, dass schon die leichte Berührung dieses Gewebes mit einem menschlichen Kopfhaar genügt, um die Krümmung des Staubfadens auszulösen, während eine viel stärkere Berührung oder Reibung der Filamentunterseite mit einer Nadelspitze keine Bewegung zur Folge hat. Würde die Reizung in der Weise vor sich gehen, dass der durch die Berührung oder Reibung erzielte Stossreiz bloss rein mechanisch, als Compressions- oder Erschütterungswelle, auf das Bewegungsgewebe übertragen und erst von diesem percipirt würde, dann müsste eine solche Uebertragung auch von der Unterseite her leicht erzielbar sein. Bei genügend intensiver Berührung und Reibung muss sich ja die Erschütterung in dem dünnen Filamente leicht bis zum Bewegungsgewebe fortpflanzen, wenn auch letzteres auf der Oberseite des Filamentes liegt. Da nun die Reizung in diesem Falle unterbleibt, so folgt daraus, dass bei Berührung der papillösen Oberseite die unmittelbar berührten und dadurch etwas deformirten Epithelzellen und nur diese den Reiz percipiren, und dass der dadurch geschaffene Reizzustand erst die Action des Bewegungsgewebes auslöst.

Käme es bei der normalen Reizung auf die directe Deformation des Bewegungsgewebes an, so müsste dieselbe auch auf andere Weise, als durch Berührung der sensiblen Oberseite des Filamentes zu erreichen sein. Wenn man einen Staubfaden mit einer Nadelspitze von aussen her so nach einwärts biegt, dass sich die Anthere dem Fruchtknoten um ca. 1 mm nähert, wobei das Bewegungsgewebe einem gewiss recht ansehnlichen Longitudinaldruck unterworfen wird, so tritt gleichwohl keine Reizbewegung ein. Berührt man dann unmittelbar darauf denselben Staubfaden zur Controle auf der reizbaren Oberseite, so krümmt er sich sofort. Man kann den Staubfaden häufig noch stärker biegen, ohne dass Reizung stattfände; bei sehr starker Krümmung tritt sie allerdings ein, dabei fragt es sich aber, ob die Reizbewegung durch den Longitudinaldruck ausgelöst wird, den das Bewegungsgewebe erfährt, oder durch jenen, dem gleichzeitig das Epithel der Filamentoberseite unterworfen ist. — Wenn man ein Staubblatt mit einer Nadelspitze an der Anthere nach aussen biegt, so dass das Bewegungsgewebe einem longitudinalen Zug ausgesetzt ist, so tritt die Reizkrümmung schon bei geringerer Biegung ein, als wenn diese nach innen, gegen den Fruchtknoten zu erfolgt. Auffallender Weise wird dabei fast niemals der volle Ausschlag bis zur Berührung der Anthere mit der Narbe erzielt, die Reizkrümmung erreicht ihr Ende, wenn die Anthere noch ca. 1 mm

von der Narbe entfernt ist. Berührt man jetzt die empfindliche Oberseite des Filamentes, so findet keine weitere Reizbewegung bis zur Narbe statt.

Aus diesen Versuchen geht jedenfalls hervor, dass Biegungen des Staubfadens, die zu viel ausgiebigeren, auf Druck und Zug beruhenden Deformationen des Bewegungsgewebes führen, als es jene minimalen Deformationen sein können, die bei leiser Berührung der empfindlichen Filamentoberseite eintreten, die Reizbewegungen nicht auslösen. Erst wenn jene Biegungen, resp. die durch sie bewirkten Deformationen ein gewisses Maass überschreiten, und zwar früher bei der Biegung des Staubfadens nach aussen als nach innen, also früher bei Zug als bei Druck, tritt die Reizbewegung ein. Ein Argument gegen den Charakter jenes Epithels als Perceptionsorgan kann aber darin nicht erblickt werden; es spricht ja auch nicht gegen die Function der Fühlborsten des Blattes von Dionaea muscipula, dass das Bewegungsgewebe der Mittelrippe auch durch kräftiges Reiben der Blattoberseite veranlasst wird, die Blattlappen zu schliessen. Die Perception anormaler Reize seitens der Bewegungsgewebe ist eine Erscheinung für sich, die über den Vorgang bei der normalen Reizung, wie sie in den biologischen Verhältnissen begründet ist, nichts aussagen kann.

Die Function der typisch papillösen Epidermis als Sinnesepithel geht auch daraus hervor, dass ihre Ausdehnung auf der Filamentoberseite gerade nur so weit reicht, wie die Reizbarkeit dieser letzteren. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht der Umstand, dass, wie schon Pfeffer[1]) gefunden, die kurze papillenlose Zone unmittelbar über der Insertionsstelle des Filamentes nicht reizbar ist. —

Die Sinneszellen liegen in Längsreihen und sind im unteren und mittleren Theile des Filamentes nur wenig länger als breit, oft nur ebenso lang oder selbst etwas kürzer (Taf. II, Fig. 7); gegen das obere nicht sensible Ende des Filamentes zu sind sie etwas gestreckt. Die Zellen benachbarter Reihen alterniren in der Regel mit einander, so dass ihr typischer Grundriss ein Sechseck ist. Doch kommen zuweilen auch Querreihen zustande. — Auf Querschnitten sieht man, dass die Papille, welche durch Vorwölbung der gesammten Aussenwand der Sinneszellen gebildet wird, ungefähr eben so hoch ist, wie der untere Theil der Zelle, zuweilen noch etwas höher. Die Gesammthöhe der Zelle beträgt ca. 27 μ, ihre Breite 20 μ. Die Papille ist breit kuppenförmig, oben abgerundet (Taf. II, Fig. 2, 3).

1) l. c. p. 157.

Der Protoplast der Sinneszellen ist mächtig ausgebildet. Er bildet einen starken Wandbeleg, der besonders an der Innenwand, wo in der Regel auch der grosse scheibenförmige Zellkern liegt, besonders dick ist. Nicht selten durchziehen Plasmastränge den Saftraum. Dieser Plasmareichthum unterscheidet die Sinneszellen in auffallender Weise von den nicht sensiblen plasmaarmen Epidermiszellen der Filamentunterseite. — Auffallend sind ferner die orangerothen, mit Stärkekörnchen vollgepfropften rundlichen Chromoplasten der Sinneszellen, die in der Regel in der basalen Plasmaanhäufung liegen. Es ist bemerkenswerth, dass bloss das Sinnesepithel so stärkereich ist, während die nicht sensiblen Epidermiszellen des Filamentes und Connectivs nur wenige oder gar keine Stärkekörner enthalten.

Die Aussenwand der Sinneszelle, durch deren Vorwölbung die Papille entsteht, besitzt eine ziemlich kräftige glatte Cuticula, unter welcher sofort die Celluloseschicht liegt. Hier und da weist die Cuticula winzig kleine Knötchen oder linsenförmige Verdickungen auf. Die Dicke der Wand beträgt, abgesehen von der später zu besprechenden Randpartie, ca. 2,7 μ. Sie grenzt mit vollkommen glatter Fläche an den Plasmakörper, sowie auch dieser bei Plasmolyse sich stets ganz glatt von der Papillenwand ablöst.

Die äusserste Randpartie der Membran, die unmittelbar an die Radialwände grenzt, ist fast immer nach Art des Hautgelenkes des Spaltöffnungsapparates merklich verdünnt (Taf. II, Fig. 2, 8). Die schmale verdünnte Stelle, die rings um die Zelle herumläuft, geht meist allmählich in die dickeren Wandtheile über. Bei Quellung mit verdünnter Schwefelsäure wird der Unterschied in der Wanddicke auffälliger, auch ist jetzt der Uebergang von der dünnen zur dickeren Wandpartie ein mehr plötzlicher (Fig. 3). An den Zellecken vertieft sich diese schmale Rinne in der Membran ziemlich häufig zu einem schräg aufwärtsgerichteten Tüpfelcanal, der mit Plasma erfüllt ist (Fig. 4). Auf Querschnitten sieht man diese Tüpfel begreiflicher Weise nur selten, und auch an Oberflächenschnitten können sie nur dann gut wahrgenommen werden, wenn ihre Schrägstellung keine zu starke ist. Von ihrem Vorhandensein und der relativen Häufigkeit ihres Vorkommens überzeugt man sich am besten dadurch, dass man gut fixirte Oberflächenschnitte mit verdünnter Schwefelsäure behandelt und die Zellmembranen verquellen lässt. Dann sieht man an den Ecken der Protoplasten häufig die kleinen, warzen- oder zitzenförmigen Fortsätze, welche die Tüpfelcanäle ausgefüllt haben (Fig. 5).

Sie erinnern an die reizpercipirenden Plasmawärzchen der Drosera-Tentakel, nur dass letztere an jedem Protoplasten in grösserer Anzahl und constant auftreten.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die gelenkartige Verdünnung der Aussenwand der Sinneszellen eine erleichterte Reizperception zur Folge hat. Wenn eine Papille von oben her berührt, resp. gedrückt wird, dann wird der verdünnte Membranstreifen an der Papillenbasis eine schwache Ausbiegung erfahren, zum mindesten wird eine Charnierbewegung eintreten, wobei die der Concavseite anliegende Plasmahaut tangential gedrückt werden muss. Wenn eine Papille seitlich gestossen wird, wie dies der Fall ist, wenn das Insect die reizbare Fläche streift, dann wird ihr basales Hautgelenk eine kleine seitliche Verschiebung der Papille gestatten; auch in diesem Falle wird es infolge der Charnierbewegung des Hautgelenkes zu entsprechenden Deformationen der anliegenden Plasmahaut kommen.

Dass die geschilderte Einrichtung thatsächlich mit der Reizperception im Zusammenhange steht, geht u. a. auch daraus hervor, dass die schwach papillösen Epidermiszellen der Filamentunterseite, sowie die stark papillösen Epidermiszellen der Blumenblätter[1]) jene Membranverdünnungen der Papillenbasis nicht zeigen.

Die Radialwände der Sinneszellen sind ziemlich zart. Während die radialen Längswände ziemlich tüpfelreich sind, erweisen sich die radialen Querwände als ungetüpfelt. Unter der Voraussetzung, dass die Schliesshäute der Tüpfel an den Längswänden von plasmatischen Verbindungsfäden durchsetzt sind, würde sich also ein localer Reiz im Sinnesepithel zwar in der Querrichtung des Filamentes, nicht aber in der Längsrichtung ausbreiten können.

Eine solche Reizfortpflanzung im Epithel selbst dürfte aber aus dem Grunde überflüssig sein, weil an den stark verdickten Innenwänden, welche die Sinneszellen von dem angrenzenden Bewegungsgewebe trennen, ziemlich zahlreiche seichte Tüpfel auftreten, an deren dicken Schliesshäuten man in günstigen Fällen schon ohne jede Färbung jene zarte Querstreifung beobachten kann, die das

---

1) Die Blumenblätter sind beiderseits stark papillös. Die Papillen sind aber nicht breit kuppenförmig, wie auf der Filamentoberseite, sondern mehr spitz kegelförmig und häufig etwas gekrümmt. Die abgerundete Papillenspitze ist auffallend stark verdickt. Auch sind die Epidermiszellen viel plasmaärmer, die Kerne bedeutend kleiner, als die des Sinnesepithels des Filamentes.

Vorhandensein von Plasmaverbindungen anzeigt (Fig. 6)[1]. Da auch die tüpfelreichen Wände der Bewegungszellen von Plasmafasern durchsetzt sind, so kann jeder locale, von dem Sinnesepithel percipirte Reiz, resp. der dadurch bewirkte Erregungszustand, dem Bewegungsgewebe direct übermittelt werden und sich in diesem nach allen Richtungen hin ausbreiten.

Mahonia Aquifolium.

Die Staubblätter dieser Pflanze sind nicht gleichmässig gekrümmt, sondern unterhalb der Anthere, d. i. etwas über der Mitte mit einem stark vorspringenden Knie versehen. Von dieser Stelle an ist das Filament reizbar, und zwar so wie bei Berberis bloss auf der Oberseite. Unterhalb der Anthere, rechts und links vom Knie, ist das Filament mit je einem lappenförmigen Anhängsel versehen, das merkwürdiger Weise einen blumenblattartigen Bau besitzt. Seine Epidermis ist nämlich beiderseits mit denselben kegelförmigen, an der Spitze stark verdickten Papillen versehen, wie sie auch an den Blumenblättern auftreten. Die Function dieser beiden Anhängsel ist mir nicht bekannt. Mit der Reizperception haben sie nichts zu thun. Ihre Berührung führt nicht zur Reizbewegung des Filamentes.

Diese letztere tritt vielmehr bloss ein, wenn die Oberseite des Filamentes etwa von der Mitte des Knies an bis knapp über der Insertionsstelle berührt wird. Da die Staubfäden im ungereizten Zustande nur wenig zurückgeschlagen sind, so sind ihre stark vorspringenden Kniee diejenigen Stellen, die vom eindringenden Insectenrüssel am sichersten gestreift werden. Hier ist denn auch das Sinnesepithel verhältnissmässig am ausgesprochensten papillös, obgleich die mässig vorgewölbten Aussenwände lange nicht jene auffallenden Papillen bilden, wie bei Berberis. Auch von der Kniestelle abwärts bis knapp gegen die Insertion des Filamentes sind die Sinneszellen mit mehr oder minder vorgewölbten Aussenwänden versehen. Bisweilen ist die Vorwölbung kaum angedeutet, bisweilen ziemlich beträchtlich. Die Form der Zellen weicht auch insofern von jener bei Berberis ab, als sie bei ungefähr gleicher Länge bedeutend schmäler sind. — Die Ränder der Aussenwände sind kaum merklich verdünnt.

---

1) Nicht zu verwechseln mit der Querstreifung der Schliesshäute ist eine nicht selten auf radialen Längschnitten zu beobachtende gleichmässige Querstreifung der verdickten Innenmembran, die auf Wassergehaltsdifferenzen zu beruhen scheint.

Auf dem gegen das Connectiv abfallenden Theile des Knies, sowie auf der angrenzenden Partie des Connectivs selbst ist der Staubfaden mit einer ausgesprochen papillösen Epidermis versehen. Allein die Papillen zeigen an ihrer Spitze dieselbe polsterförmige Membranverdickung, wie an den Blumenblättern und an den Anhängseln der Filamente. Auf der nicht sensiblen Unterseite des Filamentes sind die Aussenwände der Epidermiszellen höchstens andeutungsweise vorgewölbt.

Wenn nach dem Vorausgegangenen die Zellform des Sinnesepithels nichts Besonderes darbietet, so unterscheidet sich dafür der Inhalt seiner Zellen um so auffallender von jenem der übrigen Epidermiszellen. Die Sinneszellen fallen zunächst durch ihren Plasmareichthum auf. Der grosse Zellkern liegt meist der Innenwand an; einzelne Plasmastränge und -platten durchziehen den Saftraum in radialer Richtung. Häufig erstreckt sich ein dickerer Plasmabalken vom Zellkern empor gegen die Mitte der Aussenwand. Es ist bemerkenswerth, dass bei Plasmolyse diese Plasmastränge meist fest an der Wand haften bleiben.

Auffallend ist ferner wie bei Berberis der Reichthum der Sinneszellen an ziemlich grossen, goldgelben Chromoplasten, die im benachbarten Bewegungsgewebe, sowie in den nicht sensiblen Epidermiszellen der Filamentunterseite nur spärlich vorhanden sind.

Abutilon striatum Dicks.

Wie bei den meisten Malvaceen sind auch bei Abutilon die zahlreichen Staubblätter mit einander verwachsen. Blos die oberen 4—8 mm langen Enden der Filamente sind frei und namentlich gegen die Anthere zu ringsum reizbar. Die Bewegung erfolgt gegen die berührte Seite zu.

Die Epidermiszellen sind mässig längsgestreckt, ihre Querwände normal zur Längsachse gerichtet. Im oberen Theile des Filamentes zeigen die Aussenwände eine sehr ausgesprochen papillöse Vorwölbung, die sich gegen unten zu allmählich verliert. Die schalenförmige Aussenwand ist mit einer ausnehmend starken Cuticula versehen, die 7—8 kräftige, häufig etwas geschlängelte Längsleisten aufweist. Auf Querschnitten sieht man, dass es sich um dicke Cuticularfalten handelt (Taf. II, Fig. 11). Gegen die Ränder der Aussenwand zu wird die Cuticula bedeutend dünner (Fig. 9, 10, 11), die Leisten, resp. die Fältelung, sind hier nur schwach angedeutet. An

den Zellenden, neben den Querwänden verschwinden sie vollständig. Da die Celluloseschichten der Aussenwände zart sind, so ist mit dem Dünnerwerden der Cuticula eine beträchtliche Verdünnung der ganzen Aussenwand verbunden. Das fällt namentlich auf Längsschnitten auf, die zugleich lehren, dass die an die ungemein zarten Querwände angrenzenden dünnen Partien der Aussenwände an den oberen (akroskopen) Zellenden an der Vorwölbung nicht betheiligt sind (Fig. 9). Die Dicke dieser zarten, wie wir gleich sehen werden als Gelenke fungirenden Membranstellen beträgt 1,5—1,8 μ, während die vorgewölbten Theile der Aussenwände in ihrer Mitte 4 μ dick sind. Am unteren (basiskopen) Zellende ist die Aussenwand gleichfalls dünner, doch meist steil aufgerichtet, nicht selten so steil, dass die Papille hier am stärksten ausgeprägt ist.

Auffallend ist der grosse Plasmareichthum der als Sinneszellen fungirenden Epidermiszellen. Der Zellkern ist central gelagert, von Leukoplasten oder blassen Chlorophyllkörnern umgeben, die Stärkeeinschlüsse enthalten. Die zahlreichen Vacuolen waren bei der von mir genauer untersuchten weissblütigen Varietät farblos, doch habe ich sie früher bei einer buntblütigen mit rothem Zellsaft erfüllt gesehen.

Die Mechanik des Reizvorganges ist nach dem über den Bau der Aussenwände Gesagten leicht zu verstehen. Der vorgewölbte, dickwandige, mit einer mächtigen Cuticula versehene Theil der Aussenwand repräsentirt eine relativ starre Schale, die ringsum mit einem dünnen Hautgelenk versehen ist. Dieses Gelenk erfährt seine vollkommenste Ausbildung am oberen Zellende. Wenn ein fester Körper auf die Schale drückt, so findet eine entsprechende Verbiegung der Gelenkstellen statt. Wegen der mehr oder minder excentrischen, gegen das untere Zellende verschobenen Lage der Schale ist die Art der Verbiegung am oberen Zellende eine andere als am unteren. Am oberen Zellende wird eine scharfe Einknickung des dünnen Hautgelenkes erfolgen, am unteren Zellende eine noch stärkere Vorwölbung. Die angrenzende Plasmahaut wird also am oberen Hautgelenk stark gezerrt, am unteren etwas weniger stark gedrückt werden.

Von dem thatsächlichen Auftreten dieser Deformationen kann man sich in der Art überzeugen, dass man von in Alkohol fixirten Filamenten in verschiedener Weise Längsschnitte herstellt: 1) mit dem Mikrotom nach erfolgter Paraffineinbettung; 2) mit dem Rasirmesser zwischen Hollundermark. Im ersteren Falle beobachtet man die

Aussenwände in ihrer ursprünglichen Form und Lage. Eine Einknickung des Gelenkes am oberen Zellende ist nicht zu beobachten, doch ist die Einknickungsstelle immerhin bereits angedeutet (Taf. II, Fig. 9). Im zweiten Falle hat der Druck seitens des Hollundermarks das scharfe Einknicken der Aussenwand an ihrer schwächsten Stelle, am oberen Zellende zur Folge (Fig. 10). Die zarten Querwände werden dabei schwach S-förmig verbogen. Am unteren Zellende ist die schwache Aussenwand anscheinend noch etwas mehr vorgewölbt, doch ist die Deformation hier viel weniger auffallend und wegen der wechselnden Steilheit des Gelenkstreifens auch nicht so sicher zu constatiren, wie die Einknickung am oberen Zellende. Hier, wo die Deformation ihr Maximum erreicht, befindet sich zweifellos die hauptsächlichste Perceptionsstelle des Protoplasten.

Unter natürlichen Verhältnissen wird die Einknickung des oberen Gelenkstreifens selbstverständlich nicht so stark sein, wie im obigen Experimente, doch wird bei der grossen Zartheit des Gelenkes schon ein schwacher Druck die Deformation hervorrufen können.

Der Bau des Sinnesepithels der Filamente scheint übrigens bei den verschiedenen Gartenvarietäten von Abutilon striatum ziemlichen Schwankungen unterworfen zu sein; es ist dies begreiflich, da viele dieser Gartenformen Bastarde sind. Bei einer gelbblühenden Varietät fand ich, dass die Papillen an den unteren Zellenden zahnartig schräg nach abwärts vorragten. Es lag hier also nur eine Weiterbildung der schon bei der früher untersuchten Varietät an den basalen Enden der Sinneszellen angedeuteten Einrichtung vor.

Die Griffel sind vollkommen glatt, die Epidermisaussenwände gleichmässig schwach verdickt. Auch die Blumenkrone ist nicht papillös.

Bei den von mir untersuchten Malvaceen mit nicht reizbaren Filamenten (Malva, Hibiscus, Anoda, Lavatera) ist die Epidermis der Filamente glatt, nicht papillös; die Aussenwände (sammt der Cuticula) sind ziemlich zart und ihre Randpartien nicht verdünnt.

Nach Fritz Müller sind Kolibris die Bestäuber der brasilianischen Abutilon-Arten. Die Reizbewegungen der Staubblätter werden wohl dabei wie in anderen derartigen Fällen die Pollenabladung auf den Blumenbesucher begünstigen[1]).

---

1) Vgl. Hermann Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten. Leipzig 1873. p. 173.

Cynareen.

Die fünf Filamente der Blüte von Centaurea und anderen Cynareen sind im ungereizten Zustande bogig nach aussen gewölbt. Nach einer Berührung strecken sie sich gerade, verkürzen sich dabei ansehnlich und ziehen so die Antherenröhre, in der der Griffel steckt, herab. Infolge dessen tritt aus der Oeffnung der Antherenröhre reichlich Blütenstaub heraus, dem häufig auch die Griffelspitze folgt. Auf die Bedeutung dieses Vorganges für die Fremdbestäubung brauche ich hier nicht näher einzugehen; ebenso darf ich als bekannt voraussetzen, dass die Physiologie der Reizbewegungen der Cynareen-Staubfäden seit Cavolo (1764) von zahlreichen Forschern, wie Ferd. Cohn, Kabsch, Fr. Unger, Hofmeister, besonders aber von Pfeffer[1]) zum Gegenstande sehr eingehender Untersuchungen gemacht worden ist.

Die Filamente der Staubblätter von Centaurea und den meisten anderen Cynareen sind mit eigenthümlichen Haaren oder Papillen versehen, die schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Anatomen und auch Physiologen auf sich gelenkt haben. Der erste, der sie meines Wissens mit der Reizperception und Reizbewegung in Zusammenhang brachte, war Kabsch[2]). Aus seiner Angabe, dass diese Haare bei Centaurea »für den Reiz von grosser Wichtigkeit, vielleicht die einzigen Vermittler desselben sind«, könnte man folgern, dass er sie für die Perceptionsorgane der Staubfäden gehalten habe. Dem widerspricht aber die frühere, auf derselben Seite[3]) ausgesprochene Vermuthung, wonach die Haare an der Verkürzung der Staubfäden nach der Reizung direct betheiligt sein sollen. Kabsch hält es nämlich für wahrscheinlich, dass die beiden Zellarme, welche ein Haar bilden, innerhalb der gemeinschaftlichen Cuticula unverbunden neben einander liegen. »Wäre dies in der That richtig, so läge dann auch die Annahme sehr nahe, dass die Verkürzung der Staubfäden beim Reize und ihre Elasticität auf der Fähigkeit dieser Zellen, sich beliebig in einander zu schieben oder von einander zu entfernen und dadurch die Cuticula mehr oder weniger anzuspannen, beruhe.« Diese in mechanischer Hinsicht ziemlich unklare Vorstellung wird

---

1) W. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. In dieser Arbeit wird auch die ältere Litteratur ausführlich besprochen.

2) W. Kabsch, Anatomische und physiologische Beobachtungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane. Bot. Zeitung. 1861. p. 33 ff.

3) l. c. p. 34.

aber von KABSCH nicht weiter zu begründen versucht, auch hat er keinerlei Versuche angestellt, um die Bedeutung der Haare als Perceptionsorgane zu erweisen. PFEFFER lehnt deshalb die Ansicht von KABSCH ohne weiteres ab[1]); eigene Versuche, ob die Haare als Perceptionsorgane dienen, hat er übrigens nicht ausgeführt.

Auch FERD. COHN, FR. UNGER, MORREN, die sich mit dem anatomischen Bau der in Rede stehenden Haare mehr oder minder eingehend beschäftigt haben, liessen die physiologische Bedeutung derselben unerörtert. Erst HERMANN MÜLLER[2]) betont ausdrücklich, dass die Haare der Staubfäden von Centaurea nervosa »reizbar sind, wie bei C. Cyanus«; bei Carduus Personata[3]) hat er die mit abstehenden Haaren besetzten Staubfäden gleichfalls in hohem Grade reizbar gefunden. »Ich brauchte .... nur eben mit einer Nadel oder mit einem Hummelrüssel an die von den Staubfäden abstehenden Haare zu stossen, um ein rasches Zusammenziehen der Staubfäden .... zu bewirken.« Bei Carduus defloratus hat MÜLLER dagegen nur eine geringe Reizbarkeit der Staubfadenhaare feststellen können. Er fasst deshalb die dichte Behaarung der Staubfäden bei dieser Pflanze als ein Schutzmittel gegen das Einkriechen von nutzlosen Gästen auf.

Bei der experimentellen Behandlung der Frage, ob die Staubfädenhaare der Cynareen Perceptionsorgane sind oder nicht, ist es vor allem nöthig, den bauchigen Theil der Kronenröhre wegzupräpariren, wie dies schon COHN, KABSCH, UNGER und PFEFFER gethan haben. Mittels einer feinen Scheere geht dies ganz leicht, ohne die Staubfäden zu verletzen. Ich habe dann die operirten Blüten mit dem unteren Theil der Kronenröhre in kleine durchlochte Korkscheibchen gesteckt und diese in einer Glasschale auf Wasser schwimmen lassen, bis der reizbare Zustand der Staubblätter wieder hergestellt war. Dann wurden die Korkscheibchen mit den Blüten in geeigneter Weise befestigt und bei Betrachtung mit einer stark vergrössernden Lupe die Reizung vorgenommen.

Ich will zunächst die mit Centaurea Cyanus angestellten Versuche mittheilen, weil bei dieser Art die strenge Localisirung der Haare das Experiment begünstigt. An der Aussenseite des Filamentes tritt ungefähr in der Mitte desselben ein vielzelliges, gefranztes,

---

1) l. c. p. 84.

2) H. MÜLLER, Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insecten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig 1881.

3) l. c. p. 417.

schräg aufwärts gerichtetes Schuppenhaar auf, das sich gegen die Innenseite zu in eine etwas höher inserirte Querreihe von zweizelligen Haaren fortsetzt. Oberhalb dieses Haarkragens ist das Filament ringsum ganz frei von Haaren und Papillen; unterhalb des Kragens kommen bloss auf der Innenseite des Filamentes ziemlich zahlreiche Papillen und kurze Haare vor, welch letztere namentlich gegen die Basis des Filamentes zu reichlicher auftreten. Die Aussenseite des Filamentes ist vollständig glatt. Man kann daher an den Staubfäden von C. Cyanus mit Sicherheit nach Belieben haarlose und behaarte Partien reizen.

Berührt man nun mit einer feinen Nadelspitze oder mit einem Barthaar die glatte Aussenseite eines Filamentes ober- oder unterhalb des Haarkragens, ohne das Filament dabei zu biegen, so tritt keine Reizbewegung ein. Bei etwas stärkerem Drucke wird sie aber ausgelöst. Am besten lässt sich dies beobachten, wenn man nach dem Vorgange von Cohn[1]) die Antherenröhre vorher abgeschnitten hat, so dass die freigewordenen Filamente auseinander klaffen. Eine mit Biegung des Filamentes verbundene Berührung der haarlosen Aussenseite hat eine Krümmung nach aussen, eine eben solche Berührung der haarlosen Innenseite über dem Kragen eine Krümmung nach innen zur Folge. Schon Ferd. Cohn hat in dieser Weise bei Centaurea macrocephala festgestellt, dass das Filament sich zunächst stets nach der Seite hin krümmt, an welcher die Berührung stattfand, worauf dann eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung und schliesslich wellenförmige Bewegungen folgen. Auch bei C. Cyanus lassen sich die beiden in entgegengesetzter Richtung stattfindenden Beugungen meist deutlich beobachten. Sehr schön sind sie bei C. montana zu sehen.

Mit den Staubfäden von C. Cyanus wurden nun weitere Versuche zu dem Zwecke angestellt, um zu entscheiden, ob bei der als Reiz wirkenden Berührung der haarlosen Partien der local ausgeübte Druck oder die Biegung des Filamentes als Reizursache wirke. Zu diesem Behufe wurde an mehreren Blüten mit blossgelegten Staubfäden nicht die ganze Antherenröhre, sondern bloss ihre obere Hälfte abgeschnitten und sodann mit einer sehr feinen Scheere die untere Hälfte der Länge nach so aufschlitzt, dass wenigstens einige der frei gewordenen Filamente die unteren Hälften ihrer Antheren

1) F. Cohn, Contractile Gewebe im Pflanzenreiche. Jahresbericht d. Schles. Gesellsch. f. vaterländische Cultur 1861, Separatabdruck, p. 41.

trugen. So war es mir möglich, die Filamente zu biegen, ohne sie selbst berühren zu müssen, und da es ganz ausgeschlossen ist, dass die Antherenwände reizbar sind, so konnte nur die Biegung als eventuelle Reizursache in Betracht kommen. Das Versuchsergebniss war ein positives: bei Berührung der Antherenreste, die so stark war, dass die Filamente gebogen wurden, trat stets die entsprechende Reizbewegung ein.

Daraus ergiebt sich nun, dass zur Auslösung der Reizbewegung die Mitwirkung der Haare nicht unbedingt nothwendig ist. Die bei einer Biegung auf der Convexseite auftretenden longitudinalen Zugspannungen werden als Reiz percipirt, das gezerrte Bewegungsgewebe contrahirt sich, und so krümmt sich nun der Staubfaden nach der Seite, an der er berührt worden ist, und die bei der Biegung zur Convexseite wurde. Die darauf folgende Krümmung des Staubfadens nach entgegengesetzter Richtung wird dann wohl durch Reizfortpflanzung von der zuerst sich verkürzenden Seite nach der gegenüberliegenden ausgelöst, wie dies bereits Cohn und Pfeffer angenommen haben.

Die Thatsache, dass die Filamente von Centaurea schon durch blosse Biegung, ohne unmittelbare Berührung gereizt werden, schliesst aber die Möglichkeit nicht aus, dass die Papillen und Haare trotzdem als Perceptionsorgane fungiren. Auch bei Dionaea muscipula kann ja durch stärkere Berührung der Blattoberseite, namentlich in der Nähe der Fühlborsten, die Reizbewegung ausgelöst werden, ohne dass deshalb die Bedeutung der Fühlborsten als eigentlicher Perceptionsorgane in Frage gestellt würde. Es waren daher noch weitere Versuche anzustellen.

Wenn man bei Centaurea Cyanus an den durch Abschneiden der Antherenröhre frei präparirten Filamenten die gefranzte Schuppe der Aussenseite mit einer Nadelspitze oder einem Barthaar berührt, so tritt in der Regel sofort die Reizbewegung ein. Dabei lässt sich aber nicht sagen, ob die Schuppe als eigentliches Perceptionsorgan oder bloss als Stimulator fungirt hat. Wenn man mit einem Barthaar die unterhalb der Schuppe befindliche haarlose Aussenseite des Filamentes reibend berührt, ohne eine Biegung zu bewirken, so erfolgt keine Reizung; wenn man dagegen in gleicher Weise die mit Papillen und Haaren besetzte Innenseite reizt, so wird die Reizbewegung ausgelöst. Das scheint nun zu beweisen, dass die Haare und Papillen thatsächlich als Perceptionsorgane dienen. In der That fungiren sie mindestens als Stimulatoren, indem sie das ruhige

Gleiten des Barthaars in eine Reihe von zerrenden Stössen umwandeln. Ob nun diese als unmittelbarer Reiz auf das Bewegungsgewebe wirken, oder ob die Haare und Papillen selbst deformirt werden und so den Reiz empfangen, das lässt sich bei Centaurea Cyanus wegen der Kleinheit und Zartheit des Objectes nicht entscheiden.

Auch die Staubfäden von Centaurea jacea bilden in dieser Hinsicht kein günstiges Versuchsobject. Die Haare sind im Verhältniss zum Filament zu kräftig entwickelt; letzteres ist circa nur dreieinhalbmal so dick, als ein Haar, so dass bei einer Berührung desselben sehr leicht eine Biegung des zarten Filamentes eintreten kann. Natürlich hat man bei diesen Versuchen die Staubblätter intact zu lassen, d. h. die Antherenröhre nicht abzuschneiden, weil in diesem normalen Zustande die Filamente bei einer Berührung der Haare weniger leicht verbogen werden, als wenn sie frei abstehen. Oft habe ich nun schon bei einer ganz sanften Berührung eines einzigen Haares, die allem Anscheine nach bloss dieses verbog, das Filament aber in Ruhe liess, die Reizbewegung eintreten sehen. Einen bestimmten Schluss möchte ich aber aus diesem Versuchsergebniss noch nicht ableiten.

Viel günstigere Untersuchungsobjecte zur Entscheidung dieser Frage sind jene Centaurea-Arten, bei denen die Filamente im Verhältniss zu den an ihnen befindlichen Haaren bedeutend stärker sind. Eine solche Art ist C. orientalis, bei der die Filamente ungefähr neunmal so dick sind wie die Haare. Hier ist also viel weniger zu besorgen, dass eine bis zur Verbiegung führende Berührung der Haare zugleich auch das Filament selbst verbiegen könnte. Bei einer Reihe von Versuchen, die ich mit den Staubfäden der genannten Art durchgeführt habe, ergab sich nun, dass wenn man mit einer Nadel oder einem Barthaar an den Filamenten vorsichtig vorüberstreicht, so dass die Haare, nicht aber auch die Filamente selbst in wahrnehmbarer Weise verbogen werden, die Reizbewegung ausgelöst wird. Wenn ich also auf Grund dieses Ergebnisses die Papillen und Haare der Staubfäden von Centaurea und anderen Cynareen als Perceptionsorgane im engeren Sinne des Wortes auffasse, so bemerke ich dazu ausdrücklich, dass ich diese Behauptung nicht so bestimmt aussprechen würde, wenn nicht auch die Art der Reizung unter natürlichen Verhältnissen, sowie die anatomischen Verhältnisse entschieden zu Gunsten dieser Ansicht sprechen würden.

Was zunächst den ersten Punkt betrifft, so ist hervorzuheben, dass bei Centaurea die im ungereizten Zustande bogig nach aussen gewölbten Filamente mit ihren abstehenden Haaren die Wand des bauchigen Theiles der Corolle berühren oder wenigstens ganz nahe an dieselbe heranreichen. Andererseits repräsentiren die an den Flanken und Innenseiten der Filamente befindlichen Haare einen Reusenapparat, durch den der Insectenrüssel hindurch muss, wenn er zum Nektar gelangen soll. Ein auf dem Köpfchen sich niederlassendes Insect kann nun die Reizung der Filamente auf zweierlei Art vollziehen: entweder stösst es bei seinen Bewegungen an die Antherenröhre, wobei die Reizung gleichzeitig durch Verbiegung der Filamente, wie durch Andrücken der Haare an die Corollenwand und die dadurch bewirkte Verbiegung derselben erfolgt; oder das Insect führt seinen Rüssel in die Kronenröhre ein, um zu dem im röhrenförmigen Theil der Krone enthaltenen Nektar zu gelangen; dabei muss es mit Nothwendigkeit die an den Innenseiten und Flanken der Filamente befindlichen Haare streifen, die nun verbogen werden und den Reiz percipiren. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit, dass das Insect ein Haar berührt, viel grösser, als dass es lediglich an den haarlosen Partien vorüberstreift, und da überdies die Deformirung der Haare und Papillen viel leichter ist, als die des Filamentes selbst, so ist es auch vom Gesichtspunkte der biologischen Bedeutung der Reizbewegung der Staubfäden in hohem Grade wahrscheinlich, dass die in Rede stehenden Gebilde als Perceptionsorgane dienen.

Ich gehe nun zur Beschreibung des histologischen Baues der Papillen und Haare über.

Die durchschnittlich 5 mm langen Filamente von Centaurea jacea sind im Mittel 0,24 mm breit und 0,14 mm dick und auf ihrer inneren, dem Griffel zugekehrten Seite abgeplattet oder sogar flach rinnig.[1] Im unteren Drittel des Filamentes ist die Epidermis ganz glatt oder nur ausnahmsweise mit einzelnen Papillen versehen, am mittleren Drittel treten reichlich bis zu 0,35 mm lange Haare und Papillen auf, am oberen Drittel endlich findet man kurze Haare und niedere Papillen. Die genannten Anhangsgebilde sind sowohl an der Innen- und Aussenseite des Filamentes wie an seinen beiden Flanken zu beobachten.

Wie schon durch die Untersuchungen von Morren, Cohn, Kabsch

1) Vgl. Pfeffer, l. c. p. 85.

und UNGER[1]) bekannt ist, besteht jedes Haar aus zwei langgestreckten, parallel nebeneinander gelagerten Zellen, die durch Auswachsen zweier benachbarter Epidermiszellen einer Längsreihe entstanden sind (Taf. II, Fig. 13). Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind 2—2½ mal länger als breit; die zu einem Haare auswachsenden sind zwar bedeutend breiter, trotzdem erscheint aber das Haar an seiner Basis seitlich zusammengedrückt, und zwar umsomehr, als es etwas über der Insertionsstelle auf dem Filamentquerschnitt häufig eine mässige Anschwellung zeigt (Taf. II, Fig. 12). Gegen die abgerundete Spitze des Haares zu wird der Dickenunterschied geringer, er gleicht sich aber nie vollständig aus (Fig. 14).

Sehr bemerkenswerth ist, dass die Haarwände bedeutend dünner sind, als die Aussenwände der gewöhnlichen Epidermiszellen (Fig. 12, 13). Die Dicke der letzteren beträgt 5—6 μ, jene der ersteren blos 2,5—3 μ. Darin liegt natürlich ein die Verbiegung der Haare sehr begünstigendes Moment. Auch die Cuticula der Haare ist zarter, als die der Epidermisaussenwände. Bei Untersuchung von todten, resp. fixirten Filamenten sieht man, dass das Innenhäutchen der Epidermiszellwände eine zarte Querfältelung aufweist, die in der Flächenansicht als Querstreifung erscheint. COHN[2]) nahm an, dass diese Erscheinung, die auch am Bewegungsgewebe des Filamentes zu beobachten ist, schon bei der Reizcontraction eintrete. Doch hat bereits UNGER[3]) gezeigt, dass dies nicht der Fall ist, dass die Querwellung vielmehr erst beim Absterben der Filamente sich einstellt. PFEFFER[4]) wies dann nach, dass man die Querwellung stets hervorrufen kann, wenn man den Turgor der Zellen vernichtet, wie dieses z. B. durch Einlegen in verdünnte Zuckerlösung erreichbar ist. Das Innenhäutchen der Zellmembranen besitzt offenbar eine geringere Elasticität, als die übrigen Membranschichten, so dass es sich beim Absterben, resp. bei vollständiger Aufhebung des Turgors in Falten wirft.

Die Haarzellen besitzen einen wohl entwickelten plasmatischen

---

1) Die verhältnissmässig besten Abbildungen findet man bei UNGER, Bot. Zeitg. 1862. Taf. IV. Doch sind sie in einem wichtigen Punkte ungenau, resp. unrichtig: die verschiedene Dicke der Haar- und der Epidermisaussenwände hat UNGER übersehen.

2) Zeitschrift für wissensch. Zoologie. 1863. Bd. XII.

3) Einige Bemerkungen über die Bewegungserscheinungen an den Staubfäden der Centaurieen. Bot. Zeitg. 1863. p. 349.

4) l. c. p. 115.

Wandbeleg mit einem spindelförmigen, beiderseits fein zugespitzten Zellkern, der durch den Besitz eines sehr grossen Nucleolus ausgezeichnet ist.

Zwischen den langen Haaren und den niederen Papillen giebt es alle Uebergänge. Was nun diese letzteren betrifft, so entstehen sie durch eine gemeinschaftliche Vorwölbung der an die Querwand zwischen zwei Epidermiszellen angrenzenden Partien der Epidermisaussenwände. Die Papillenwand ist beträchtlich dünner als die angrenzenden Membranpartien. Der Uebergang in der Wanddicke erfolgt sehr plötzlich und ist um so auffallender, als an der Basis der Papille die Membran ringsum besonders dick ist (Fig. 15). Man wird sofort an die Fühlpapillen von Opuntia erinnert. Denken wir uns eine Epidermiszelle des Staubfadens von Opuntia durch eine zarte Querwand, die auch die Papille halbirt, in zwei Tochterzellen getheilt, so erhalten wir im Wesentlichen den Bau der Papillen von Centaurea. Die zarte Querwand, welche die Papille durchsetzt, kann ihrer Deformirung keinen nennenswerthen Widerstand entgegensetzen. Dagegen kann es nur von Vortheil sein, dass bei der Deformirung einer einzigen Papille gleich zwei Zellen gereizt werden.

Die Staubfäden von Centaurea jacea und, wie gleich bemerkt werden mag, auch der anderen untersuchten Centaurea-Arten besitzen demnach zweierlei, allerdings durch Uebergänge mit einander verbundene Perceptionsorgane: 1) Fühlpapillen und 2) Fühlhaare. Dass letztere aus ersteren phylogenetisch hervorgegangen sind, kann wohl keinem Zweifel unterliegen.

Die ca. 6 mm langen Filamente von C. montana zeigen dieselbe Vertheilung der Papillen und Haare, wie die von C. jacea. Der mittlere Theil des Filamentes mit seinen auffallend zahlreichen Haargebilden ist merklich breiter, als der obere und der untere Theil, und dabei so stark tangential abgeplattet, dass er als bandförmig zu bezeichnen ist. Seine Breite betrug in einem bestimmten Falle 0,43 mm, seine Dicke 0,15 mm. Die Haare sind kürzer als bei C. jacea, doch sonst von gleichem Bau. Der Unterschied in der Wanddicke der Haare und der gewöhnlichen Epidermiszellen ist nicht so gross wie bei der früheren Art. Die kurzen Haare und die Papillen sind sogar fast ebenso dickwandig, als die Epidermiszellen. Dafür lässt sich an ihrer Basis häufig, wenn auch nicht immer, eine mehr oder minder deutliche gelenkartige Verdünnung der Membran beobachten, ähnlich wie an den Staubfäden von Berberis (Taf. II, Fig. 16). Diese Verdünnung ist aber bloss auf Filamentquerschnitten zu

sehen; sie erleichtert demnach bloss die seitliche Verbiegung der Haare und Papillen und localisirt die Deformation durch Zug und Druck auf ihre Basis.

Die derb gebauten Filamente von Centaurea orientalis sind fast ihrer ganzen Länge nach behaart, bloss an den beiderseitigen Enden gehen die Haare in Papillen über. Die Haare sind im Verhältniss zur Breite (0,38 mm) und Dicke (0,23 mm) des Filamentes ziemlich kurz (0,15 mm). Ihre Wände sind eben so dick wie die Epidermisaussenwände (7 μ) und häufig mit unregelmässig angeordneten buckelförmigen Auftreibungen versehen (Fig. 20). Doch ist die Cuticula der Haare bedeutend dünner, als die der Epidermiszellen. Die Verbiegung der Haare wird durch die sehr häufige Verdünnung der Membran an ihrer Basis erleichtert; diese dünnwandige Gelenkstelle ist wieder blos auf Querschnitten zu sehen; sie ist hier entweder beiderseits (Fig. 21) oder häufig nur auf einer Seite der Haarbasis ausgebildet (Fig. 20). Der Plasmakörper ist mächtig entwickelt; häufig durchziehen Plasmastränge des Lumen. Der Zellkern besitzt ein besonders grosses Kernkörperchen.

Die eigenthümliche Anordnung der Haare und Papillen an den Staubfäden von Centaurea Cyanus ist bereits oben erwähnt worden. Der ungefähr in der Mitte des Filamentes inserirte Haarkragen ist auf der Aussenseite des ersteren zu einer gefranzten Schuppe verwachsen, die an ihrer Basis mehrschichtig ist. Der Rand der Schuppe löst sich in zweizellige Haare auf; von den beiden Zellen ist häufig eine länger als die andere. Diese, sowie die auf der Innenseite des Filamentes etwas höher inserirten Haare sind ziemlich dünnwandig. Ein in die Kronenröhre eindringender Insectenrüssel muss unbedingt eine Anzahl dieser Haare verbiegen. In der unteren Hälfte des Filamentes treten kürzere Haare und Papillen auf, und zwar bloss an der Innenseite, an der der Insectenrüssel vorbeistreifen wird. An der Basis des Filamentes sind diese Haare dichter gestellt. Sie sind wenigstens in ihren oberen Theilen bedeutend dünnwandiger als die Epidermisaussenwände. Gegen die Basis zu ist oft eine sehr bedeutende Membranverdickung zu beobachten (Fig. 17); die Biegungsfähigkeit beschränkt sich auf den Endtheil des Haares. — Die Papillen sind oft kaum angedeutet (Fig. 19). Ihre Wände sind verschieden dick, gewöhnlich aber dünner als die Epidermisaussenwände (Fig. 18). In extremen Fällen beträgt die Membrandicke der Papille bloss 1 μ, während die angrenzenden Epidermiswände 7—8 μ dick sind.

Von den übrigen Cynareen habe ich bloss wenige Gattungen und Arten untersucht. Von den später zu besprechenden Ausnahmen abgesehen, wurden an den Staubfäden stets Haare und Papillen aufgefunden, von denen namentlich die letzteren sich in der Regel durch mehr oder minder auffallende Dünnwandigkeit auszeichnen. Bei Echenais carlinoides Cass. z. B. beträgt die Dicke der Papillenwand bloss ca. 1 μ; an der Basis der Papille ist ein mehr oder minder ausgeprägter verdickter Membranring vorhanden, dessen Dicke 4—5 μ beträgt (Taf. II, Fig. 22); solche Wandverdickungen an der Papillenbasis, die wir bereits bei Opuntia, Cereus und Portulaca gefunden haben, kommen auch sonst bei den Cynareen sehr häufig vor. Bei Alfredia cernua Cass. sind bloss dünnwandige, niedere Papillen vorhanden, Haare fehlen; die Filamente sind reizbar. Dies ist meines Erachtens der ursprüngliche Zustand. Anfangs waren bei den Cynareen bloss zartwandige Fühlpapillen ausgebildet, die dann im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sich theilweise zu Haaren verlängert haben. Wenn diese Haare gleichfalls zartwandig blieben, so ist, abgesehen von der Verlängerung und der dadurch bedingten leichteren Reizbarkeit, keine neue Anpassung hinzugekommen. Wenn aber die Haare dickwandig wurden, so hat sich an ihrer Basis häufig eine gelenkartige Membranverdünnung eingestellt, die wohl zweifellos eine spätere Anpassung bildet.

Es sind jetzt noch zwei Ausnahmen zu besprechen, die schon von Kabsch[1]) und Pfeffer[2]) erwähnt wurden. Nach ersterem zeigen die Haare von Onopordon und Echinops nur eine »sehr geringe Entwickelung«; bei beiden Gattungen konnte er auch durch Reizung keine Bewegung veranlassen. Dagegen giebt Pfeffer an, dass die Staubfäden von Echinops eine geringe, von Onopordon aber eine ansehnliche Reizbewegung auszuführen. Ferner besitzen nach demselben Forscher die gleichfalls reizbaren Filamente von Xeranthemum annuum gar keine Haare und Papillen.

Was zunächst Onopordon betrifft, dessen Reizbarkeit Pfeffer festgestellt hat, so fand ich an den Staubfäden von O. Acanthium zwar keine Haare, aber typische Fühlpapillen vor. Onopordon verhält sich also in dieser Hinsicht wie Alfredia cernua und wahrscheinlich noch verschiedene andere Cynareen.

Bei Echinops exaltatus habe ich an den Filamenten weder Haare,

---

1) Bot. Zeitg. 1861. p. 34.

2) Physiologische Untersuchungen p. 84.

noch Papillen beobachtet. Die Epidermis ist ganz glatt, es fehlt jede Andeutung einer Papillenbildung. Auch sonst lassen sich gar keine Einrichtungen nachweisen, die mit der Reizperception im Zusammenhang stehen könnten. In Uebereinstimmung mit PFEFFER habe ich nach stärkerer Berührung, die bis zu einer Verbiegung der Filamente führte, also auch nach einer kräftigen Berührung der Antherenröhre, eine wenn auch mässige Reizbewegung eintreten sehen.

Es lässt sich nun wahrscheinlich machen, dass das Fehlen von Perceptionsorganen an den Filamenten mit dem Gesammtbau der Blüte und den Bestäubungsverhältnissen im Zusammenhange steht[1]). Der am Grunde der Kronenröhre gebildete Honig steigt in dieser bis zur Basis des Glöckchens empor, das aber bis fast auf den Grund in fünf lineale Zipfel zerspalten ist. Der Honig ist daher, wie H. MÜLLER bemerkt, auch sehr kurzrüsseligen Insecten zugänglich. Das Insect kann leicht seitlich zum Honig gelangen, ohne überhaupt die Filamente berühren zu müssen. Mit diesem Umstande möchte ich das Fehlen von reizpercipirenden Haaren und Papillen in Verbindung bringen. Die Reizung der Filamente wird in der Regel bloss durch einen Stoss auf die Antherenröhre seitens des anfliegenden oder auf dem Köpfchen umherkrabbelnden Insectes erfolgen, nicht aber durch directe Berührung der Filamente.

Noch klarer liegen die Verhältnisse bei Xeranthemum annuum. Wie bereits HILDEBRAND[2]) festgestellt hat, sind die randständigen Blüten des Köpfchens unfruchtbar, obwohl sie einen gut entwickelten Fruchtknoten mit einem langen Griffel besitzen; ersterer enthält aber keine Samenknospen, und letzterer ist narbenlos. Staubblätter fehlen. Die langröhrige Blumenkrone ist gegen die Spitze zu etwas ausgebaucht und mit einem vierzähnigen, abstehenden Saume versehen. Am Grunde des Griffels befindet sich ein stark ausgebildetes Nektarium. Die nach oben zu erweiterte Blumenkrone lässt den Insectenrüssel leicht bis zum Nektar vordringen. Anders verhält sich die Sache bei den Zwitterblüten. Hier liegt, wie ich beobachtet habe, der fünfzähnige Saum der Blumenkrone der Antherenröhre und später dem Griffel allseits so dicht an, dass von einem Eindringen des Insectenrüssels keine Rede sein kann. Dem entsprechend ist auch das Nektarium, wie schon HILDEBRAND gefunden, stark

---

1) Vgl. H. MÜLLER, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten. p. 381.

2) Ueber die Geschlechtsverhältnisse bei den Compositen. Nova Acta d. Leopold.-Carolin. Akademie 35. Bd. 1869.

rückgebildet. Und weiterhin steht damit zweifellos im Zusammenhange, dass die reizbaren Staubfäden ganz frei von Haaren und Papillen sind. Sie kommen eben niemals mit einem Insectenrüssel in Berührung. Die Reizung der Filamente erfolgt bloss indirect durch einen seitlichen Stoss auf die Antherenröhre. —

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Fegehaare des Griffels bei den Cynareen ganz anders gebaut sind als die Fühlhaare des Filamentes. Sie sind einzellig, mit spitzem Ende versehen und ihrer Function entsprechend sehr steif. Auch der Blumenkrone, sowie den anderen Organen der Blüten-, und der vegetativen Region fehlen die eigenthümlichen Haare und Papillen, die an den Filamenten auftreten, vollständig.

Sparmannia africana L. fil.

Die Reizbewegungen der Staubfäden dieser südafrikanischen Tiliacee wurden zuerst von Mirbel[1]) beobachtet, doch erst von Ch. Morren[2]) eingehender beschrieben. Von den zahlreichen, in vier den Kelchblättern gegenüberstehenden Gruppen zusammengefassten Staubblättern sind bloss die inneren fertil, die äusseren dagegen als Staminodien entwickelt. Die von älteren Autoren geäusserte Ansicht, dass diese Staminodien als Nektarien fungiren, ist bereits von Morren wiederlegt worden. Sowohl die fertilen wie die sterilen Staubblätter sind reizbar.

Das fertile Staubblatt besitzt eine versatile Anthere und ein 9—11 mm langes Filament, das in seiner oberen, längeren Hälfte roth, in seiner unteren gelb gefärbt ist. In seinem oberen Theile ist das Filament auf seiner Aussen-, resp. Unterseite mit mehreren Zähnen versehen, die, wie schon jetzt erwähnt sein mag, nichts anderes als vorspringende Querfalten der Epidermis sind (Taf. V, 1, 2, 3, 5). Diese zahnartigen Vorsprünge sind mehr oder minder widerhakenförmig gestaltet, gehen aber gegen die untere Hälfte des Filamentes zu in flachwellige Protuberanzen über. Die gelbe Partie des Staubfadens ist frei von derlei Vorsprüngen.

Die fertilen Staubblätter sind mit den Staminodien durch

---

1) Éléments de physiologie végétale. Paris 1815. T. I. p. 302.

2) Recherches sur le mouvement et l'anatomie des étamines du Sparmannia africana. Nouveaux Memoires de l'Academie roy. des sciences de Bruxelles T. XIV. 1841.

verschiedene Uebergangsformen verbunden. Mit der allmählichen Rückbildung der Anthere geht eine Verkürzung des Filamentes und speciell auch seiner rothgefärbten Partie einher, so dass das typische Staminodium, das an seiner zäpfchenförmig abgerundeten Spitze keine Anthere mehr trägt, bedeutend kürzer ist, als ein fertiles Staubblatt, und bis auf jene Spitze eine goldgelbe Farbe besitzt (Fig. 4). Die zahnartigen Vorsprünge sind noch ausgeprägter als an den Filamenten der fertilen Staubblätter und treten gleichfalls bloss im oberen Theile des Fadens auf. Ebenso findet man sie hauptsächlich auf der Unterseite des Fadens doch erstrecken sich einzelne um den ganzen Faden herum, so dass sie eine glocken- oder kreiselförmige Gestalt besitzen; auch sieht man hin und wieder einen spiraligen Verlauf der Leisten mit halber, selten ganzer Windung. In systematischen Werken werden deshalb die Staminodien als »torulos, wellig oder rosenkranzförmig« bezeichnet.

An den fertilen Staubblättern erreicht die Höhe der zahnartigen Vorsprünge im Maximum die Dicke des Fadens (0,24 mm). Die Filamente der Staminodien sind bedeutend dünner (0,12—0,15 mm), die Vorsprünge dagegen höher. Der Durchmesser einer glockenförmigen Protuberanz kann bis zu 0,5 mm betragen.

Bevor ich nun auf die Frage eingehe, ob diese merkwürdigen Vorsprungsbildungen der fertilen und sterilen Staubblätter in Beziehung zu ihrer Reizbarkeit stehen — eine Frage, die weder von Morren, noch von anderen Forschern, die sich mit Sparmannia beschäftigt haben, aufgeworfen worden ist —, sollen vorerst die Reizbewegungen in ihrer Eigenart etwas näher geschildert werden. Um dieselben genauer kennen zu lernen, ist es nothwendig, mit nicht zu empfindlichen Staubblättern zu experimentiren. Die Herabsetzung der Empfindlichkeit lässt sich durch eine Temperatur von 18—20° C. leicht erzielen.

Hofmeister[1]) war meines Wissens der erste, der auf die ungleiche Empfindlichkeit der Ober- und Unterseite der Staubblätter dieser Pflanze hingewiesen hat. »Der Ausschlag ist gering, wenn die Berührung an der dem Pistill zugewandten vorderen Kante, grösser, wenn sie an einer der Seitenkanten, am beträchtlichsten, wenn sie am Grunde der den Petalis zugekehrten Rückenfläche des Staubfadens erfolgte.« Bei der oben angegebenen Temperatur habe ich eine Reizbewegung selbst nach mehrmaligem Hinstreifen über die

1) Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. p. 312.

Oberseite des Filamentes mit einer feinen Nadel oder einem Barthaar überhaupt nicht erzielen können, während dieselbe Art der Berührung auf der Unterseite des Filamentes sofort die Reizbewegung auslöste: der Staubfaden krümmt sich, und zwar hauptsächlich an seiner Basis nach aussen gegen die Krone zu. Der Ausschlagswinkel beträgt nach ungefährer Schätzung 20—40°.

Die Angabe Hofmeister's, dass die durch Berührung reizbare Zone des Filamentes an dessen Basis liege, ist unrichtig. Schon Morren hat gefunden, dass wenn man die Spitze des Staubfadens mit einer Nadelspitze reibt, nach wenigen Secunden die Krümmung der Basis erfolgt. Allerdings lässt sich auch durch Berührung, resp. Reibung der Unterseite des basalen Theiles des Filamentes die Reizbewegung erzielen; doch tritt diese, soweit ich beobachtet habe, nur dann ein, wenn die Berührung so stark war, dass sie zu einer ansehnlichen Biegung des Filamentes führte. Am raschesten und ausgiebigsten geht die Reizbewegung vor sich, wenn man den Staubfaden auf seiner Unterseite in jener Zone mit einem Barthaar oder einer Nadelspitze auf- und abstreifend reibt, welche die zahnartigen Vorsprünge aufweist. Dabei ist es nicht gleichgültig, ob man mit der Nadel abwärts oder aufwärts streift. Wenn der Staubfaden nicht zu empfindlich ist, muss man einige Male abwärts streifen, bevor die Krümmung eintritt. Dagegen genügt ein einmaliges Aufwärtsstreifen, d. i. also gegen die basalwärts gerichteten zahnartigen oder widerhakenförmigen Vorsprünge, um die Bewegung auszulösen.

Diese Thatsachen lassen deutlich erkennen, dass zwischen dem Auftreten der zahnartigen Vorsprünge und der Reizbarkeit der Staubfäden eine nahe Beziehung herrscht. Es sind in dieser Hinsicht von vornherein zwei Möglichkeiten gegeben: entweder sind die Vorsprünge die unmittelbaren Perceptionsorgane, oder dieselben sind bloss ein mechanischer Hülfsapparat, der dazu bestimmt ist, eine gleichmässig streifende Berührung in eine Anzahl von plötzlichen Stössen umzuwandeln, die dann von dem reizbaren Bewegungsgewebe am Grunde des Filamentes percipirt werden.

Um diese Frage zu entscheiden, musste zunächst die genaue histologische Untersuchung der Vorsprünge an den Filamenten darüber Aufschluss geben, ob sich im Bau derselben Anhaltspunkte für ihre Auffassung als Perceptionsorgane ergeben.

Schon oben wurde erwähnt, dass diese zahnartigen Vorsprünge nichts anderes als breite Epidermisfalten sind (Taf. V, Fig. 5). Die betreffenden Epidermiszellen sind bedeutend kürzer als an den

übrigen Theilen des Filamentes, dabei aber ansehnlich höher, so dass sie eine mehr isodiametrische Gestalt besitzen. Ihre Innenwände wölben sich stark in die weiten lufterfüllten Intercellularräume vor, die im Inneren der Vorsprünge auftreten und von schwammparenchymartigen Zellen mit oft sehr dünnen, spitz ausgezogenen Armen durchsetzt werden. Wenn die Vorsprünge niedrig bleiben, so senden bloss die subepidermalen, gestreckten Parenchymzellen einige kurze Arme gegen die Epidermis aus.

In Bezug auf die Beschaffenheit ihrer Membranen und ihres Zellinhaltes gleichen die Epidermiszellen der Vorsprünge ganz den übrigen Oberhautzellen des Filamentes. Die Aussenwände sind nur schwach verdickt, mit keinen nachweisbaren Tüpfeln oder sonstwie verdünnten Stellen versehen. Allerdings bleiben bei der Plasmolyse ziemlich zahlreiche, sehr zarte Plasmafäden an den Aussenwänden haften, allein dieselbe Erscheinung zeigt sich auch in den übrigen Epidermiszellen des Filamentes. Der Zellinhalt besteht aus einem zarten Plasmaschlauch mit einem scheibenförmigen, zumeist der Aussenwand anliegenden Zellkern und zahlreichen, sehr kleinen Chromoplasten von gelber Farbe. Der Zellsaft ist durch Erythrophyll roth gefärbt, doch kommen neben der grossen rothen Hauptvacuole auch eine oder mehrere kleine farblose Nebenvacuolen vor. In den gelben Staminodien ist der Zellsaft ungefärbt.

Da sich sonach die Epidermiszellen der zahnartigen Vorsprünge weder durch eine besondere Membranbeschaffenheit, noch durch grösseren Plasmareichthum oder sonstwie als reizpercipirende Sinneszellen zu erkennen geben, so liegt zu der Annahme, dass die in Rede stehenden Vorsprungsbildungen der Filamente echte Perceptionsorgane Berührungsreize seien, kein zwingender Grund vor. Man hat in ihnen offenbar nur Stimulatoren zu erblicken, welche die Reizung des Bewegungsgewebes durch Umwandlung einer gleichmässigen Reibung in eine der Zahl der Zähne entsprechende Anzahl von zerrenden Stössen begünstigen. Infolge der Orientirung der Zähne macht sich diese Begünstigung besonders beim Aufwärtsstreifen geltend. Ist diese Auffassung richtig, so ist das reizbare Bewegungsgewebe an der Basis des Filamentes vor allem für Deformationen empfindlich, die durch plötzliche, in der Längsrichtung des Filamentes auftretende Zugspannungen bewirkt werden. Dem entspricht es nun, dass, wie oben erwähnt, eine Reizbewegung durch Berührung der Fadenbasis nur dann ausgelöst werden kann, wenn dabei eine ansehnliche Biegung erzielt wird. Diese Biegung ist aber bei Berührung

der Unterseite des Filamentes mit einer Zugspannung des reizbaren, durch seine Contraction zur Krümmung führenden Bewegungsgewebes verknüpft. Noch durch ein anderes Experiment lässt sich die Empfindlichkeit der Filamentbasis für eine plötzliche Zugspannung darthun. Wenn man einen Staubfaden an seiner Anthere mit den Fingern oder mit einer Pincette vorsichtig anfasst und dann in der Längsrichtung des Filamentes einen plötzlichen Zug ausübt, so dass die nicht fixirte Blüte einige Millimeter weit mitgezogen wird, dann führt der losgelassene Staubfaden sofort die Reizbewegung aus. Natürlich darf bei dem Versuche keine Quetschung des oberen Endes des Filamentes und auch kein Abreissen der Anthere erfolgen, da man in diesem Falle die Reizbewegung auf den Wundreiz zurückführen könnte. Doch gelang mir das Experiment oft genug, um die Empfindlichkeit der Staubfäden für einfache Längszerrungen zweifellos sicherzustellen.

Die Reizbarkeit der Staubblätter einer Blüte nimmt von innen nach aussen, das ist von den dem Griffel zunächst gelegenen Staubblättern bis zu den der Krone benachbarten Staminodien, allmählich zu. Ob dies auf einer successiven Steigerung der Empfindlichkeit des Protoplasmas der sensiblen Zellen beruht oder bloss darauf, dass von innen nach aussen die Grösse der zahnartigen Vorsprünge zunimmt (Taf. V, Fig. 1 und 2), so dass bei der Reibung die Intensität der zerrenden Stösse eine grössere wird, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist die letztere Annahme die näherliegende.

Dass die Staminodien überhaupt reizbar sind und schon bei leiser Berührung sehr energische Bewegungen ausführen, muss anfänglich im Hinblick auf die biologische Bedeutung dieser Bewegungen im hohen Grade überraschen. Denn wenn die Reizbewegungen der fertilen Staubblätter den Sinn haben, die offenen Antheren mit den betreffenden Organen der die Blüte besuchenden Insecten in Berührung zu bringen und sie mit Pollen zu beladen, so erscheint die Reizbarkeit der Staminodien, die keinen Pollen produciren, ganz zwecklos. Man könnte nun meinen, dass es sich hier um eine Vererbungserscheinung handle, dass zwar die Antheren, nicht aber auch die reizbare Structur der zu Staminodien umgewandelten Staubblätter verloren gegangen seien. Allein die gesteigerte Ausbildung der die Reizung begünstigenden Vorsprünge der Filamente, wie sie an den Staminodien zu beobachten ist, legt die Vermuthung nahe, dass die erhalten gebliebene und sogar gesteigerte Reizbarkeit der Staminodien doch nicht ohne biologische Bedeutung sei.

Die Richtung, in welcher diese Bedeutung liegt, wird durch die schon von Morren beobachtete Thatsache der Reizfortpflanzung innerhalb des ganzen Andröceums angegeben. Bei grösserer Empfindlichkeit, wie sie bei Temperaturen von 25—30° C. vorhanden ist, folgt der Reizbewegung des unmittelbar berührten Staubfadens oder Staminodiums die durch Reizfortpflanzung vermittelte Bewegung einer je nach der Empfindlichkeit der Blüte grösseren oder geringeren Anzahl benachbarter Staubblätter. Die an und für sich biologisch bedeutungslose Reizbewegung eines Staminodiums hat also die Bewegung einer Anzahl fertiler Staubblätter im Gefolge, und so steht die Reizbarkeit der Staminodien secundär doch im Dienste einer biologischen Aufgabe.

Da für die Staminodien unserer Pflanze gar keine andere biologisch bedeutungsvolle Function namhaft gemacht werden kann, als die, einen empfangenen Reiz zu percipiren und auf die benachbarten fertilen Staubblätter zu übertragen, deren Reizbewegungen dadurch ausgelöst werden, so darf man die Staminodien von Sparmannia africana mit vollem Recht als Sinnesorgane für Berührungsreize bezeichnen. Dass diese Sinnesorgane, wenn sie gereizt werden, sich vorerst selbst bewegen, ist irrelevant. Denn nicht diese Bewegung wirkt als Reiz auf die benachbarten Staubblätter, sondern der durch die Berührung geschaffene Reizzustand des sensiblen Protoplasmas. Wenn man an einer fixirten Blüte ein fertiles Staubblatt oder ein Staminodium durch Reibung mit einer Nadel reizt und dieselbe so hält, dass das Staubblatt seine Bewegung nach aussen nicht ausführen kann, so tritt gleichwohl die Reizbewegung der benachbarten Staubfäden ein. Das gleiche zeigt sich, wenn man ein Staubblatt oder Staminodium an seiner Anthere, resp. Spitze mit einer Pincette in der Längsrichtung des Filamentes zerrt und durch Festhalten das letztere an seiner Bewegung behindert.

Helianthemum vulgare.

Die zahlreichen Staubfäden verschiedener Helianthemum-Arten sind im ungereizten Zustande steil aufgerichtet und bilden ein den Fruchtknoten umgebendes, verkehrt kegelförmiges Büschel. Gereizt krümmen sie sich nach auswärts, gegen die Krone zu, wobei die äusseren Staubblätter einen grösseren Winkel beschreiben, als die inneren. Die Krümmung findet hauptsächlich, vielleicht ausschliesslich

an der Filamentbasis statt. Die von KABSCH[1]) behauptete »sehr gegeringe, kaum wahrnehmbare Krümmung des ganzen Staubfadens« ist mir zweifelhaft geblieben.

Nach KABSCH soll »der allein reizbare Punkt des Staubfadens an seiner Basis liegen.« Er sieht in den die Insertionsstellen der Filamente umgebenden Büschelhaaren die »eigentlich reizbaren Organe, während sich die Staubfäden nur passiv verhalten.« Die einzelnen Haare jedes Büschels sollen an ihrer Basis knollenförmig verdickt und durch Verschmelzung zweier hintereinander gelegener Zellen entstanden sein. Diese im Gegensatz zu den steifen Haarbüscheln des Fruchtknotens sehr biegsamen Haare legen sich, wie KABSCH vermuthet, infolge eines mechanischen Reizes nieder, »worauf dann gewissermassen ein Heruntersinken des seiner Stütze beraubten Staubfadens vermöge der eigenen Schwere erfolgt.«

Diese schon von vornherein sehr unwahrscheinliche Annahme wird durch die später zu besprechenden Reizungsversuche vollständig widerlegt. Allein schon die histologischen Verhältnisse sprechen nicht dafür, dass die erwähnten Haarbüschel zwischen den Basen der Filamente als Sinnes- und zugleich als Bewegungsorgane fungiren. Von einer knollenartigen Verdickung der Haarbasen habe ich nichts beobachten können, weder bei dem auch von KABSCH untersuchten H. vulgare, noch bei H. variabile und ledifolium, auch sind die einzelnen Haare einzellig und nicht durch Fusion zweier Zellen entstanden. Ihre Wände sind zwar etwas dünner als jene der Fruchtknotenhaare, auch sind sie häufig plasmareicher als diese, doch hängt dies offenbar damit zusammen, dass sie auf der zwischen Fruchtknoten und Blumenkrone sich einschiebenden intercalaren Wachsthumszone[2]), an der die Staubblätter angelegt werden, etwas später entstehen, als auf der Oberfläche des Fruchtknotens. Uebrigens sind auch dicht nebeneinander stehende Haarbüschel zwischen den Filamentbasen zuweilen ungleichen Alters, so dass die einen schon dick- die anderen noch dünnwandig sind. In Bezug auf die Membranbeschaffenheit herrscht zwischen den Haarbüscheln des Fruchtknotens und jenen des Blütenbodens — abgesehen von der bereits erwähnten geringeren Wanddicke letzterer — kein nennenswerther Unterschied. Die dickwandigen und mit zahlreichen Tüpfeln

---

1) Anatomische und physiologische Untersuchungen über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1861. p. 353.

2) Vgl. GOEBEL, Bot. Zeitg. 1882. p. 381 ff.

versehenen Fussstücke der Haarzellen sind hier wie dort verholzt (Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure); auch fehlen den Haarbüscheln des Blütenbodens gelenkartige Wandverdünnungen, wie man sie bei ihrer relativen Dickwandigkeit erwarten dürfte, wenn sie Perceptionsorgane für Berührungsreize wären.

Eher könnte man die spaltöffnungsreiche, sehr zartwandige und mehr oder minder papillöse Epidermis des Blütenbodens zwischen den Filamentbasen für ein Sinnesepithel halten, allein auch diese Vermuthung wird durch das Ergebniss der nachstehenden Versuche hinfällig.

Wenn man mit einer feinen Nadelspitze die Staubfäden von Helianthemum vulgare an ihrer Insertionsstelle berührt, so tritt sofort die Reizbewegung ein. Allein es ist auf diese Weise bei der dichten Stellung der Staubblätter ganz unmöglich, die Berührung auf die zwischen den Staubblattbasen befindlichen Büschelhaare zu beschränken. Man zwängt dabei auch die Basen der Filamente auseinander, verbiegt sie, und so muss man von vornherein die Möglichkeit in's Auge fassen, dass die Berührung der Filamentbasen oder Zerrungen des Bewegungsgewebes als Reizursache wirken. Um die Berührung der Filamente an ihrer Basis zu vermeiden, ist eine Abänderung der Versuchsanstellung erforderlich. Zwischen den untersten Staubblättern und der Krone befindet sich ein etwas breiterer Ringwulst, an welchem gleichfalls die von Kabsch erwähnten Büschelhaare sich befinden; ihre Berührung müsste die Reizbewegung der angrenzenden (untersten) Staubfäden auslösen. Wenn man nun mit einem menschlichen Kopfhaar jenen Ringwulst reibt, so bleibt die Reizbewegung der benachbarten Staubfäden aus. Und doch sind vom Haare die um vieles dünneren Büschelhaare sicher stark verbogen worden. Dieselben können daher keine Sinnesorgane sein, ebensowenig kann die zartwandige Epidermis des Wulstes den Reiz percipiren.

Wenn man das Filament eines Staubblattes mit einem Barthaar auf der Oberseite berührt und nach aussen, gegen die Krone zu biegt, so tritt keine Reizbewegung ein. Wenn die Berührung dagegen auf der Unterseite, die Biegung also gegen den Fruchtknoten zu erfolgt, so führt das Staubblatt sofort die Reizbewegung aus; es krümmt sich, wie erwähnt, nach auswärts gegen die Krone zu. Es fragt sich nun, was dabei als Reizursache wirkt: die Berührung der Filamentunterseite oder die mit der Biegung verbundene Zugspannung des Bewegungsgewebes, das wir uns auf der Unterseite

der Filamentbasis zu denken haben. Um dies zu entscheiden, habe ich wiederholt Staubblätter nach innen gebogen, ohne das Filament zu berühren; es geschah dies in der Weise, dass ich mit einem Barthaar bloss die Anthere berührte[1]). Wenn die Biegung keine sehr starke war, trat niemals eine Reizbewegung ein. Sobald ich aber das Filament desselben Staubblattes auf seiner Unterseite mit dem Barthaar berührte und das Filament dabei nur wenig einwärts bog, trat sofort die Reizbewegung ein. Es folgt daraus, dass nicht die Biegung, sondern der auf die Epidermis des Filamentes ausgeübte Druck die Reizursache bildet. Dieser Druck muss aber eine gewisse Intensität erreichen, denn nach ganz leichter Berührung oder Reibung der Filamentunterseite mit einem Kopfhaar, wobei das Filament nicht verbogen wird, tritt keine Reizbewegung ein. Die Staubblätter von Helianthemum verhalten sich also in dieser Hinsicht eben so, wie jene von Opuntia und Portulaca.

Bei sehr starker Biegung der Filamente wird eine schwache Reizbewegung auch dann ausgelöst, wenn nur die Anthere berührt wird. Das Bewegungsgewebe ist also bis zu einem gewissen Grade direct reizbar.

Nach den mitgetheilten Versuchsergebnissen haben wir in der unteren Epidermis des Filamentes das reizpercipirende Gewebe zu erblicken. Eine besondere Anpassung an die Reizperception, wie bei Opuntia und Portulaca, Abutilon etc. ist aber an dieser Epidermis nicht zu beobachten. Die Epidermisaussenwände sind im oberen Theile des Filamentes papillös vorgewölbt, dabei aber gleichmässig zart, mit einer feingefältelten Cuticula versehen. Fühlpapillen, Fühltüpfel oder gelenkartige Membranverdünnungen kommen nicht vor. Nicht einmal die papillöse Vorwölbung der Aussenwände ist zur Reizperception nothwendig, denn an den gleichfalls sensiblen Filamentbasen fehlt sie. Bei der grossen Zartheit der Epidermisaussenwände, die sich offenbar überaus leicht einbiegen lassen, ist aber jede specielle histologische Anpassung überflüssig. Die Filamente von Helianthemum verhalten sich in dieser Hinsicht wie viele Ranken, die gleichfalls besonderer histologischer Anpassungen an die Reizaufnahme entbehren.

Die biologischen Verhältnisse stimmen mit dieser Art der Reizbarkeit vollkommen überein. Wenn ein Insect gegen das Büschel

---

1) Zu diesen Versuchen lassen sich bloss die äussersten Staubblätter benutzen.

steil aufgerichteter Staubfäden anfliegt, dann werden die betreffenden Filamente vorwiegend auf ihrer Unterseite berührt und gegen den Fruchtknoten zu gebogen; die sich nach aussen krümmenden Staubfäden drücken nun ihre Antheren gegen den Leib des Insects. Wiederholt sah ich eine kleine Wespe rings um die Basis des Staubfadenbüschels herumkriechen und den hier befindlichen Ringwulst vergeblich nach Honig absuchen[1]. Dabei drückte das Thierchen die untersten Staubfäden kräftig nach innen und löste so deren Bewegung aus. Die Honigbiene balancirt oben auf dem Staubfädenbüschel und biegt, sich rasch nach allen Seiten wendend, die Staubfäden mit ihren Beinen gegen die Mitte der Blüte zusammen. Mit den Büschelhaaren des Blütenbodens kommt sie augenscheinlich gar nicht in Berührung, da sie nicht nach Nektar fahndet, sondern als erfahrene Blumenbesucherin bei dieser Pflanze bloss Pollen sammelt.

II. Narben, Griffel und Gynostemien.

Goldfussia anisophylla.

Rie Reizbewegung des fädigen Narbenlappens dieser Acanthacee ist zuerst von Morren[2]) beobachtet und näher beschrieben worden.

Die gekrümmte, nach oben bauchig erweiterte Kronenröhre trägt in einer Falte der unteren Wand den fädigen Griffel, der bis zum Schlund der Röhre vorragt und hier in den ca. 2 mm langen fädigen Narbenlappen übergeht. Es ist dies der obere (vordere) Narbenlappen; der untere (hintere) ist stark reducirt und nur als kleiner, zahnförmiger Höcker entwickelt. Ersterer ist im ungereizten Zustande bogig aufwärts und mit seinem Ende etwas nach rückwärts gekrümmt. Wird er durch Berührung gereizt, so streckt er sich gerade, zuweilen sogar in flachem Bogen nach abwärts. — Von den vier Staubblättern waren in den von mir untersuchten Blüten gewöhnlich bloss die zwei längeren, die aber auch nur bis etwa zum

---

1) Die Helianthemum-Blüten produciren keinen Nektar. Vgl. H. Müller, Befruchtung der Blumen. p. 147.

2) Recherches sur le mouvement et l'anatomie du style du Goldfussia anisophylla. Nouveaux Mémoires de l'Academie royale des sciences de Bruxelles T. XII. 1839.

oberen Drittel der Kronenröhre vorragten, fertil entwickelt. Die beiden kürzeren waren meist in verschiedenem Grade rückgebildet, oft nur staminodial entwickelt oder auch gar nicht vorhanden. Die Antheren sind nach aufwärts gekehrt.

Wenn man mit einem menschlichen Kopfhaar die convexe Vorderseite (d. i. eigentlich die Innenseite) des gekrümmten Narbenlappens berührt und längs desselben von der Spitze bis zum reducirten zweiten Narbenlappen und darüber hinaus, hin und her streift, so tritt, vorausgesetzt, dass der Lappen dabei nicht nach hinten gebogen wird, keine merkliche Reizbewegung ein. Dieselbe bleibt auch aus, wenn man die Concavseite oder die Flanken des Lappens streifend berührt. Ich habe diesen Versuch oft und stets mit demselben Ergebnisse angestellt; die äusseren Bedingungen waren dabei solche, dass eine hochgradige Empfindlichkeit vorausgesetzt werden konnte; die Luft im Gewächshause war sehr feucht, die Temperatur betrug 27—28° C. Eine blosse Berührung reicht also, wenigstens bei unseren Gewächshausexemplaren, nicht hin, um die Bewegung auszulösen. Wenn man aber mit einer Nadel oder Borste den gekrümmten Narbenlappen nur ein wenig nach rückwärts biegt, so streckt sich der Lappen sofort gerade. Biegt man dagegen den Lappen in umgekehrter Richtung, d. i. also von hinten nach vorn, so tritt keine Reizbewegung ein. Es fragt sich jetzt wieder, ähnlich wie bei den Staubblättern von Helianthemum, ob bei der Rückwärtsbiegung des Narbenlappens der kräftigere Druck auf seiner Vorderseite, oder die durch die Biegung bewirkte Zugspannung des auf der Convexseite gelegenen Bewegungsgewebes als Reiz percipirt wird. Experimentell lässt sich diese Frage kaum entscheiden, denn es ist nicht möglich, so wie bei den Staubblättern von Opuntia, Portulaca und Helianthemum, das reizbare Organ zu biegen, ohne es direct zu berühren. Die Analogie mit den genannten Staubblättern, sodann auch die histologischen Bauverhältnisse machen es aber wenigstens wahrscheinlich, dass der Druck als solcher percipirt wird.

Am Ende des Narbenlappens sind die vorderseitigen (innenseitigen) Epidermiszellen zu schräg aufwärts gerichteten langen Narbenpapillen ausgewachsen, die gegen die Basis des Lappens zu immer kürzer werden und hier wie an den Flanken in gestreckte Epidermiszellen mit schrägen Querwänden und ganz kurzen Papillen an den oberen Zellenden übergehen. Während die eigentlichen Narbenpapillen durchaus zartwandig sind, fällt an den eben erwähnten Epidermiszellen der Vorderseite und der Flanken des Narbenlappens die

grössere Dünnwandigkeit der kurzen Endpapillen auf (Taf. V, Fig. 10). Ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Papillen Perceptionsorgane vorstellen. Bei einem gleitenden Darüberstreifen mit einem Kopfhaar werden sie nicht oder nicht hinreichend deformirt. Bei einem Druck dagegen, der bis zur Rückwärtsbiegung des Lappens führt, wird sich die verdünnte Wand des Papillenscheitels noch stärker krümmen, und die ihr anhaftende Plasmahaut wird einem tangentialen Druck unterworfen sein. — Uebrigens ist zu vermuthen, dass, so wie bei den Staubblättern der vorhin genannten Pflanzen, auch das Bewegungsgewebe bei sehr starker Zurückbiegung des Narbenlappens durch Zug direct reizbar ist.

Auf der concaven Hinterseite (Aussenseite) des Narbenlappens ist die Epidermis nicht oder nur andeutungsweise papillös. Doch treten hier, sowie auf der Oberseite des Griffels, sehr derbwandige, ziemlich grosse, senkrecht abstehende Haare auf, deren Körper dreizellig ist, und die mit längsgestrecktem zweizelligem Fuss zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen sitzen. Morren[1]) spricht die Vermuthung aus, dass wenn diese Haare von über den Griffel laufenden Ameisen und anderen Insecten gebogen werden, die Reizung des Bewegungsgewebes bewirkt werde. Dass aber diese Haare weder als eigentliche Sinnesorgane, noch als Stimulatoren fungiren, geht aus dem negativen Ergebniss des Experiments deutlich hervor. Trotz wiederholten Darüberstreifens mit einer senkrecht zur Längsachse des Griffels und Narbenlappens gehaltenen Borste oder Nadel trat niemals eine merkliche Reizbewegung ein.

Die biologischen Verhältnisse bei der Fremdbestäubung entsprechen offenbar der geschilderten Art der Reizbarkeit des Narbenlappens. Morren erblickt allerdings die biologische Bedeutung der Reizbewegung darin, dass der sich gerade streckende Narbenlappen mit den steifen Haaren der Kronenröhre in Berührung kommt, an denen sich der aus den Antheren herausfallende Pollen angesammelt hat. Er nimmt also Autogamie an und lässt die Reizung des Narbenlappens von kleineren Insecten (Ameisen etc.) vollzogen werden. Viel wahrscheinlicher ist aber, dass grössere Insecten, die doch ziemlich grossen Blüten aufsuchen und in ähnlicher Weise wie z. B. bei Mimulus, Fremdbestäubung bewirken. Indem sich das Insect vor dem Schlunde der Kronenröhre niederlässt und mit seinem Rüssel den Honig am Grunde der Röhre zu erreichen sucht, stösst es mit

1) l. c. p. 20.

diesem oder dem Kopfe an die Vorderseite des Narbenlappens, biegt diesen mehr oder minder zurück und veranlasst ihn, sich gerade zu strecken. Beim Zurückziehen des Rüssels bleibt an diesem, indem er über die offenen Antheren streift, Pollen hängen, der an dem Narbenlappen deshalb nicht abgestreift werden kann, weil sich dieser inzwischen gerade gestreckt, resp. unter das Niveau der Antheren gesenkt hat. Besucht nun das Insect eine andere Blüte mit ungereiztem, nach rückwärts gekrümmtem Narbenlappen, so wird derselbe zweifellos mit dem mitgebrachten Pollen belegt werden. — So dürfte sich wohl der Bestäubungsvorgang in der Heimat der Pflanze vollziehen.

Mimulus luteus.

Verschiedene Mimulusarten, sowie auch mehrere andere Scrophulariaceen, besitzen bekanntlich reizbare Narben. Der Griffel ragt mit seinen beiden aus einander gespreizten Narbenlappen unter der Oberlippe der Blumenkrone über die vier zweimächtigen Staubblätter vor, so dass ein gegen den Blütengrund vordringendes Insect mit seinem Rüssel den unteren Narbenlappen streift und so die Reizbewegung auslöst. Der wie ein Vorhang nach abwärts gekrümmte Narbenlappen richtet sich auf und legt sich an den gleichfalls reizbaren oberen Narbenlappen dicht an. Beim Zurückziehen des Rüssels streift dieser die Anthere und nimmt Pollen mit; derselbe kann an dem in der Reizstellung befindlichen unteren Narbenlappen nicht abgestreift werden, sondern bloss auf die ungereizte Narbe einer anderen Blüte gelangen[1]).

Die Ergebnisse der experimentellen Untersuchung stimmen mit der in der freien Natur stattfindenden Art der Reizung sehr gut überein. Wenn man mit einem Kopf- oder Barthaar die Oberseite und den Rand des unteren Narbenlappens streifend berührt, so tritt so lange keine Reizbewegung ein, bis nicht durch eine kräftigere Berührung der Narbenlappen etwas nach rückwärts gebogen wird. Die später zu beschreibenden haarförmigen Narbenpapillen werden durch die darüberstreifende Borste gewiss sehr stark gekrümmt — die Reizbewegung wird aber dadurch nicht ausgelöst; sie functioniren demnach nicht als Sinnesorgane.

Zur Reizung reicht also blosse Berührung des Narbenlappens

1) Gute Abbildungen, welche diese Verhältnisse illustriren, findet man in A. v. Kerner's Pflanzenleben. 1. Aufl. II. Bd. p. 280.

nicht aus; er muss etwas gebogen werden, und zwar nach rückwärts, wie ihn der in die Blüte eindringende, vorüberstreifende Insectenrüssel biegt. Eine mit einer Nadel ausgeführte Biegung des Narbenlappens in entgegengesetzter Richtung, d. i. also von hinten nach vorn, wie sie beim Insectenbesuch nicht stattfindet, löst bei herabgesetzter Reizbarkeit auch dann keine Bewegung aus, wenn der Lappen stark und wiederholt gebogen wird. Ist die Narbe sehr reizbar, dann hat eine starke Biegung nach vorn allerdings die Reizbewegung zur Folge. Eine schwächere Biegung dagegen, wie sie in gleichem Ausmasse bei der Biegung nach hinten sofort die Bewegung veranlasst, ist wirkungslos.

Das auf der Innenseite des Narbenlappens befindliche Bewegungsgewebe ist also in erster Linie für solche Biegungen empfindlich, bei denen es gezogen wird; in schwächerem Ausmasse auch für solche, bei denen es gedrückt wird. Es handelt sich dabei um einen in Bezug auf die Längsachse des Narbenlappens und die Streckungsrichtung der Epidermis- und Bewegungszellen longitudinalen, nicht aber um einen transversalen Zug. Denn wenn man bei etwas herabgesetzter Reizbarkeit den unteren Narbenlappen mit einer Pincette seitlich so einklemmt, dass die Seitenränder des Lappens nach hinten gebogen werden, so tritt trotz wiederholter Biegung keine oder nur eine sehr geringfügige Reizbewegung ein. Da die Epidermis- und Bewegungszellen parallel zu den Seitenrändern des Lappens gestreckt sind, so werden sie bei der eben erwähnten Art der Biegung einem transversalen Zug unterworfen.

Der obere, etwas kleinere, der Kronenröhre angepresste Narbenlappen ist in gleicher Weise reizbar wie der untere, nur ist er etwas weniger empfindlich. Biologisch kann seine Reizbarkeit höchstens insofern von Belang sein, als ein grösseres Insect beim Emporcrücken der Oberlippe der Blumenkrone auch den Narbenlappen etwas zurückbiegt, worauf dann, da beide Lappen sich gegen einander krümmen, ein rascherer Verschluss erfolgt. Denselben Sinn wird wohl auch die bei Mimulus cardinalis und proboscidea von F. W. Oliver[1]) beobachtete Fortpflanzung des Reizes von einem Narbenlappen zum anderen haben; bei M. luteus tritt eine solche Fortleitung des Reizes, wie schon Oliver betont hat, nicht ein.

Die Epidermiszellen der Innenseiten beider Narbenlappen sind langgestreckt, gegen ihr oberes Ende zu allmählich verbreitert und hier

1) Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1887. p. 162 ff.

zu schräg aufgerichteten Haaren ausgewachsen, die von den zugehörigen Epidermiszellen durch Querwände nicht abgetrennt werden. Die Haare sind gestreckt kegelförmig, gegen die Spitze zu sich rasch verjüngend und köpfchenförmig abgerundet. Hin und wieder sieht man kleine Auftreibungen der Cuticula, die hier verdünnt und schliesslich resorbirt wird. Das derart freigewordene Secret bildet auf den Haaren einen dünnen, klebrigen Ueberzug und lässt sich an jenen Stellen, wo zwei Haare an einander kleben, ohne weiteres direct beobachten. Es liegen hier also gewöhnliche Narbenhaare vor; auch in histologischer Hinsicht deutet nichts auf ihre etwaige Function als Sinnesorgane hin.

Arctotis calendulacea W.

Bei der Compositengattung Arctotis[1]) hat Daniel Müller[2]) bereits im Jahre 1853 reizbare Griffel entdeckt. Er untersuchte Arctotis breviscapa, calendulacea (Cryptostemma calendulacea R. Br.) und lanata. Bei Berührung des über die Antherenröhre vorragenden Griffels krümmt sich derselbe nach der berührten Seite hin; wird dann die entgegengesetzte Seite berührt, so erfolgt wieder die entsprechende Krümmung. Dass diese Reizbewegung unabhängig von einer etwaigen Bewegung der Filamente vor sich geht, folgert D. Müller erstens daraus, dass die Krümmung des Griffels oberhalb der Antherenröhre erfolgt, und zweitens aus der Thatsache, dass nach Entfernung der Antherenröhre und der Filamente mittels einer feinen Pincette die Reizbewegung des Griffels gleichfalls ausgelöst werden kann.

Bei Arctotis (Cryptostemma) calendulacea constatirte Müller auch die Reizbarkeit der Filamente. Bei ihrer Berührung neigt sich das »ganze Genitalienbündel« nach der berührten Seite hin, oberhalb der Antherenröhre tritt aber keine Krümmung des Griffels ein.

Die Richtigkeit dieser interessanten Beobachtungen D. Müller's wurde später von Pfeffer[3]) mit Unrecht in Abrede gestellt. Er konnte bei Arctotis breviscapa und Venidium calendulaceum[4]) »von

1) Nach Engler-Prantl's Pflanzenfamilien (IV. Th. 5. Abth. p. 308) weist die Gattung 58 meist südafrikanische Arten auf.

2) Ueber die Reizbarkeit der Genitalien bei Compositen. Bot. Zeitg. 1853. p. 789.

3) Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. p. 152 Anmerkung.

4) Die Gattung Venidium ist nach Baillon bloss ein Subgenus von Arctotis. (Vgl. Engler-Prantl's Pflanzenfamilien. l. c. p. 308.)

einer Reizbarkeit des Pistills nichts finden«. Dasselbe soll bloss durch die sich verkürzenden Filamente hin und her gebogen werden.

Ohne Kenntniss der MÜLLER'schen Beobachtungen hat in neuester Zeit v. MINDEN[1]) die Reizbarkeit der Griffel zweier Arctotis-Arten beschrieben. Er untersuchte A. aspera und calendulacea und stellte ebenfalls die allseitige Reizbarkeit des Griffels fest. In Uebereinstimmung mit MÜLLER fand er ferner, dass isolirte und mit ihrem unteren Ende in einem wasserdurchtränkten Hollundermarkstückchen steckende Griffel die Reizbewegungen gleichfalls ausführen.

Meine an Arctotis calendulacea angestellten Beobachtungen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denen D. MÜLLER's und v. MINDEN's überein. Der über die Antherenröhre vorragende Theil des Griffels ist oben in einer Länge von ca. 2 mm dicht mit kurzen spitzen Fegehaaren bekleidet; die daran grenzende Zone dagegen ist wie der von der Antherenröhre und den Filamenten umgebene Theil des Griffels vollkommen glatt. Bei bloss streifender Berührung desselben tritt keine Reizbewegung ein. Wird er dagegen gebogen, wobei es gleichgültig ist, ob man die behaarte oder die glatte Zone berührt, so krümmt er sich um einen Winkel bis zu ca. 60° nach der berührten Seite hin. Man sieht dabei deutlich, dass sich die Krümmung ausschliesslich oder doch hauptsächlich in dem über die Antherenröhre vorragenden glatten Theile des Griffels vollzieht. Dasselbe lässt sich auch an frei präparirten Griffeln beobachten. Ich halte daher nur den oberen Theil des Griffels für reizbar und krümmungsfähig. Bei Berührung der Filamente habe ich oft, aber nicht immer ein Ueberneigen des Griffels und der Antherenröhre beobachtet. Doch scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass, wie schon MÜLLER gefunden, v. MINDEN aber übersehen hat, auch die Filamente reizbar sind.

Besondere Perceptionsorgane treten an den reizbaren Griffeln von Arctotis calendulacea nicht auf. Die kurzen spitzen Fegehaare als solche zu betrachten, liegt gar kein Grund vor, und an dem glatten Theile des Griffels besitzen die ziemlich dicken Aussenwände der gestreckten Epidermiszellen weder Fühlpapillen, noch Fühltüpfel. Ihre derbe Cuticula ist vollkommen glatt. Es ist demnach anzunehmen, dass die Reizung bei der Biegung des Griffels durch den longitudinalen Zug erfolgt, dem das Bewegungsgewebe auf der Convexseite unterworfen wird. Durch seine Contraction erfolgt dann die Krümmung gegen die berührte Seite hin.

1) Flora. 88. Bd. 1901. p. 238 ff.

Die reizbaren Filamente besitzen dagegen eine papillöse Epidermis. Die Papillen treten in der Mitte jeder Epidermiszelle auf; sie sind gegen das obere und untere Ende des Filamentes zu stark abgeflacht, in der Mitte des Filamentes werden sie länger. Wenn auch ihre Wände nicht dünner sind, als die übrigen Theile der Epidermisaussenwände, so ist es doch ziemlich wahrscheinlich, dass sie als Fühlpapillen fungiren. Wegen der Kleinheit und grossen Zartheit der Filamente sind Experimente in dieser Hinsicht ausgeschlossen.

Das Fehlen besonderer Perceptionsorgane an den reizbaren Griffeln von Arctotis calendulacea (und voraussichtlich auch der anderen Arctotis-Arten) hängt offenbar damit zusammen, dass die Reizbarkeit der Griffel eine phylogenetisch jüngere Erwerbung ist, als die bei den Compositen weitaus verbreitetere Reizbarkeit der Filamente.

Catasetum.

Die merkwürdige Orchideen-Gattung Catasetum besitzt bekanntlich trimorphe Blüten[1]). Die zweigeschlechtige (»Myanthus«) Blütenform besitzt ein ziemlich flaches Labellum, das bloss am Grunde stark grubig oder sackartig vertieft ist. Bei der weiblichen (»Monachanthus«) und männlichen Blütenform ist das Labellum meist halbkugelig oder helmförmig. Die Säule der zweigeschlechtigen und der männlichen Blüte ist in eine schmale Spitze ausgezogen, von der die Anthere an langem, derbem Filament senkrecht herabhängt. Zu beiden Seiten der Säule ist je ein langer, bandartiger Fortsatz des Säulenrandes vorhanden, der durch Zusammenrollung zu einem geraden oder gebogenen stielrunden, spitz zulaufenden Organ wird (Taf. III, Fig. 1, 2). Darwin hat diese langen Fortsätze im Hinblick auf ihre Function in treffender Weise als »Fühlhörner« oder »Antennen« bezeichnet. Bei der männlichen Blütenform sind sie länger als bei der zweigeschlechtigen; der weiblichen Form fehlen sie. — Die beiden Antennen sind so gestellt, dass sie mit ihren Spitzen die Grube, resp. Höhlung des Labellums überragen. Lässt sich auf diesem, wie es Crüger auf Trinidad beobachtet, und Darwin auf Grund des ganzen Blütenbaues erschlossen hat, ein grösseres Insect nieder, um die Innenwand der Grube zu benagen, so berührt es die Spitze der Antennen, worauf sich sofort die Klebscheibe des Rostellums sammt einem Stielchen (Stipes), das mit den Pollinien verbunden ist, vom Rostellum loslöst; durch die plötzliche Gerade-

1) Vgl. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien. II. Th. 6. Abth. p. 159.

streckung des Stielchens wird das ganze Pollinarium mit grosser Gewalt fortgeschleudert, resp. dem Rücken des Insectes angeheftet.

Ch. Darwin[1]) hat den Schleudermechanismus der Catasetum-Blüte mit grosser Sorgfalt untersucht; seine Beobachtungen beziehen sich hauptsächlich auf C. saccatum, bei welcher Art sich die beiden Antennen insofern ungleich verhalten, als nur die linksseitige, stärker gekrümmte mit ihrer Spitze die Grube des Labellums überragt und auch allein nur empfindlich ist, während die rechtsseitige mehr abwärts hängt und keine Empfindlichkeit zeigt. Bei dem gleichfalls von Darwin untersuchten C. callosum und tridentatum sind aber beide Antennen reizbar.

Darwin stellte vor allem fest, dass bloss eine Berührung der Antennen die Ausschleuderung des Pollinariums zur Folge hat. Bei C. tridentatum genügte die Berührung mit einer Borste, bei C. saccatum die leichte Berührung mit einer feinen Nadel. Dagegen waren viel stärkere Berührungen und Erschütterungen anderer Blütentheile gänzlich wirkungslos. »Ich liess zwei Blumen 2—3 Zoll hoch auf den Tisch herabfallen, ohne dass die Pollinien ausgeschleudert wurden.« Auch die Erschütterungen einer Postwagen- und Eisenbahnfahrt hatten keine Explosion zur Folge. Ebensowenig ein stärkerer Druck auf das Stielchen, resp. das Rostellum. Dagegen führte ein so kräftiger Schlag, dass die Anthere abgeknickt wurde, zur Ausschleuderung des Pollinariums. Mit einer Scheere ausgeführte Einschnitte in den Fruchtknoten, die Perigonblätter und in das Labellum waren ebenso wirkungslos wie tiefe Einschnitte an verschiedenen Stellen der Säule, ja selbst der Narbenkammer.

Aus diesen Beobachtungen geht zweifellos hervor, dass wenn schon die leichte Berührung einer Antenne zur Ausschleuderung des Pollinariums führt, dies nicht deshalb geschieht, weil die Erschütterung als solche sich in der Antenne bis zum Stielchen, resp. Rostellum fortpflanzt; »denn gewöhnliche Erschütterungen von mehrfach grösserer Stärke bewirken kein Zerreissen.« Darwin nimmt daher mit Recht an, dass es sich in den Antennen um eine Reizfortpflanzung handle, die dann zur Zerreissung der »Hautfranse« führt, welche die Klebscheibe mit der Basis der Antenne verbindet. Nun kommt die »eigene Schnellkraft« des ganzen Pollinariums, beziehungsweise des Stielchens, das sich plötzlich gerade streckt, zur Geltung, und das Pollinarium wird ausgeschleudert.

1) Ch. Darwin, Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten, übersetzt von H. Bronn. Stuttgart 1862.

Wir haben uns also nach Darwin's Beobachtungen und Auffassung den ganzen Vorgang, von der Berührung einer Antenne bis zur Ausschleuderung des Pollinariums, aus folgenden Einzelvorgängen bestehend vorzustellen: 1) Reizperception seitens der berührten Antenne. 2) Fortpflanzung des Reizes bis zum Rostellum und seiner Umgebung. 3) Auslösung einer Reizbewegung, die zum Zerreissen der »Hautfranse« und überhaupt zur Lockerung des Gewebeverbandes der Klebscheibe und des Stielchens mit dem Rostellum führt. 4) Ausgleichung der Gewebespannung in dem nunmehr gelockerten Stielchen, das sich wie eine gebogene Feder plötzlich geradestreckt und durch seine Schnellkraft das Pollinarium herausschleudert. — Im Verlaufe der ganzen Erscheinung treten also zwei verschiedene Bewegungen auf: eine durch die Berührung der Antenne ausgelöste Reizbewegung und dann die durch letztere herbeigeführte Schnellbewegung. Man könnte demnach den ganzen Vorgang mit dem Abschiessen des Bolzens einer Armbrust vergleichen, wobei ein gewissermassen als Reiz wirkender Willensact die Muskelbewegung des dem Drücker anliegenden Fingers auslöst, und diese wieder durch Lockerung der Saite die Schnellbewegung des gespannten Bogens zur Folge hat.

Ich gehe nunmehr zur Schilderung meiner eigenen Beobachtungen über.

Der Freundlichkeit Herrn Geheimraths Prof. Engler verdankte ich zwei männliche Blüten von Catasetum Darwinianum Rolf., die in Alkohol gut conservirt waren. Die fünf gewöhnlichen Perigonblätter sind bei dieser Art schmal, rinnig gebogen und zeigen die auf Taf. III, Fig. 1 angegebene Stellung. Das Labellum besitzt in seinem oberen Theile, unter der Säule, zunächst einen kegelförmigen, oben abgeflachten Vorsprung, dem dann die tiefe, trichterförmige Grube folgt; wie der Längsschnitt durch die Blüte (Fig. 2) zeigt, kommt diese Grube durch eine entsprechende Aussackung des Labellums zustande. In seiner unteren Hälfte besitzt das derbe Labellum einen unregelmässig gezähnten Rand und eine grobhöckerige Oberfläche von gelblich weissem, opakem Aussehen, während der übrige Theil des Labellums, mit Ausnahme der der Säule zugekehrten, gleichfalls höckerigen und opaken Seite des kegelförmigen Vorsprunges bei Conservirung in Alkohol ziemlich transparent erscheint. Die höckerigen und opaken Partien der Oberseite des Labellums sind anatomisch dadurch ausgezeichnet, dass die Epidermiszellen höher als breit, von fast palissadenförmiger Gestalt und überaus plasma-

reich sind. Ihre Aussenwände sind zart und in der Mitte papillös vorgewölbt. Die Wände dieser sehr kleinen Papillen sind aber meist etwas dicker, als die übrigen Theile der Aussenwände (Fig. 3), wodurch sie sich von ähnlich gestalteten Fühlpapillen unterscheiden. Unter dieser Epidermis treten noch 10—12 Lagen eines ziemlich kleinzelligen Parenchyms auf, dessen Zellen mit Plasma und Stärke vollgepfropft sind. Gegen die Unterseite zu wird das Parenchym grosszelliger, plasmaärmer und stärkefrei. Die gleiche Beschaffenheit zeigt es an den transparenten Stellen des Labellums von der oberen bis zur unteren Epidermis. Die zarten Aussenwände der ersteren sind hier in ihrer ganzen Ausdehnung zu Papillen ausgewachsen, die am Rande des Labellums etwas höher werden. Die Wand der Grube ist ringsum nur schwach papillös, auf ihrem Grunde aber sind wieder grössere Papillen vorhanden. Darwin giebt an, dass in der Grube oder Höhle des Labellums bei den von ihm untersuchten Arten kein Nektar abgesondert wird, und hält das Gewebe der fleischigen Höhlenwände, das einen angenehmen »nahrhaften« Geschmack besitzt, für die Lockspeise, die den Insecten geboten wird. Auch ich habe nichts beobachtet, was für eine Nektarausscheidung am Grunde oder an den Wänden der Grube sprechen würde, doch fiel mir auf, dass die Papillen am Grunde der Grube häufig einen ziemlich dicken Ueberzug von feinkörnigem, plasmatischem Aussehen besitzen, der sich mit Jodlösung gelb färbt und zahlreiche, leukoplastenähnliche Körnchen enthält. Ueber die Entstehung und Bedeutung dieses »Secrets« wage ich aber nichts auszusagen. Als Lockspeise wird den Insecten jedenfalls das plasma- und stärkereiche Gewebe der höckerigen, opaken Partien des Labellums dienen. Zunächst wird das Insect, wenn es in der Grube nichs gefunden hat, den oberen Theil des kegelförmigen Vorsprungs, wo »Futtergewebe« entwickelt ist, benagen und dabei jedenfalls, wenn nicht schon vorher, die Spitzen der beiden Antennen berühren. Warum die Hauptmasse des »Futtergewebes« im unteren Theil des Labellums entwickelt ist, lässt sich ohne Kenntniss der die Blüte besuchenden Insecten und ihrer Gewohnheiten natürlich nicht sagen.

Die beiden geraden, 10—11 mm langen Antennen ragen zu beiden Seiten des kegelförmigen Fortsatzes des Labellums mit ihren etwas gebogenen Spitzen über die Ränder der Grube vor; Länge und Stellung dieser Organe machen es also unvermeidlich, dass ein nicht zu kleines Insect, wenn es die Grubenwände betastet, die Spitzen berührt und so das Ausschleudern des Pollinariums veranlasst.

Wie erwähnt, stellen die Antennen eingerollte, bandförmige Anhängsel des Säulenrandes vor. Ein Querschnitt durch die Mitte der Antenne zeigt das auf Taf. III, Fig. 5 dargestellte Aussehen. Ihr Gewebe besteht, abgesehen von der Epidermis, bloss aus zartwandigem Parenchym, dessen sehr langgestreckte Zellen häufig prosenchymatisch zugespitzt sind. Gefässbündel treten in die Antennen nicht ein. Die auf ihrer concaven Innenseite befindliche Epidermis geht anscheinend frühzeitig zu Grunde (Fig. 6). Bei den von mir untersuchten Blüten war sie bis auf einige abgestorbene Reste resorbirt. Diese Reste sind sehr zartwandig, während die Epidermis der convexen Aussenseite der Antennen ziemlich dicke Aussenwände besitzt. Auch die Seiten- und Innenwände sind etwas verdickt. Gleich den Parenchym- sind auch die Epidermiszellen langgestreckt, an den Enden meist ein- oder zweiseitig zugeschärft (Fig. 4). Gegen die Spitze der Antennen zu werden sie kürzer. Ihre Länge beträgt hier ca. 100 μ, während sie sonst 250—300 μ lang sind. An der Spitze, wo nach der oben erwähnten Art der Fremdbestäubung die Sensibilität der Antenne am grössten sein muss, ist jede Epidermiszelle in ihrer Mitte, seltener an einem Ende, mit einer kleinen Papille versehen (Fig. 4), die lebhaft an die Fühlpapillen von Opuntia, Cereus, Portulaca, noch mehr aber an jene von Stylidium graminifolium erinnern. Der Durchmesser der Papillenbasis beträgt 20—25 μ, die Höhe der Papille 10—18 μ. An der Insertionsstelle der Papille ist die betreffende Epidermiszelle wie bei Opuntia etwas verbreitert. Die Papillenwände sind meist etwas weniger verdickt, als die übrigen Theile der Epidermisaussenwände (Fig. 7), doch ist der Unterschied lange nicht so gross, wie bei Opuntia und Portulaca. Während die Dicke der Epidermisaussenwand 2,5—3 μ beträgt, ist die Papillenwand bloss 1,5—2,5 μ dick. Die Epidermiszellen besitzen einen kräftig entwickelten, plasmatischen Wandbeleg. Das Lumen jeder Papille wird von einer Plasmaanhäufung ausgefüllt. Ihr gerade gegenüber liegt an der Innenwand der Zellkern.

Gegen die Mitte und Basis der Antenne zu werden die Papillen spärlicher; die Mehrzahl der Epidermiszellen ist papillenlos.

Die Auffassung dieser kleinen Papillen als der eigentlichen Perceptionsorgane der Antennen, als Fühlpapillen, ist auf Grund ihres Baues, ihrer Vertheilung und namentlich ihrer Aehnlichkeit mit den Fühlpapillen anderer Pflanzen durchaus berechtigt. Die vergleichend-anatomische Beweisführung kommt hier in kaum anfechtbarer Weise zur Geltung.

Die männliche Blüte von Catasetum marcrocarpum — ich konnte eine mir von Herrn Geheimrath Pfitzer freundlichst überlassene, in Alkohol conservirte Blüte untersuchen — gleicht in hohem Masse der von Darwin eingehend beschriebenen Blüte von C. tridentatum. Das Labellum ist helmförmig, die beiden Antennen sind sehr lang, annähernd symmetrisch ausgebildet und fast halbkreisförmig gebogen (Taf. III, Fig. 8), so dass die Spitzen gegen die Oeffnung des Labellums gekehrt sind und von einem in die Höhlung des letzteren sich einzwängenden Insect leicht berührt werden können. Der Bau der Antennen gleicht im Wesentlichen dem der vorigen Art. An der Antennenspitze treten wieder zartwandige Fühlpapillen auf, die sich aber gegen rückwärts zu bald verlieren. Von den Antennen von C. tridentatum sagt Darwin, dass ihre Spitzen auf etwa $^1/_{20}$ ihrer Länge durch warzenförmig vorragende Zellen rauh seien. Ob es sich hier gleichfalls um »Fühlpapillen» oder ähnliche Perceptionsorgane handelt, bleibt näher zu untersuchen.

Dank der Freundlichkeit Herrn Geheimraths Prof. Pfitzer konnte ich noch die Blüten einer dritten, leider nicht bestimmten Catasetumart untersuchen, deren Antennen ein ganz abweichendes anatomisches Verhalten zeigten.

Die männliche Blüte dieser Catasetumart ist ziemlich klein (Taf. III, Fig. 9). Der Durchmesser in der Medianebene von der tiefsten Stelle des Labellums bis zur Spitze des unpaaren Sepalums beträgt ca. 2 cm, die Tiefe der Blüte vom vorderen Labellumrande bis zum Ende der Blütenachse bloss ca. 1,5 cm. Das Labellum ist helmförmig, an beiden Seiten tief ausgerandet, sein Vorderrand umgeschlagen. Die drei Sepalen sind schmal, die paarigen Petalen breit, die Säule kaum über 1 cm hoch. Ihre beiden Antennen sind bloss 6—7 mm lang, nach vorn gekrümmt und einander dicht genähert. Mit ihren Spitzentheilen berühren sie fast den Grund des Labellums.

Ihr Bautypus ist ein wesentlich anderer als bei den zwei früher beschriebenen Arten. Fühlpapillen fehlen, dafür ist die ganze Antenne gewissermassen nach Art einer starken Fühlborste gebaut. Während den Antennen der beiden anderen Arten, obschon sie bedeutend länger und dicker sind, mechanische Elemente gänzlich fehlen, sind solche bei der vorliegenden Art bis gegen die Basis der Antenne zu in reichlicher Anzahl vorhanden. Die Spitze der Antenne ist solid und besitzt einen rundlichen Querschnitt, welcher auf der der Concavseite der eingerollten Antenne

entsprechenden Seite etwas abgeflacht ist. Der ganze Querschnitt weist hier bloss mechanische Zellen auf, indem auch die Epidermiszellen zu Stereïden geworden sind. Die Aussenwände derselben sind vollkommen glatt, ohne jede Andeutung von Fühlpapillen. Die mechanischen Elemente sind langgestreckt, an ihren Enden stumpf oder zugeschärft, die Wände ziemlich stark verholzt (Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure) und mit zahlreichen, schräg-spaltenförmigen Tüpfeln versehen (Taf. III, Fig. 14). Auf successive tiefer geführten Querschnitten sieht man zunächst, dass auf der Convexseite einzelne Epidermiszellen, die dann immer zahlreicher werden, weniger verdickte und unverholzte Wände besitzen (Fig. 12). Dann nehmen auch die darunter befindlichen Zellen in immer grösserer Anzahl den Charakter von langgestreckten Parenchymzellen an, und die Ausbildung von mechanischen Zellen beschränkt sich auf einen breiten Mittelstreifen der Innenseite der eingerollten Antenne (Fig. 10, 11). Hier ist also bis gegen die Basis zu ein Sklerenchymband vorhanden, dessen Begrenzung nach aussen, da die innere Epidermis resorbirt oder nur in zarten Resten vorhanden ist, das auf Taf. III, Fig. 11 dargestellte unregelmässige Aussehen darbietet. Im nicht eingerollten Basaltheile der Antenne fehlen die mechanischen Zellen.

Ueber die Art der Function dieser Antennen kann auf Grund des geschilderten Baues kein Zweifel herrschen. Fast ihrer ganzen Länge nach, soweit sie mit mechanischem Gewebe ausgerüstet ist, wirkt die Antenne als ein »biegungssteifer« Hebel, genau so wie der über dem sensiblen Gelenk befindliche, gleichfalls aus mechanischen Zellen bestehende Theil einer Fühlborste von Dionaea muscipula. Dem Gelenk entspricht der basale Theil der Antenne, der nicht eingerollt, sondern bloss flach rinnig ist, keine mechanischen Zellen besitzt und daher aus doppeltem Grunde leicht verbogen werden kann. Wenn also ein Insect den Grund des Labellums betastet und dabei auf die Spitze einer Antenne stösst, so wird dieser Stoss rein mechanisch auf die Basis der Antenne übertragen und hier als Reiz percipirt.

Die Antennenbasis weist übrigens noch eine specielle Einrichtung auf, die wohl nicht anders, denn als Charniergelenk zu deuten ist. Schon Darwin hat darauf hingewiesen, dass die Antennenbasen »nicht in ihrer ganzen Länge frei sind, sondern mit ihrem äusseren Rande eine ansehnliche Strecke weit mit den Rändern der Narbenkammer verbunden und verschmolzen sind«. Da die bandförmigen Anhängsel, welche die Antennen darstellen, Auswüchse des Säulenrandes sind,

so muss natürlich der äussere Rand des Bandes tiefer unten in den Säulenrand übergehen als der innere Rand. Der Abstand zwischen diesen beiden Stellen repräsentirt die Insertionslinie des Antennenbandes. In dieser Linie besitzt nun dieses letztere bei der vorliegenden Art eine geringere Dicke, als darüber, was auf Querschnitten, die in dieser Region durch die Säule geführt werden, sehr deutlich zu sehen ist (Taf. III, Fig. 13g). Die Dicke des Antennenbandes längs seiner Insertionslinie beträgt 0,17—0,18 mm, während sie unmittelbar darüber 0,22—0,25 mm beträgt. Die Insertionsstelle der Antenne repräsentirt also ein Charniergelenk, um welches das Antennenband leicht gedreht werden kann. Eine solche Drehung wird erfolgen, wenn der steife Theil der Antenne von der Seite her gestossen oder verschoben wird; natürlich kann dies, wenn das Insect den Grund des Labellums nach allen Richtungen hin betastet, sehr leicht geschehen. Die Zellen dieses Charniergelenkes, wo die Deformation jedenfalls am grössten ist, werden demnach als die eigentlichen Perceptionszellen der Antennen aufzufassen sein. Natürlich soll damit nicht gesagt sein, dass nicht auch die ganze Antennenbasis empfindlich ist, denn eine strenge Localisirung der Deformation auf das Charniergelenk ist nicht zu erwarten.

Von der Richtigkeit der vorstehend mitgetheilten Auffassung konnte ich mich auch insofern experimentell überzeugen, als ich an in Wasser aufgeweichten freipräparirten Säulen bei mässig starker Berührung der Antennen, sei es senkrecht gegen die Spitze, sei es in seitlicher Richtung, niemals eine merkliche Biegung des mechanisch gefestigten Theiles der Antennen, sondern immer nur eine Biegung, resp. Drehung der Antennenbasis beobachten konnte. Dass bei stärker werdendem Druck schliesslich auch der mechanische Theil der Antenne verbogen wird, ist selbstverständlich.

Bei Catasetum saccatum ist nach Darwin die rechtsseitige Antenne, die abwärts hängt, ganz oder fast ganz unempfindlich. Da sie ihrer Stellung nach die Lippe nicht zu bewachen hat, so würde, schliesst Darwin, ihre Empfindlichkeit nutzlos sein. Es wäre nun interessant zu untersuchen, ob sich im histologischen Bau der beiden Antennen Unterschiede bemerkbar machen; ob z. B., falls die sensible Antenne Fühlpapillen besitzt, dieselben der nicht sensiblen fehlen. Unbedingt zu erwarten ist aber dies deshalb nicht, weil die nicht sensible Antenne offenbar die Erscheinung des Functionsverlustes darbietet, dem die vollständige Rückbildung der betreffenden Organe nicht gleich zu folgen brauchte.

Die Gattung Catasetum ist nach dem Vorausgegangenen ein lehrreiches Beispiel dafür, dass bei nahe verwandten Pflanzen die vollkommenere Ausgestaltung eines bestimmten Perceptionsorgans nach sehr verschiedenen Typen erfolgen kann. Bei C. Darwinianum und macrocarpum besitzen die Antennen Fühlpapillen, bei der unbestimmten Species sind dieselben nach Art der Fühlborsten gebaut, die einen mechanisch wirksamen Hebelapparat und ein sensibles Gelenk besitzen. Beide Arten von Antennen sind offenbar phylogenetisch von bereits sensiblen, aber histologisch weiter noch nicht differenzirten Antennen abzuleiten. Welche Umstände massgebend waren, dass die vollkommenere histologische Anpassung bei den verschiedenen Arten so gänzlich verschiedene Wege einschlug, ist vollkommen räthselhaft.

Mormodes Buccinator.

Wie bei Catasetum werden auch bei der nahe verwandten Gattung Mormodes die Pollinarien fortgeschleudert. Durch freundliche Vermittelung Herrn Professor von Wettstein's erhielt ich aus dem kaiserl. Garten zu Schönbrunn zwei frische Blüten von Mormodes Buccinator, die aber die Pollinarien leider bereits ausgeschleudert hatten. Eines davon sass am Rande der Schachtel, einige Centimeter über dem Labellum der betreffenden Blüte.

Habituell glichen die mir vorliegenden Blüten sehr der von Darwin[1]) abgebildeten und eingehend beschriebenen Blüte von Mormodes ignea (Taf. III, Fig. 15). Zunächst fällt daran die Drehung der Säule auf, infolge welcher ihre Vorderseite mit der Anthere, dem Rostellum und dem oberen Theile der Narbenfurche in eine seitliche Stellung gelangt. Der über dem Rostellum gelegene Theil der Säule ist dreieckig zugespitzt und trägt an seinem Scheitel ein ca. 2—3 mm langes, länglich-keulenförmiges, abgeflachtes Anhängsel, an dessen unterem Theile das Filament der Anthere inserirt ist (Fig. 16). Dieses Anhängsel wird durch das merkwürdig gestaltete Labellum gedrückt und ungefähr rechtwinkelig umgebogen. An seiner Basis ist letzteres schmal, fast cylindrisch, die beiden Seitenlappen sind breit und so vollständig nach abwärts (in der Fig. 15 nach aufwärts) umgeschlagen, dass sich ihre Ränder theilweise berühren. Darwin vergleicht es mit einem »Cocked-hat«; wie die

1) l. c. p. 154.

Speciesbezeichnung der mir vorliegenden Art ausdrückt, liegt auch der Vergleich mit einer Trompete nahe.

Was nun aber dieses Labellum besonders merkwürdig macht, das ist eine auf der convexen Seite, etwa 8 mm unter der Spitze gelegene trichterförmige Grube, in welche eben die Spitze der Säule mit ihrem Anhängsel hineinragt. Sie wird darin durch einen gewissen Druck von Seiten des Labellums festgehalten. Welche Bedeutung dieser Einrichtung beim Fortschleudern des Pollinariums zukommt, wird gleich erörtert werden.

Nach Darwin ist bei Mormodes ignea das kurze, gelenkartige Filament, mit welchem die Anthere an dem Anhängsel der Säule inserirt ist, empfindlich und überträgt den durch eine Berührung bewirkten Reiz auf die Klebscheibe, worauf die Schleuderbewegung ausgelöst wird. Diese letztere wird ähnlich wie bei Catasetum durch plötzliche Geradestreckung und Rückwärtskrümmung des vom Rostellum sich loslösenden Stipes (»Füsschen«) bewirkt, der die Pollinarien mit der Klebscheibe verbindet. Indem nun das ganze Pollinarium in einem Bogen aufwärts schwingt, reisst das gelenkartige Filament, und ersteres wird nun senkrecht empor, und Dank der Drehung der Säule an dem Labellum vorbei geschleudert.

In den Hauptpunkten hat Darwin zweifellos Recht, wenn er den ganzen Vorgang in der freien Natur sich folgendermassen abspielen lässt: Das Insect wählt den Kamm des Labellums zum Landungsplatz und neigt sich vor der Säule über, um an den Basen der Perianthblätter zu saugen. »Gewicht und Bewegung des Insectes werden alsdann das Labellum mit dem darunter liegenden gekrümmten Scheitel der Säule drücken und bewegen, und diese letztere wird, indem sie ihrerseits wieder auf das Gelenk drückt, die Ausschleuderung des Pollinariums veranlassen, welches unvermeidlich den Kopf des Insectes treffen und daran ankleben muss«. Ausserdem nimmt aber Darwin auch an, dass das sich überneigende Insect mit seinen Vorderfüssen das empfindliche »Gelenk«, d. i. die Anheftungsstelle des Filamentes direct berühre und so die Schleuderbewegung veranlasse.

Wenn aber das Insect, woran nicht zu zweifeln ist, in dieser Weise direct oder indirect die Ausschleuderung des Pollinariums bewerkstelligt, so ist es ziemlich unwahrscheinlich, dass die Empfindlichkeit für Berührung auf einen so kleinen, kaum stecknadelkopfgrossen Fleck localisirt sein soll, wie er durch die gelenkartige Anheftungsstelle des Filamentes repräsentirt wird. Damit die

Schleuderbewegung sicher ausgelöst werde, ist wohl eine grössere Ausbreitung der sensiblen Oberfläche nöthig, die aber nirgends anders als an der Spitze und überhaupt an der oberen Partie der Säule gesucht werden kann. Da, wie oben erwähnt, an den mir zur Verfügung gestellten beiden Blüten die Pollinarien bereits ausgeschleudert waren, so war eine experimentelle Lösung der Frage für mich unmöglich. Es konnten daher nur die Ergebnisse der histologischen Untersuchung einige Anhaltspunkte liefern.

Zunächst lag die Vermuthung nahe, dass das kleine, flach keulenförmige Anhängsel der Säule als Perceptionsorgan diene. Die histologische Untersuchung hat aber diese Vermuthung nicht bestätigt. Die Oberfläche des Anhängsels ist ringsum glatt, seine Epidermiszellen besitzen mässig verdickte Aussenwände, an denen keinerlei verdünnte Stellen oder sonstige Einrichtungen zu beobachten sind, die auf Reizperception hindeuten würden. Dagegen fallen an der über dem Rostellum gelegenen Partie der Säule zahlreiche kurze, an ihren Enden abgerundete Haare und Papillen auf, die ihre stärkste Ausbildung auf der Rückenseite der Säule knapp unter dem Anhängsel, sowie an den beiden Kanten zeigen (Taf. III, Fig. 16); doch treten sie auch auf der der Anthere zugekehrten Seite der Säulenspitze auf. Ihrer Lage nach könnten diese nicht drüsigen und auch nicht zum Festhalten des Pollens[1]) bestimmten Haare und Papillen sehr gut zur Perception von Berührungsreizen dienen. Auch ihr Bau macht diese Function wahrscheinlich.

Am obersten Theile der Säule — das Anhängsel ausgenommen — wächst jede Epidermiszelle zu einem kurzen Haare aus, dessen Länge 4—6 mal so gross ist als seine Dicke. Man könnte es umsomehr auch als eine lange Papille bezeichnen, weil nur die mittlere circumscripte Partie der Aussenwand eine Ausstülpung bildet, und weil diese auch niemals durch eine Querwand vom Fussstück des Haares abgetrennt wird. An seiner Spitze ist dasselbe abgerundet, wie die Papillen der Sinneszellen an den Filamenten von Berberis. An seiner Basis ist die sonst ziemlich dicke Zellhaut ringsum mehr oder minder verdünnt, wobei diese gelenkartige Ringzone bei verschiedenen Haaren eine wechselnde Breite besitzt (Fig. 17, 18). Auch in Bezug auf diese Einrichtung ist also die Aehnlichkeit mit den Papillen der Berberis-Filamente eine grosse. Bei seitlicher

1) Die Narbe befindet sich ja in dem unterhalb des Rostellums gelegenen rinnigen Theile der Säule.

Berührung wird das Haar an seiner Basis am stärksten deformirt werden. Die Seitenwände sind zart, sehr tüpfelreich, die Innenwände ziemlich stark verdickt und gleichfalls mit zahlreichen, breit spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Auffallend ist schliesslich der Plasmareichthum der Haarzellen, sowie die Grösse ihrer Zellkerne.

Die principielle Uebereinstimmung im Bau dieser Haare mit den Papillen des Sinnesepithels der Berberis-Staubfäden lässt also die Vermuthung gerechtfertigt erscheinen, dass sie der gleichen Function dienen. Wenn sich ein genügend schweres Insect auf dem Labellum niedergelassen hat, so wird letzteres stärker auf die Spitze der Säule drücken und dabei eine Anzahl der Fühlhaare abbiegen. Ebenso wird das Insect auch direct mit seinen Vorderbeinen eine Anzahl von Haaren — namentlich jene, die am Seitenrande der Säulenspitze stehen — berühren und umbiegen. Durch den dadurch erzielten Reiz würde zunächst in dem der Klebscheibe und dem Stipes benachbarten Gewebe der Säule eine Bewegung ausgelöst werden, die nur in einer genügend starken Contraction oder Zerrung zu bestehen brauchte, um den gespannten Stipes so weit zu lockern, dass nunmehr sein Zurückschnellen und damit das Fortschleudern des ganzen Pollinariums erfolgen könnte.

Stylidium.

Die Blüten dieser hauptsächlich auf Australien beschränkten Gattung sind zygomorph gebaut. Von den freien Abschnitten der Blumenkrone sind vier meist ziemlich gleich gestaltet und als typischer Schauapparat entwickelt. Der fünfte Abschnitt ist bedeutend kleiner, von zungen- oder löffelförmiger Gestalt und nach abwärts gebogen (Taf. V, Fig. 6, 7 l); er wird als Labellum bezeichnet. Von den typisch fünf Staubblättern sind nur die beiden paarig hinteren ausgebildet und vollständig mit dem Griffel verwachsen. Es entsteht so ein S-förmig gekrümmtes Gynostemium, die »Columna«, die sich mit ihrem oberen Theile an das Labellum anlegt. Bei Berührung oder Erschütterung richtet sich die Columna plötzlich auf oder krümmt sich sogar nach der entgegengesetzten Seite. Bei dieser raschen Schleuderbewegung wird der Pollen ausgestreut und gelangt so auf die Narben älterer Blüten. Die Columna kehrt dann wieder langsam in ihre frühere Lage zurück und kann nun neuerlich »gereizt« werden.

Die Bewegungserscheinungen der Columna von Stylidium sind

schon 1785 von PATTERSON und DAVID BURTON beobachtet und später von ROBERT BROWN, A. P. DE CANDOLLE u. A. beschrieben worden. Am eingehendsten haben sich mit ihnen MORREN[1]) und KABSCH[2]) beschäftigt und neben den physiologischen auch mancherlei histologische Details mitgetheilt. Während die beiden eben genannten Forscher in der Schleuderbewegung der Columna eine echte Reizbewegung erblickten, wurde von J. GAD[3]) in einer vortrefflichen Untersuchung gezeigt, dass bei Stylidium adnatum R. Br. »dem Gymnostemium als solchem nur eine periodische Bewegung analog derjenigen der Seitenblättchen bei den Arten der Gattung Desmodium zukommt. In der normalen Blüte findet sich jedoch eine eigenthümliche Arretirungsvorrichtung, infolge deren die Bewegung des Gynostemiums in der einen Richtung so lange verhindert wird, bis die auf Bewegung hinwirkende Gewebespannung einen hohen Werth erreicht hat. Eine geringfügige Veranlassung genügt dann, um die Arretirung aufzuheben, und die allmählich angesammelte Spannkraft wird dann in eine plötzliche Bewegung umgesetzt. Die Arretirung erfolgt durch das Anhaften des Gynostemiums an der klebrigen Oberfläche eines entsprechend gelegenen Nektariums.« Dieses »Nektarium« ist nichts anderes als das kleine, gegen die Kronenröhre zurückgebogene Labellum.

Aus jüngster Zeit liegen Beobachtungen über die Bewegungserscheinungen der Stylidium-Blüte von G. P. BURNS[4]) vor, der gleichfalls mit St. adnatum, sowie auch mit St. calcaratum R. Br. experimentirt hat. Er kommt zu dem gleichen Ergebniss wie GAD, von dem er nur insofern abweicht, als er die Hin- und Herbewegung der Columna, durch deren Arretirung die Schleuderbewegung ermöglicht wird, durch »ungleichseitiges Wachsthum« zustandekommen lässt. Er hält also jene Bewegung nicht für eine »autonome Variationsbewegung«, sondern für eine »periodische Nutationsbewegung«. Für das Zustandekommen der Schleuderbewegung ist das aber ein belangloser Unterschied. Bei St. calcaratum wird die Arretirung nicht durch Festkleben der Columna am Labellum, sondern durch

1) Recherches sur le mouvement et l'anatomie de Stylidium graminifolium. Nouveaux mémoires de l'Academie des sciences Sc. Bruxelles. T. XI. 1838.

2) Anatomische und physiologische Untersuchungen über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1861. p. 345 ff.

3) Ueber die Bewegungserscheinungen an der Blüte von Stylidium adnatum R. Br. Sitzungsberichte des bot. Vereins der Provinz Brandenburg. Sitzung vom 30. Mai 1879. Abgedruckt in der Bot. Zeitg. Jahrg. 1880. p. 216 ff.

4) Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen. Flora. 87. Bd. 1900. p. 313 ff.

eine interessante Einschnappvorrichtung bewerkstelligt; hinsichtlich der Construction derselben muss ich auf die Arbeit von Burns verweisen.

Im Nachfolgenden sollen St. adnatum und St. graminifolium eine getrennte Besprechung erfahren, da sie in einigen wichtigen Punkten ein verschiedenes Verhalten zeigen.

Stylidium adnatum R.Br. Das Labellum dieser Art wird von Gad treffend mit einer fleischigen Zunge verglichen. Es besitzt eine scharfe Spitze und scharfe Ränder; erstere ist oberseits papillös und so wie die untere Epidermis des Labellums mit rothviolettem Zellsaft versehen. Die polsterförmig verdickte Oberseite des Labellums besitzt eine glänzend grüne Farbe. Die Epidermis dieses Polsters ist als Drüsengewebe entwickelt. Seine Zellen sind gross, palissadenförmig, ungefähr doppelt so hoch als breit, plasmareich und enthalten ziemlich zahlreiche Stärkekörner. Noch stärkereicher ist das grüne Parenchym des Labellums. Die Aussenwände der Drüsenzellen sind ziemlich stark verdickt und färben sich bis auf die kräftige Cuticula mit Chlorzinkjod schön blau; die inneren Schichten intensiver als die äusseren. »Nektar« scheint dieses Drüsenepithel allerdings nicht auszuscheiden. Die Klebrigkeit seiner Oberfläche wird vielmehr von einem Schleimüberzuge bewirkt, von dessen Vorhandensein man sich an nicht zu dünnen Längsschnitten durch Färbung mit Congoroth überzeugen kann. Man sieht dann das Drüsenepithel von unregelmässig gewundenen rothen Schleimballen bedeckt, die stellenweise einen bedeutenden Umfang erreichen.

Durch Variations- oder Nutationsbewegung wird das Säulchen, sich S-förmig krümmend, an das Labellum angedrückt und bleibt an seiner schleimigen Oberfläche haften (Taf. V, Fig. 6). Wenn dann das Säulchen die rückgängige Bewegung anstrebt, so kommt es zu einer sich allmählich steigernden Spannung, bis es sich endlich losreisst und nun plötzlich in die auf Taf. V, Fig. 7 dargestellte Lage zurückschnellt. Die Lostrennung vom Labellum kann natürlich durch Berührung oder Erschütterung beschleunigt werden, und dann hat es den Anschein, als ob die plötzliche Schleuderbewegung des Säulchens, wobei der Pollen verstäubt wird, eine echte Reizbewegung sei. Die Unrichtigkeit dieser Annahme ist von Gad am schlagendsten durch folgenden Versuch dargethan worden: er brachte, bevor das Säulchen sich an das Labellum anlegte, ein kleines Stückchen Papier auf das Polster des letzteren und verhinderte so das Festkleben des Säulchens. Nach einiger Zeit begann dasselbe sich allmählich

vom Papier abzuheben und seine rückläufige Bewegung zu vollziehen. Eine plötzliche Schleuderbewegung ist bei dieser Versuchsanstellung auf keine Weise erzielbar.

Die periodische Hin- und Herbewegungen ausführende Columna von Stylidium adnatum ist also nicht reizbar, wenigstens nicht in dem Masse, dass seine Schleuderbewegungen darauf zurückgeführt werden könnten. Gad vermochte eine deutliche Beschleunigung der Variations- oder Nutationsbewegungen durch irgend welchen Reiz nicht zu beobachten. Auch mir ist dies nicht gelungen, ausgenommen durch einen Wundreiz, wobei aber, wie auch schon Gad bemerkt hat, nur eine Beschleunigung in der der normalen Schleuderbewegung entgegengesetzten Richtung, also gegen das Labellum zu, bewirkt werden kann. Es braucht dabei nicht das Säulchen selbst verletzt zu werden. Schon das Durchschneiden des Fruchtknotens führt zu diesem Erfolg.

Für einen blossen Stoss- oder Berührungsreiz ist das Säulchen jedenfalls nicht merkbar empfindlich. Damit steht nun der histologische Bau seiner Epidermis in Einklang, welche an keiner Stelle irgend ein Merkmal erkennen lässt, das auf Empfindlichkeit für mechanische Reize hindeuten würde. Die Epidermiszellen sind auf der dem Labellum zu- wie abgekehrten Seite ziemlich gross, doch plasmaarm, auf letzterer Seite etwas höher und mit rothem Zellsafte erfüllt. Die Aussenwände sind nirgends papillös vorgewölbt.

Bei Stylidium calcaratum[1]), dessen Gynostemium nach Burns gleichfalls die Schleuderbewegung zeigt, ist die Epidermis am oberen Theil des Gynostemiums allerdings papillös. Allein es ist die ganze Aussenwand jeder Epidermiszelle, die sich vorwölbt, und zwar sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Gynostemiums. Für eine Reizperception seitens dieser grossen Papillen spricht weder ihr Bau, noch ihre Vertheilung.

Stylidium graminifolium Sw. Leider stand mir lebendes Material von dieser Stylidiumart nicht zur Verfügung[2]), was ich umsomehr bedauere, als nach den vorliegenden Angaben mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, dass bei St. graminifolium die Schleuderbewegung der Columna thatsächlich eine Reizbewegung vorstellt oder wenigstens durch eine solche ausgelöst wird.

---

1) Alkoholmaterial verdanke ich Herrn Prof. Goebel in München.

2) Herbarmaterial für die histologische Untersuchung verdanke ich Herrn Geheimrath Prof. Engler in Berlin.

Zu Gunsten der Reizbarkeit der Columna dieser Stylidiumart spricht zunächst, dass nach den übereinstimmenden Angaben von Morren und Kabsch die Columna bloss in einer bestimmten Zone, dort wo sich ihre basale Krümmung befindet, reizbar ist. Kabsch bestimmt die Länge dieser Stelle auf kaum 2 mm. Ferner wurde von Kabsch festgestellt, dass auch aus der Blüte herausgeschnittene Columnen bei Berührung die Reizbewegung ausführen und sich gerade strecken. Er sagt über diesen Punkt folgendes: »Die aus der Blüte herausgeschnittene Griffelsäule krümmt sich auf dem Objectträger sehr bald in fast gleicher Weise, als innerhalb der Blüte, und streckt sich bei der Berührung. Dies Vermögen geht zwar dem Organ sehr bald, gewöhnlich schon nach dem zweitmaligen Reize verloren, beweist aber doch seine vollkommen selbständige Reizbarkeit.« Sogar die aus der Columna herausgeschnittene reizbare, gekrümmte Zone soll, wie Kabsch und Morren übereinstimmend angeben, noch imstande sein, die Reizbewegungen auszuführen.

Ist dies alles richtig, woran ich kaum zweifeln möchte, so hat man es bei Stylidium graminifolium mit einer echten Reizbewegung der Columna zu thun. Dann darf man aber auch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit erwarten, dass die reizbare Stelle der Columna, in ähnlicher Weise wie verschiedene reizbare Staubfäden ein histologisch charakterisirtes Sinnesepithel aufweist. Dies ist nun thatsächlich der Fall. Schon Kabsch hat darauf aufmerksam gemacht, dass die reizbare Zone der Columna eine papillöse Epidermis besitzt; besonders ist es die äussere Epidermis, das ist die am gekrümmten Organ nach oben gekehrte, »deren Zellen, wenigstens der grösseren Anzahl nach, zitzenartige Fortsätze bilden, und zwar, wie es scheint, immer über dem Zellkerne, der häufig fast in das Innere der Erhebung hineinreicht; die Zellen der inneren Epidermis zeigen durchaus keine so ausgezeichnet papillöse Beschaffenheit, zitzenartige Erhebungen finden sich nur hin und wieder und sind hier viel kleiner.«

Nach meinen Beobachtungen erinnern die Epithelzellen der reizbaren Zone sehr an jene der Filamente von Opuntia (Taf. V, Fig. 8, 9). Sie sind langgestreckt, in der Mitte verbreitert und tragen hier eine winzige Papille, die an der Basis 12—16 μ breit ist und eine Höhe von 10—15 μ besitzt. Die Wand der Papille ist allerdings nicht dünner als die übrigen Theile der Epidermisaussenwand. Ihre Dicke beträgt ca. 3 μ. Sie wird von der zarten Cuticula gleichmässig überzogen, worunter sofort die weichen Celluloseschichten liegen. Im

Inneren der Papille befindet sich eine Plasmaanhäufung. Dass bei Berührung der reizbaren Zone vor allem und am stärksten das Papillenplasma deformirt wird, ist nicht zu bezweifeln. Allerdings ist auch die Epidermis der Blumenblätter (vom Labellum wird später die Rede sein), gleichwie bei St. adnatum, stark papillös, allein die abgerundeten Spitzen dieser grossen Papillen sind relativ dickwandig und die Aussenpartien der Wände cutinisirt. Bei Behandlung mit Chlorzinkjod geht die gelbe Färbung von aussen nach innen allmählich in die violette Farbe der reinen Cellulose über.

Das Labellum ist grösser und länglicher als das von St. adnatum. Es besitzt an seiner Basis zwei wagerecht abstehende Arme, die sowie die lang vorgezogene lanzettförmige Spitze in gleicher Weise papillös sind wie die Blumenblätter. Ob die Epidermis der Oberseite Schleim ausscheidet liess sich an dem Herbarmaterial nicht feststellen. Doch sind die oberen Epidermiszellen in der Oberflächenansicht von ähnlichem Umriss und Aussehen, wie jene des Labellums von St. adnatum. Das würde also für eine gleiche Function sprechen. Vielleicht liegt aber hier thatsächlich ein Nektarium vor. Nur Untersuchungen an lebendem Material können in dieser Hinsicht bestimmten Aufschluss bringen.

Sollte die Columna von St. graminifolium, wie ich es nach dem Vorausgegangenen für sehr wahrscheinlich halte, thatsächlich für Berührung empfindlich sein, so könnte die Schleuderbewegung auf zweierlei Art zustandekommen: 1) könnte die Schleuderbewegung selbst eine sehr rasche Reizbewegung sein, die Columna würde sich also ebenso verhalten, wie ein Staubfaden von Berberis etc., 2) könnte die eigentliche Schleuderbewegung, wie bei St. adnatum, durch Ausgleichung der Spannung der in ihrer Variations- oder Nutationsbewegung durch Anhaften am klebrigen Labellum gehemmten Columna zustandekommen. Während aber bei St. adnatum die Loslösung der Columna vom Labellum rein mechanisch, durch einen Stoss oder durch eine Erschütterung erfolgt, würde sie bei St. graminifolium durch eine wenn auch ganz geringfügige Reizbewegung bewirkt werden. Der Vorgang wäre demnach ein ähnlicher wie beim Fortschleudern des Pollinariums einer Catasetum- oder Mormodesblüte. — Da nach Morren die Columna von St. graminifolium gleichfalls autonome Hin- und Herbewegungen ausführt, so halte ich die zweite Erklärungsweise für die wahrscheinlichere. — Jedenfalls sind neue Untersuchungen über diese interessante Art sehr wünschenswerth.

III. Laubblätter.

Mimosa pudica.

Die Sinnpflanze kann bekanntlich auf zweierlei Art mechanisch gereizt werden. Erstens durch einen genügend kräftigen Stoss oder eine Erschütterung, wodurch eine plötzliche Deformation der sensiblen Gelenkhälften erzielt wird, ohne dass dieselben direct berührt werden. Zweitens durch eine unmittelbare leichte Berührung der sensiblen Polsterhälften, deren mechanische Intensität lange nicht so gross zu sein braucht, als die des zur Reizung führenden Stosses oder der Erschütterung.

Diese grosse Empfindlichkeit der sensiblen Gelenkhälften für directe Berührung legt die bisher noch nicht aufgeworfene Frage nahe, ob die Empfindlichkeit über die ganze Oberfläche jener Gelenkhälften gleichmässig vertheilt ist, oder ob an bestimmten Stellen eine erhöhte Empfindlichkeit nachgewiesen werden kann, mit anderen Worten, ob besondere Perceptionsorgane vorhanden sind oder nicht.

Das Gelenkpolster des primären Blattstieles, auf das wir uns zunächst beschränken wollen, besitzt auf seiner empfindlichen Unterseite eine grössere Anzahl von schräg aufwärts gerichteten Borsten. Wenn man eine derselben mit einer Nadelspitze oder einem Barthaar berührt, so dass sie etwas gebogen wird, so tritt, ähnlich wie bei Dionaea, sofort die Reizbewegung ein. Ist die Pflanze sehr empfindlich, so genügt auch schon eine leichte Berührung der Epidermis zwischen den Borsten, um die Bewegung auszulösen; es lässt sich daher nicht sagen, ob die Borsten wirklich echte Perceptionsorgane oder wenigstens Einrichtungen zur mechanischen Uebertragung von Berührungsreizen auf das sensible Parenchym vorstellen. Wenn aber die Pflanze weniger empfindlich ist, dann lässt sich leicht feststellen, dass die Borsten thatsächlich die empfindlichsten Stellen der Polsteroberfläche sind. Eine Berührung mit einer feinen Nadelspitze oder einem Barthaar, deren Intensität nicht ausreicht, um bei Berührung der Epidermis die Bewegung auszulösen, bewirkt dies, wenn eine Borste berührt wird. Bei Berührung der Epidermis — einem sanften Hin- und Herstreifen in der Querrichtung des Gelenkes — muss man natürlich sehr acht geben, dass nicht eine der Borsten gestreift wird. Bei schwächlichen Pflanzen, die im Winter im Gewächshaus gezogen werden, ist die Anzahl der Borsten auf der Gelenkunterseite meist

eine so geringe, dass der Versuch leicht einwandfrei ausgeführt werden kann. Wenn die Empfindlichkeit der Pflanze so herabgesetzt ist, dass eine leichte Berührung, resp. die damit verbundene schwache Biegung der Borste nicht ausreicht, um die Bewegung auszulösen, so wird dies sicher erzielt, wenn man die Borste etwas stärker nach vorn oder rückwärts biegt. Gewöhnlich wirkt es als stärkerer Reiz, wenn die Borste niedergedrückt, als wenn sie nach rückwärts gebogen wird. — Ich habe diese Versuche nicht bloss mit Gewächshaus-, sondern auch mit Freilandpflanzen im Grazer bot. Garten ausgeführt. Noch am 10. Sept. 1900 genügte bei einer Temperatur von 24° C. die sanfte Berührung einer Borste der Gelenkunterseite mit einem Barthaar zur Auslösung der Bewegung. Ein sanftes Klopfen mit einem dünnen Holzstäbchen auf den primären Blattstiel hatte dagegen keinen Erfolg; bloss die Fiederblättchen legten sich zusammen.

Die Borsten auf der sensiblen Gelenkhälfte fungiren also thatsächlich als Perceptionsorgane im weiteren Sinne des Wortes. Ob sie dabei bloss als Stimulatoren wirken, die, wenn sie berührt und gebogen werden, das reizbare Parenchym unter ihren Basaltheilen deformiren und reizen, oder ob sie als eigentliche Fühlborsten, die den Reiz selbst percipiren, zu betrachten sind, — diese Frage kann nur durch die histologische Untersuchung zur Entscheidung gelangen. Bevor ich darauf näher eingehe, soll mit einigen Worten die biologische Seite des Gegenstandes gestreift werden.

Die Frage, ob der Sinnpflanze Perceptionsorgane an ihren Gelenkpolstern von Nutzen sein können oder nicht, hängt innig mit der noch immer nicht endgültig beantworteten Frage nach dem biologischen Nutzen der Reizbewegungen dieser Pflanze zusammen. Wenn man diesen Nutzen lediglich im Schutz vor mechanischen Beschädigungen durch Hagelkörner, heftige Regengüsse oder grössere Weidethiere erblickt, so muss man Stimulatoren oder Fühlborsten an den Gelenken für überflüssig halten. Wenn man dagegen mit Pfeffer [1]) annimmt, dass die Reizbewegung in erster Linie vielleicht einen Schutz gegen kleinere Thiere, schädliche Insecten, bezwecke, dann muss man das Vorhandensein von borstenförmigen Perceptionsorganen

---

1) Pflanzenphysiologie. I. Aufl. 2. Bd. p. 231. »Vielleicht dient der Mimosa pudica die in ihrem Zweck für die Pflanze noch nicht näher erkannte Reizbarkeit als Schutz gegen der Pflanze nachtheilige Thiere, die, von der ausgelösten Reizbewegung erschreckt, schleunigst davon eilen, wie es mit Fliegen leicht zu beobachten ist«.

für ebenso vortheilhaft halten wie mutatis mutandis bei Dionaea muscipula. Wenn ein kleines Insect, eine Raupe, ein Käfer am Stengel der Mimosa emporkriecht, um auf ein Blatt zu gelangen, so wird es bei seinem Versuche, über die Unterseite des Gelenkpolsters zu kriechen, die hier befindlichen Borsten niederdrücken oder, sich an sie anklammernd, zurückbiegen und so die Reizbewegung auslösen. Durch diese wird dann das Insect abgeworfen oder so erschreckt werden, dass es sich fallen lässt oder sonstwie den Rückzug antritt. Die beiden spitzen und festen Stacheln, die sich am Stengel knapp unter den beiden Nebenblättern befinden (Taf. IV, Fig. 8), stellen vielleicht eine Art Führung vor, die das aufkriechende Insect zwingt, in gerader Richtung auf die Unterseite des Gelenkpolsters loszusteuern. Allein auch ohne solche teleologische Detailmalerei wird die Pfeffer'sche Vermuthung in vorliegender Fassung sehr plausibel erscheinen, und eingehende biologische Beobachtungen in der Heimat unserer Pflanze müssten wohl endlich darüber Aufschluss bringen, ob diese oder eine andere Annahme hinsichtlich des Nutzens der Reizbewegungen der Wahrheit entspricht. Dass auf der Insel Singapore und auf Java, wo Mimosa pudica als amerikanischer Einwanderer ein gemeines Unkraut ist, durch aufkriechende Insecten die Reizbewegungen der Blätter ausgelöst werden können, habe ich wiederholt beobachtet. Da mir aber damals die Function der Borsten an den Gelenkpolstern noch unbekannt war, so habe ich dieser Erscheinung weiter keine Beachtung geschenkt.

Für die anatomisch-physiologische Betrachtung des Gegenstandes genügt es jedenfalls, wenn wenigstens die Möglichkeit festgestellt wird, dass die Reizbewegungen der Sinnpflanze ihrem Zwecke nach das Vorhandensein von Perceptionsorganen an den empfindlichen Gelenkpolstern als vortheilhaft erscheinen lassen. Umgekehrt ist der anatomisch-physiologische Nachweis des Vorhandenseins solcher Perceptionsorgane eine Stütze für die Richtigkeit der obigen Annahme betreffs des Nutzens der Reizbewegungen.

Die Stengel, Nebenblätter, sowie die primären und secundären Blattstiele mit ihren Gelenken sind bei Mimosa pudica mit ziemlich kräftigen Borsten besetzt (Taf. IV, Fig. 8), deren mehr oder minder zahlreiche Ausbildung in hohem Masse von äusseren Einflüssen, speciell den Feuchtigkeitsverhältnissen abhängig ist. Am constantesten treten sie an den Nebenblättern und an den Gelenken der primären und secundären Blattstiele auf. An einem primären Gelenkpolster einer spärlich behaarten Pflanze waren unterseits, d. i.

auf der sensiblen Polsterhälfte 12, oberseits bloss 2 Borsten vorhanden. An einem stärker behaarten Gelenkpolster einer anderen Pflanze zählte ich unterseits 25, oberseits 7 Borsten; diese letzteren sind immer schwächer ausgebildet und fungiren auch nicht als Perceptionsorgane. Besonders kräftig sind in der Regel 4—5 Borsten, die in einer die Stipelbasen verbindenden Querreihe angeordnet sind (Taf. IV, Fig. 8). Dieselben stehen auf einer wallförmigen Gewebeleiste, welche die die Polsterbasis umgebende Ringfurche stengelwärts begrenzt. Die Ringfurche ist auf der Unterseite des Gelenkes tiefer, als auf der Oberseite (Fig. 13r).

Die auf der Unterseite des Gelenkes auftretenden Borsten sind meist schräg aufwärts gerichtet, 1—2,5 mm lang und bestehen aus einem gegen die Spitze zu sich conisch verjüngenden Bündel prosenchymatischer Zellen mit mehr oder minder stark verdickten und verholzten Wänden, die zahlreiche, querspaltenförmige Tüpfel besitzen. Die Endzelle ist zu einem spitzen, dickwandigen Haar ausgebildet. Die Epidermiszellen der Borste, die entwickelungsgeschichtlich zweifellos den Charakter einer Emergenz besitzt, sind im Wesentlichen von gleicher Gestalt und gleichem Bau wie die übrigen Zellen der Borste. Ihre oberen Enden ragen als kleine zahnartige Vorsprünge vor.

Die Borsten sitzen mit mehr oder minder verbreiterter Basis dem Gelenkpolster auf. Der Bau dieser Basen ist nicht bei allen Borsten derselbe. Einschliesslich der die Stipelbasen verbindenden Borstenreihe lassen sich nicht weniger als vier verschiedene Typen unterscheiden:

1) Das Bündel mechanischer Zellen, aus dem die Borste besteht, reicht bis zur Insertionsfläche der letzteren und verzahnt sich hier mit dem reizbaren Parenchym des Gelenkes. Eine solche Borste kann nur als Stimulator wirken. Bei einer Berührung, resp. Biegung der Borste drücken und zerren natürlich die zahnförmigen Enden der mechanischen Zellen der Borste das darangrenzende reizbare Parenchym und lösen so die Reizbewegung aus. Es leuchtet ein, dass eine derartig erzielte locale Deformation des reizbaren Gewebes ausgiebiger sein muss, als wenn eine solche durch einen mit gleichem Kraftaufwande erfolgenden Druck auf die Oberfläche des Polsters zwischen den Borsten bewirkt wird.

2) Das mechanische Zellbündel der Borste reicht nicht bis zur Insertionsfläche derselben. Es sitzt vielmehr auf einem niedrigen Postament von parenchymatischen, zartwandigen Zellen, die genau dieselbe histologische Beschaffenheit zeigen, wie das reizbare

Parenchym selbst, in welches das Postament übergeht (Taf. IV, Fig. 12). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch die Parenchymzellen des Postamentes empfindlich sind, denn dieses letztere ist ja nichts anderes, als eine Protuberanz des reizbaren Parenchyms des Gelenkes. Bei einer Biegung der Borste wird also das Gewebe des Postamentes gereizt, und dieser Reiz pflanzt sich dann, wie sonst im Bereiche des sensiblen Parenchyms[1]), auf dieses fort. — Wenn man als Grenze zwischen Borste und Gelenkpolster die geometrische Insertionsfläche der ersteren ansieht, das sensible Postament also noch zur Borste rechnet, dann ist dieselbe direct einer Fühlborste von Dionaea vergleichbar und als ein Perceptionsorgan im engeren Sinne des Wortes anzusprechen.

3) Das mechanische Zellbündel der Borste reicht ungefähr bis zur Insertionsfläche herab. Im Winkel, den die schräg inserirte Borste mit der Polsteroberfläche bildet, d. i. auf ihrer Unterseite, ist an der Basis ein convexes Gewebepolster vorhanden, das sich von den mechanischen Zellen scharf abgrenzt (Fig. 9, 10). Es liegt diesen entweder mit annähernd gerader Grenzfläche an (Fig. 9), oder es springt in einen mehr oder minder tiefen Ausschnitt des mechanischen Zellbündels ein (Fig. 10). Die Form des Polsters und sein Contour gegen das mechanische Bündel ist übrigens ziemlich variabel. Stets ist aber an seiner Basis eine seichte, doch scharf ausgeprägte Querfurche vorhanden, die als Andeutung eines Gelenkes aufgefasst werden kann und sicherlich eine Einrichtung vorstellt, die auf ein Niedergedrückt- oder Zurückgebogenwerden der Borste berechnet ist. Die Epidermiszellen, sowie auch die Parenchymzellen des Polsters unterscheiden sich in nichts von den gleichnamigen Zellen der reizbaren Gelenkhälfte; nur sind bei sehr starken Borsten ihre Wandungen etwas dicker.

So wie bei den sub 2) beschriebenen Borsten, resp. ihren Postamenten liegt auch hier gar kein Grund vor, dem Parenchym des Polsters an der Borstenbasis, das ja nichts anderes als ein Auswuchs des reizbaren Parenchyms des Gelenkes ist, die Sensibilität abzusprechen. Wir haben uns demnach die Function dieser Fühlborsten so vorzustellen, dass wenn die steife Borste wie ein langer Hebelarm niedergedrückt wird, das sensible Polster an ihrer Basis eine starke Pressung erfährt. Der ganze Apparat ist einer einfachen

1) Vgl. G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze Leipzig 1890. p. 84.

Korkpresse vergleichbar. Wird die Borste dagegen zurückgebogen, so erfährt das Polster eine starke Zerrung. Für beide Fälle muss die gelenkartige Querfurche an der Polsterbasis als eine vortheilhafte Einrichtung bezeichnet werden.

Insofern das mechanische Zellbündel der Borste mit dem reizbaren Parenchym des Gelenkes verzahnt ist, wirkt die Borste natürlich auch gleich dem 1. Typus als Stimulator.

4) Die kräftigen Borsten, welche, wie oben erwähnt, auf der die Ringfurche an der Basis des Gelenkes begrenzenden Gewebeleiste sitzen, sind theils nach dem 1. Typus gebaut, theils weisen sie insofern einen abweichenden Bau auf, als das mechanische Faserbündel wieder nur bis zu einem niederen Postamente aus parenchymatischen Zellen reicht. Dieses Postament ist auf der dem Gelenkpolster abgewandten Seite (der Oberseite) mit einer tief einspringenden Querfurche versehen, der auf der anderen Seite eine ganz seichte Rinne entspricht (Taf. IV, Fig. 13 f). Das Postament stellt so ein sehr ausgesprochenes Gelenk vor, das allerdings nur auf Biegungen in der Medianebene eingerichtet ist. Die Parenchymzellen des Gelenkes der Borste besitzen zarte, geschmeidige, nur in den Zellecken schwach collenchymatisch verdickte Wände.

Was die Vertheilung und relative Anzahl dieser verschiedenen Borstentypen auf der Oberfläche der reizbaren Gelenkhälfte betrifft, so ist die besondere Art des Vorkommens des 4. Typus bereits erwähnt worden. Am häufigsten ist in der Regel der 1. Typus, dann folgen der 3. und 2. Typus. Doch kann sich das Verhältniss auch umkehren. Unsere Gewächshauspflanzen zeigen in dieser Hinsicht ein ziemlich schwankendes, vielleicht abnormes Verhalten. Vermuthlich weist die Pflanze an ihren natürlichen Standorten constantere Verhältnisse auf. Ich halte es auch für nicht ganz ausgeschlossen, dass das Auftreten des primitiveren 1. und 2. Typus bei unseren Gewächshauspflanzen eine infolge der abnormen Lebensverhältnisse eingetretene Rückschlagserscheinung ist. Bei den nachstehenden Erwägungen kann aber natürlich auf derlei Möglichkeiten keine Rücksicht genommen werden.

Es fragt sich jetzt, inwieweit sich im Bau der verschiedenen Borstentypen besondere Anpassungen an die Reizperception erkennen lassen, Anpassungen, die bei den auf anderen Organen der Pflanze vorkommenden Borsten nicht zu beobachten sind.

Nach dem 1. Typus — Herabreichen des mechanischen Zellbündels der Borste bis zu ihrer Insertionsfläche — ist auch die

überwiegende Mehrzahl der an den Stengeln und primären wie secundären Blattstielen auftretenden Borsten gebaut. Doch auch der 2. Typus — Vorhandensein eines parenchymatischen Postamentes — kommt auf den genannten Organen zuweilen vor. Im anatomischen Bau dieser beiden Borstentypen macht sich also, wenn sie auf der reizbaren Gelenkhälfte als Perceptionsorgane fungiren, keinerlei specielle Anpassung an ihre Function geltend. Sie sind von vornherein so gebaut, dass sie als Perceptionsorgane dienen können. Denn wenn derlei Borsten, deren mechanische Zellbündel berührt und gebogen werden, mit dem reizbaren Parenchym verzahnt sind oder einem postamentartigen Auswuchs desselben aufsitzen, so ist es eben eine mechanische Consequenz dieses Baues, dass die locale Deformation der reizbaren Zellen ausgiebiger ist, als bei einem gleich starken Druck auf die Oberhaut der reizbaren Gelenkhälfte. Eine besondere Anpassung kann aber darin liegen, dass diese Borsten auf der reizbaren Gelenkhälfte viel häufiger sind als auf der nicht reizbaren, auch häufiger als auf dem Stengel und dem Blattstiel. Auch könnte bei dem 2. Typus eine rein physiologische Anpassung sich geltend machen, die darin bestände, dass die Empfindlichkeit der Postamentzellen noch grösser wäre, als die des übrigen reizbaren Parenchyms des Gelenkes. Experimentell lässt sich allerdings diese Möglichkeit nicht prüfen, da es kein Mittel giebt, das reizbare Parenchym genau so zu reizen, wie das Postament, wenn man die Borste biegt.

Gehen wir nun zum 3. Typus des Borstenbaues über — Vorhandensein eines reizbaren Gewebepolsters auf der Unterseite der Borstenbasis —, so ist zu betonen, dass ich solche Borsten auf Stengel und Blattstiel nicht gefunden habe. An den Rändern der Nebenblätter kommen allerdings häufig Borsten vor, die insofern an den in Rede stehenden Typus erinnern, als die verbreiterte Borstenbasis auf der Unterseite ein mehr oder minder deutlich differenzirtes Parenchympolster aufweist (Taf. IV, Fig. 11). Allein bei den Borsten des Gelenkes ist dieses Polster kräftiger entwickelt, convex vorgewölbt, und an seiner Basis ist stets eine Gelenkfalte ausgebildet. Man wird wohl mit Recht in diesen Eigenthümlichkeiten besondere Anpassungen der Borsten an ihre Function als Perceptionsorgane erblicken und dabei annehmen dürfen, dass sich diese Art von Fühlborsten phylogenetisch aus Borsten entwickelt hat, deren Basis den an den Nebenblättern zu beobachtenden einfachen Bau gezeigt hat.

Beim 4. Typus endlich ist die tief einspringende Gelenkfurche des parenchymatischen Postamentes wahrscheinlich auch als eine besondere Anpassung zu deuten, da sie sonst nirgends zu beobachten ist. Da ich übrigens diese nicht mehr auf dem Gelenkpolster selbst stehenden Borsten nicht selten ohne jeden Reizerfolg gebogen habe, so ist mir ihre Function als Perceptionsorgane zweifelhaft.

Die an den Gelenken der secundären Blattstiele auftretenden Borsten gehören der grossen Mehrzahl nach dem 1. und 2. Typus an. — An den Gelenken der Fiederblättchen treten oberseits, d. i. auf der reizbaren Gelenkhälfte, bloss spärliche einzellige Haare mit ziemlich dünnen Wänden auf, die für die Reizperception wohl kaum in Betracht kommen. Auf der Unterseite der Blattspindeln kommen nach dem 1. Typus gebaute Borsten vor, die häufig dicht neben den Gelenken der Fiederblättchen, doch niemals auf diesen selbst, inserirt sind. Es ist leicht möglich, dass, wenn diese Borsten plötzlich gebogen werden, die dadurch bewirkte Zerrung und Pressung des Gewebes sich als solche bis auf die reizbare Gelenkhälfte fortpflanzt und hier als Reiz wirkt.

Im Allgemeinen stehen die als Perceptionsorgane dienenden Borsten an den Blattgelenken von Mimosa pudica noch auf einer niederen Stufe der Ausbildung, wenn sie auch theilweise deutliche Anpassungen an die genannte Function erkennen lassen. Gerade deshalb sind sie in phylogenetischer Hinsicht von besonderem Interesse. Im Schlusscapitel wird davon nochmals die Rede sein.

Mimosa Spegazzinii.

Die Gelenkpolster dieser Species sind nicht so reizbar, wie jene von Mimosa pudica, doch reizbarer als jene von M. sensitiva und anderen Arten. Herrn Prof. v. Wettstein verdanke ich ein lebendes Exemplar dieser Pflanze, dessen anatomische Untersuchung nicht ohne Interesse war.

Das primäre Gelenk trägt beiderseits ausser kleinen einzelligen Haaren zahlreiche Borsten, die unterseits, auf der reizbaren Gelenkhälfte, etwas stärker sind, als oben. Auch sind sie hier etwas dichter gestellt. Bei einer Berührung des Gelenkes lässt es sich kaum vermeiden, dass auch einzelne Borsten berührt und verbogen werden. Ihr Bau und ihre Verbindungsweise mit dem reizbaren Parenchym macht sie zu Stimulatoren ganz besonders geeignet (Taf. IV, Fig. 14). Sie bestehen nämlich, wie bei Mimosa pudica, aus dickwandigen,

verholzten mechanischen Zellen, die ein nach oben zu in eine einzige Zelle auslaufendes Bündel bilden. Die tüpfelreichen Wandungen sind noch dicker, als bei Mimosa pudica. Knapp über ihrer Basis sind die Borsten stark umgebogen, so dass sie mit der Gelenkoberfläche einen ziemlich spitzen, nach oben geöffneten Winkel einschliessen. Sehr bemerkenswerth ist die Art ihrer Einfügung in das reizbare Parenchym, die ganz anders als bei den verschiedenen Borstentypen von Mimosa pudica erfolgt. Das mechanische Faserbündel, aus dem die Borste besteht, endigt nämlich nach unten zu mit einem spitzkegelförmigen, besonders dickwandigen Fortsatz, der sich entsprechend tief in das reizbare Parenchym einkeilt. So steckt der Borstenfuss im reizbaren Gewebe wie der »Dorn im Fleisch«, und es ist leicht einzusehen, dass bei einer Biegung der Borste die an den kegelförmigen Fortsatz angrenzenden reizbaren Zellen besonders ausgiebige Deformationen erleiden müssen. In dieser Function wird der Fortsatz zweifelsohne auch von den ziemlich zahlreichen rhomboëdrischen Kalkoxalatkrystallen unterstützt, die als relativ grosse Einzelkrystalle in den an den Fortsatz grenzenden kleinen Parenchymzellen enthalten sind. Wenn diese Krystalle mit ihren Kanten und Ecken an die benachbarten reizbaren Zellen gedrückt werden, so müssen sie die Deformation des sensiblen Protoplasmas in wirksamer Weise verstärken.

Die sämmtlich nach diesem Typus gebauten Borsten der reizbaren Gelenkhälfte von Mimosa Spegazzinii stellen also sehr zweckmässig gebaute Stimulatoren vor. Inwieweit dieser Bau als besondere Anpassung an ihre Function zu betrachten ist, ergiebt sich aus dem Vergleich mit den Borsten des primären Blattstieles. Dieselben sind schwächer gebaut, ihr Fussstück ist nicht kegelförmig, sondern mehr flach ausgebreitet und ragt auch nicht so tief in das umgebende Parenchym hinein. Daraus ergiebt sich, dass bei den Stimulatorborsten des Gelenkes zwar nicht der Fuss als solcher, wohl aber seine kegelförmige Gestalt und sein tieferes Eindringen in das reizbare Parenchym als besondere Anpassungen gedeutet werden dürfen. Das Vorkommen von Kalkoxalatkrystallen in der nächsten Umgebung des Fussstückes kann aber deshalb keine specielle Anpassung vorstellen, weil solche Krystalle auch an der Basis der Blattstielborsten, wenn auch in geringerer Anzahl, gefunden werden.

Biophytum sensitivum DC.[1]).

Die paarig gefiederten Blätter der Gattung Biophytum sind bekanntlich für Stossreize mehr oder minder empfindlich[2]). Die Fiederblättchen senken sich dabei nach abwärts und legen sich nach starken Reizen, sowie in der Schlafstellung ganz zusammen. Der Mittelnerv des Blättchens bildet dabei mit der Spindelachse einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel. Die Gelenkpolster der Blattstiele sind für mechanische Reize unempfindlich und zeigen bloss nyctitropische Bewegungen.

Wenn man an empfindlichen Exemplaren der im Grazer botanischen Garten cultivirten Form von Biophytum sensitivum die auf der Oberseite der Spindel und der Fiederblättchen befindlichen steifen Borstenhaare mit einer Nadel berührt, indem man leicht streifend darüber fährt, so tritt sofort die Reizbewegung ein. Ob dabei die Function dieser Borstenhaare in der Perception des mechanischen Reizes besteht, oder ob die gebogenen Borstenhaare beim Zurückschnellen nach dem Darübergleiten der Nadel einen

---

1) Biophytum sensitivum DC. (Oxalis sensitiva L.) ist offenbar eine Sammelspecies. In den Herbarien werden sehr verschiedene Formen, die bei genauer monographischer Bearbeitung der Gattung zweifelsohne als selbständige Species unterschieden würden, mit obigem Namen bezeichnet. So weisen die im Wiener Universitäts-Herbar befindlichen Formen aus Centralafrika (leg. Schweinfurth) und Madagascar einen ganz anderen Habitus und eine ganz andere Gestalt und Nervatur der Fiederblättchen auf, als die ostindischen Formen. Aber auch diese sind in genannter Hinsicht verschieden. Die seit Jahren im Grazer bot. Garten cultivirte Form (mit gelben Blüten) erinnert in ihrem Habitus und in der Gestalt ihrer Fiederblättchen mehr an das weissblühende Biophytum dormiens Mart. et Zucc. (vgl. die Abbildung in Engler-Prantl's Pflanzenfamilien, III. Th. Abth. 4. p. 21), welcher Art B. sensitivum nach Zuccarini (Monographie der amerikanischen Oxalis-Arten, 1825) am nächsten steht. Die im Buitenzorger bot. Garten wildwachsende Form weicht wieder von der Grazer Form so sehr ab — auch in Bezug auf den Bau der Fühlborsten —, dass man beide Formen kaum als zur selben Art gehörig wird betrachten dürfen. Da eine neuere monographische Bearbeitung der Gattung Biophytum meines Wissens nicht existirt, so werde ich die beiden von mir untersuchten Formen als Biophytum sensitivum (Graz) und B. sensitivum (Buitenzorg) unterscheiden.

2) Vgl. G. Haberlandt, Ueber die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei Biophytum sensitivum DC. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg. Supplement II. 1898. (Festschrift für Treub.)

Stoss ausüben, der vom Bewegungsgewebe der Gelenkpolster percipirt wird — ob also, mit anderen Worten, die Borstenhaare als eigentliche Perceptionsorgane oder bloss als Stimulatoren fungiren, lässt sich experimentell an unseren Glashausexemplaren nicht entscheiden. Dagegen spricht die Vertheilung und der anatomische Bau dieser Borstenhaare sehr deutlich dafür, dass dieselben im Dienste der Reizperception stehen, und macht es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass man es in ihnen thatsächlich mit Fühlborsten, wie bei Dionaea, zu thun hat.

Biophytum sensitivum (Graz) besitzt zweierlei Haare. Die kleineren, häufiger vorkommenden sind einzellig, zugespitzt; ihre ziemlich stark verdickten Wände sind verholzt, das gleichfalls dickwandige Fussstück steht mit den benachbarten Epidermiszellen durch zahlreiche enge Tüpfelcanäle in Verbindung (Taf. IV, Fig. 6). Ueber ihrer Insertion sind diese Haare mehr oder minder umgebogen, so dass sie schräg stehen oder dem betreffenden Pflanzentheil fast ganz anliegen. Der Haarkörper selbst ist häufig bogig gekrümmt. Die der Haarbasis benachbarten Epidermiszellen sind nicht hervorgewölbt, es fehlt jede Andeutung eines Postamentes. Diese kleineren Haare treten am Stengel und an der Inflorescenzachse auf, ferner sehr zahlreich an den Gelenkpolstern der Blattstiele, auf der Unterseite der letzteren, resp. der Blattspindel, sowie auch auf der Oberseite dieser, an den zwischen den Fiederblättchenpaaren befindlichen Abschnitten.

Die zweite Art von Haaren ist eben die, durch deren Berührung, resp. Verbiegung die Reizbewegungen der Fiederblättchen ausgelöst werden können. Sie sind vor allem bedeutend grösser und stärker als die vorhin beschriebenen Haare, und schon die Art ihrer Vertheilung steht mit dieser ihrer Function in augenscheinlichem Zusammenhang. Sie kommen bloss auf der Blattspindel und auf den Fiederblättchen vor (Taf. IV, Fig. 1). Auf jener bilden sie eine einzige Querreihe zwischen je zwei Fiederblättchen, resp. deren Gelenken, die aus 4—7 Haaren besteht. Diese Querreihe befindet sich meist am oberen Ende des zwischen den beiden Fiederblättchen gelegenen Abschnittes der Spindelachse. Ausserdem sind noch an der Grenze zwischen den Gelenken der Fiederblättchen und der Spindelachse 3—4 Haare inserirt. Auch auf der Oberseite der Fiederblattspreiten treten sie auf, und zwar 6—12 auf dem Mittelnerv, 5—18 auf den Seitennerven oder in den Maschen des Bündelnetzes. Der Blattunterseite fehlen sie.

Wenn also ein Insect über die Oberseite der Blattspindel kriecht, so versperrt ihm bei jedem Fiederblattpaare die eine Reuse bildende Querreihe von steifen Haaren den Weg. Versucht das Insect darüber zu kriechen, so verbiegt es die Haare, die Fiederblättchen senken sich, und das Insect verliert das Gleichgewicht oder ergreift erschreckt die Flucht. Das Gleiche wird eintreten, wenn das Insect über die Oberseiten der Blättchenspreiten kriecht. Die geschilderte Vertheilung der Haare drängt wenigstens zu dieser Vermuthung, deren Richtigkeit natürlich nur durch eingehende Beobachtungen in der Heimat der Pflanze erwiesen werden könnte.

Der anatomische Bau der in Rede stehenden Haare spricht gleichfalls sehr deutlich für ihre Betheiligung an der Auslösung der Reizbewegungen, sei es als eigentliche Perceptionsorgane oder wenigstens als Stimulatoren.

Das eigentliche Haar besteht aus einer einzigen, zugespitzten, 0,9—1,2 mm langen, sehr dickwandigen Zelle. Die Wände sind bis zur Basis stark verholzt. Auch im ausgewachsenen Zustand besitzt das Haar einen lebenden Plasmaschlauch mit einem spindelförmigen, beiderseits zugespitzten Zellkern. Wie die kleineren Haare der ersten Kategorie sind auch diese stärkeren Haare schräg inserirt, doch ist ihre Neigung eine geringere, als bei jenen. Die die Querreihen auf der Spindelachse bildenden Haare stehen sogar ziemlich steil aufrecht, ihr Neigungswinkel gegen die Spitze der Spindel zu beträgt ca. 60—80°. Die auf den Blättchenspreiten vorkommenden Haare sind etwas stärker geneigt, und zwar gleichfalls gegen die Spitze des Blättchens.

An der Basis des Haares befindet sich in dem Winkel, den es mit der Organoberfläche einschliesst, d. i. auf seiner unteren oder concaven Seite, ein kräftiges Gewebepolster, das beiderseits auch die Flanken umfasst, die convexe Rückseite des Haares aber vollständig frei lässt (Taf. IV, Fig. 2—5). Dieses Polster springt nicht nur kräftig nach aussen vor, sondern legt sich auch in eine Einbuchtung der Haarzelle hinein, deren Wand an dieser Stelle meist etwas stärker verdickt ist. Bei den Haaren der Blattspindel ist am Aufbau des Polsters bloss die Epidermis betheiligt (Fig. 3); auf den Fiederblättchen ragen auch noch einige Palissadenzellen, einen kegelförmigen Fortsatz bildend, in das Polster hinein und treten bis an das Fussstück der Haarzelle heran (Fig. 4, 5). Die blassgrünen Chloroplasten dieser Palissadenzellen zeichnen sich durch besonderen

Stärkereichthum aus, was darauf hindeutet, dass diese Zellgruppe als Speichergewebe des ganzen Apparates fungirt, und dass dieser letztere auch noch im ausgebildeten Zustande behufs Ausübung seiner Function der Zufuhr von Assimilaten bedarf.

Die in der Medianebene des Haarpolsters gelegenen Epidermiszellen sind bedeutend höher als die gewöhnliche Epidermis, dabei aber schmäler, von quertafelförmiger Gestalt. Auf einem medianen Längsschnitt durch das Polster zeigen sie die auf Taf. IV, Fig. 3, 4, 5 dargestellte Form und Orientirung. Die antiklinen Wände verlaufen einander meist nicht parallel; häufig erfolgen die Theilungen so, dass keilförmige Tochterzellen gebildet werden.

Die Gestalt und Lagerung der das Polster hauptsächlich aufbauenden Epidermiszellen stimmt demnach überein mit Gestalt und Lage der Parenchymzellen in den Gelenkpolstern der Fiederblättchen[1]). Da aber der Bau dieser letzteren zweifellos im Zusammenhange steht mit ihrer Function als krümmungsfähige Gelenke, so wird der Schluss erlaubt sein, dass auch die Polster an der Basis der geschilderten Haare darauf eingerichtet sind, nach Art der unteren Hälfte eines Gelenkpolsters zusammengedrückt zu werden, resp. sich wieder auszudehnen. Das Zusammendrücken erfolgt, wie leicht einzusehen, nach Massgabe der Abbiegung der steifen Haarzelle, die nichts anderes, als einen langen Hebel vorstellt. Der Bautypus des ganzen Apparates ist genau derselbe, wie bei den oben (p. 83) sub 3) beschriebenen Fühlborsten von Mimosa pudica. Aus der Vergleichung der Figuren 3, 4, 5 (Biophytum) mit 9 und 10 (Mimosa) geht dies klar hervor. Diese weitgehende Aehnlichkeit bei systematisch so verschiedenartigen Pflanzen ist ein wichtiges Argument für die Annahme, dass der besprochene Bautypus in beiden Fällen thatsächlich ein Ergebniss der Anpassung an die Reizperception ist. Um für das Mass der Zusammendrückung des Polsters beim Niederbiegen des Haares wenigstens in einem bestimmten Einzelfall einen zahlenmässigen Ausdruck zu erhalten, wurde in folgender Weise verfahren. Ein Querschnitt durch ein Fiederblättchen mit einem intacten Fühlhaare, dessen Medianebene parallel zur Schnittfläche orientirt war, wurde zwischen zwei Deckglassplitter gebracht, ein Deckglas darüber gelegt und dann zunächst die Neigung des Haares und die Höhe der obersten drei Zelletagen des Polsters im

---

1) Vgl. G. Haberlandt, l. c. p. 34.

normalen Zustande gemessen. Der Neigungswinkel betrug 43°, die Höhe der drei Zelletagen 19,5 Theilstriche des Ocularmikrometers. Durch Zusammenschieben der Deckglassplitter wurde nun das Haar gebogen und gegen die Blattoberfläche gedrückt. Der Neigungswinkel betrug jetzt 15°, die Höhe des betreffenden Polstertheiles 17 Theilstriche. Bei einer Verkleinerung des Neigungswinkels um 28° wurden also die drei obersten Zelletagen des Polsters um fast 13% ihrer Höhe zusammengedrückt. Damit war eine entsprechende Ausbiegung der Aussenwände verbunden. Durch diese Vorwölbung werden die anliegenden Plasmahäute, da sie auf der Druckseite der gebogenen Membran liegen, einem tangentialen Druck unterworfen. Nach dem Auseinanderschieben der Glassplitter kehrte das Haar wieder in seine frühere Lage zurück, zum Theil offenbar infolge seiner eigenen Elasticität, zum Theil infolge der elastischen Ausdehnung des gedrückt gewesenen Polsters.

Es ist jetzt noch der Bau der Polsterzellen zu schildern. Ihre Wände sind zart, mit Ausnahme jener Partien der Aussenwände, die am Rande des Polsters an die grosse Haarzelle grenzen. Diese verdickten Randpartien sind zugleich stark cutinisirt. Die Plasmakörper der Polsterzellen sind entschieden stärker ausgebildet, als die der gewöhnlichen Epidermiszellen, auch sind ihre Kerne, obgleich nicht grösser, stärker tinctionsfähig. In den (epidermalen) Zellen des Polsters treten sehr kleine, blasse Chlorophyllkörner auf.

Dass dickwandige steife Haare auf polsterförmigen Postamenten stehen, ist bekanntlich eine häufige Erscheinung. Eine einseitige Ausbildung dieser Polster ist aber selten, und wenn sie an schräg inserirten Haaren nicht reizbarer Pflanzentheile vorkommt, so ist dies, so viel ich beobachtet habe, bloss auf der convexen Seite der Haarbasis der Fall. Als Beispiel erwähne ich die Haare an den Blattstielen verschiedener Geum-Arten. Das Auftreten eines Gewebepolsters auf der concaven Seite der Haar- oder Borstenbasis habe ich, wie schon erwähnt, nur noch an den Gelenkpolstern von Mimosa pudica beobachtet.

So sprechen denn alle Umstände entschieden dafür, dass die in Rede stehenden Haare von Biophytum sensitivum (Graz) Fühlhaare sind, und dass die bei der Biegung der steifen, dickwandigen Haarzelle zusammengepressten Polsterzellen den Reiz als Sinneszellen percipiren, wie die »Gelenkzellen« der Fühlborsten von Aldrovandia oder Dionaea. Sollten aber die beschriebenen Haare sammt ihren Polstern bloss als Stimulatoren fungiren, so käme den elastischen

Polstern die Aufgabe zu, nach dem Darüberkriechen der Insecten ein möglichst rasches Zurückschnellen der gebogenen Haare zu bewirken, und so das Gelenk des benachbarten Fiederblättchens durch mehrere rasch hinter einander erfolgende Stösse zu reizen.

Bei der im Buitenzorger botanischen Garten wild wachsenden Form von Biophytum sensitivum ist der Unterschied im Bau der beiden Haarformen weniger auffallend; Uebergänge sind häufig. Die längeren stärkeren Haare treten wieder hauptsächlich auf der Blattspindel zwischen den Gelenken der einzelnen Fiederblattpaare auf, doch nicht in Querreihen, sondern regellos angeordnet. Vereinzelt kommen sie auch auf der Oberseite der Gelenke vor. Den Blättchenspreiten fehlen sie vollständig; nur am Rande findet man in spärlicher Anzahl kleine Haare vor, die dem Rande dicht angeschmiegt sind.

Die grösseren Haare sitzen meist auf Polstern, die aber nicht oder viel weniger einseitig entwickelt sind, als jene der Grazer Form (Taf. IV, Fig. 7). Wenn das Polster auf der concaven Seite eine stärke Ausbildung erfährt, so ist sein Bau ein ähnlicher, wie er oben geschildert wurde. Auch hier finden sich dann in der Medianebene jene quertafelförmigen Epidermiszellen, die ich als Perceptionszellen auffasse.

Da mir lebendes Material vom Buitenzorger B. sensitivum zur Zeit, als ich diese Untersuchung ausführte, nicht zur Verfügung stand, so kann ich auch nicht angeben, ob durch Berührung der grösseren, mit Polstern versehenen Haare zwischen und auf den Gelenken der Fiederblättchen die Reizbewegung ausgelöst wird. Ich halte es aber für sehr wahrscheinlich und erblicke im Buitenzorger B. sensitivum eine Form, bei der die Umwandlung von steifen Haaren zu Perceptionsorganen auf einer niedrigeren Stufe stehen geblieben ist, als bei der in dieser Hinsicht weiter fortgeschrittenen Grazer Form. Vielleicht sind diese Haare bei der ersteren Form noch blosse Stimulatoren, während sie bei letzterer wahrscheinlich schon zu echten Sinnesorganen geworden sind.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass, soweit meine Beobachtungen reichen, bei anderen Oxalideen, die keine reizbaren Blätter besitzen, oder deren Blätter, wie bei Oxalis acetosella, nur durch starkes Schütteln gereizt werden können, mit Polstern versehene Haare nicht vorkommen.

IV. Insectivoren.

Drosera und Drosophyllum.

Die bekannten Drüsenzotten oder »Tentakel« der Drosera-Arten sind, wie dies namentlich seit den Untersuchungen CH. DARWIN's[1]) genauer bekannt ist, sowohl für mechanische wie für chemische Reize empfindlich. Sie werden durch diese zu Einkrümmungen ihrer Stiele veranlasst, wobei ein chemischer Reiz eine stärkere und länger andauernde Einkrümmung zur Folge hat, als ein mechanischer. Trotzdem ist aber auch die Empfindlichkeit für Berührung eine ausserordentlich grosse. Schon ein Stückchen eines Frauenhaares von 0,203 mm Länge und einem Gewicht von 0,000822 mg vermochte, auf die Drüse gebracht, eine deutliche Reizbewegung des Stieles herbeizuführen[2]). — Von DARWIN wurde ferner bereits festgestellt, dass zur mechanischen Reizung eine directe Berührung des betreffenden Körpers mit der Oberfläche der Drüse nothwendig ist, dass also die Reizbewegung erst dann erfolgt, wenn der berührende feste Körper durch den die Drüse bedeckenden Schleimtropfen hindurchgedrungen ist. Die Ansicht DARWIN's, dass die Reizung durch einen stationären Druck erfolge, wurde von PFEFFER[3]) dahin richtiggestellt, dass zur Reizung wie bei den Ranken oft wiederholte, wenn auch ganz schwache Stösse, oder auch Reibung mit einem festen Körper nothwendig sind. Solche wiederholten Stösse treten z. B. schon bei einer nicht ganz zitterfreien Aufstellung der Möbel ein; sie erzielen eine umso kräftigere Einkrümmung der Tentakel, je länger die Berührung dauert; doch hatte bei sehr empfindlichen Objecten schon eine über 3 Secunden ausgedehnte Berührung einen merklichen Erfolg[4]).

Die mechanische und chemische Reizbarkeit der Tentakel ist ausschliesslich auf die Drüsenköpfchen beschränkt. Die Stiele sind nicht reizbar, was deshalb besonders zu erwähnen ist, weil an ihnen kleine, mehrzellige Papillen vorkommen, die eventuell als Perceptionsorgane für mechanische Reize in Betracht kommen könnten. Doch

---

1) Insectenfressende Pflanzen. Uebersetzt von J. V. CARUS. 1876.

2) DARWIN, l. c. p. 24.

3) Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. I. Bd. p. 513.

4) PFEFFER, l. c. p. 512.

hat schon DARWIN diese Papillen, die übrigens auf der ganzen Blattoberfläche auftreten, als Absorptionsorgane gedeutet, und auch O. ROSENBERG[1]) schliesst sich in seiner ausführlichen Arbeit über die Absorptionsvorgänge am Drosera-Blatt dieser Ansicht an.

Wir werden daher eventuelle Perceptionsorgane der Tentakel für mechanische Reize lediglich an den Drüsenköpfchen, und zwar an ihrer oberflächlichen Zellschicht zu suchen haben. Es ist hierbei natürlich darauf Rücksicht zu nehmen, dass die Drüsenköpfchen sehr mannigfache Functionen in sich vereinigen: sie secerniren reichlich Schleim und das verdauende Enzym, sie percipiren mechanische und chemische Reize und absorbieren schliesslich die aufgelösten Substanzen. Alle diese verschiedenen Functionen sind der Drüsenschicht des Köpfchens zugetheilt. Bei der Deutung ihres feineren Baues muss daher sehr vorsichtig vorgegangen werden.

Wegen der Cumulirung verschiedener Functionen empfiehlt es sich zunächst, die Tentakel, resp. Drüsenköpfchen einer solchen Droseracee zu untersuchen, die für mechanische Reize nicht empfindlich ist, und deren Tentakelstiele keine Reizbewegungen ausführen. Eine solche Pflanze ist

Drosophyllum lusitanicum, ein niedriger Halbstrauch mit langen, linealen, rinnigen Blättern, die auf beiden Seiten, besonders aber der Unterseite, zwei Arten von Drüsen tragen: gestielte »Tentakel« und scheibenförmige sitzende Drüsen. Die Ansichten über die Function dieser Drüsen und die zwischen ihnen bestehende Arbeitstheilung sind getheilt. DARWIN[2]) findet, dass das saure, stark klebrige Secret der gestielten Drüsen nach chemischer Reizung nicht reichlicher ausgeschieden wird. Auch soll das Secret nur eine geringe Verdauungskraft besitzen. Andererseits absorbiren die Drüsen mit grosser Schnelligkeit ihr eigenes Secret, wenn diesem geringe Mengen von stickstoffhaltiger Substanz beigemischt werden. Weder nach chemischer, noch nach mechanischer Reizung führen die Tentakelstiele auch nur die geringste Bewegung aus. — Die sitzenden Drüsen beginnen mit der Secretion erst dann, wenn sie chemisch gereizt werden, dieses Secret ist es aber hauptsächlich, welches verdauende Eigenschaften besitzt und eine rasche Auflösung der Insectenleiber bewirkt. — GOEBEL[3]) schliesst sich im Wesentlichen

1) Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.

2) Insectenfressende Pflanzen. p. 300 ff.

3) Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Theil. 1891. Insectivoren. p. 193 ff.

der Auffassung DARWIN's an, indem er die gestielten schleimabsondernden Drüsen hauptsächlich als Fangapparate betrachtet, die Ausscheidung des verdauenden Enzyms dagegen in erster Linie, wenn nicht ausschliesslich, den kleinen sitzenden Drüsen zuschreibt.

Zu einer anderen Auffassung sind ARTHUR MEYER und A. DEWÈVRE[1]) gelangt. Sie halten die gestielten Drüsen für die eigentlichen Verdauungsdrüsen, geben aber andererseits zu, dass auch die sitzenden Drüsen einen Einfluss auf die Lösung ausüben. »Die Beschleunigung der Lösung des Eiweisses, welche durch die kleinen Drüsen bewirkt wird, rührt wahrscheinlich nur daher, dass die kleinen Drüsen für die Abfuhr der Spaltungsproducte sorgen«. Die genannten Autoren deuten also die sitzenden Drüsen bloss als Absorptionsorgane. Die Gründe, die sie dafür geltend machen, scheinen mir aber nicht beweisend. Hauptsächlich ist es folgender Versuch, der sie bestimmt hat, den sitzenden Drüsen die Enzymausscheidung abzusprechen: von einer bestimmten Region des Blattes wurde der Schleim der gestielten Drüsen sehr sorgfältig so abgenommen, dass kein Schleim der grossen Drüsen auf die ungestielten Drüsen gelangte. Dann wurden auf die kleinen Drüsen Eiweiss- und Fleischstückchen aufgelegt und beobachtet. Secretion fand unter diesen Umständen nicht statt, das Fleisch und das Eiweiss vertrocknete und fiel unter Umständen schliesslich ab. Wenn daraus die Folgerung abgeleitet wird: »die kleinen Drüsen scheiden danach normaler Weise kein verdauendes Secret aus«, so ist ein solcher Schluss deshalb unstatthaft, weil durch die Art der Versuchsanstellung anormale, von den natürlichen wesentlich abweichende Verhältnisse geschaffen wurden. Unter letzteren gelangen die zu verdauenden Körper in Schleim gehüllt auf die sitzenden Drüsen, und dieser Schleim kann aus verschiedenen Gründen eine nothwendige Voraussetzung für die Function der Drüsen sein. Wahrscheinlich schon deshalb, weil der Schleim die Eintrocknung des ausgeschiedenen Verdauungssecretes verhütet. — Andererseits haben A. MEYER und DEWÈVRE ein Enzym im Schleim der gestielten Drüsen nicht nachgewiesen. Auch aus vergleichend-physiologischen Gründen theile ich die Ansicht DARWIN's und GOEBEL's, da die sitzenden Drüsen von Dionaea, die denen von Drosophyllum morphologisch ganz gleichwerthig sind, doch sicher Digestionsdrüsen sind.

---

1) Ueber Drosophyllum lusitanicum. Bot. Centralblatt. 60. Bd. 1894. p. 33 ff.

Ich gehe nun zunächst zur Beschreibung des histologischen Baues der gestielten Drüsen von Drosophyllum über. Ihrer Gestalt nach gleichen sie, wie schon DARWIN bemerkt hat, kleinen Hutpilzen und bestehen aus einem Stiel und einer schwach convexen Drüsenscheibe[1]). Dieselbe setzt sich aus zwei Zelllagen zusammen, die das eigentliche Drüsengewebe bilden, worunter noch die mit cuticularisirten Längswänden versehene »Mittelschicht« im Sinne GOEBEL's folgt. Der oben verbreiterte Stiel wird von einem Tracheïdenstrang durchzogen, der unmittelbar unter der Mittelschicht mit einer ausgebreiteten Gruppe netzmaschig verdickter Tracheïden endigt.

Uns interessirt vor allem der Bau der epidermalen Drüsenschicht. Wie schon A. MEYER und DEWÈVRE bemerkt haben[2]), ist diese von einer relativ starken Cuticula überzogen, in der aber die Genannten »Poren trotz aller Bemühungen nicht mit Sicherheit nachweisen« konnten. Die mit Rücksicht auf die starke Schleimsecretion anzunehmende vollkommene Durchlässigkeit der Cuticula ist von A. MEYER und DEWÈVRE daraus erschlossen worden, dass aus getödteten Drüsenzellen der rothe Farbstoff des Zellinhaltes rasch austritt und den Schleim tingirt. An Drüsen mit intacten, resp. fixirten Protoplasten lässt sich die Porosität der Cuticula allerdings nicht mit Sicherheit nachweisen. Sie lässt sich aber auf das schönste beobachten, wenn man Drüsen untersucht, deren protoplasmatische Zellinhalte durch mehrstündige Bandlung mit JAVELLE'scher Lauge vollständig aufgelöst worden sind. In der Oberflächenansicht sieht man nun bei genügend starker Vergrösserung mit Objectiven für homogene Immersion auf das deutlichste eine überaus feine und gleichmässige Punktirung der gesammten Cuticula, die das Drüsengewebe bedeckt. Auf Durchschnitten durch die Drüse beobachtet man eine feine Querstrichelung der Cuticula (Taf. VI, Fig. 12), so dass über das Vorhandensein sehr feiner, äusserst zahlreicher Poren in der Cuticula kein Zweifel bestehen kann.

Die epidermalen Drüsenzellen sind ungefähr eben so hoch als breit. In der Oberflächenansicht sieht man von den schwach verdickten Radialwänden ziemlich dicke Membranleisten in das Zelllumen vorspringen, die sich verbreiternd contourlos in die Aussenwände übergehen (Fig. 13). Bei tieferer Einstellung werden diese Leisten immer schmäler, und viele verschwinden bald gänzlich. Auf

1) Vgl. GOEBEL, l. c. p. 58 und Taf. XXIII, Fig. 4.
2) l. c. p. 36.

Längsschnitten durch die Drüse sieht man, dass die Membranleisten thatsächlich nach unten zu sich verlieren (Fig. 12); nur wenige reichen bis zu den Innenwänden hinab. Das Zelllumen weist so an seinem oberen Rande eine der Anzahl der Leisten entsprechende Anzahl von seichten Nischen auf; über diesen Nischen sind die Aussenwände nicht dünner, als sonst.

Die subepidermale Drüsenzelllage ist gleichfalls mit solchen Membranleisten versehen, allein ihre Anzahl ist eine viel kleinere.

Die sitzenden Drüsen zeigen denselben Bau wie der Drüsenkörper der gestielten. Die epidermale Drüsenzelllage weist gleichfalls Membranleisten an den Radialwänden auf (Fig. 14); letztere sowohl wie die Leisten sind aber etwas dicker als bei den gestielten Drüsen. Die ziemlich kräftige Cuticula erscheint nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge noch feiner punktirt, als wie bei den grossen Drüsen; ich würde diese überaus feine, gleichmässige Punktirung kaum als Ausdruck der Porosität der Cuticula zu deuten wagen, wenn nicht der Vergleich mit der zweifellos porösen Cuticula der gestielten Drüsen bestimmt dafür spräche.

Bringen wir nun die beschriebenen Structureigenthümlichkeiten mit den verschiedenen Functionen der beiden Drüsenformen in Zusammenhang, so ist zunächst klar, dass die Porosität der Cuticula eine Erleichterung und Beschleunigung der Secretion wie der Absorption bedeutet. Es ist auch verständlich, dass die Cuticula der schleimabsondernden grossen Drüsen deutlicher porös ist, als die der kleinen. Die gleichmässige Vertheilung der feinen Poren über die ganze Oberfläche der Aussenwände spricht ferner dafür, dass Secretion und Absorption nicht auf bestimmte Partien der Aussenwände, etwa auf die von den Membranleisten begrenzten, localisirt sind.

Welche Aufgabe kommt nun den Membranleisten der Radialwände zu? An eine mechanische Bedeutung, ähnlich wie bei zarten Blumenblättern, ist kaum zu denken, da die Mehrzahl der Leisten nicht bis zu den Innenwänden hinabreicht. Wahrscheinlicher ist es, dass durch die Leistenbildung eine Oberflächenvergrösserung der Hautschicht des Protoplasten erzielt werden soll, die sowohl für die Absorption der gelösten Stoffe, wie für die Perception von chemischen Reizen von Vortheil sein müsste. Wenn Darwin's Auffassung betreffs der Arbeitstheilung zwischen den beiderlei Drüsenformen richtig ist, dann käme für die gestielten Drüsen hauptsächlich die erleichterte Stoffabsorption, für die sitzenden die erleichterte Reizperception in Betracht.

Drosera rotundifolia. Die schon so häufig beschriebenen Tentakel dieser Pflanze sind, wie bereits Goebel betont hat, im Wesentlichen ganz ähnlich gebaut, wie jene von Drosophyllum. Das kolbenförmig angeschwollene Ende des den Stiel durchziehenden Tracheïdenstranges wird umgeben von der cuticularisirten »Mittelschicht« und diese von dem meist zweischichtigen Drüsengewebe. Die äussere Lage dieses letzteren besteht aus am Scheitel des Drüsenköpfchens palissadenförmig gestreckten, an den Seiten aus allmählich immer niedriger werdenden Zellen. Bei den Randtentakeln ist der längliche Drüsenkörper bekanntlich auf die Oberseite des verbreiterten Stielendes gerückt.

Entgegen den Angaben von Goebel und Gardiner hat bereits Lily Huie[1]) das Vorhandensein einer Cuticula auf dem Drüsenköpfchen festgestellt. Ich kann ihre Angaben nur bestätigen; bei Behandlung mit Schwefelsäure werden die Cellulosewände des Drüsengewebes rasch aufgelöst, und die Cuticula hebt sich blasenförmig von dem verquellenden Köpfchen ab. Dieselbe ist verhältnissmässig kräftig entwickelt, wenn auch nicht so stark wie die von Drosophyllum, mit der sie auch die hochgradige Permeabilität theilt, die diese auszeichnet. Man kann sich von der Durchlässigkeit der Cuticula leicht derart überzeugen, dass man von einem in Alkohol fixirten Blatt ein Tentakel sammt Stiel abschneidet und in Chlorzinkjodlösung legt. Die Cuticula färbt sich rasch gelbbraun, unmittelbar danach tritt aber auch die Bläuung der Cellulosewände des Drüsengewebes ein, und das dunkelblaue Köpfchen hebt sich nun auffallend von dem gelbbraunen Stiele ab, dessen Cellulosewände wegen der Impermeabilität ihrer Cuticula farblos bleiben. Bloss von der Schnittstelle aus schreitet die Bläuung langsam vor, so wie sie auch von dem Köpfchen aus sich allmählich im Stiele nach unten verbreitet. Die am Stiele sitzenden Papillen färben sich graublau, ihre Cuticula ist gleichfalls durchlässig. Einen zeitlichen Unterschied zwischen der Färbung der scheitelständigen, gestreckten und der seitlichen, niedrigeren Drüsenzellen habe ich nicht beobachtet; die Cuticula des Köpfchens scheint also ringsum in gleichem Maasse durchlässig zu sein.

Lily Huie hat sich vergeblich bemüht, an der Cuticula des Drüsenköpfchens das Vorhandensein feinster Poren direct zu beobachten.

---

1) Changes in the Cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by Feeding with Eggalbumen. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. 39. 1897.

Auch mir ist dies trotz Verwendung von Apochromat-Objectiven nicht gelungen. Trotzdem zweifle ich im Hinblick auf die direct zu beobachtende Porosität der Cuticula bei Drosophyllum nicht, dass auch die Cuticula der Drüsenköpfchen von Drosera von feinsten Poren durchsetzt wird.

An den mit JAVELLE'scher Lauge aufgehellten Köpfchen eines flächenständigen Tentakels beobachtet man bei hinreichend starker Vergrösserung sofort eine bemerkenswerthe Structureigenthümlichkeit der epidermalen Drüsenzellen, die meines Wissens bisher unbeachtet geblieben oder bloss angedeutet, zum Theil auch missverstanden worden ist. In der Oberflächenansicht erkennt man nämlich sofort wieder die bei Drosophyllum beobachteten Membranleisten, die von den Radialwänden aus vorspringen, doch sind sie hier zarter und schmäler und reichen auch lange nicht so tief hinab, wie bei Drosophyllum; dafür treten sie in grösserer Anzahl auf (12—15 in einer Zelle) (Taf. VI, Fig. 18). Die von ihnen gebildeten kleinen Nischen verlängern sich zu kurzen Tüpfelcanälen, die in etwas schräger Richtung in die Aussenwände der Drüsenzellen hineinragen. Diese Tüpfelcanäle werden von kleinen papillenartigen Fortsätzen des Protoplasten ausgefüllt. Man kann dieselben sehr schön und leicht in der Weise zur Anschauung bringen, dass man ein Drüsenköpfchen nach kurzem Verweilen in verdünnter Schwefelsäure durch einen Druck auf das Deckglas zerquetscht. Nun treten die einzelnen Protoplasten des Drüsengewebes aus den verquollenen Zellwänden fixirt heraus und können leicht in verschiedenen Lagen beobachtet werden (Taf. VI, Fig. 15a, b, 16). Färbt man sie nach erfolgtem Auswaschen überdies mit Pikrinanilinblau, so erhält man sehr schöne und instructive Bilder. Man sieht nun, dass die Protoplasten der seitlichen epidermalen Drüsenzellen an den Rändern ihrer Aussenseite mit einem Kranze von winzigen Plasmapapillen versehen sind, die eine Dicke von 1,5—2 μ besitzen und ungefähr eben so hoch sind. Die Protoplasten der scheitelständigen, palissadenförmigen Drüsenzellen weisen eine geringere Zahl von Papillen auf; in der Regel bloss an den Zellecken, so dass ein isolirter Protoplast in der Seitenansicht bloss zwei Papillen an den oberen Ecken zeigt (Fig. 17).

Die oberflächlichen Drüsenzellen der Randtentakel sind von gleichem Bau. Die am Rand des Drüsenkörpers befindlichen Zellen entsprechen den seitlichen Zellen der flächenständigen Drüsenköpfchen und besitzen wie diese Membranleistchen, resp. Plasmafortsätze. Die central gelegenen Zellen dagegen weisen in der Regel

bloss in den Ecken der Aussenwände Tüpfel, resp. Plasmafortsätze auf.

Bei Drosera longifolia sind die randständigen Tüpfel, resp. die in ihnen steckenden Plasmafortsätze noch deutlicher differencirt, als bei Drosera rotundifolia. Sie sind hier oft doppelt, ja dreimal so hoch als breit (Taf. VI, Fig. 19). Ein eigenthümliches Aussehen bieten zuweilen die durch Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure isolirten und mit Pikrinanilinblau gefärbten Protoplasten der gestreckten scheitelständigen Drüsenzellen dar: dem stumpf kegelförmigen oberen Theil des Protoplasten sitzt ein Büschel von 3—5 dünnen Plasmafortsätzen auf (Fig. 20). Es ist dies offenbar so zu verstehen, dass infolge des Zusammenneigens der schrägen Seitenwände die Aussenwand stark reducirt wird, infolge dessen die in den Zellecken vorhandenen Plasmafortsätze dicht zusammenrücken.

Eine grössere Abweichung zeigen die scheitelständigen Drüsenzellen von Drosera dichotoma. Die Membranleisten sind hier zahlreicher, dringen weiter gegen die Mitte der Aussenwände vor und verschmelzen häufig mit einander, so dass stellenweise Leistennetze zustandekommen, deren meist stark in die Quere gezogene Maschen von entsprechend gestalteten Plasmafortsätzen ausgefüllt sind (Taf. VI, Fig. 22). Man kann natürlich auch von weiten Tüpfeln sprechen, die in den Aussenwänden auftreten. Die seitlichen Drüsenzellen des Köpfchens besitzen so wie bei Drosera rotundifolia in der Regel nur an den Rändern der Aussenwände Tüpfel (Fig. 21).

Die hier eingehend beschriebenen Bauverhältnisse der Drüsenzellen der Drosera-Tentakel sind offenbar auch schon von Goebel und Gardiner beobachtet, allein nur vorübergehend erwähnt worden. Goebel[1]) beschränkt sich auf die Bemerkung, dass die äusseren Zellwände getüpfelt sind. Gardiner[2]) bezeichnet sie bei Drosera dichotoma als »remarkably pitted«; Abbildungen werden von keinem der beiden Forscher mitgetheilt. Dagegen ist Lily Huie[3]) etwas genauer auf diese Structurverhältnisse eingegangen, hat sie aber sonderbarer Weise vollständig verkannt. Sie hat zwar an Mikrotomschnitten die Membranleisten, die sich von den Radialwänden der seitlichen

1) Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Theil. p. 198.

2) On the Phenomena accompanying Stimulation of the Gland-Cells in the Tentacles of Drosera dichotoma. Proceedings of the R. Soc. of London. Vol. 39. 1885. p. 229.

3) l. c. p. 398, 399.

Drüsenzellen auf die Aussenwände hinüberziehen, gesehen und bildet sie auch richtig ab, allein sie hält sie für »zahnartige« Vorsprünge der Aussenwände[1]), die den Anschein erwecken, als seien breite und tiefe Tüpfel vorhanden; doch wäre dies eine Täuschung. Hätte sich Hue nicht bloss auf die Betrachtung von 5 μ dicken Mikrotomschnitten beschränkt, sondern auch Präparationsmethoden herangezogen, welche das Raumvorstellungsvermögen unterstützen, so wäre ihr nicht entgangen, dass der obere Rand jedes Protoplasten einen Kranz von Plasmapapillen trägt, und dass die Hohlräume, in welche diese Papillen hineinragen, wohl nicht anders denn als Tüpfelräume zu bezeichnen sind.

Welches ist nun die Function dieser merkwürdigen Plasmafortsätze in den Aussenwänden der Drüsenzellen? Gardiner hält die Tüpfel, in denen sie stecken, bei Drosera dichotoma für die Austrittstellen des schleimigen Secretes nach erfolgter Reizung: da aber bei Drosophyllum die gesammte Cuticula in ihrer ganzen Ausdehnung, also nicht bloss über den Nischen, mit feinen Poren versehen ist, und da auch bei Drosera die Cuticula sehr wahrscheinlich ganz gleichmässig permeabel ist, so glaube ich nicht, dass das Vorhandensein von Tüpfeln in den Aussenwänden mit der Schleimsecretion zusammenhängt. Aus dem gleichen Grunde haben sie wohl auch mit der Stoffaufnahme nichts zu thun, wie Goebel annimmt. Man würde sie sonst wohl auch an den Aussenwänden der Digestionsdrüsen und Absorptionshaare anderer Insectivoren beobachten; da dies nicht der Fall ist, so ist es eine wohlberechtigte Annahme, dass das Vorkommen von Tüpfeln und Plasmafortsätzen in den Aussenwänden der Drüsenköpfchen der Drosera-Arten mit der hochgradigen Empfindlichkeit dieser Drüsen für chemische und mechanische Reize zusammenhängt. Namentlich die letztgenannte Art von Empfindlichkeit ist es, die hierbei in Betracht kommen dürfte. Denn bei Drosophyllum, deren Tentakel mechanisch nicht reizbar sind, haben sich die Nischen zwischen den Membranleisten auch nicht zu Tüpfelräumen verlängert, Plasmafortsätze sind nicht vorhanden. Ich halte also die besprochenen Plasmapapillen der Drüsenzellen von Drosera in erster Linie für Perceptionsorgane für mechanische Reize. Damit soll nicht gesagt sein, dass sie nicht möglicher Weise auch zur Perception von chemischen Reizen dienen, also gewissermassen winzige Geschmacksorgane

1) »Their external walls have tooth-like internal projections of cellulose.«

vorstellen. Auch bei verschiedenen niederen Thieren scheinen ja dieselben Sinnesorgane zugleich als Tast- wie als Geschmacksorgane zu fungiren.

In meiner obigen Auffassung werde ich durch den Umstand bestärkt, dass auch bei Ranken, die nach PFEFFER's Untersuchungen genau dieselbe Art von mechanischer Reizbarkeit zeigen, wie die Drosera-Köpfchen, zuweilen Fühltüpfel mit reizpercipirenden Plasmafortsätzen vorkommen (Cucurbitaceen). Allerdings treten sie hier in anderer Vertheilung auf. Dagegen ist die Aehnlichkeit der Plasmapapillen der scheitelständigen Drüsenzellen der Drosera-Tentakel mit den Plasmafortsätzen der Sinneszellen der Berberis-Staubfäden auch betreffs der Art ihres Vorkommens — in den Zellecken — eine sehr grosse.

Aldrovandia vesiculosa.

Die Blattspreiten dieser zu den Droseraceen gehörigen Wasserpflanze sind, wie zuerst AUGÉ DE LASSUS[1]) gefunden und später B. STEIN aufs neue entdeckt hat, für Berührung reizbar. Sie klappen längs des Mittelnerven zusammen und schliessen dann mit den der Mittelrippe benachbarten, ausgebauchten, kreissegmentförmigen Theilen eine Höhlung ein, in der kleine Wasserthiere gefangen und verdaut werden. Auf der Oberseite des Mittelnerven, aber auch auf den angrenzenden Theilen der Spreite treten die von FERD. COHN[2]) entdeckten Fühlborsten auf. Ueber ihren anatomischen Bau äussert sich COHN ganz kurz folgendermassen: »Ausserdem trägt die Innenfläche lange, farblose, aus doppelten oder einfachen Zellreihen gebildete, gegliederte Haare, bei denen längere Internodialzellen mit kurzen Knotenzellen abwechseln«. Hinsichtlich ihrer Function sagt er folgendes: »Nach der Analogie von Dionaea ist zu vermuthen, dass jene mehrzelligen, gegliederten Haare, welche spärlich auf der Innenseite, in dichtem Bart aber über dem Mittelnerv der Blattspreite sich erheben, durch die Berührung der Wasserthierchen einen Reiz auslösen, und zunächst auf die Blattfläche überleiten.«

Auch DARWIN spricht sich über die Fühlborsten von Aldrovandia nur ganz kurz aus[3]). Sie weichen nach ihm von den Dionaea-

1) Bulletin de la soc. bot. de France. T. VIII. p. 522.

2) Ueber die Function der Blasen von Aldrovandia und Utricularia. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. I. B. 3. Heft. 1861. p. 71 ff.

3) CH. DARWIN, Insectenfressende Pflanzen, übersetzt von V. CARUS. p. 293.

Fühlborsten dadurch ab, dass sie farblos sind und »ebensowohl eine mittlere als eine basale Articulation haben«. Letzteres ist aber unrichtig. Es ist nur ein einziges Gelenk vorhanden. Die Bedeutung dieser Articulation erblickt Darwin darin, dass dadurch die Fühlborsten trotz ihrer Länge dem Zerbrechen beim Schliessen der Blattspreite entgehen.

Während dann Goebel[1]) den feineren Bau der Fühlborsten gleichfalls unerörtert gelassen und bloss die Dünnwandigkeit der Gelenkzellen betont hat, wurde von mir eine etwas genauere und von Abbildungen begleitete Schilderung des Baues dieser Organe in der II. Auflage meiner »Physiolog. Pflanzenanatomie« (p. 480, 481) mitgetheilt. Im Nachstehenden sollen diese Angaben wiederholt und in verschiedener Hinsicht erweitert werden.

Die Fühlborsten treten streng genommen nicht auf der Mittelrippe des Blattes auf, die von den dichtgedrängten Schuppendrüsen besetzt ist, sondern zu beiden Seiten derselben, — ohne aber einen dichten Bart zu bilden, wie Cohn angiebt. Ich zählte längs der der Mittelrippe nie mehr als 18—20 Borsten. Auf der Oberfläche des die Blase bildenden Theiles der Blattspreite kommen sie bloss spärlich vor, häufiger wieder am Rande dieser Blattpartie, wo ich beiderseits je 7—9 Borsten zählte. Im Ganzen weist also ein Blatt nicht mehr als rund 30—40 Fühlborsten auf.

In ihren unteren Theilen besteht die 0,45—0,6 mm lange Fühlborste aus 4, in dem oberen Theile aus 2 neben einander verlaufenden Zellreihen, die 5—7 Etagen bilden (Taf. VI, Fig. 1). Die unterste Etage ist kurzzellig und bildet das Fussstück. Es ist von Darwin irrthümlicher Weise für ein basales Gelenk gehalten worden. Doch sind seine Aussenwände nicht oder nur wenig dünner, als die der darauf folgenden Etage (Fig. 9). Auch in Bezug auf die chemischen und physikalischen Eigenschaften der Membran sind am Fussstück nicht jene auffallenden Abweichungen zu constatiren, die für das eigentliche »Gelenk« der Borste charakteristisch sind. Gegen die chlorophyllhaltige »Epidermis« wird das meist schräg inserirte Fussstück durch sehr zarte, flachbogig verlaufende Wände abgegrenzt, die mit zahlreichen, doch nur schwach angedeuteten, spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind. Die Zellen des Fussstückes enthalten meist etwas kleinkörnige Stärke.

Auf das kurzzellige Fussstück folgen 1—3 Etagen langgestreckter

1) l. c. p. 72.

Zellen, deren Aussenwände ziemlich stark verdickt sind, während die radialen Wände zart bleiben. Hierauf folgt eine auffallend kurzzellige Etage, deren Zellen bloss ungefähr doppelt so lang als breit sind und dünne Aussenwände besitzen. Diese Etage repräsentirt den reizpercipirenden Theil, das Gelenk der Borste. Die obersten Etagen endlich sind wieder langzellig und mit verdickten Aussenwänden versehen, doch ist die Verdickung hier, mit Ausnahme der unmittelbar an das Gelenk angrenzenden Stellen, meist weniger stark, als in den unteren Theilen der Borste. Die beiden Endzellen weichen an ihrer Spitze meist etwas auseinander.

Das Gelenk ist zwei- oder durch Kreuztheilung vierzellig (Taf. VI, Fig. 2). Die angrenzenden gestreckten Zellen wölben sich beiderseits etwas gegen die Gelenkzellen vor. Die Dünnheit der Aussenwände des Gelenkes ist um so auffallender, als die unmittelbar angrenzenden, stark lichtbrechenden Wandtheile der gestreckten Zellen meist noch etwas stärker verdickt sind, als die übrigen Partien. Das Gelenk wird so an seinen beiden Enden von je einem derben Membranringe umsäumt, wodurch bei Biegungen zu weit gehende Veränderungen der Querschnittsform des Gelenkes vermieden werden. — Die dünnen Aussenwände der Gelenkzellen sind von einer sehr zarten Cuticula überzogen, die sich in gleichmässiger Beschaffenheit über die ganze Oberfläche der Borste ausdehnt. Die unter der Cuticula befindlichen Wandschichten bestehen bloss bei den gestreckten, steifen Zellen und dem Fussstück aus relativ reiner Cellulose. Sie färben sich hier, ohne nennenswerth aufzuquellen, mit Chlorzinkjod schön violett, während die zarten Aussenwände der Gelenkzellen zwar mächtig aufquellen und nun polsterförmige Verdickungen darstellen, dabei aber vollkommen farblos bleiben (Fig. 4). Auch sonst tritt dies schleimige Aufquellen der Aussenwände leicht ein. Man kann es häufig ohne Zusatz eines Reagens an alternden Blättern — gegen das Ende der Vegetationsperiode zu — beobachten. Regelmässig tritt es bei Behandlung der Borsten mit Javelle'scher Lauge ein (Fig. 3). Die mächtigen Schleimpolster wölben sich dann entweder gegen das Zelllumen oder nach aussen vor, in welch letzterem Falle die stark gedehnte Cuticula nicht selten auch von den benachbarten Theilen der gestreckten Zellen abgehoben wird. Mit dieser chemischen Metamorphose der dünnen Gelenkaussenwände geht eine grosse Dehnbarkeit und Geschmeidigkeit einher. Sie lassen sich ungemein leicht zerknittern; ihre Cuticula hat eine grosse Neigung, Querfältelungen einzugehen.

Die Radialwände der Gelenkzellen sind gleichfalls dünn und mit zahlreichen sehr kleinen, querspaltenförmigen Tüpfeln versehen, die aber bloss an mit JAVELLE'scher Lauge behandelten Borsten deutlich hervortreten. Mit Chlorzinkjod färben sich diese Wände, gleich jenen der gestreckten Zellen, lichtviolett.

Alle Zellen der Fühlborste besitzen einen wohlausgebildeten Plasmaschlauch mit einem mehr oder minder gestreckten, an seinen Enden spitz ausgezogenen Zellkern. In den Gelenkzellen ist der Protoplast verhältnissmässig noch stärker entwickelt. Die Zellkerne sind hier in der Regel bloss an ihrem der Borstenspitze zugekehrten Ende fein ausgezogen, an ihrem unteren Ende dagegen abgerundet (Taf. VI, Fig. 2.)

Da die Gelenkzellen zweifelsohne die reizpercipirenden Elemente sind, so darf man in ihren unteren Querwänden feinste Porencanäle mit Plasmaverbindungen erwarten, durch die der empfangene Reiz nach abwärts geleitet wird. Der Nachweis dieser Plasmaverbindungen ist aber mit grossen Schwierigkeiten verbunden, die hauptsächlich darin bestehen, dass es sehr schwer fällt, für die betreffenden Querwände das richtige Mass der Quellung zu erzielen. Nachdem die frischen intacten Blätter 24 Stunden lang in Jodjodkaliumlösung verweilt hatten, wurden sie auf dem Objectträger in Wasser zerzupft, das Wasser abgesogen, einige Tropfen 50procentiger Schwefelsäure zugesetzt und dann nach einigen Secunden der Objectträger sammt den Schnitten in eine mit Wasser gefüllte Glasschale getaucht. Die ausgewaschenen Blattfragmente wurden sodann mit den über die Ränder vorragenden Fühlborsten 24 Stunden lang mit Pikrinanilinblaulösung behandelt. Nach erfolgtem Auswaschen darf Glycerin nur mit grosser Vorsicht zugesetzt werden, weil die Fühlborsten leicht collabiren.

Die unteren wie auch die oberen Querwände der Gelenkzellen besitzen keine Tüpfel. Sie verdünnen sich bloss von der stark verdickten Randpartie aus gegen die Mitte des Gelenkes zu in ziemlich auffälliger Weise. Auf die vorhin beschriebene Art behandelt, sind sie meist stark angequollen, meist sogar zu stark, während bei Anwendung verdünnterer Schwefelsäure oder bei kürzerer Quellungsdauer die Quellung fast ganz unterbleibt. Die Querwände sind augenscheinlich schwer quellungsfähig, quellen sie aber einmal auf, dann geht dies so rasch vor sich, dass das erwünschte Quellungsstadium leicht überschritten wird. Immerhin gelingt es, hin und wieder geeignete Präparate zu erhalten, in denen die Querwände

nicht zu stark gequollen sind. Dann sieht man bei Anwendung stärkster Vergrösserungen, dass die im ungequollenen Zustande dünne Partie der Querwand von einigen äusserst zarten Plasmaverbindungen durchzogen wird. Ich habe in den wenigen Fällen, in denen die Plasmafasern überhaupt deutlich genug hervortraten, nicht mehr als drei Fasern gezählt (Taf. VI, Fig. 5—8).

Bei einem Stoss auf den oberen Theil des Haares wird dieses nicht seiner ganzen Länge nach gleichmässig gebogen. Die ober- und unterhalb des Gelenkes befindlichen Bestandtheile sind zufolge der Verdickung ihrer Aussenwände steif und biegungsfest gebaut. Das Gelenk selbst mit seinen dünnen und sehr geschmeidigen Aussenwänden ist in hohem Masse biegungsfähig. So tritt also bei Berührung der Borstenspitze eine scharfe Knickung im Gelenke ein, wovon man sich leicht experimentell unter dem Mikroskop überzeugen kann. Dabei werden die Zellen, resp. die Plasmahäute der Längswände auf der Convexseite stark gezerrt, auf der Concavseite stark gepresst. Auf letzterer Seite stülpt sich die Aussenwand, eine Querfalte bildend, bei stärkerer Knickung nach innen ein[1]). So kommt es zu sehr ausgiebigen Deformationen der Plasmakörper in den Gelenkzellen. Der ganze Bau des Haares zielt offenbar darauf ab, die mechanische Wirkung des Stosses auf eine bestimmte Stelle des Haares zu concentriren. Dass diese Stelle der reizpercipirende Theil des Haares sein muss, ist eine unabweisliche Folgerung.

Die von Darwin angenommene mechanische Bedeutung des Gelenkes als einer Schutzeinrichtung gegen das Abgebrochenwerden der Borste beim Zusammenklappen des Blattes kann als eine Nebenfunction bloss für die randständigen Fühlborsten in Betracht kommen. Die zu beiden Seiten der Mittelrippe inserirten Fühlborsten dagegen werden beim Zusammenklappen überhaupt nicht oder nur wenig gebogen. Die Borsten sind höchstens 0,7 mm lang, die Breite der Blase nach erfolgtem Zusammenklappen beträgt aber in der Mitte 1,2—1,7 mm, ihre Dicke 1,2—1,5 mm. Thatsächlich sieht man an geschlossenen Blättern, die durch Extraction des Chlorophylls mit Alkohol hinreichend durchsichtig geworden sind, die Fühlborsten des Mittelnervs in der Blase vollkommen gerade und nicht im geringsten verbogen. Dies gilt auch für jene Borsten, die schon näher der Basis, resp. der Spitze der Spreite inserirt sind, wo die Blase sich schon ansehnlich verschmälert hat.

1) Eine Abbildung davon habe ich in meiner Physiol. Pflanzenanatomie II. Aufl., p. 480 mitgetheilt.

Dionaea muscipula.

Die bekannten Fühlborsten auf den Blattoberseiten von Dionaea muscipula sind bereits von Ellis, der die Pflanze zuerst beschrieben, benannt und auch ihren Insectenfang zu Ernährungszwecken gemuthmasst hat, beobachtet worden[1]. Ihre Function hat er allerdings noch nicht erkannt. In der Uebersetzung Schreber's lautet die betreffende Stelle folgendermassen: »Damit aber die Bemühungen des Thierchens, sein Leben zu retten, nicht zu seiner Befreiung gereichen können, so stehen drei kleine aufrechte Stacheln in der Mitte jedes Lappens zwischen den Drüsen, welche allem seinem Bestreben ein Ende machen.« Ellis scheint also der Ansicht gewesen zu sein, dass das Insect von den »Stacheln« gespiesst wird. Erst Sydenham Edwards[2] (1804) und später Nuttal[3] (1818) erkannten die Empfindlichkeit jener kleinen Borsten für Stossreize. Ersterer kleidete seine für die Reizphysiologie der Pflanzen so höchst bedeutungsvolle Entdeckung in die Worte: »The small spines, mentioned and figured by Ellis, are the only irritable points.« Später überzeugten sich auch Curtis (1834) und Lindley (1848) von dieser Function der genannten Organe, während Meyen[4] (1839) die Oberseite des Mittelnervs als die reizbare Stelle des Blattes bezeichnete.

Einen bedeutenden Fortschritt in der Lösung dieser Frage bedeutete aber erst die 1859 erschienene Arbeit von Oudemans[5]. Unabhängig von den vorhin genannten stellte dieser Forscher gleichfalls fest, dass die Reizbarkeit hauptsächlich in den sechs Borsten ihren Sitz habe. Er untersuchte ferner ihren anatomischen Bau und fand, dass sich der untere, mehr geschwollene Theil, das Fussstück, durch eine deutliche Einschnürung vom oberen Theile abgrenzt. Oudemans ist aber nicht nur der Entdecker des »Gelenkes« der Fühlborsten, er hat auch bereits das Fussstück als den hauptsächlich reizbaren Theil der ganzen Borste hingestellt. Die Bedeutung des Gelenkes scheint ihm allerdings unklar geblieben zu sein.

---

1) Beschreibung der Dionaea muscipula etc., Schreiben an Linné, übersetzt von J. Ch. Schreber. II. Aufl. Erlangen 1780.

2) Curtis' Botanical Magazine. Vol. XX. 1804. p. 785.

3) The genera of north americ. plants. Philadelphia 1818. p. 277.

4) Neues System der Pflanzenphysiologie. III. B. p. 545 ff.

5) C. A. Oudemans, Over de prikkelbaarheid der bladen van Dionaea muscipula Ellis. Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen. 9. Deel. Amsterdam 1859. p. 320.

Gegenüber diesen Angaben bedeutete das, was CH. DARWIN[1]) über die Fühlborsten sagte, insofern einen Rückschritt, als DARWIN dieselben ihrer ganzen Länge nach für eine momentane Berührung empfindlich sein liess. So musste ihm auch die Function des Gelenkes bei der Reizperception entgehen, dessen Aufgabe er lediglich darin erblickte, dass es, wenn die Blatthälften sich zusammenschliessen, das Abbrechen der Borste verhütet.

Die im Jahre 1876 erschienene eingehende Arbeit von H. MUNK[2]) wird von einer anatomischen Untersuchung des Dionaea-Blattes eingeleitet, die F. KURTZ ausgeführt hat. Was dieser über den anatomischen Bau der Fühlborsten sagt, ist sehr mangelhaft. Das Gelenk hat er vollständig übersehen, die Abbildung der Borstenbasis ist demnach unrichtig. Trotzdem ist MUNK zu der gleichen Ansicht betreffs der Localisirung der Reizbarkeit gelangt, wie OUDEMANS, dessen Arbeit er nicht gekannt hat. »Man kann vom Haare mit einer feinen scharfen Scheere von der Spitze nach der Basis hin Stücke abschneiden, ohne die Reizbewegung hervorzurufen, bis man in die Nähe des knopfförmigen Vorsprunges des Blattflügelparenchyms gelangt, dessen Berührung sofort das Blatt zum Schliessen bringt. Auch gelingt es sehr gut, die oberen Partien des Haares für sich allein zu biegen, ohne dass das Blatt sich bewegt; während jede ähnliche Biegung, jeder Zug, jede Zerrung des Haares, die einige Dehnung der Basis mit sich bringen, gleichviel ob der Angriffspunkt an der Spitze oder tiefer gelegen ist, zur Schliessung des Blattes führen«[3]). Da MUNK gleich DARWIN die Empfindlichkeit nicht bloss auf die Fühlborsten beschränkt fand, sondern auch bei etwas stärkerem Druck auf die Epidermis der Blattoberseite und der Mittelrippe die Reizbewegung eintreten sah, so erblickt er die Bedeutung der Borste nur darin, »dass man auf die betreffende Partie des reizbaren Parenchyms mittels eines langen, freilich biegsamen Hebelarmes zu wirken imstande ist«. Hätte ihm KURTZ den Bau des Fussstückes mit seinem Gelenke richtig beschrieben, so hätte MUNK gewiss erkannt, dass hier eine weit vollkommenere Anpassung an die Reizperception vorliegt.

---

1) CH. DARWIN, Insectenfressende Pflanzen, übersetzt von CARUS. 1876. p. 259 ff.

2) H. MUNK, Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Leipzig 1876. Aus REICHERT's u. DU BOIS-REYMOND's Archiv f. Anatomie etc. besonders abgedruckt.

3) l. c. p. 103.

Fast gleichzeitig kam auch BATALIN[1]), der OUDEMANS' Arbeit kannte, zu der allerdings bloss als Vermuthung geäusserten Ansicht, »dass der obere Theil des Härchens bis an die Zusammenschnürung überhaupt nicht reizbar ist, und wenn auch bei seiner Berührung sich Empfindlichkeit zeigt, so kommt dies daher, dass er bei seiner Beugung auf den unteren Theil drückt und damit die Reizung hervorbringt«.

Die nunmehr naheliegende Folgerung, dass es die Gelenkzellen der Borste sind, die den Reiz percipiren, da sie bei einer Biegung der Borste die stärksten Deformationen erfahren, ist von GOEBEL[2]) gezogen worden. Die nähere Begründung dieser Ansicht hat er allerdings, da ihm geeignetes Versuchsmaterial gerade nicht zur Verfügung stand, unterlassen müssen. GOEBEL war auch der erste, der eine, wenn auch ganz kurze, so doch in allen wesentlichen Punkten richtige Beschreibung der gröberen Structurverhältnisse der Borsten, speciell ihres Gelenkes, gegeben hat.

Die Arbeit von MACFARLANE[3]) schliesst sich betreffs der Deutung der Function des Gelenkes im Wesentlichen an GOEBEL's Auffassung an. Einige Unrichtigkeiten in Bezug auf den histologischen Bau der Borsten, speciell des Gelenkes, sollen weiter unten besprochen werden.

Schliesslich ist von mir[4]) eine kurze Beschreibung des Baues der Borsten und im Anschluss daran der experimentelle Nachweis mitgetheilt worden, dass bei einer Berührung des oberen steifen Theiles der Borste die Biegung zunächst bloss an der eingeschnürten Gelenkstelle erfolgt. Auf der convexen Seite wird die Membranfalte ausgezogen, auf der concaven wird sie noch schmäler und tiefer. In einem bestimmten Falle betrug die Verlängerung des Gelenkes nach erfolgter Biegung auf der Convexseite 21 Procent. Dass damit sehr starke Deformationen der Protoplasten verknüpft sind, liegt auf der Hand.

Ich gehe nun auf meine neuerlichen Untersuchungen über Bau und Function der Dionaea-Fühlborsten über und setze dabei die

---

1) A. BATALIN, Mechanik der Bewegungen der insectenfressenden Pflanzen, Flora 1877. p. 107.

2) K. GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Theil. 1891, p. 69 u. 201.

3) J. M. MACFARLANE, Contributions to the history of Dionaea muscipula Ellis. Contributions of the Bot. Lab. of the Univ. of Pensylvania. Vol. I. 1892.

4) G. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. 1896. p. 481, 482.

grobmorphologischen Verhältnisse der Blattgestalt und der Vertheilung der Borsten als bekannt voraus.

Die ganze Fühlborste, von der Spitze bis zur Insertion, gliedert sich in vier Theile (Taf. VI, Fig. 10); diese sind:

1) Das steife, ca. 1 mm lange, spitz-kegelförmige Endstück, das den mechanisch wirksamen Theil des ganzen Apparates, den als Stimulator fungirenden Hebelarm repräsentirt. Es besteht aus lebenden, langgestreckten, prosenchymatischen Zellen, deren Wände nur mässig verdickt[1]) und weder verholzt noch cutinisirt sind. Mit Chlorzinkjod nehmen sie eine schmutzig grünblaue Farbe an. Die Cuticula ist zart, an der Spitze der Borste sehr fein längsgestreift. Indem die endständigen Zellen mit ihren Spitzen häufig etwas aus einander weichen, wird die Borstenspitze, wie schon Darwin bemerkt hat, zwei- bis dreitheilig. Die basalen Zellen sind häufig ganz kurz.

2) Daran grenzt eine aus quertafelförmigen Zellen bestehende Gewebsschicht, die in der Mitte aus 2—3, am Rande, wo die Epidermis an ihrem Aufbau betheiligt ist, aus 3—4 Zelllagen besteht. Die Zellen enthalten sämmtlich lebende Plasmakörper. Nach Goebel sind ihre Wände verkorkt. Ich habe bloss die an das Endstück angrenzenden, obersten Radialwände verkorkt gefunden. Auf dünnen Mikrotomschnitten markiren sich diese verkorkten Wände als eine scharfe, dunkelbraune Linie, welche die Borste an der angegebenen Stelle durchquert (Taf. VI, Fig. 10 k). Einzelne Zellen besitzen ringsum verkorkte Wände. Es ist leicht möglich, dass unter anderen Wachsthumsbedingungen, als jenen, die den von mir untersuchten Pflanzen geboten waren, die in Rede stehende Zellschicht in ihrer ganzen Dicke verkorkt. Was diese »Verkorkung« hinsichtlich der Function der Fühlborste zu bedeuten hat, muss dahingestellt bleiben. Jedenfalls verhindert sie nicht, dass dem darüber befindlichen Endstück der Borste Wasser und plastische Nährstoffe zugeführt werden. Die Zellen des Endstückes sind ja lebend.

3) Das reizbare Gelenk der Borste wird äusserlich vor allem durch eine ringsherum verlaufende starke Einschnürung gekennzeichnet (Fig. 10 g). Es besteht aus einem Kranze eigenthümlich umgestalteter Epidermiszellen und einem centralen Zellbündel. Die

---

1) »Dickwandig«, wie Goebel (l. c. p. 69) sagt, kann man die Zellen allerdings nicht nennen. Goebel selbst bildet sie übrigens ziemlich dünnwandig ab (l. c. Fig. 12).

Epidermiszellen, die offenbar als die reizpercipirenden Sinneszellen fungiren, besitzen eine radialtafelförmige oder, genauer gesagt, keilförmige Gestalt, da ihre Breite von aussen nach innen natürlich abnimmt. Ihre Länge dagegen nimmt von aussen nach innen bedeutend zu, so dass ihr Umriss auf dem medianen Längsschnitte einem Trapez ähnelt.

Der Inhalt dieser Sinneszellen besteht aus einem kräftig entwickelten Plasmakörper mit einem central gelegenen rundlichen Zellkern, der etwas grösser ist, als die Kerne der übrigen Zellen der Borste und auch des Mesophylls.

Die Aussenwände der Gelenk- oder Sinneszellen sind, wie schon Goebel bemerkt hat, stark verdickt und nur am Grunde der Gelenkfurche bedeutend dünner. Sie werden von einer kräftig entwickelten Cuticula bedeckt, die auch auf der Goebel'schen Abbildung dargestellt ist, während Macfarlane irrthümlicher Weise behauptet, dass die Cuticula über dem »irritable joint« gänzlich fehle oder wenigstens äusserst zart sei. In der Oberflächenansicht sind die Aussenwände der Sinneszellen überaus fein und dicht punktirt (Fig. 11). Macfarlane hält diese Punkte für Tüpfel und lässt es unentschieden, ob sie vollständig offen oder durch eine feine Membran verschlossen sind. Doch neigt er sich der letzteren Annahme zu, da er der eigenthümlichen Ansicht ist, dass bei der Reizbewegung der Blätter das ausgestossene Wasser durch diese angeblichen Tüpfel nach aussen entweicht. Freilich ist es ihm nicht gelungen, einen solchen Wasseraustritt direct zu beobachten. — Was nun Macfarlane für Tüpfel hält, sind nichts anderes, als sehr kleine knötchen- oder zähnchenförmige Verdickungen an der Innenseite der Cuticula, die in die angrenzenden Zellwandschichten einspringen. Man kann sich davon auf Längs- und Oberflächenschnitten mit Sicherheit überzeugen. Stellt man bei Untersuchung letzterer den Rand der Gelenkfurche ein, so dass man den optischen Querschnitt der Cuticula zu sehen bekommt, so ist bei hinreichend starker Vergrösserung die zarte Zähnelung auf der Innenseite der Cuticula sehr deutlich wahrnehmbar. Nach Zusatz von Chlorzinkjod erscheinen die Pünktchen als dunkler gefärbte Stellen auf der gelbbraunen Cuticula. Bei Verquellung und Auflösung der Gelenkzellen mit Schwefelsäure bleibt die Cuticula sammt ihrer knötchenförmigen Sculptur erhalten. Die gleichmässige dichte Punktirung der Cuticula erstreckt sich bloss bis zu den beiderseits angrenzenden Epidermiszellen. Die oberseits angrenzenden zeigen in der Oberflächenansicht bloss eine spärliche

Punktirung, die unterseits angrenzenden, d. h. die obersten Epidermiszellen des Postamentes, weisen bloss in die Radialwände einspringende, etwas grössere Cuticularzähnchen auf, wie solche auch bis gegen die Basis des Postamentes über den Radialwänden der Epidermis zu beobachten sind. Auch über den Radialwänden der Gelenkzellen selbst kommen sie vor. — Die so ausgedehnte feine Verzahnung der Cuticula mit den darunter gelegenen Wandschichten der Gelenkzellen hat vermuthlich die Bedeutung, die Festigkeit des Zusammenhanges zu erhöhen und zu verhüten, dass bei den starken Dehnungen, denen die Aussenwände der Gelenkzellen bei Biegungen der Borste ausgesetzt sind, der Zusammenhang zwischen der Cuticula und den darunter liegenden Zellwandschichten gelockert oder gelöst wird.

Diese letzteren zeigen in ihrer ganzen Dicke bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung bloss eine licht gelbgraue Färbung, während die Epidermisaussenwände der Lamina sofort bis auf die Cuticula gleichmässig blau werden. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass so wie bei Aldrovandia, das chemisch abweichende Verhalten der Aussenwände der Gelenkzellen mit ihrer starken Dehnbarkeit und Elasticität im Zusammenhange steht.

Die Seitenwände der Gelenkzellen sind zart und werden von Chlorzinkjod unter starkem Aufquellen blau gefärbt. Die Innenwände zeigen dieselbe Beschaffenheit wie die Wandungen des nunmehr zu besprechenden centralen Zellbündels des Gelenkes.

Dieses von den Gelenk-, resp. Sinneszellen kranzförmig umgebene Zellbündel besteht aus längsgestreckten Zellen mit senkrecht oder nur schwach schräg gestellten Querwänden. Das Bündel ist in der Regel zwei Zelllagen hoch und auf medianen Längsschnitten drei Zelllagen breit. Bei einer ausnehmend schwachgebauten Borste fand ich an Stelle des ganzen Bündels bloss eine einzige langgestreckte Zelle vor. Der Inhalt dieser Zellen besteht aus einem lebenden Plasmakörper mit ellipsoidischem Zellkern. Auffallend ist die Beschaffenheit ihrer Wände. Dieselben sind stark lichtbrechend, etwas verdickt und mit überaus zahlreichen rundlichen oder hin und wieder auch querspaltenförmigen Tüpfeln versehen (Taf. VI, Fig. 10). Mit Chlorzinkjod nehmen sie eine gelbbraune Farbe an, von Phloroglucin und Salzsäure werden sie nur ganz schwach röthlich gefärbt, und auch das nicht immer. Die sonstigen Reactionen scheinen

eher auf Verkorkung hinzuweisen[1]). Bemerkenswerth ist, dass ausser den Längswänden nur die innerhalb des Bereiches der Gelenkzellen befindlichen Querwände diese Beschaffenheit zeigen. Die obersten und untersten Querwände, mit denen das Zellbündel an die benachbarten Gewebe grenzt, sind glatt, nur spärlich getüpfelt und bestehen aus relativ reiner Cellulose. Ueberhaupt richtet sich jene eigenthümliche Membranbeschaffenheit nicht so sehr nach den Zellgrenzen, als vielmehr nach der oberen und unteren Grenze des Gelenkes, wobei die Höhe desselben gleichgesetzt wird der Höhe (resp. Länge) der Innenwände der epidermalen Gelenkzellen. Die Wände der innerhalb dieser Grenzen befindlichen Zellen und Zellpartien zeigen die soeben beschriebenen Eigenschaften. Daraus darf gefolgert werden, dass diese eigenthümliche Membranbeschaffenheit mit der Function des Gelenkes in Verbindung steht. Ich möchte das in Rede stehende centrale Zellbündel als das mechanische Gewebe des ganzen Gelenkes betrachten und es seiner Function nach mit den centralen Stereommassen so vieler Blattstielgelenke vergleichen. In morphologischer, resp. phylogenetischer Hinsicht halte ich dieses Bündel für ein reducirtes und dabei metamorphosirtes Gefässbündelende, das im Gelenk zu dem eben erwähnten Zwecke erhalten geblieben, im darunter befindlichen Postament aber ganz reducirt und verschwunden ist. Die Zellen des Bündels wären also als umgewandelte Tracheïden aufzufassen. In dieser Ansicht werde ich durch eine Beobachtung Goebel's bestärkt, der in einem Falle an dieser Stelle zwei wirkliche Tracheïden gesehen hat.

4) Der unterste Theil der Fühlborste wird von einem cylindrischen Postament gebildet, das ungefähr ebenso hoch als breit ist. Es besteht aus dünnwandigen[2]) plasmareichen Parenchymzellen, die von einer ziemlich hochzelligen Epidermis umgeben werden. Bemerkenswerth ist, dass die nur mässig verdickten Aussenwände dieser Epidermiszellen von Chlorzinkjod nur in ihren innersten Schichten blau gefärbt werden, während die äusseren Schichten dieselbe gelbgraue Farbe annehmen, wie die Aussenwände der Gelenkzellen, ohne cutinisirt zu sein. Dies deutet darauf hin, dass bei stärkeren Biegungen der Borste nicht nur das eigentliche Gelenk, sondern in geringerem Grade auch das Postament gebogen wird.

---

1) Goebel schreibt diesen Zellen gleichfalls verkorkte Zellwände zu.

2) Goebel stellt das Postament ziemlich dickwandig, fast collenchymatisch verdickt dar, was ich nie beobachtet habe.

Damit stimmt auch überein, dass letzteres an seiner Basis nicht verbreitert, sondern eher dünner ist, als weiter oben[1]). Bei stärkerer Biegung einer Borste unter dem Mikroskop kann man sich leicht davon überzeugen, dass in der That auch das Postament gebogen wird[2]). Und zwar ist diese Biegung im Bau des Postamentes vorgesehen. Sie hat offenbar die Bedeutung, bei starken Biegungen, wie solche namentlich nach erfolgtem Zusammenklappen der Blatthälften erfolgen müssen, eine zu starke Deformation des eigentlichen Gelenkes, die leicht mit einer dauernden Schädigung verbunden sein könnte, hintanzuhalten. Die stärkste und bei schwächeren Stössen wohl auch alleinige Biegung wird aber zweifelsohne in der durch die ringförmige Einschnürung gekennzeichneten Gelenkzone der Borste stattfinden.

Es ist jetzt noch mit einigen Worten darauf einzugehen, welcher Art die Deformationen der Protoplasten der Gelenkzellen sind, die durch die Biegung bewirkt werden.

Bei Betrachtung eines medianen Längsschnittes durch die Borste sieht man, dass die Gelenkfurche eigentlich nichts anderes ist, als eine Membranfurche in den verdickten Aussenwänden (Taf. VI, Fig. 10). Jede Gelenkzelle, resp. Sinneszelle besitzt in ihrer stark verdickten Aussenwand einen viel dünneren Querstreifen, und dieser ist es hauptsächlich, der bei einer Biegung des Gelenkes auf der Convexseite durch den Zug stark gedehnt, auf der Concavseite durch den Druck zu einer Falte verbogen wird[3]). Im ersteren Falle wird die an die verdünnten Membranstreifen angrenzende Partie der Plasmahaut einer starken Dehnung unterworfen sein, und diese Deformation des Protoplasten, resp. seiner Plasmahaut ist hier offenbar grösser, als an jeder anderen Stelle der durch die Biegung deformirten Zelle. Auf der Concavseite lässt sich die Art der mechanischen Inanspruchnahme der Plasmahaut nicht so sicher präcisiren. Bei einer schwächeren Biegung dürfte sie einem longitudinalen Druck unterworfen sein, bei einer starken Biegung dagegen, wobei die dünne Partie der Aussenwand zu einer einspringenden Falte verbogen wird, tritt wahrscheinlich eine longitudinale Dehnung der Plasmahaut, verbunden mit radialer Pressung, ein. Auf jeden Fall aber dient der beträchtliche

1) Vgl. auch G. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Fig. 207. Die Goebel'sche Abbildung ist in diesem Punkte nicht richtig.

2) Vgl. G. Haberlandt, l. c. Fig. 208.

3) l. c. Fig. 208.

Unterschied in der Dicke der Aussenwände der Gelenkzellen zur Localisirung der Deformation auf eine ganz bestimmte Partie der Plasmahaut. Dass diese letztere an dieser Stelle, unter den nur schwach verdickten Gelenkstreifen der Aussenwände, besonders empfindlich sei, ist eine naheliegende Vermuthung.

Man kann sich den Effect der Gelenkfurche bei Biegungen der Borste auch in der Weise verdeutlichen, dass man die Masse des Biegungsmomentes für die zu Hohlcylindern verlängert gedachten dicken und dünnen Partien der Aussenwände der Gelenkzellen berechnet und mit einander vergleicht. Die Formel für das Mass des Biegungsmomentes eines Hohlcylinders — wobei die Füllung vernachlässigt wird — lautet: $F \cdot \frac{r_1^2 + r_2^2}{4}$. In dieser Formel bedeutet F die wirksame Querschnittsfläche, r_1 und r_2 die um die Wanddicke differirenden Radien des Hohlcylinders[1]). Ich habe nun auf Grund von Messungen an einer mittels des Zeichenprismas genau ausgeführten Zeichnung des medianen Längsschnittes durch das Gelenk für F, r_1 und r_2 die nachstehenden Werthe ermittelt. Bei einem Hohlcylinder, dessen Wand von den verdickten Partien der Aussenwände der Gelenkzellen gebildet wird, ist $F = 405$ mm², $r_1 = 23$ mm, $r_2 = 20$ mm. Das Mass des Biegungsmomentes beträgt sonach 93960. Bei einem Hohlcylinder, dessen Wanddicke dieselbe ist, wie die der verdünnten Partien der Aussenwände der Gelenkzellen, ist $F = 122$ mm², $r_1 = 20$ mm, $r_2 = 19$ mm. Das Mass des Biegungsmomentes beträgt also 23180. Die eigentliche Gelenkstelle ist also bedeutend schwächer gebaut, als die beiderseits angrenzenden ververdickten Wandpartien — was sich übrigens schon bei blosser Betrachtung der Dimensionsverhältnisse von selbst versteht —, und zwar verhalten sich die Masse des Biegungsmomentes wie 4 : 1; d. h. die verdickten Wandpartien der Gelenkzellen sind, als Hohlcylinder gedacht, ungefähr viermal so biegungsfest, als die verdünnten.

Wenn der im Vorstehenden dargestellte Zusammenhang zwischen Bau und Function der Fühlborsten richtig ist, so muss es für den Reizerfolg gleichgültig sein, ob die Reizung, d. i. die Biegung der Borste durch einen festen Gegenstand oder durch eine anprallende Flüssigkeit, z. B. einen Wasserstrahl erfolgt. Dem scheint nun zu widersprechen, dass nach Darwin[2]) »Wassertropfen oder ein dünner,

1) Vgl. Schwendener, Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. p. 23.

2) l. c. p. 263, 264.

unterbrochener, aus einer gewissen Höhe auf die Filamente herabfallender Strom« keine Reizung bewirkt. Doch ist bereits von GOEBEL[1]) darauf hingewiesen worden, dass Regentropfen von den dünnen Borsten wohl meist herabfliessen, ohne dieselben zu bewegen. Das wird gewiss der Fall sein, wenn die Fallrichtung der Tropfen mit der Längsachse der aufrecht stehenden Borsten zusammenfällt oder mit ihr bloss spitze Winkel einschliesst. Wird aber auf die Borsten ein seitlicher Wasserstrahl gerichtet, so tritt, wie BALFOUR gezeigt hat, sofort die Reizbewegung ein.

Die Fühlborsten von Dionaea müssen nach dem Vorausgegangenen als sehr vollkommen gebaute Perceptionsorgane betrachtet werden. Sie sind wohl überhaupt die vollkommensten und am höchsten differencirten Organe dieser Art, deren allmähliche Ausbildung im Laufe der Phylogenie ein sehr hohes Alter derselben voraussetzt. Damit stimmt auch überein, dass am Dionaea-Blatt gar keine anderen, einfacher gebauten Borsten mehr auftreten, von denen die Fühlborsten phylogenetisch abzuleiten wären.

Es ist in reizphysiologischer Hinsicht von grossem Interesse, dass trotz der Ausbildung so hoch differencirter Sinnesorgane die Reizbarkeit nicht ausschliesslich auf diese localisirt ist. Nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher, wie DARWIN, MUNK, GOEBEL u. A. ist auch die Oberseite der Blattspreite für mechanische Reize empfindlich, allerdings in viel geringerem Masse. Auch Verwundungen lösen die Bewegung aus.

V. Ranken.

Nachdem schon CH. DARWIN[2]) gefunden hatte, dass die Ranken nur durch Berührung und Reibung seitens fester Körper, nicht aber durch den Anprall von Wassertropfen gereizt werden, gab PFEFFER[3]) auf Grund eingehender Versuche eine genauere Charakteristik des Empfindungsvermögens dieser Organe. Er experimentirte hauptsächlich mit den sehr empfindlichen Ranken von Sycios angulatus und

---

1) l. c. p. 202.

2) Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, übersetzt von J. V. CARUS. Stuttgart 1876.

3) Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. I. Bd. p. 483 ff.

stellte vor allem fest, dass man mit erstarrter 5- bis 14procentiger Gelatine (die einen Ueberzug auf dünnen Glasstäben bildete) eine Ranke kräftig reiben oder schlagen kann, ohne irgend eine Reizung zu erzielen. Ebenso wenig gelingt dies, wenn man einen Strahl reinen Wassers gegen die Ranke lenkt. Sind aber im Wasser feste Partikelchen suspendirt, wie Sand- und Thontheilchen, so erfolgt Reizung. Quecksilber als Strahl auf die Ranke geleitet, reizt ebenso wenig, wie Reibung mit einem Quecksilbermeniscus. Auch gegen vollkommen flüssige Fette sind die Ranken unempfindlich, und feste Körper reizen nur dann, wenn sie reibend oder stossend die Ranke berühren. Ein durch allmähliches Andrücken erzielter constanter Druck dagegen bleibt auch dann wirkungslos, wenn dieser Druck, wie bei Verwendung einer verrosteten Nadel oder von Schmirgelpapier, an verschiedenen Contactpunkten eine verschiedene Intensität besitzt. — Mechanische Erschütterungen der Ranken, wie sie in der freien Natur z. B. durch den Wind bewirkt werden, haben keine Reizung zur Folge.

Auf Grund dieser und ähnlicher Erfahrungen charakterisirt Pfeffer das Empfindungsvermögen der Ranken folgendermassen[1]: »Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke discrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoss oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagirt die Ranke nicht, sobald der Stoss alle Punkte eines grösseren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so dass also die Compression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht.« Die zur Reizung führende locale Compressionswirkung muss genügend schnell verlaufen, statischer Druck für sich allein ist nicht genügend.

Pfeffer hat ferner in Kürze auf die Beziehungen der Reizbedingungen zu den anatomischen Verhältnissen der sensiblen Epidermis der Ranken hingewiesen. Er macht darauf aufmerksam, dass schon eine geringe Vorwölbung ihrer Aussenwände die Ungleichmässigkeit des Druckes bei Berührung mit einem festen Körper begünstigen müsse; bei einem Druck gegen einzelne Punkte der Oberfläche können diese leicht nach innen getrieben werden, weil die vom Stoss nicht oder nur wenig betroffenen Theile nach aussen auszuweichen vermögen. »Dementsprechend erfährt der der Wandung angepresste Protoplasmakörper besondere Erschütterungen und

1) l. c. p. 499 ff.

Zerrungen, welche die Ursache der Reizung in diesem lebendigen Organismus sein müssen.« Eine genauere Präcisirung dieser mechanischen Inanspruchnahme der sensiblen Hautschicht des Protoplasten hat Pfeffer nicht gegeben, sowie er es auch unentschieden lässt, »ob eine beliebige, nur schnell genug verlaufende und genügend ausgiebige Deformation des Protoplasmas zur Reizung führt, oder ob die Auslösung dieser von der besonderen Angriffsweise abhängt.« Die erstere Möglichkeit wird von ihm allerdings im Hinblick auf die Thatsache bezweifelt, dass plötzliche und weitgehende Beugungen der Ranke keinen Reiz erzielen.

Im Anschluss an diese Darlegungen weist Pfeffer auf die bemerkenswerthe Uebereinstimmung hin, die in Bezug auf die Art des Empfindungsvermögens zwischen den Ranken und der menschlichen Haut besteht. So wie jene muss auch diese an discreten Flächenstücken mechanisch gereizt werden, wenn eine Druck-, resp. Tastempfindung erzielt werden soll. Der gleichmässige Druck, den eine Flüssigkeit auf die Haut ausübt, wirkt nicht als Reiz. Meissner hat darauf schon vor 40 Jahren hingewiesen. Er tauchte die Hand mit gestreckten Fingern unter Quecksilber und setzte so die Fingerspitzen einem Druck von etwa $^1/_4$ Atmosphäre aus. Derselbe wird nicht empfunden. Bloss an der Grenzlinie im Niveau der Quecksilberoberfläche kommt eine Druckempfindung zustande.

Eingehende Untersuchungen über das Empfindungsvermögen der menschlichen Haut sind in neuerer Zeit u. a. von Max von Frey und F. Kiesow[1]) angestellt worden. Von den zahlreichen interessanten Ergebnissen derselben kommen für uns hauptsächlich jene in Betracht, welche sich auf die Bedeutung des »Druckgefälles« für das Zustandekommen der Tastempfindung beziehen. Unter Druckgefälle verstehen die genannten Forscher die Zu- oder Abnahme des Druckes von der Berührungsfläche gegen die Tiefe zu. Bei Belastung der Haut findet eine Abnahme des Druckes statt, das Druckgefälle ist negativ; bei Zugwirkungen auf die Haut ist dagegen das Druckgefälle positiv. Bei gleichem oberflächlichen Druck ist das Druckgefälle abhängig von der Grösse der Berührungs- oder Reizfläche. Grosse Flächen erzeugen ein weniger steiles Druckgefälle

---

1) Max von Frey, Untersuchungen über die Sinnesfunctionen der menschlichen Haut. Abhandl. der kgl. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften. XXIII. Bd. 1896. Max von Frey und F. Kiesow, Ueber die Function der Tastkörperchen. Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Bd. XX. 1899.

unter sich als kleine. Ist die Reizfläche im Verhältniss zur Hautdicke sehr gross, so wird das Druckgefälle unter ihr geradezu gleich Null. Der Druck pflanzt sich ungeschwächt in die Tiefe fort; dies ist im MEISSNER'schen Versuch der Fall. — Die Erregung des Tastorgans ist nun eine Function des an seinem Orte herrschenden Druckgefälles[1]). Nur bei Vorhandensein eines solchen tritt also eine Druckempfindung ein. Die Wirksamkeit des Druckgefälles, resp. der Druckdifferenzen stellt sich v. FREY in der Art vor, dass dadurch eine Flüssigkeitsverdrängung, resp. Concentrationsänderungen der Gewebeflüssigkeit in den Tastkörperchen bewirkt werden, und dass darin die unmittelbare Veranlassung zur Erregung zu erblicken sei[2]). — Andererseits hat v. FREY bereits in seiner ersten Abhandlung darauf hingewiesen, dass ein auf eine elastische Platte ausgeübter Druck, wenn er auf eine Fläche wirkt, die klein ist im Verhältniss zur Dicke der Platte, nach der Tiefe zu rasch abnehmen muss, da die Theile im Inneren der Platte nach der Seite ausweichen können[3]). »Die Deformation gewinnt mit wachsender Tiefe an Breite, was eine Abnahme des Druckes, ein Druckgefälle in der Ausbreitungsrichtung zur Folge haben muss.« Es wird also von v. FREY bei kleinen Reizflächen das Auftreten tangentialer Spannungen neben den radialen, wenn auch nur stillschweigend, zugegeben. Bei gleichmässigem Druck auf die ganze Platte befindet sich dieselbe in ihrer ganzen Dicke unter dem gleichen, nämlich dem oberflächlichen Druck, das Druckgefälle ist gleich Null. Oder mit anderen Worten, der gesammte Druck wirkt als Radialdruck, tangentiale Spannungen stellen sich nicht ein. Natürlich gilt dies nur unter der Voraussetzung, dass die Platte von sehr grosser Ausdehnung im Verhältniss zu ihrer Dicke ist.

Inwieweit die eben erwähnten Folgerungen auf den Reizvorgang in den Ranken übertragbar sind, wird später erörtert werden.

Auch v. FREY und KIESOW weisen auf die grosse Aehnlichkeit im Empfindungsvermögen der menschlichen Haut und der Ranken hin. Bei letzteren »findet sich eine Abhängigkeit der Erregung von Deformationstiefe, -fläche und -geschwindigkeit in genau demselben Sinne«, wie sie für die menschliche Haut, resp. die Tastkörperchen von den genannten

---

1) v. FREY u. KIESOW, l. c. p. 150, 161.

2) v. FREY, Untersuchungen etc. p. 259; v. FREY u. KIESOW, Ueber die Function der Tastkörperchen. p. 149.

3) v. FREY, Untersuchungen. p. 224, 225.

Forschern nachgewiesen worden ist. Inwieweit dies im einzelnen zutrifft, kann hier nicht erörtert werden.

Die meisten typisch entwickelten Ranken[1]), deren Spitzen mehr oder minder gekrümmt sind, besitzen keine allseitige Reizbarkeit, sondern sind bloss auf der concaven Seite empfindlich (Cucurbitaceen, Passifloren, Vicieen etc.). Dagegen ist bei Cobaea scandens, Cissus discolor, Smilax aspera und der Mehrzahl der Zweig- und Blattstielklimmer die Empfindlichkeit ringsum vorhanden. Die basalen Partien der Ranken sind meist unempfindlich oder nur in geringem Masse reizbar.

Bei den bloss einseitig empfindlichen Ranken ist die reizbare Flanke in der Regel glatt, frei von Haargebilden, spaltöffnungslos oder nur mit wenigen Spaltöffnungen versehen. Da bei Berührung mit einem festen Körper ein Druckgefälle vorhanden ist, die zur Reizung führende Deformation in der Epidermis am grössten ist und nach innen zu schwächer wird, so haben wir offenbar in den Zellen der Oberhaut die vorzugsweise oder allein reizpercipirenden Elemente zu suchen. Bei nur schwacher Berührung, die ja so häufig zur Reizung vollkommen ausreicht, wird sich der Druck und die durch ihn erzielte Deformation überhaupt nicht in subepidermale Zelllagen fortpflanzen.

Die Epidermis der empfindlichen Flanke ist also das Sinnesepithel, und zwar fungirt — was begreiflicher Weise von Vortheil ist — jede Epidermiszelle als Sinneszelle. Besondere, histologisch auffallende Anpassungen der Sinneszellen an die Reizperception kommen nur in einigen später zu besprechenden Ausnahmsfällen vor. Immerhin zeichnet sich die reizbare Epidermis der Ranken durch mehrere Eigenschaften vor der gewöhnlichen Epidermis aus. Ihre Zellen sind in der Regel kleiner, dabei aber verhältnissmässig höher, als typische Epidermiszellen. Ihre Aussenwände sind nur schwach oder mässig verdickt, nicht oder nur unbedeutend cutinisirt, was aber nicht ausschliesst, dass sie später, wenn die Ranke eine Stütze erfasst und sich ihr fest angedrückt hat, sehr stark in die Dicke wachsen und reichlich Cutin in sich einlagern. Die eigentliche

---

1) Betreffs der Morphologie der Ranken verweise ich auf Darwin's oben citirtes Werk, besonders aber auf die inhaltsreichen »Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen« von H. Schenck. I. Theil. Jena 1892.

Cuticula ist meist kräftig entwickelt und weist bei vielen Ranken eine sehr ausgesprochene Fältelung in der Längsrichtung auf, die an den basalen, unempfindlichen Theilen der Ranke fehlt oder nur schwach ausgeprägt ist. Auch an den Blattstielen und Stengelinternodien der betreffenden Pflanzen ist die Fältelung der Cuticula entweder gar nicht zu beobachten oder viel weniger auffallend, als an den empfindlichen Rankentheilen (Passifloren, Vitis vinifera, Cobaea scandens, Smilax officinalis u. a.). Bei Lathyrus cirrhosus sind die Cuticularfalten an den beiderseitigen Rändern der Aussenwände meist stärker ausgeprägt, oder es ist hier überhaupt nur je eine kräftige Falte vorhanden. — Die so häufige starke Fältelung der Cuticula der sensiblen Rankenepidermis ist sicherlich eine Anpassungserscheinung, auf deren mögliche Bedeutung für die Reizperception später zurückzukommen sein wird.

Bei den meisten Ranken sind die Aussenwände der sensiblen Epidermiszellen stärker vorgewölbt, als sonst. Auch dies erweist sich als eine vortheilhafte Anpassung.

Ihren Charakter als Sinneszellen erweisen die Epidermiszellen der sensiblen Rankenseite auch durch ihren relativen Plasmareichthum. Ausgewachsene Epidermiszellen sind sonst bekanntlich nur mit einem sehr dünnen Plasmabeleg versehen.

Bei allseits empfindlichen Ranken sind die besprochenen Merkmale der Epidermis auch ringsum zu beobachten.

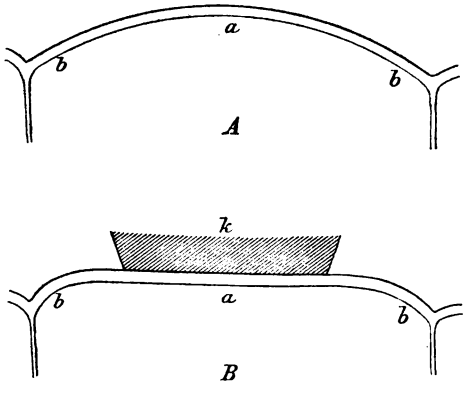
Nach diesen histologischen Bemerkungen gehe ich nun zum Vorgang der Reizperception über. Es handelt sich dabei vor allem darum, die Deformationen mechanisch zu präcisiren, welche die Aussenwände der sensiblen Epidermiszellen und die ihnen anliegenden Plasmahäute bei Berührung mit festen und flüssigen Körpern erfahren.

Sehr grosse Reizflächen, die sich der Oberfläche des Organs dicht anschmiegen, wie Wasser, Quecksilber, erstarrte, aber noch ganz weiche Gelatine, haben in den Epidermisaussenwänden kein Druckgefälle zur Folge, d. h. der Druck pflanzt sich unvermindert nach der Tiefe fort[1]). Die der Zellmembran anliegende sensible Hautschicht des Protoplasmas erfährt also einen überall gleich grossen radialen Druck und demnach nach Massgabe dieses Druckes eine radiale Pressung; dieselbe wirkt aber, wie Pfeffer's Versuche lehren, nicht als Reiz, auch dann nicht, wenn der Druck nicht

1) Vgl. v. Frey, l. c. p. 225.

allmählich wirkt, sondern plötzlich, als Stoss zur Geltung kommt. Für einen streng radialen Druck und die dadurch hervorgerufene Deformation (Zusammendrückung) ist also das Plasma der Sinneszellen unempfindlich.

Wenn aber sehr kleine Reizflächen — ein fester Körper mit seinen Unebenheiten — auf das Organ drücken, entsteht ein mehr oder minder steiles Druckgefälle, der Druck nimmt gegen die Tiefe zu ab. Käme es bei dieser Art der Reizung gleichfalls nur zu radialen Pressungen, so könnte die Hautschicht des Protoplasten noch weniger gereizt werden, als im obigen Falle. Dass thatsächlich Reizerfolg eintritt, beweist, dass bei der mit Druckgefälle verbundenen Fortpflanzung des Reizes in die Tiefe noch andere Spannungen auftreten müssen, als die radiale Druckspannung, und dass diese es sind, die als Reiz percipirt werden. Diese Spannungen können bloss tangentiale Druck- und Zugspannungen sein.



Form der Aussenwand einer sensiblen Epidermiszelle einer Ranke.
A im ungereizten Zustande, *B* nach Berührung mit einem festen Körper *k*.
(Schematisch.)

Wenn ein fester Körper mit kleiner Reizfläche auf die Mitte der vorgewölbten Aussenwand einer Sinneszelle drückt (vgl. die obenstehende Figur), so wird hier (bei *a*) eine Geradestreckung, eventuell sogar eine Einwölbung, an den Rändern der Aussenwand (bei *b*) dagegen eine stärkere Auswärtskrümmung der Membran eintreten, und der anhaftende Plasmabeleg wird in der Mitte tangential gedehnt, an den Rändern tangential gedrückt werden. Für solche tangentiale Spannungen allein ist die Plasmahaut empfindlich, die Reizbewegung wird ausgelöst. Dabei müssen

sich diese tangentialen Spannungen, wie PFEFFER's Versuche lehren, mit einer gewissen Schnelligkeit, d. h. stossweise und mehreremale rasch hinter einander einstellen. Uebrigens wird nach PFEFFER bei besonders empfindlichen Ranken von Sicyos angulatus schon durch einen einzigen kräftigen Contact die Reizung erzielt.

Wenn der Stoss nicht die Mitte, sondern den Rand der vorgewölbten Aussenwand trifft, so haben die dadurch bewirkten Verbiegungen, wie leicht einzusehen, gleichfalls tangentiale Spannungen der anliegenden Plasmahaut zur Folge. Für die in der Natur vorkommenden Verhältnisse ist es bedeutungslos, welche Art von Verbiegung der Aussenwand etwa wirksamer ist, jene durch einen Stoss auf die Mitte, oder die durch einen seitlichen Stoss erzielte; denn thatsächlich wird ja wohl immer eine grössere Zahl von Epidermiszellen bei der Berührung mit einem festen Körper in der Mitte der vorgewölbten Aussenwände gedrückt werden.

Im Vorstehenden war immer bloss von Spannungen die Rede, die infolge von Verbiegungen der Aussenwände nicht im Inneren dieser, sondern an ihrer inneren Oberfläche eintreten. Dies wird ja auch bei den meisten Ranken, deren reizbares Plasma den Aussenwänden bloss anliegt, das Entscheidende sein. Auf die infolge eines Druckgefälles eintretenden tangentialen Spannungen im Inneren der Aussenwände kann erst bei Besprechung jener Ranken eingegangen werden, deren reizbare Protoplasten besondere Fortsätze in die Aussenwände hineinragen lassen.

Wenn es nach dem Vorausgegangenen ausschliesslich tangentiale Spannungen sind, welche von den sensiblen Hautschichten an den Aussenwänden der Sinneszellen als Reiz percipirt werden, so fragt es sich jetzt, wieso es kommt, dass plötzliche und weitgehende Biegungen der ganzen Ranke nicht als Reiz wirken? Denn natürlich kommt es auch hierbei zu tangentialen Zug- und Druckspannungen, die in der Peripherie der Ranke auf der Convex- und Concavseite ihr Maximum erreichen.

Stellen wir uns eine gerade, 100 mm lange und 1 mm dicke, im Querschnitt kreisrunde Ranke vor, die zu einem Halbkreise gebogen wird, so verlängert sich, wie eine einfache Rechnung ergiebt[1]), die Convexseite von 100 auf 101,57 mm, während sich die Concavseite auf

---

1) Der Einfachheit halber wird hierbei die bei genügender Aussteifung der Ranke jedenfalls sehr unbedeutende radiale Zusammendrückung bei der Biegung vernachlässigt.

98,43 mm verkürzt. Diese Verlängerung, resp. Verkürzung um wenig mehr als eineinhalb Procent bedeutet eine um so geringere Inanspruchnahme auf Zug und Druck, als ja die Aussenwände nicht gerade, sondern gewölbt sind. Es wird also auf der Concavseite eine minimale Abnahme, auf der Convexseite eine minimale Zunahme der Wölbung eintreten, deren Ausmass zu gering ist, um als Reiz zu wirken. Dabei wurde der Berechnung eine sehr beträchtliche Biegung der Ranke zu Grunde gelegt. Schon bei einer ganz leichten Einwölbung der Aussenwand durch Berührung mit einem festen Körper muss das Mass der auftretenden Druck- und Zugspannungen viel grösser ausfallen.

Die wahrscheinlichste Erklärung für die Unwirksamkeit plötzlicher und starker Biegungen der ganzen Ranke ist demnach die, dass die derart erzielten Tangentialspannungen unter der Reizschwelle verbleiben. Es wäre aber auch denkbar, dass zur erfolgreichen Reizung die gleichzeitige Inanspruchnahme der Hautschicht jeder einzelnen sensiblen Epidermiszelle auf Zug und Druck erforderlich ist, die bei Berührung mit einem festen Körper eintritt, bei einer blossen Biegung der Ranke jedoch unterbleibt.

Mit einigen Worten ist jetzt noch auf die Bedeutung der so häufig vorkommenden und stark ausgeprägten Fältelung der Cuticula für die Reizperception einzugehen. Würden von dem plasmatischen Wandbeleg aus zarte Plasmafortsätze quer durch die Wand bis in die Cuticularfalten hineinragen, so könnten die letzteren bei der Reizperception direct betheiligt sein. Denn an jenen Stellen, wo bei Einwölbung der Aussenwand ein tangentialer Zug zustandekommt, werden die Falten etwas aus einander gezogen, dort dagegen, wo ein Druck sich einstellt, werden sie noch mehr zusammengepresst. Und diese Deformationen könnten auf Plasmafortsätze, die bis zur Cuticula reichen, als Reiz wirken. Da ich aber derlei Plasmafortsätze bei den hier in Betracht kommenden Ranken trotz aller Bemühung nicht nachweisen konnte, so kommt eine derartige Betheiligung der Cuticularfalten am Reizvorgang nicht in Betracht.

Dagegen ist mir eine andere, indirecte Mitwirkung der Cuticularfalten beim Reizvorgang nicht unwahrscheinlich. Wenn die rotirende Ranke eine feste Stütze berührt hat, so wird die Reibung der auf ihr dahingleitenden Oberfläche durch die Fältelung der Cuticula jedenfalls etwas verstärkt, die Reizung also erleichtert werden. Ist die Oberfläche der Stütze nur mit ganz winzigen Unebenheiten, Vorsprüngen versehen, die in die Falten der Cuticula eingreifen, so

wird sich die gleichmässig gleitende Bewegung in eine Reihe rasch hinter einander folgender Stösse umwandeln, ähnlich wie wir dies in viel grösserem Massstabe bei den Staubfäden von Sparmannia beobachtet haben. Nehmen wir an, dass eine im Kreis rotirende Ranke mit einer vom Rotationscentrum 10 cm weit entfernten Stelle eine zur Längsachse der Ranke senkrecht orientirte cylindrische Stütze berührt und über einen winzigen Vorsprung derselben hinweggleitet; nehmen wir ferner an, dass die Ranke zu einem vollständigen Umlauf 5 Stunden benöthigt[1]), so legt die betreffende Stelle 1 mm in nahezu $^1/_2$ Minute zurück. Bei einer Breite der Epidermiszelle von $^1/_{30}$ mm rückt also jede Zelle in einer Secunde ungefähr um die Grösse ihres Breitendurchmessers weiter. Wenn ihre Aussenwand 10 Cuticularfalten aufweist, so folgen die Stösse beim »Einschnappen« des Vorsprunges der Stütze in die Cuticularfalten in Intervallen von 0,1 Secunde auf einander. Freilich werden diese Stösse äusserst schwach sein; dafür ist aber auch die Empfindlichkeit vieler Ranken eine so überaus grosse, dass wir uns davon gar keine Vorstellung machen können. Jedenfalls ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass die Cuticularfalten in der angedeuteten Weise fungiren. Doch bin ich natürlich weit davon entfernt, dies bestimmt behaupten zu wollen. Vielleicht haben die Cuticularfalten lediglich die Bedeutung, das Abgleiten der Ranke von der erfassten Stütze zu erschweren.

Nach dieser allgemeinen Besprechung des Sinnesepithels der typischen Ranken und seiner Function gehe ich nun auf einige specielle Fälle über, die aus dem einen oder dem anderen Grunde eine besondere Besprechung verdienen. Da ich nur eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Rankenpflanzen untersucht habe, so zweifle ich nicht, dass eine breiter angelegte Untersuchung noch manche interessante Anpassung an die Reizperception aufdecken würde.

Cucurbitaceen.

Auf die Fühltüpfel der Ranken einiger Cucurbitaceen hat zuerst Pfeffer[2]) aufmerksam gemacht. Er fand sie bei Cucumis sativus, Bryonia dioica und Sicyos angulatus, und zwar bei Cucumis bloss

1) Darwin giebt 3—7 Stunden an.

2) Zur Kenntniss der Contactreize, l. c. p. 525.

auf der reizempfänglichen Flanke, bei Bryonia auch auf der unempfindlichen Seite der Ranke. In der basalen nicht reizbaren Partie der Ranke sind sowohl bei Bryonia als Cucumis die Tüpfel gar nicht oder nur andeutungsweise vorhanden. Ferner weist PFEFFER auf die schüsselförmige Erweiterung der Tüpfel hin, wodurch eine flächenförmige Ausbreitung des reizempfänglichen Protoplasmas erzielt wird. Da solche Tüpfel bei anderen Pflanzen fehlen, so hält sie PFEFFER zur Reizperception nicht für unentbehrlich. »Immerhin werden diese Tüpfel da, wo sie vorhanden, voraussichtlich die Perception des Reizes erleichtern, und auf diese Fortsätze muss ja eine durch Compression erzielte locale Deformation der Zellhaut in hervorragender Weise einwirken«.

Meinen eigenen Beobachtungen zufolge ist der Bau der Fühltüpfel der Cucurbitaceen-Ranken ein ziemlich mannigfaltiger. Die hauptsächlichsten Bautypen treten bei den nachstehenden von mir untersuchten Arten auf.

Cucurbita Pepo. Das Sinnesepithel der reizbaren Seite der Ranke ist einem continuirlichen, breiten Collenchymbande aufgelagert; es ist spaltöffnungslos, mit spärlichen Keulenhaaren versehen. Die Sinneszellen sind mässig gestreckt, ihre Aussenwände 3—4 μ dick. Ungefähr in der Mitte jeder Aussenwand befindet sich ein einziger Tüpfel, sehr selten in seiner Nähe ein zweiter (Taf. V, Fig. 16). Der Tüpfelraum ist nach oben zu trichterförmig erweitert, von annähernd kreisrundem Umriss. Sein Durchmesser beträgt 1,5—6 μ. Der enge Canal, mit welchem der Tüpfelraum in das Zelllumen mündet, ist nicht von kreisrundem Querschnitt, sondern queroval, ja selbst spaltenförmig; auf Querschnitten durch die Ranke erscheint daher der Tüpfelcanal weiter, als auf Längsschnitten.

Die Tüpfelhaut, d. h. die den Tüpfelraum überdeckende verdünnte Membranstelle ist flach, doch nicht selten auch ganz schwach nach aussen vorgewölbt (Taf. V, Fig. 18). Ihre Dicke beträgt 0,6 bis 0,8 μ. Die Cuticula zeigt sich ohne Verdünnung über sie hinweg. Darunter befindet sich eine ganz dünne Celluloselamelle. —

In den verdickten Partien der Aussenwand färbt sich die an die Cuticula angrenzende ganz schmale Zone mit Chlorzinkjod schwach gelb; die Färbung geht nach innen zu allmählich in violett über. Scharf differencirte Cuticular- und Celluloseschichten sind also nicht vorhanden, doch ist den letzteren nach aussen zu etwas Cutin eingelagert. Dies gilt auch für die Celluloselamelle der Tüpfelhaut, die in ihrer ganzen Dicke schwach cutinisirt ist. Wenn man dünne

Oberflächenschnitte mit Chlorzinkjod behandelt, so färben sich die Aussenwände schmutzigviolett, und die Tüpfelhäute bleiben zunächst ganz farblos. Die Fühltüpfel treten an solchen Präparaten, besonders am Rand der Schnitte, wo diese bloss aus den Aussenwänden bestehen, sehr scharf hervor. Nach einiger Zeit (6—24 Stunden) nehmen auch die Tüpfelhäute einen ganz lichten, grauvioletten Ton an.

Bemerkenswerth ist, dass bei Behandlung von Quer- und Längsschnitten mit verdünnter Schwefelsäure die Tüpfelhaut verhältnissmässig nur wenig anquillt, während die übrigen Theile der Aussenwand schon eine starke Quellung zeigen (Fig. 17). Der Fühltüpfel liegt jetzt infolgedessen auf dem Grunde einer kleinen Grube. Erst bei Zusatz von concentrirter Schwefelsäure verquillt auch die Celluloselamelle der Tüpfelhaut vollständig.

Eine eigenthümliche Erscheinung beobachtet man bei Behandlung von Oberflächenschnitten mit Salzsäure und nachträglicher Färbung mit Anilinblau. Man sieht vom Rande der Tüpfelmündung aus eine zarte Strahlung ausgehen, die man fast für eine Plasmastrahlung halten könnte. An plasmafreien Wänden des Schnittrandes sieht man aber, dass die Strahlung gleichfalls vorhanden ist und offenbar auf zarter radialer Faltenbildung in den an den Tüpfel angrenzenden Partien der Aussenwand, resp. ihres Innenhäutchens beruht.

Die Protoplasten der Sinneszellen sind in Form eines dicken plasmatischen Wandbeleges mit stärkehaltigen Chromatophoren und grossen, den Innenwänden angelagerten Zellkernen ausgebildet. Die Tüpfelräume sind in der Regel ganz von Plasma erfüllt (Taf. V, Fig. 18), nur wenn sie relativ sehr weit sind, scheint das Plasma in ihnen bloss einen Wandbeleg zu bilden. Schon bei früherer Gelegenheit habe ich erwähnt[1]), dass dem Protoplasma des Tüpfelraumes häufig ein Kryställchen eingebettet ist, das wahrscheinlich aus oxalsaurem Kalk besteht. Häufig steckt dasselbe im Tüpfelcanal, denselben fast ganz ausfüllend, oder es ist der Tüpfelmündung vorgelagert. Bisweilen findet sich das Kryställchen — selten sind es mehrere — auch an einer beliebigen anderen Stelle des Plasmabeleges vor. Da ich keine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung angestellt habe, so kann ich nicht sagen, ob das Kryställchen im Tüpfelraum oder Tüpfelcanal entsteht, oder ob es durch Plasmaströmungen dahin geführt wird. Nachdem in ausgewachsenen Ranken

1) Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. p. 478.

die Mehrzahl der Fühltüpfel mit diesen kleinen Krystallen ausgerüstet ist, so dürfte es, wie ich schon früher bemerkt habe[1]), keine zu weit gehende Vermuthung sein, wenn das Auftreten dieser Kryställchen zur Reizperception in Beziehung gebracht wird. Bei einem plötzlichen Druck auf das Ende des Plasmafortsatzes wird durch die Ecken und Kanten des Krystalls eine noch weitergehende Deformation und somit eine noch stärkere Reizung bewirkt werden, vorausgesetzt, dass die reizempfängliche Hautschicht des Protoplasmas mit dem Krystalle in Berührung kommt. Dann dringt eine Kante oder auch Ecke desselben nach Art eines Keils in die Hautschicht ein.

Bei Cucurbita Pepo kommen die Fühltüpfel, wie bei Cucumis, bloss auf der reizbaren Flanke der Ranke vor. Den nicht reizbaren basalen Theilen der Ranken fehlen sie. Ein ca. 6 cm langer Rankenzweig wies bereits 2,5 cm von der Basis entfernt an jeder Zelle des Sinnesepithels einen Fühltüpfel auf.

Lagenaria vulgaris. Auf der sensiblen Seite der Ranke besitzt jede Sinneszelle wie bei Cucurbita einen einzigen Fühltüpfel. Der Tüpfelraum ist flach trichterförmig (Taf. V, Fig. 19), kreisrund oder elliptisch, der Tüpfelcanal sehr kurz, eng, quergestreckt oder häufiger rundlich. Der Fühltüpfel zeigt so in der Oberflächenansicht das Aussehen eines kleinen Hoftüpfels (Fig. 20).

Cyclanthera explodens. Auch bei dieser Pflanze treten die Fühltüpfel nur auf der sensiblen Rankenseite auf. Jede Sinneszelle besitzt ungefähr in der Mitte der Aussenwand einen einzigen Fühltüpfel. Derselbe ist sehr einfach gebaut: er besitzt nämlich keine trichter- oder schüsselförmige Erweiterung, sondern stellt, wie ein typischer einfacher Tüpfel, bloss ein kreisrundes, flaches Grübchen vor, das leicht übersehen werden kann (Taf. V, Fig. 15). Die Aussenwand ist 1,5—2 μ, die Tüpfelhaut ca. 0,8 μ dick. Bemerkenswerth ist ihre schwach papillöse Vorwölbung, so dass man diese Fühltüpfel auch als ganz niedere Fühlpapillen bezeichnen könnte.

Bryonia alba. Die sehr empfindlichen Ranken dieser Cucurbitacee sind vor allem deshalb interessant, weil die Aussenwand jeder Sinneszelle meist mehrere Tüpfel aufweist, und weil auch auf der nicht sensiblen Flanke die Aussenwände der Epidermiszellen getüpfelt sind.

1) l. c. p. 478.

Die Tüpfel der sensiblen Seite sind von zweierlei Art: es treten an jeder Zelle 1—3 »Hauptüpfel« und meist auch 2—3 »Nebentüpfel« auf.

Die Haupttüpfel sind ähnlich wie bei Lagenaria gebaut. In der Oberflächenansicht gewähren sie das Bild eines kleinen Hoftüpfels (Taf. V, Fig. 11); der erweiterte Tüpfelraum ist selten annähernd kreisrund, meist in der Längs- oder Querrichtung der Zelle gestreckt, elliptisch oder auch von unregelmässig rundlichem Umriss. Auf Längsschnitten sieht man, dass der Tüpfelraum sehr nieder, oft fast nur spaltenförmig ist und gegen das Zelllumen zu von einem uhrglasförmig sich vorwölbenden Wandstück mit dem stets querelliptischen oder selbst spaltenförmigen Tüpfelcanal bedeckt wird (Fig. 13 a, b). Die Aehnlichkeit mit einem einseitigen kleinen Hoftüpfel ist so eine sehr grosse.

Die Nebentüpfel sind einfache, querspaltenförmige Tüpfel (Fig. 11, 14). Sie sind meist kleiner als der spaltenförmige Tüpfelcanal der Haupttüpfel und entziehen sich deshalb leicht der Beobachtung. An den plasmafreien Rändern dünner Oberflächenschnitte sind sie aber bei hinreichend starker Vergrösserung nicht zu übersehen.

Haupt- und Nebentüpfel sind durch Uebergänge, die aber nicht eben häufig sind, mit einander verbunden. Sie liegen in einer unregelmässigen Längsreihe, wobei die Haupttüpfel meist die Mitte einnehmen.

Dass die Haupttüpfel mit ihren schüsselförmigen Plasmaausbreitungen die eigentlichen Fühltüpfel vorstellen, kann kaum einem Zweifel unterliegen. Ob auch die Nebentüpfel als Perceptionsorgane dienen, lässt sich natürlich nicht sagen. Jedenfalls ist sicher, dass sich die behöften Haupttüpfel phylogenetisch aus einfachen Nebentüpfeln entwickelt haben. Dass die letzteren phylogenetisch älter sind, geht auch aus der interessanten Thatsache hervor, dass die in den Aussenwänden der Epidermis der nicht sensiblen Rankenseite auftretenden Tüpfel den Bau der Nebentüpfel der sensiblen Flanke zeigen, d. h. querspaltenförmige, einfache Tüpfel sind (Taf. V, Fig. 12). Sie treten zu 3—6 in der Mitte der Aussenwand jeder Epidermiszelle auf und sind einander bisweilen so sehr genähert, dass man von einem einzigen grossen Tüpfel mit leistenförmig verdickter Tüpfelhaut sprechen könnte (Fig. 12a). Nur ausnahmsweise ist eine schwache Hofbildung, also eine Annäherung an den Bau der Haupttüpfel zu beobachten.

Beachtenswerth ist ferner, dass auch auf der sensiblen Seite

gegen die Basis der Ranke zu, wo die Empfindlichkeit allmählich erlischt, die Haupttüpfel immer weniger typisch ausgebildet, und schliesslich nur noch einfache Nebentüpfel vorhanden sind. An einer 17 cm langen Ranke habe ich 3 cm oberhalb ihrer Insertionsstelle auf der sensiblen Flanke nur vereinzelte kleine Tüpfel beobachtet. In einer Entfernung von 6 cm besassen die meisten Zellen bereits Tüpfel, und zwar viele davon auch schon Haupttüpfel; doch waren auch Zellen, die bloss Nebentüpfel besassen, noch häufig. —

In welcher Weise erfolgt nun die Deformation des reizbaren Plasmas in der schüsselförmigen Ausbreitung des Fühltüpfels? Ist die Reizfläche bedeutend kleiner, als die Oberfläche der Tüpfelhaut, dann wird diese letztere bei ihrer ausserordentlichen Zartheit natürlich noch um vieles leichter eingebogen werden, als die bedeutend dickere Aussenwand der Zelle. In der Regel wird aber die Reizfläche grösser sein, als die Tüpfelhaut, so dass es zu keiner Einwölbung letzterer kommen kann. Bei dem sich nunmehr einstellenden Druckgefälle treten innerhalb der Aussenwand, also im Bereiche der Fühltüpfel tangentiale Zugspannungen auf, denen auch das den Fühltüpfel ausfüllende Plasma ausgesetzt ist.

Von dem Auftreten solcher Zugspannungen, die man bereits aus theoretischen Gründen annehmen muss, kann man sich durch folgenden Versuch überzeugen. Man stellt sich eine 8—10 mm dicke Platte aus weichem Thon, Glaserkitt oder sonst einer plastischen Substanz her und zieht durch dieselbe senkrecht zur Oberfläche mit einer dünnen Nähnadel in einer Entfernung von 6—8 mm zwei Zwirnfäden, wobei man darauf achtet, dass sie möglichst parallel zu einander verlaufen. Die Enden der Zwirnfäden, welche die Marken vorstellen, lässt man beiderseits vorstehen. Dann drückt man mit einer Holz- oder Metallscheibe, deren Durchmesser etwas grösser ist, als der Abstand der beiden Fäden, auf die Platte, und zwar so, dass die Fäden, resp. Marken innerhalb des Eindruckes von seinem Rande gleichweit entfernt zu liegen kommen. Führt man dann mit einem scharfen Messer einen Radialschnitt durch die Platte, und zwar in einer Ebene, welche die beiden ursprünglich ganz geraden Fäden in sich aufnimmt, so sieht man nunmehr, dass dieselben bogig gekrümmt sind; sie weichen gegen die Mitte der Platte zu auseinander und nähern sich in noch grösserer Tiefe wieder. Es haben also im Inneren der Platte vom Centrum gegen die Peripherie des Eindruckes zu tangentiale Verschiebungen stattgefunden, die in einer gewissen Tiefe ihr Maximum erreichen, und

an den beiderseitigen Oberflächen am geringsten sind. In der homogenen elastischen Zellwand werden diese Verschiebungen nicht wesentlich anders ausfallen. Dort also, wo die tangentialen Verschiebungen, resp. Zugspannungen am grössten sind, dort ungefähr finden wir in den Aussenwänden die scheibenförmigen Verbreiterungen der Plasmafortsätze[1]).

Urvillea ferruginea.

Die Ranken der Sapindaceen, wozu die Gattung Urvillea gehört, sind als metamorphosirte Inflorescenzzweige aufzufassen[2]). Bei der von mir untersuchten Art befindet sich am Ende eines 16—18 cm langen, kräftigen Ranken-, resp. Inflorescenzstieles ein 7—8 cm langes, gabelig divergirendes Rankenpaar; die Endknospe zwischen den beiden, in den Achseln kleiner Blättchen stehenden Ranken bleibt ganz unentwickelt.

Die beiden Ranken sind ausgewachsen zunächst bloss bogig gekrümmt; erst später rollen sie sich uhrfederartig ein. Die Concavseite allein ist empfindlich. Der lange Rankenstiel ist nicht reizbar, doch zeigt er, wenn die Ranken eine Stütze umfasst haben, spiralige Einrollung.

Die Ranken sind ausgesprochen dorsiventral gebaut, senkrecht zur Einrollungsebene abgeplattet. Auf Querschnitten, die ungefähr durch die Rankenmitte geführt sind, fällt zunächst die stark excentrische Lage des der nicht reizbaren Flanke genäherten, gleichfalls stark abgeflachten Stereom- und Mestomringes auf. Zwischen ihm und der Epidermis der nicht reizbaren Seite befinden sich einige Lagen derbwandigen Rindenparenchyms, während auf der sensiblen Seite unter der Epidermis, resp. dem Sinnesepithel, ein mächtig entwickeltes, aus langgestreckten Zellen mit ziemlich dicken Wänden bestehendes Bewegungsgewebe auftritt, auf dessen eigenthümlichen Bau hier nicht näher einzugehen ist.

Auf der nicht sensiblen Flanke treten ziemlich zahlreiche Spaltöffnungen und dickwandige einzellige Haare, sowie auch Keulen-

---

1) Ausser den Zugspannungen treten in der Platte, resp. Membran auch tangentiale Schubspannungen auf; ob und inwieweit auch diese als Reizursache in Betracht kommen können, muss dahingestellt bleiben.

2) Vgl. H. Schenck, l. c. p. 234.

haare auf. An den beiden Grenzstreifen zwischen sensibler und nicht sensibler Flanke sind die Haare noch derber gebaut und länger. Die sensible Flanke weist nur wenige Spaltöffnungen auf und ist gänzlich unbehaart.

Die plasmareichen Epidermis-, resp. Sinneszellen der sensiblen Flanke sind verhältnissmässig sehr klein, mehr oder minder längsgestreckt und mit auffallend dicken (5—6 μ) Aussenwänden versehen. Dieselben wölben sich mässig vor und werden von einer nur schwach oder gar nicht gefältelten Cuticula überzogen. Auf Querschnitten sieht man, dass die Aussenwände unmittelbar neben den Radialwänden häufig eine mehr oder minder verdünnte Stelle besitzen, und zwar entweder bloss neben einer oder auch neben beiden Radialwänden. Solche tüpfelartig verdünnte Stellen kommen auch in der Mitte der Aussenwände nicht selten vor (Taf. V, Fig. 21).

Eine genauere Vorstellung von der Gestalt und Lage dieser verdünnten Membranstellen gewinnt man bei Untersuchung dünner Oberflächenschnitte, die mit Javelle'scher Lauge behandelt wurden (Fig. 22 a, b). Nun sieht man bei scharfer Einstellung sehr deutlich, dass fast jede Zelle in ihrer Aussenwand neben den Längsseitenwänden einen schmalen verdünnten Membranstreifen besitzt; dieser Gelenkstreifen — denn er fungirt offenbar als solcher — verläuft entweder von einem Ende der Zelle bis zum anderen, um an den Zellecken umzubiegen, und dann neben der Querseitenwand mit einer tüpfelartigen Abrundung zu enden; oder der Gelenkstreifen verliert sich gegen die Mitte der Zelle zu, um jenseits derselben seine Fortsetzung zu finden, oder auch ganz auszubleiben. — Neben den Querseitenwänden treten an Stelle von verdünnten Wandstreifen in der Regel bloss spaltenförmige Tüpfel auf, die unmittelbar neben der Seitenwand am tiefsten sind und sich auf der anderen Seite mehr oder minder verflachen. — Endlich kann man an fast jeder Zelle in der Mitte der Aussenwand eine unregelmässige Längsreihe von sehr kleinen längsspaltenförmigen Tüpfeln beobachten.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die Gelenkstreifen und Tüpfel an den Rändern der Aussenwände Einrichtungen vorstellen, welche die Perception des Contactreizes begünstigen. Denn bei der grossen Dicke der Aussenwände und der Kleinheit der Zellen wird eine Deformation der ersteren und der angrenzenden Plasmahäute auf die oben (p. 123) beschriebene Weise nicht so leicht erfolgen können. Bei einem Druck oder Stoss auf die Aussenwand wird sich aber diese verhältnissmässig leicht um den Gelenkstreifen drehen, und

das in der Rinne befindliche Plasma wird eine entsprechende Deformation erfahren.

Dass das Auftreten der besprochenen Membranverdünnungen thatsächlich mit der Reizperception im Zusammenhang steht, erhellt auch daraus, dass diese Verdünnungen der Epidermis der nicht sensiblen Rankenseite, sowie dem nicht reizbaren Rankenstiele gänzlich fehlen.

Hippocratea paniculata.

Die Hippocrateaceen besitzen, wie zuerst Fritz Müller[1]) beobachtet hat, zweierlei Seitenzweige: für Contactreize empfindliche Rankenzweige und unempfindliche Beisprosse. Sowie letztere sind auch die Langtriebe, an denen Rankenzweige und Beisprosse auftreten, nicht empfindlich.

An dem im Grazer bot. Garten cultivirten Exemplar von Hippocratea paniculata sind die Rankenzweige 5—10 cm lang und tragen an ihrem Ende zwei opponirte Laubblätter. Die Knospe zwischen ihnen entwickelt sich in der Regel nicht weiter. Nur ausnahmsweise trägt ein Rankenzweig zwei Blattpaare. Die Laubblätter entwickeln sich erst spät. Sie sind erst wenige Millimeter lang, wenn der Zweig beinahe schon ausgewachsen ist. Auf Querschnitten durch den stielrunden, allseits reizbaren Rankenzweig sieht man, dass unter der derben Epidermis noch ein zwei- bis dreischichtiges, gleichfalls derbwandiges farbloses Hypoderm entwickelt ist. In zahlreichen Epidermis- und Hypodermzellen sind Kalkoxalatkrystalle vorhanden, und zwar meist Einzelkrystalle (vorwiegend Rhomboëder), doch häufig auch Drusen (Taf. V, Fig. 23). Diese Krystalle sind, ähnlich wie im Blatte von Citrus, mit ihren unteren Theilen in starke Zellwandverdickungen eingebettet und auch in ihren oberen Theilen von einem dünnen Cellulosehäutchen vollständig umschlossen. Ein Cellulosebalken verbindet häufig die obere Kante des Krystalls mit der Aussenwand. Uebrigens sind die Krystalle meist so gross, dass sie in der Epidermis sowohl wie im Hypoderm die Aussenwände fast berühren.

Sehr bemerkenswerth ist, dass die krystallführenden Epidermiszellen bedeutend dünnere Aussenwände besitzen, als die krystall-

---

1) Fritz Müller, Zweigklimmer. Kosmos, VI. Jahrg. 1882. Vgl. auch Schenck, l. c. p. 205 ff.

freien. Bei ersteren sind diese Wände 1,5—1,8 μ, bei letzteren 3,5—4 μ dick. Es leuchtet ein, dass ein derartiger Bau der Epidermis und der darunter befindlichen Zelllagen die Reizperception, resp. die Deformation der Protoplasten, sehr begünstigen muss. Die zahlreichen Krystalle treten hier direct oder indirect in den Dienst der Reizperception. Bei schwächerem Druck seitens eines festen Körpers wird die dünne, vorgewölbte Aussenwand einer krystallführenden Epidermiszelle leicht eingebogen werden. Die anliegende Hautschicht des Protoplasten wird an die obere Kante des fixirten Krystalls gepresst und so streng local stark deformirt, und zwar nicht bloss im Sinne einer radialen Pressung, sondern auch einer tangentialen Zerrung. Ist der Krystall mit der Aussenwand durch einen Cellulosebalken verbunden, so wird dieser bei der Einwölbung ersterer stark verbogen oder sogar eingeknickt, und die ihm anliegende Hautschicht des Plasmas erfährt demgemäss eine starke Zug- und Druckspannung. Bei stärkerem Contact mit der Stütze pflanzt sich die Compressionswelle voraussichtlich bis zur subepidermalen Zelllage fort, wo die Krystalle in gleicher Weise zur Reizung beitragen.

Werfen wir nun die Frage auf, ob der besprochene, die Reizperception entschieden begünstigende Bau der Epidermis und des Hypoderms als eine specielle Anpassung an die Reizperception zu deuten ist, so ist diese Frage aller Wahrscheinlichkeit nach mit Nein zu beantworten. Denn auch die nicht empfindlichen Langtriebe zeigen diesen Bau, die Krystalle treten anscheinend eben so zahlreich auf, und, was besonders hervorzuheben ist, die Aussenwände der krystallführenden Epidermiszellen sind gleichfalls dünner. Ferner sind auch zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen der Blattober- und -unterseite ziemlich zahlreiche, kleinere Epidermiszellen mit grossen Krystallen eingestreut, deren Aussenwände im Verhältniss zu den sehr dicken Aussenwänden der übrigen Epidermiszellen besonders dünn sind. Die Dicke der ersteren beträgt bloss 2 μ, der letzteren 8—10 μ. Da ich bei der verwandten Gattung Salacia im botanischen Garten zu Buitenzorg[1]) reichliche Wasserausscheidung durch grosse Randtüpfel in den Aussenwänden der Epidermiszellen beobachtet habe, so liegt die Vermuthung nahe, in

---

1) Vgl. G. Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubbtatt. II. Ueber wassersecernirende und -absorbirende Organe. 1. Abhandlung. Sitzungsberichte der Wiener Academie, math.-naturw. Classe. Bd. 103 c. 497.

den krystallführenden Epidermiszellen der Laubblätter von Hippocratea mit ihren dünnen Aussenwänden einzellige Hydathoden zu erblicken. Ein Druckversuch, bei welchem das Wasser durch den Druck einer 16 cm hohen Quecksilbersäule in einen Rankenzweig gepresst wurde, lieferte allerdings ein negatives Ergebniss; nach 24 Stunden waren die beiden Laubblätter beiderseits noch ganz trocken. Da aber derartige Versuche mit Gewächshauspflanzen, wie mich meine Experimente mit Nepenthes lehrten[1]), im Falle eines negativen Ergebnisses nicht beweisend sind, so muss ich die Frage nach der Function der dünnwandigen Epidermiszellen des Hippocratea-Laubblattes offen lassen.

Wie die Dünnheit der Aussenwände der krystallführenden Epidermiszellen unserer Pflanze zu erklären ist, kann vorläufig nicht gesagt werden. Eine directe Anpassung an die Wasserausscheidung einerseits, an die Reizperception andererseits, scheint offenbar nicht vorzuliegen. Vielleicht handelt es sich zunächst um gar keine functionelle Anpassung, sondern um eine rein physiologische Compensationserscheinung. Wenn jeder Epidermiszelle nur eine gewisse Menge von Kohlehydraten zur Verdickung ihrer Zellwände zu Gebote stehen sollte, so wäre es begreiflich, dass die Epidermiszellen, die behufs Einbettung und Umhüllung der Krystalle eine beträchtliche Cellulosemenge verwenden, davon nicht mehr genug übrig behalten, um ausser den Innen- und Seitenwänden auch noch die Aussenwände stark zu verdicken. Die daraus sich ergebende Dünnheit dieser Wände kann dann allerdings in den Dienst bestimmter Functionen gezogen werden: an den Blättern in den der Wasserausscheidung, an den Rankenzweigen in den der Reizperception.

Entada scandens.

Bei dieser zu den Mimosaceen gehörigen Liane besitzt jedes Laubblatt an seinem Ende zwei Ranken, die morphologisch secundären Blattstielen entsprechen[2]). Der Rankenquerschnitt ist annähernd kreisrund; die Epidermis zeigt, solange die Ranke noch keine Stütze umwunden hat, ringsum einen ganz gleichartigen Bau.

---

1) l. c. B. 104. p. 98.

2) Vgl. H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. I. Th. 1892. p. 175. — Das Untersuchungsmaterial habe ich theils in Alkohol conservirt, theils getrocknet aus dem bot. Garten zu Buitenzorg mitgebracht.

Während bei den anderen von mir untersuchten Ranken die Epidermis-, resp. Sinneszellen in der Längsrichtung der Ranke gestreckt sind, findet man sie bei Entada quergestreckt, und zwar eineinhalb- bis zweimal so lang als breit.

Auf Querschnitten durch eine jüngere oder schon ausgewachsene Ranke, die noch keine Stütze erfasst hat, sieht man, dass die Epidermis von einer ziemlich derben, schwach gefältelten Cuticula bedeckt wird. Darunter folgen sogleich die Celluloseschichten der nur mässig verdickten, mehr oder minder vorgewölbten Aussenwände. Radiale Tüpfelcanäle lassen sich in ihnen selbst bei stärkster Vergrösserung und nach verschiedenartigen Tinctionen nicht nachweisen. Dagegen sind ihnen über den radialen Wänden feine Cuticularkörnchen eingelagert, was man auf Flächenschnitten, die mit JAVELLE'scher Lauge behandelt wurden, besonders schön sieht. Diese Körnchen sind in den Zellecken grösser und häufig zu radialen Zäpfchen verlängert.

Die Epidermiszellen sind sehr plasmareich (Taf. V, Fig. 24). An Stellen, wo die Fixirung augenscheinlich gut gelungen war, zeigte das Plasma einen grobkammerigen Bau, indem um eine im unteren Theil des Zelllumens gelegene, den Kern enthaltende Plasmaanhäufung zahlreiche grössere und kleinere Vacuolen zu beobachten waren. Eine auffällige Erscheinung bildeten die zahlreichen dünnen Plasmafädchen, die vom Plasmabeleg der Aussenwand aus radial nach innen zogen und sich alsbald mit den oberseitigen Kammerwänden des Protoplasten vereinigten. Die Bedeutung dieser Plasmafäden blieb mir räthselhaft. Vielleicht sind es reizleitende Fäden, die von der percipirenden Hautschicht der Aussenwand den Reiz direct nach den Tüpfeln der Innenwand leiten. Vielleicht hängt auch ihr Auftreten mit der Ausbildung der gleich zu besprechenden Tüpfelcanäle in den Cuticularschichten der Epidermisaussenwände älterer Ranken zusammen.

Wenn man Querschnitte durch eine ältere bereits verholzte Ranke, die sich fest um eine Stütze gewickelt hat, untersucht, so sieht man an der Berührungsstelle der Ranke mit der Stütze die Epidermiszellen abgeflacht, ihre Aussenwände, die sich nur mässig verdickt haben, häufig eingebogen und überhaupt den Unebenheiten der Stütze angepasst. Die Epidermiszellen der freien Seite der Ranke dagegen sind mit stark vorgewölbten und sehr stark verdickten Aussenwänden versehen. Sie sind fast in ihrer ganzen Dicke cuticularisirt, wobei die mächtigen Cuticularschichten deutlich zwei Schichtencomplexe

erkennen lassen. Der äussere ist cutinreicher und färbt sich mit Chlorzinkjod braungelb; der innere ist weniger stark cutinisirt und färbt sich mit dem genannten Reagens lichtgelb. Dieser innere Complex der Cuticularschichten ist von sehr zahlreichen engen radialen Tüpfelcanälen durchsetzt. Diese Canäle sind augenscheinlich von Cellulosefäden ausgefüllt, die als Fortsätze der den Cuticularschichten angrenzenden dünnen Celluloseschicht erscheinen. Deutlicher als bei Behandlung mit Chlorzinkjod allein wird diese Structur, wenn man die Schnitte nachher gründlich mit Wasser auswäscht und nach alkalischem Bade mit Congoroth tingirt. Jetzt treten nicht nur die Celluloseschichten intensiv roth gefärbt hervor, auch ihre die Tüpfelcanäle ausfüllenden Fortsätze sind deutlich roth tingirt. Die gleiche Structur, wenn auch weniger auffallend, zeigen die der Stütze anliegenden Epidermisaussenwände.

Mit der Reizperception hat dieser eigenthümliche Bau der Aussenwände wohl nichts zu thun. Da er auch sonst zuweilen bei sehr dicken und stark cuticularisirten Epidermisaussenwänden zu beobachten ist[1]), so dürfte es sich um eine den Cuticularisirungsprocess erleichternde Einrichtung handeln.

An dieser Stelle sei auch der Empfindlichkeit der Wurzeln für Contactreize gedacht, die von Sachs, Ch. Darwin u. a. beschrieben worden ist. Sachs[2]) hat an Keimwurzeln von Pisum, Phaseolus, Faba, Zea eine Krümmung der wachsenden Region um Stecknadeln oder Holzstückchen beobachtet, die die Wurzel seitlich berührten. In einzelnen Fällen wurde von der Wurzel eine ganze Schlinge um die Stütze herum gebildet, gewöhnlich war aber die Krümmung schwächer. Auch das Anschmiegen der Luftwurzeln von Orchideen und Aroideen führt Sachs auf Contactreizbarkeit zurück. Ich habe mich mit der Frage nach etwaigen Perceptionsorganen der »positiv thigmotropischen« Wurzeln nicht näher beschäftigt. Bei Bodenwurzeln fungiren möglicherweise die jungen Anlagen der Wurzelhaare als Fühlpapillen. Dies ist um so wahrscheinlicher, als ja die wachsenden Wurzelhaare die gleiche Reizbarkeit besitzen. Ob bei Luft-

---

1) Vgl. de Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, p. 83; Strasburger, Ueber den Bau u. das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882. p. 74. 75.

2) Ueber das Wachsthum der Haupt- u. Nebenwurzeln. Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg. I. Bd. p. 437.

wurzeln nicht vielleicht besondere anatomische Anpassungen an die Reizperception vorkommen, wäre näher zu untersuchen.

Wie Ch. Darwin[1]) entdeckt hat, führen Bodenwurzeln auch negativ thigmotropische Krümmungen aus, dann nämlich, wenn ihre Spitze von einem festen Körper einseitig berührt wird: die Wurzel krümmt sich von diesem hinweg[2]). Die Reizperception erfolgt in diesem Falle seitens der Wurzelhaube. Die oberflächlich gelegenen Zellen dieses Organes sind für den Druck, den ein fester Körper auf sie ausübt, empfindlich. Histologisch scheint allerdings dieses Empfindungsvermögen nicht zum Ausdruck zu kommen.

---

1) Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übersetzt von J. V. Carus. 1881. p. 109 ff.

2) Von B. Němec (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 36. p. 87) wird neuestens allerdings angegeben, dass bei Vicia faba, Pisum sativum u. Cucurbita Melopepo auch einseitige Berührung der Wurzelspitze nur positive thigmotropische Krümmungen auslöse.

Drittes Capitel.

Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

I. Uebersicht der Bautypen.

Nach Ausscheidung der bloss als Stimulatoren (vgl. p. 9) fungirenden Borsten an den primären Blattstielgelenken von Mimosa Spegazzinii und Mimosa pudica[1]), sowie der hakenartigen Vorsprünge an den Staubblättern von Sparmannia africana lassen sich die eigentlichen Sinnesorgane zur Perception mechanischer Reize[2]), soweit sie in diesem Buche beschrieben wurden, von rein descriptiven Gesichtspunkten aus in nachstehender Weise gruppiren:

A. Fühltüpfel. Jede epidermale Sinneszelle besitzt in ihrer Aussenwand einen oder mehrere Fühltüpfel, die von sensiblen Plasmafortsätzen ausgekleidet oder erfüllt sind. Im einfachsten Falle tritt in der Mitte der Aussenwand ein einziger flacher kreisrunder Tüpfel auf (Ranken von Cyclanthera explodens). Ist die Aussenwand etwas dicker, so kann sich das Ende des Fühltüpfels trichter- oder schüsselförmig erweitern (Ranken von Cucurbita Pepo und Melopepo, Lagenaria vulgaris). Bisweilen treten in der Mitte der Aussenwand, eine Längsreihe bildend, mehrere Tüpfel auf, die sich in Haupt- und Nebentüpfel differenciren. Die ersteren sind grösser, schüsselförmig erweitert, hoftüpfelähnlich, die letzteren einfach, querspaltenförmig (Bryonia alba). An den Ranken von Urvillea ferruginea treten die Fühltüpfel nicht in der Mitte, sondern am Rande der Aussenwand jeder epidermalen Sinneszelle auf; sie verlängern sich an den Längsseiten der Zellen zu langen, schmalen Spalten. Auch an den Ten-

---

1) Bei Mimosa pudica gehören die Borsten verschiedenen Bautypen an.

2) Dass ich manche der beschriebenen Einrichtungen nur mit gebotener Vorsicht als Sinnesorgane angesprochen habe, sei hier nochmals ausdrücklich betont und bezüglich aller Einzelheiten hierüber auf den speciellen Theil verwiesen.

takeln von Drosera rotundifolia und longifolia sind die Fühltüpfel der seitenständigen Drüsenzellen kranzförmig um den Rand der Aussenwände angeordnet, während die scheitelständigen Drüsenzellen bloss in den Zellecken Fühltüpfel aufweisen. Letzteres ist auch im papillösen Sinnesepithel der Staubfäden von Berberis vulgaris der Fall.

B. Fühlpapillen entstehen durch Vorwölbung der Aussenwände der epidermalen Sinneszellen. Gewöhnlich wächst nur eine kleine circumscripte Partie in der Mitte der Aussenwand zu einer sehr kleinen Fühlpapille aus. Zuweilen ist die Wand derselben nicht oder nur wenig dünner als der übrige Theil der Aussenwand (Antennen von Catasetum Darwinianum, Columna von Stylidium graminifolium). In der Regel zeichnet sich aber die Papillenwand durch besondere Zartheit aus (Staubfäden von Opuntia vulgaris, Cereus speciosissimus, Portulaca grandiflora). Bei den Staubfäden verschiedener Cynareen bilden je zwei epidermale Sinneszellen an ihren benachbarten Enden eine einzige dünnwandige Fühlpapille. Wenn die ganze Aussenwand der Sinneszelle zu einer dickwandigen Papille auswächst, so ist an ihrer Basis eine gelenkartige Membranverdünnung, ein Hautgelenk zu beobachten (Staubfäden von Berberis vulgaris und Abutilon).

C. Fühlhaare. Einzellige Fühlhaare, die an ihrer Basis ein Hautgelenk besitzen, kommen an der Säule von Mormodes Buccinator vor. An den Staubfäden verschiedener Cynareen bestehen die Fühlhaare, dem Bau der Papillen entsprechend, aus je zwei der Länge nach mit einander verbundenen Zellen. Sie sind entweder dünnwandig (Centaurea jacea, C. Cyanus) oder mehr oder minder dickwandig; in letzterem Falle ist an der Haarbasis gewöhnlich ein Hautgelenk ausgebildet (Centaurea montana, orientalis). Einen ganz abweichenden Typus repräsentiren die Fühlhaare der Laubblätter von Biophytum sensitivum, indem an der Basis eines langen dickwandigen, steifen Haares, das schräg inserirt ist, ein einseitig entwickeltes Zellpolster auftritt.

D. Fühlborsten. Von den Fühlhaaren sind die Fühlborsten eigentlich bloss graduell, durch kräftigere Ausbildung und grössere Zellenzahl, verschieden. So schliessen sich gewisse Fühlborsten des primären Blattstielgelenkes von Mimosa pudica unmittelbar an die Fühlhaare von Biophytum an. Die typische Fühlborste besteht aus einem vielzelligen steifen »Stimulator« (der Borste im descriptiv anatomischen Sinne) und einer basalen reizpercipirenden Emergenz. Im einfacheren Falle besitzt diese letztere keine gelenkartige Einschnürung, so bei einzelnen Borsten am primären Blattstielgelenk von Mimosa

pudica. Auf einer höheren Anpassungsstufe stehen dagegen die Fühlborsten von Dionaea muscipula, die im Besitze eines solchen Gelenkes sind. Auch die Fühlborsten von Aldrovandia vesiculosa, die ungefähr in der Mitte ein reizpercipirendes Gelenk aufweisen, gehören zu den vollkommensten Sinnesorganen zur Perception mechanischer Reize, die es im Pflanzenreich giebt. —

Eine Sonderstellung nehmen die Antennen von Catasetum sp. (vgl. p. 67) ein, die mit einer mächtigen Fühlborste verglichen werden können, welche an ihrer Basis eine einseitige gelenkartige Einschnürung besitzt. Die reizbaren Staminodien von Sparmannia africana (vgl. p. 51) sind das einzige mir bekannte Beispiel der Metamorphose eines ganzen Blattes in ein Perceptionsorgan.

II. Charakteristik der mechanischen Reize.

Jeder mechanische Reiz — Stoss, Erschütterung, Reibung, Berührung — kann nur dann percipirt werden und eine Bewegung auslösen, wenn er eine bestimmte Deformirung des reizempfänglichen Protoplasmas zur Folge hat[1]). Diese Deformirung muss ferner plötzlich eintreten, wenn der Reiz percipirt werden soll. Demnach sind sowohl Ranken und Drosera-Tentakel wie auch die Blattstielgelenke von Mimosa pudica, wie Pfeffer[2]) gezeigt hat, gegen statischen Druck, sowie gegen eine genügend langsame Drucksteigerung unempfindlich, obgleich dadurch eine sehr beträchtliche Deformirung des sensiblen Protoplasmas erreicht werden kann[3]).

---

1) Die Möglichkeit, dass die plötzliche Turgorsteigerung, die in den percipirenden Zellen durch einen Stoss oder Druck von aussen bewirkt wird, die unmittelbare Reizursache bilden könnte, ist wohl von vornherein abzuweisen, denn der histologische Bau der Perceptionsorgane ist in deutlichster Weise darauf eingerichtet, eine locale Deformirung des Protoplasmas zu erzielen, resp. zu begünstigen.

2) Zur Kenntniss der Contactreize. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. I. Bd. p. 522.

3) Von B. Němec und mir wurde vor kurzem (Bericht der deutsch. bot. Gesellschaft. 1900. Heft VI) die Ansicht zu begründen versucht, dass die Perception des Schwerkraftreizes seitens geotropischer Pflanzenorgane in derselben Weise erfolgt, wie bei den mit Statocysten (Otocysten) versehenen Thieren. In gewissen Zellen, die bei Wurzeln namentlich in der Wurzelhaube liegen, bei

Das Empfindungsvermögen der auf Stossreize reagirenden Pflanzen vom Typus der Mimosa pudica ist dadurch charakterisirt, dass ein einziger Stoss von genügender Intensität, also eine einmalige Deformirung des sensiblen Protoplasmas die Reizbewegung auslöst, während das Empfindungsvermögen der auf Contactreize reagirenden Organe vom Typus der Ranken dadurch gekennzeichnet ist, dass die Reizung bloss durch zahlreiche, rasch hintereinander folgende, wenn auch sehr schwache Stösse erzielt wird, deren Wirkungen sich summiren. Wie bereits PFEFFER[1]) überzeugend dargelegt hat, besteht aber zwischen diesen beiden Arten von Empfindungsvermögen kein principieller Unterschied: sehr empfindliche Ranken werden schon durch einen einzigen kräftigen Stoss gereizt, während die Blätter von Oxalis acetosella erst nach wiederholten Stosswirkungen eine ausgiebige Reizbewegung ausführen. So giebt es zwischen den beiden Haupttypen der Empfindlichkeit mancherlei Uebergänge, und es fällt nicht schwer, die jeweilige Art des Empfindungsvermögens mit der biologischen Bedeutung der betreffenden Reizbewegung in Zusammenhang zu bringen.

Wenn man die mechanischen Reize, die von den Perceptionsorganen aufgenommen werden, genauer präcisiren will, so muss man sich vorerst darüber klar sein, welche Theile des Protoplasten man als Sitz der Reizbarkeit zu betrachten hat. Die Möglichkeit einer Deformirung setzt ein relativ festes und dichtes Gefüge des betreffenden Protoplasmas voraus. Strömendes Körnerplasma, das sich selbst fortwährend deformirt, kann durch Deformirung von aussen unmöglich gereizt werden. Als Sitz der Reizbarkeit haben wir demnach offenbar die der Zellmembran anliegende relativ feste Plasmahaut zu betrachten, auch deshalb, weil sie sich in der exponirtesten Lage

---

Stengeln hauptsächlich die sog. Stärkescheide aufbauen, findet eine Umlagerung der specifisch schwereren Stärkekörner statt, wenn die Organe aus ihrer geotropischen Gleichgewichtslage gebracht worden sind. Die Stärkekörner drücken jetzt auf andere Partien der Plasmahäute als früher, und dieser Druck wird von den sensiblen Plasmahäuten als »Schwerkraftreiz« percipirt. Ist diese Vorstellung richtig, so handelt es sich in der geotropischen Sensibilität wahrscheinlich um eine Empfindlichkeit für statischen Druck. Denn die Umlagerung der Stärkekörner geht zwar verhältnissmässig rasch vor sich, ist aber natürlich lange nicht schnell genug, um zu Stosswirkungen zu führen. Allerdings könnten solche Stosswirkungen durch Schwingungen des umgebenden Mediums zustandekommen. (Vgl. B. NĚMEC, Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 36. Heft 1. 1901.)

1) l. c. p. 517 ff.

befindet und bei jeder Deformation des Gesammtprotoplasten am meisten in Mitleidenschaft gezogen wird. Bekanntlich hat NOLL[1]) schon vor längerer Zeit aus analogen Gründen die Hautschicht des Protoplasmas als Sitz der Reizempfänglichkeit für Licht und Schwerkraft angesprochen und zu dieser Annahme eine wohl allseitige Zustimmung gefunden.

Aus der direct wahrnehmbaren Angriffsweise des mechanischen Reizes auf das sensible Organ erhellt zunächst noch nicht, wie die mechanische Inanspruchnahme geartet ist, die zur Deformirung des sensiblen Plasmas führt. Die schwachen Druckwirkungen z. B., die ein fester Körper auf die ihn berührende Ranke ausübt, kommen nicht als Compressionen senkrecht zur Flächenausdehnung der die Aussenwände der epidermalen Sinneszellen bekleidenden Plasmahäute zur Geltung. Ein solcher radialer Druck wird, wie wir gesehen haben, überhaupt nicht percipirt. Die durch die streng localen Druckwirkungen erzielte Deformirung der Aussenwände führt vielmehr zu tangentialen Zug- und Druckspannungen der anliegenden Plasmahäute, und diese allein sind es, die zur Reizung führen. Und ähnlich verhält es sich in allen Fällen, in denen die Deformirung von Perceptionsorganen als Reizursache wirkt. Stets treten bei ihrer Verbiegung, Einknickung, Einstülpung, Zusammenpressung u. s. w. tangentiale Zug- und Druckspannungen auf, denen die sensiblen Plasmahäute der Sinneszellen wenigstens an gewissen Stellen ausgesetzt sind, und diese Spannungen bewirken jene Deformationen, welche zur Reizung führen.

Damit bei einer durch Stoss, Berührung u. s. w. bewirkten Verbiegung der Zellmembran in der angrenzenden Plasmahaut entsprechende Spannungen eintreten können, ist es erforderlich, dass Zellwand und Plasmahaut genügend fest mit einander verbunden sind, um dem an der Grenzfläche wirksamen Tangentialschube Widerstand leisten zu können. Anderenfalls würde ein Gleiten der Plasmahaut auf der Zellmembran eintreten. Man muss wohl annehmen, dass die Verbindung beider eine genügend feste ist[2]).

---

1) Die Wirkungsweise von Schwerkraft u. Licht auf die Gestaltung der Pflanze. Naturwissensch. Rundschau. 1888; ferner: Ueber heterogene Induction. Leipzig 1892. p. 53.

2) Sollten dabei feinste, nicht mehr nachweisbare Plasmafäden, die von der Plasmahaut in die Zellwand hineinragen, eine Rolle spielen, so könnte eventuell auch die Schubspannung, der diese Fäden bei einer Biegung der Zellwand ausgesetzt wären, als Reizursache in Betracht kommen.

Die Analyse der mechanischen Reize ist in jedem einzelnen Falle beendet, sobald es gelungen ist, dieselben auf Zug und Druck zurückzuführen, denen die sensible Plasmahaut unterworfen ist. Weiter können wir mit unseren Hilfsmitteln nicht gehen. Was für Veränderungen durch Zug und Druck in der jenseits der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit liegenden feinsten Structur der sensiblen Plasmahäute bewirkt werden, entzieht sich wohl für immer unserer Erkenntniss.

III. Die allgemeinen Bauprincipien.

Schon in der Einleitung ist hervorgehoben worden, dass das allgemeinste Bauprincip der Perceptionsorgane für mechanische Reize darin besteht, durch geeignete anatomische, resp. histologische Einrichtungen die zur Reizung erforderliche plötzliche Deformirung des empfindlichen Protoplasmas besonders leicht und stark werden zu lassen.

Da das sensible Protoplasma, die Plasmahaut, niemals direct vom mechanischen Reiz getroffen wird, da dieser vielmehr zunächst auf die Zellmembran wirkt, durch die er sich dann bis zum Plasma fortpflanzt, so handelt es sich behufs Erleichterung der Reizperception zunächst darum, durch möglichste Membranverdünnung den zur Deformirung der nicht reizbaren Zellwand erforderlichen Kraftaufwand auf ein Minimum herabzusetzen, damit ein möglichst grosser Theil der Gesammtintensität des Stosses zur Deformirung des reizbaren Plasmas übrig bleibe. Dieser Forderung entsprechen vor allem die Fühltüpfel. Bei den dünnwandigen kleinen Fühlpapillen kommt noch ein zweites und drittes Moment hinzu: erstens die den mechanischen Reizen exponirtere Lagerung des sensiblen Plasmas und zweitens die Zunahme der Deformirung der Plasmahaut durch Zug und Druck beim Kleinerwerden des Krümmungsradius der Papillenwand. Uebrigens hat die Kleinheit der dünnwandigen Fühlpapillen offenbar auch die Bedeutung, dass dadurch keine nennenswerthe Schwächung der verdickten Aussenwände der Sinneszellen erfolgt, die ja zugleich auch als schützende Epidermiszellen zu fungiren haben.

Die Fühltüpfel und dünnwandigen Fühlpapillen repräsentiren noch einen einfacheren Bautypus, da dieselben besonderer mechanischer Hilfsapparate entbehren. Auf einer höheren Stufe der anatomisch-

physiologischen Ausbildung stehen dagegen jene Perceptionsorgane, bei denen durch besondere mechanische Hilfsvorrichtungen der Reiz auf ganz bestimmte Stellen der Sinneszellen gelenkt wird.

Es lassen sich in dieser Hinsicht wieder zwei Gruppen unterscheiden. Bei der einen Gruppe, die durch die Fühlpapillen von Berberis und Abutilon vertreten wird, besteht der mechanische Hilfsapparat aus einer verdickten, gewölbten Membranpartie — den grössten Theil der Aussenwand der betreffenden Sinneszelle — welche bei einer Berührung die lebendige Kraft des Stosses auf die dünnwandige, in Form eines Hautgelenkes ausgebildete Randpartie der Aussenwand überträgt. Indem so die Deformirung der Membran, resp. der angrenzenden Plasmahaut auf eine bestimmte schmale Zone localisirt wird, kann sie hier besonders ausgiebig sein.

Bei einer zweiten verbreiteteren Gruppe erfolgt die Uebertragung der lebendigen Kraft des Stosses auf die Perceptionsstelle durch einen Hebel, der in Gestalt eines steifen, mehr oder minder dickwandigen Haares oder einer Borste auftritt. Die Deformirung wird in den meisten Fällen wieder dadurch begünstigt, dass die Drehung des Hebels um seine Ansatzstelle durch ein Gelenk vermittelt wird; das Plasma der Gelenkzellen oder der Gelenkstelle erfährt eine ausgiebige Deformation. Man kann dies auch so ausdrücken, dass man sagt: an der Basis des Hebels befindet sich eine besonders biegungsfähige Stelle, das Gelenk; bei einem seitlichen Stoss auf den Hebel erfolgt die Biegung, mithin das Auftreten tangentialer Zug- und Druckspannungen, hauptsächlich im Gelenk; hier ist die Deformationsarbeit am grössten. Die Gelenkstelle ist zuweilen eine dünnwandige Wandpartie an der Basis des Haares; Hebel und Gelenk gehören einer einzigen Zelle an (Mormodes Buccinator), oder zwei parallel nebeneinander gelagerten Zellen (Centaurea montana, orientalis). Bei Aldrovandia vesiculosa wird das Gelenk von mehreren dünnwandigen Zellen gebildet. Bei Dionaea muscipula kennzeichnet sich das Gelenk durch eine ringförmige Einschnürung. Bei den steifen Antennen von Catasetum sp. ist an der Basis ein Charniergelenk vorhanden. Einen besonderen Bautypus — man könnte ihn als den Typus der Korkpresse bezeichnen — repräsentiren die Fühlhaare von Biophytum sensitivum und gewisse Fühlborsten am Hauptgelenk des Blattes von Mimosa pudica: der schräg inserirte Hebel drückt oder zerrt bei seiner Berührung das sensible Zellpolster an seiner Basis. —

Eine fast ganz allgemeine Eigenthümlichkeit der Sinneszellen ist ihr Plasmareichthum; auch die Kerne sind manchmal grösser und

tinctionsfähiger als in den benachbarten nicht sensiblen Zellen. So erinnern die Sinneszellen an Drüsenzellen, eine Aehnlichkeit auf die für's Thierreich schon vor langem LEYDIG hingewiesen hat. Der Plasmareichthum deutet wohl auf einen regen Stoffwechsel hin; es lässt sich auch im allgemeinen begreifen, dass die so sehr erhöhte Reizbarkeit specifischer Sinneszellen, der Reizvorgang und die Wiederherstellung der Reizbarkeit, an lebhaftere Stoffwechselprocesse geknüpft sind.

IV. Phylogenetische Bemerkungen.

Die ursprüngliche, einfachste Form der Kette von Erscheinungen, deren erstes Glied die Reizperception, deren letztes die Reizreaction ist, liegt offenbar dann vor, wenn sich diese Vorgänge in ein und derselben Zelle, in ein und demselben Gewebe abspielen. Das ist z. B. in den Staubblättern von Sparmannia, in den Narbenlappen von Mimulus der Fall: das Bewegungsgewebe ist zugleich das reizpercipirende Organ. Für die Aufnahme eines mechanischen Reizes sind aber begreiflicher Weise nicht alle Zellen eines sensiblen Filamentes, einer Ranke etc. gleich günstig gelegen. Mag es sich um locale Stosswirkungen handeln oder um Zug- und Druckspannungen, die durch eine Biegung des ganzen Organs bewirkt werden, stets werden die an der Oberfläche gelegenen Zellen, resp. deren Protoplasten der stärksten Deformirung unterworfen sein. So erweist sich die Epidermis mit ihren Anhangsgebilden ihrer Lage nach als das zur Perception eines mechanischen Reizes geeignetste Gewebe. Es wird daher von Vortheil sein, wenn dasselbe mit einer erhöhten Empfindlichkeit ausgerüstet und so zu einem Perceptionsorgane wird. Da aber die Bewegungsgewebe stets subepidermal gelegen sind, so muss zwischen Reizperception und Reizbewegung ein dritter Vorgang, die Reizfortpflanzung, eingeschaltet werden.

Die Epidermis braucht als Perceptionsorgan noch keine auffallenden histologischen Anpassungen an die Reizaufnahme erkennen zu lassen. Dies trifft z. B. bei vielen Ranken zu, wo die auch sonst so häufige Vorwölbung der Aussenwände genügt, um bei Berührung mit einem festen Körper jene Deformirung zu erzielen, die zur Reizung nothwendig ist. Eine solche Epidermis ist zwar im physiologischen aber noch nicht im histologischen Sinne ein »Sinnesepithel« oder Perceptionsorgan. Erst wenn specielle Anpassungen nachweisbar

sind, wie eine stärkere Vorwölbung der Aussenwände, kräftige Cuticularfalten, wenn in den Aussenwänden verdünnte Membranstellen auftreten, welche eine streng locale Deformirung des Protoplasmas begünstigen, wenn also Fühltüpfel oder Fühlpapillen vorhanden sind, nimmt die Epidermis auch in histologischer Hinsicht den Charakter eines Sinnesepithels an.

Zwischen Fühltüpfeln und Fühlpapillen giebt es Uebergänge. So sind bei manchen Cucurbitaceen-Ranken die Schliesshäute der Fühltüpfel schwach vorgewölbt, und andererseits sind bei Opuntia die Fühlpapillen an gewissen Stellen der Staubfäden so niedrig, dass man sie eher als Fühlpapillen bezeichnen könnte. Ob solchen Uebergängen eine phylogenetische Bedeutung zukommt, lässt sich nicht sicher sagen. Für Opuntia und Portulaca halte ich die phylogenetische Abstammung der Fühlpapillen von Fühltüpfeln für wahrscheinlich; in anderen Fällen dürften die Fühlpapillen von anderen derartigen Bildungen, wie sie ja in der Blütenregion so häufig vorkommen, abzuleiten sein. Ganz sicher gilt dies für die grossen Fühlpapillen von Berberis und Abutilon. Dass die Fühlhaare der Cynareen-Filamente und der Säule von Mormodes Buccinator aus Fühlpapillen hervorgegangen sind, kann gleichfalls keinem Zweifel unterliegen.

Eine phylogenetisch ganz andere Herkunft weisen die Fühlhaare von Biophytum sensitivum, die Fühlborsten von Mimosa pudica, Aldrovandia vesiculosa und Dionaea muscipula auf.

Ein steifes, dickwandiges, verholztes Haar, das mit seinem gleichfalls steifen, verholzten Fussstück an reizbares Bewegungsgewebe grenzt oder in solches hineinragt, ist von vornherein ein sehr geeigneter Apparat, um einen Stoss- oder Berührungsreiz mechanisch auf das reizbare Gewebe zu übertragen. Die an das Fussstück angrenzenden Zellen werden stärker deformirt, als wenn bloss die glatte Epidermis des Organes berührt wird. So wirkt ein solches Haar, beziehungzweise eine Borste zunächst bloss als Stimulator. Der phylogenetische Uebergang eines solchen Apparates zu einem wirklichen Sinnesorgan hat nun offenbar in der Weise stattgefunden, dass die Sensibilität der an das Fussstück angrenzenden Zellen, die sich in Bezug auf die Reizung in so günstiger Lage befinden, erhöht wurde. Wenn noch dazu diese Sinneszellen über das Niveau der Epidermis emporgehoben wurden, und auch sonst in dieser Region besondere Anpassungen sich einstellten, so kam es zur Ausgestaltung von Perceptionsorganen, als deren vollendetster Typus die Fühlborsten

von Dionaea muscipula zu betrachten sind. Dass dieselben ein phylogenetisch sehr hohes Alter aufweisen, geht auch daraus hervor, dass am Dionaeablatt gar keine anderen, einfacher gebauten Borsten mehr vorkommen, von denen die Fühlborsten phylogenetisch abzuleiten wären. Dagegen sind die Fühlborsten am Hauptgelenk von Mimosa pudica gewissermassen erst im Entstehen begriffen: neben einfachen Stimulatoren kommen Formen vor, die so gebaut sind, wie man sich die Vorstufen der Dionaea-Fühlborsten ungefähr vorzustellen hat, und ein dritter Typus schlägt jene Richtung der Entwickelung ein, die bei Biophytum sensitivum zu so eigenartig gebauten Perceptionsorganen geführt hat.

Ueber die phylogenetische Entstehung der Fühlborsten von Aldrovandia vesiculosa lässt sich nichts Bestimmtes aussagen. Ob das reizpercipirende Gelenk in der Mitte der Borste durch nachträgliche Einschaltung des unteren steifen Borstentheiles in die Höhe gehoben wurde, oder ob es von vornherein in der Mitte einer früher biegsamen Borste entstanden ist, deren oberer und unterer Theil gleichzeitig steifer wurden, darüber lässt sich nicht einmal eine Muthmassung äussern.

Bei der räumlichen Trennung von Reizperception und Reizreaction ist im Bereiche der in diesem Buche besprochenen Erscheinungen den Bewegungsgeweben die Fähigkeit der Reizperception nicht vollständig verloren gegangen. Von dem Hauptgelenk von Mimosa an, dessen Bewegungsgewebe auf der sensiblen Polsterseite trotz der begonnenen Differencirung von Fühlborsten noch hochgradig reizbar ist, bis zum Blatt von Dionaea muscipula, ist auch das Bewegungsgewebe noch mehr oder minder direct reizbar, so wie ja auch der thierische Muskel directer Reizung zugänglich ist. So interessant diese Erscheinung in rein physiologischer und phylogenetischer Hinsicht auch sein mag, in biologischer Hinsicht ist sie wohl in den meisten Fällen bedeutungslos.

V. Die Reizleitung.

Der im sensiblen Plasma der Perceptionsorgane durch den Reiz bewirkte Erregungszustand pflanzt sich wohl in den meisten Fällen durch die bekannten intercellularen Plasmaverbindungen von Zelle zu Zelle fort, um schliesslich in dem Bewegungsgewebe die Reiz-

reaction auszulösen. Das Vorhandensein solcher Plasmaverbindungen darf nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen über die Verbreitung derselben als sicher angenommen werden. PFEFFER hat sie in Ranken beobachtet, MACFARLANE und GARDINER in den Fühlborsten und im Mesophyll von Dionaea, ich selbst in den Fühlborsten von Aldrovandia und in den Filamenten von Berberis.

In neuester Zeit hat B. NĚMEC[1]) in den Wurzelspitzen von Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Iris germanica, Panicum miliaceum und anderen Monocotylen, ferner bei einigen Farnen (Woodwardia und Aspidium) und Dicotylen (Cucurbita, Pisum u. a.) fibrilläre Structuren aufgefunden, die hauptsächlich im Plerom, und zwar in den später zu Gefässen werdenden Zellreihen entwickelt sind, mehr oder minder deutlich aber auch im Periblem und eventuell auch im Dermatogen zur Ausbildung gelangen. NĚMEC hält diese »Fibrillenbündel« gleich den von APÁTHY, BETHE u. a. beschriebenen »Neurofibrillen« des thierischen Nervensystems für die reizleitenden Bahnen der Wurzelspitze, in denen Wundreize, sowie namentlich auch der geotropische Reiz, sich rascher fortpflanzen, als im umgebenden Protoplasma. NĚMEC hat diese Ansicht mit Scharfsinn und anerkennenswerther Vorsicht in der Deutung der histologischen und experimentellen Thatsachen zu begründen versucht. Ich habe an anderer Stelle[2]) ausführlich dargelegt, weshalb ich der Auffassung NĚMEC' skeptisch gegenüberstehe, und unter anderem darauf hingewiesen, dass solche Fibrillensysteme, die NĚMEC als reizleitende Structuren betrachtet, vor allem in jenen Organen vorkommen müssten, in denen sich noch viel raschere Reizleitungsvorgänge abspielen, als in den Wurzelspitzen: in reizbaren Staubblättern und Narben, in Ranken, in den Blättern von Biophytum sensitivum, Aldrovandia vesiculosa und Dionaea muscipula[3]). Von den reizpercipirenden Fühltüpfeln, Fühlpapillen und Fühlborsten aus müssten sich die reizleitenden Fibrillen bis in das active Bewegungsgewebe hinein verfolgen lassen.

Einige orientirende Beobachtungen, die ich hierüber angestellt habe, lieferten ein negatives Ergebniss. Weder in den epidermalen Sinneszellen der Ranken von Cucurbita Pepo und Bryonia alba, sowie der Staubfäden von Opuntia vulgaris, noch in den Fühlborsten

1) Die Reizleitung u. die reizleitenden Structuren bei den Pflanzen. Jena 1901.

2) Ueber Reizleitung im Pflanzenreich. Biolog. Centralblatt 1901.

3) Bei Mimosa pudica beruht die Reizleitung auf der Ausgleichung hydrostatischer Druckdifferenzen; vgl. G. HABERLANDT, Das reizleitende Gewebsystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

von Aldrovandia und Dionaea gelang es mir, fibrilläre Structuren nachzuweisen, die den von NĚMEC in Wurzelspitzen entdeckten an die Seite zu stellen wären. Ich betone aber ausdrücklich, dass meine Beobachtungen hierüber noch kein abschliessendes Urtheil gestatten.

Uebrigens kommen nach neueren Untersuchungen auch bei hochentwickelten Thieren Reizleitungsvorgänge vor, die ohne Intervention des Nervensystems vor sich gehen: im Herzen pflanzen sich sowohl die normalen Bewegungsreize, welche die selbständige, rhythmische Herzthätigkeit zur Folge haben, wie auch künstliche Reize, die zu Muskelcontractionen führen, nicht in Nerven-, sondern in den Muskelfasern fort. Bezüglich der näheren Begründung dieser namentlich von TH. W. ENGELMANN vertretenen Auffassung muss ich auf die Litteratur hierüber verweisen[1]). Wichtig für die Charakteristik dieser Reizleitungsvorgänge ist der von ENGELMANN geführte Nachweis, »dass die Muskelfasern der Vorkammer auch nach vollständiger Aufhebung ihrer Contractilität doch den Bewegungsreiz für den Ventrikel noch fortzupflanzen imstande sind, und zwar mit einer Geschwindigkeit durchaus derselben Ordnung, wie wenn das Verkürzungsvermögen erhalten wäre«[2]). Nicht die Contractionswelle ist es also, die sich als Reizwelle fortpflanzt, »sondern wie in Nerven ein unsichtbarer molecularer Process«.

Wenn die Herzmusculatur nach der Auffassung AUGUST WEISMANN'S[3]), dem sich in neuester Zeit V. v. EBNER[4]) angeschlossen hat, im wesentlichen aus einem Netzwerk von völlig verschmolzenen Muskelfasern besteht, dann ist die zur Reizleitung erforderliche Continuität ohne weiteres gegeben. Wenn dagegen, nach der zuerst von EBERTH[5]) ausgesprochenen Ansicht, die Herzmuskelnetze der Säugethiere aus kettenartig zusammengefügten Einzelzellen bestehen, deren Grenzen durch quergestellte, scheidewandartige »Kittstreifen« gegeben sind, so fragt es sich, wie sich der Reiz von Zelle zu Zelle

---

1) Vgl. TH. W. ENGELMANN, Beobachtungen u. Versuche am suspendirten Herzen. II. Abhandlung, Ueber die Leitung der Bewegungsreize im Herzen. PFLÜGER'S Archiv für die gesammte Physiologie. 56. Bd. 1894. Ueber den myogenen Ursprung der Herzthätigkeit etc. Ebenda. 65. Bd. 1897.

2) PFLÜGER'S Archiv. 56. Bd. p. 202.

3) A. WEISMANN, Ueber die Musculatur des Herzens beim Menschen etc. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1861.

4) V. v. EBNER, Ueber die »Kittlinien« der Herzmuskelfasern. Sitzungsberichte der Acad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Classe. Bd. 109. 1900.

5) VIRCHOW'S Archiv. 27. Bd. 1866.

fortpflanzt. Einige neuere Forscher sind nun der Ansicht, dass die Kittstreifen von Intercellularbrücken oder stäbchenartigen Verbindungen durchsetzt werden, die den Plasmaverbindungen in pflanzlichen Geweben entsprechen würden.

Diesen in der Herzmusculatur und nicht den im Nervensystem stattfindenden Reizleitungsvorgängen möchte ich nun die Reizleitung im pflanzlichen Organismus zur Seite stellen. Wenn im Herzen ohne Vermittelung von Nervenfasern oder von fibrillären Structuren, wie es die Neurofibrillen sind, Reizleitungsprocesse mit einer Geschwindigkeit von 6,4—177 mm in einer Secunde[1]) stattfinden können, mit einer Geschwindigkeit also, die im Durchschnitt weitaus grösser ist, als die Geschwindigkeit, mit der sich selbst die raschesten Reizleitungsvorgänge in pflanzlichen Organismen abspielen, so ist es eine naheliegende Annahme, dass auch im Pflanzenkörper besondere reizleitende Bahnen, die den Neurofibrillen zu vergleichen wären, durchaus nicht erforderlich sind.

VI. Vergleichung der Sinnesorgane für mechanische Reize bei Thieren und Pflanzen.

Da die mechanischen Bauprincipien der in Rede stehenden Sinnesorgane bei Thieren und Pflanzen im wesentlichen dieselben sein müssen, so waren von vornherein manche gemeinsame Züge in der Art ihrer Construction zu erwarten. Eine eingehendere Vergleichung ist allerdings deshalb mit Schwierigkeiten verknüpft, weil bei der Beschreibung von Sinnesorganen für mechanische Reize seitens der Zoologen und Zoohistologen gerade diejenigen Punkte, die bei einer solchen Vergleichung zunächst in Betracht kommen, nämlich die Angriffsweise des mechanischen Reizes, die Art der Inanspruchnahme der Hilfsapparate und des sensiblen Protoplasmas und die damit im Zusammenhang stehenden Eigenthümlichkeiten des histologischen Baues, meist nur flüchtig gestreift oder gar nicht berührt werden. Der Zoologe legt bei derartigen Untersuchungen das Hauptgewicht auf den Zusammenhang der fraglichen Apparate mit Sinneszellen und Nervenendigungen. Eine vergleichend anatomisch-physiologische Betrachtung der thierischen Tastorgane ist meines

1) Vgl. Th. Engelmann, Pflüger's Archiv. 56. Bd. p. 189 ff.

Wissens bisher noch nicht durchgeführt worden. Immerhin ist es möglich, auf Grund der vorliegenden Angaben eine Vergleichung der Haupttypen thierischer und pflanzlicher Sinnesorgane für mechanische Reize vorzunehmen. Natürlich muss ich mich dabei auf einige Beispiele beschränken.

Zu den einfachst gebauten Sinneszellen zur Perception mechanischer Reize gehören die Epithelsinneszellen der Tastfüsschen und Tastpapillen einiger Echinodermen [1]). Die zwischen den »Stützzellen« gelagerten Sinneszellen besitzen einen spindelförmigen Zellleib, in dem sich der Kern befindet, und der sich gegen die Peripherie in einen feinen plasmatischen Fortsatz verlängert, welcher bis zur Cuticula reicht. Diese zarten Plasmafortsätze können mit den die Fühltüpfel mancher Pflanzen ausfüllenden Plasmafortsätzen verglichen werden. Sie repräsentiren zweifelsohne die reizpercipirenden Theile der Sinneszellen; bei einer Berührung des Epithels werden sie mehr oder minder deformirt (verbogen). Die Sinneszellen besitzen auch basale Fortsätze, die ein Nervenfasergeflecht bilden.

Weit häufiger sind allerdings die reizpercipirenden Plasmafortsätze der Sinneszellen an ihren Enden mit mechanischen Hilfsapparaten, starren Wimpern und Borsten, ausgerüstet, die bei ihrer Berührung eine streng localisirte Reizung der Sinneszellen, resp. ihrer Plasmafortsätze bewerkstelligen. So z. B. bei den Medusen [2]) und verschiedenen anderen niederen Wasserthieren.

In noch höherem Masse mit Fühltüpfeln vergleichbar sind die zahlreichen feinen Porencanäle in der Cuticula der sensiblen Rückencirren verschiedener Ringelwürmer, z. B. von Hermione. Diese Porencanäle werden von stäbchenförmigen Plasmafortsätzen der subcuticularen Hypodermiszellen ausgefüllt, welch letztere auch fadenförmige Basalfortsätze besitzen [3]).

Die in neuerer Zeit genauer studirten und als »Aestheten« bezeichneten Zellfortsätze in den Porencanälen der Chitonschalen (Mollusken) sind gleichfalls den Fühltüpfeln an die Seite zu stellen [4]).

---

1) Vgl. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1 u. 2. Jena 1884 u. 1885.

2) Vgl. O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.

3) Vgl. E. Jourdan, Die Sinne und Sinnesorgane der niederen Thiere. Uebersetzt von W. Marshall. Leipzig 1891. p. 94 ff.

4) Vgl. A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. II. Aufl. 1. Lief. Mollusken. Bearbeitet von K. Hescheler. Jena 1900.

Interessant ist, dass ein grösserer »Megalästhet« gewöhnlich von einer Anzahl kleinerer »Mikrästheten« umgeben wird, eine Differencirung, die der verschiedenen Ausbildung von Haupt- und Nebentüpfeln in den Ranken von Bryonia alba entspricht. Dass diese Plasmafortsätze in den Schalen von Chiton Perceptionsorgane für mechanische Reize vorstellen, wird als sehr wahrscheinlich bezeichnet.

Auch den Fühlpapillen vergleichbare Tastorgane kommen bei Thieren zuweilen vor. Ein schönes Beispiel sind die von JOURDAN[1]) beschriebenen Wärzchen auf der Bauchseite der zur Gattung Hermione gehörigen Ringelwürmer. Auf der sehr dicken Cuticula treten hier zahlreiche kleine Wärzchen auf, deren verhältnissmässig sehr dünne Wand eine Ausstülpung der Cuticula vorstellt. Ein enger Canal führt quer durch die Hypodermis (Epidermis) und die Cuticula in's Lumen der Papille. Die Wand derselben wird von kegelförmigen Epithelzellen bekleidet, deren Grundflächen der Papillenwand anliegen, während ihre Basilarfortsätze nach dem Canal zu convergiren und sich mit Nervenfasern vereinigen. Dass diese Epithelzellen als Sinneszellen fungiren, kann kaum einem Zweifel unterliegen. Im Hinblick auf die Zartheit der Cuticula erblickt JOURDAN in diesen Wärzchen Stellen gesteigerter Empfindlichkeit für mechanische Reize, wenn er sie auch nicht direct als Tastorgane bezeichnen möchte. Ihre Aehnlichkeit mit den Fühlpapillen von Opuntia und Portulaca ist evident. Der Unterschied beider besteht bloss darin, dass die Fühlpapillen von Opuntia und Portulaca bloss Theile einer einzigen Zelle sind, während die Fühlpapillen von Hermione aus mehreren Zellen bestehen. In physiologischer Hinsicht ist dieser Unterschied bedeutungslos: das mechanische Bauprincip ist in beiden Fällen genau dasselbe.

Inwiefern die von ROTH untersuchten niedrigen knopfförmigen Erhöhungen an den Fühlern der Myriapoden, von denen jede ein in der Hypodermis eingebettetes Ganglion (besser gesagt eine Sinneszellgruppe) besitzt, mit Fühlpapillen zu vergleichen sind, kann ich nach den kurzen Angaben bei JOURDAN[2]) nicht beurtheilen.

Mannigfache Analogien mit pflanzlichen Perceptionsorganen bieten die von einer Reihe von Forschern, wie LEYDIG, FOREL, KRÄPELIN u. a. so eingehend untersuchten Tastorgane der Insecten. Ich stütze mich

---

1) l. c. p. 88 ff. Fig. 8.
2) l. c. p. 108.

im folgenden hauptsächlich auf die vortreffliche Arbeit O. vom Rath's »Ueber die Hautsinnesorgane der Insecten«[1]).

Mit gewissen Fühlpapillen der Pflanzen, und zwar jenen von Berberis und namentlich von Abutilon, haben die sogenannten »Membrancanäle« (»Porenplatten«) eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit. An den Antennen von Cetonia z. B. wird nach O. vom Rath die Chitinschicht von einem Porencanal durchzogen, der oben von einer chitinösen »Verschlussplatte« überdeckt wird, die eine sehr niedrige, abgeflachte Papille bildet. Der Rand dieser Platte ist mittels eines sehr zarten Hautgelenkes mit dem festen Chitingerüst verbunden. Also ganz so wie an den Staubfäden von Abutilon, wo die Aussenwand jeder epidermalen Sinneszelle einer solchen Verschlussplatte entspricht. Bei Berührung des mittleren dickeren Theiles der Verschlussplatte mit einem festen Körper wird das zarte Hautgelenk stark verbogen und so das angrenzende Protoplasma der in den Porencanal hineinragenden Gruppe von Sinneszellen deformirt werden. O. vom Rath lässt es unentschieden, welcher Sinnesfunction die Membrancanäle mit ihren Verschlussplatten dienen. Ich möchte sie auf Grund der besprochenen Analogie bestimmt für Tastorgane halten.

Viel häufiger kommen aber bei den Insecten Tasthaare und Tastborsten vor, deren mechanische Bauprincipien im wesentlichen dieselben sind, wie die der pflanzlichen Fühlhaare und Fühlborsten. V. Graber[2]) hat das allgemeine Bauprincip dieser Apparate bereits richtig erfasst, wenn er sagt: »Höchst interessant und mannigfaltig erscheinen gewisse mechanische Hebelvorrichtungen, wodurch die die Taststäbchen treffenden Stösse auf das an ihrer Basis befindliche Nervenende applicirt werden.«

Die Chitinschicht wird an derjenigen Stelle, wo ihr ein Tasthaar aufsitzt, von einem mehr oder minder engen Porencanal durchquert. Mit dem Rande dieses Canals ist das Haar gewöhnlich in der Weise gelenkartig verbunden, dass es einer dünnwandigen, kuppelförmigen Papille aufsitzt. Durch diese Einrichtung wird nicht nur »eine gewisse Beweglichkeit des Haargebildes erreicht«, wie vom Rath sagt, sondern vor allem die Deformirungsstelle localisirt, genau so wie bei den mit Gelenken versehenen Fühlhaaren und Fühlborsten der

---

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. 46. Bd. 1888.

2) Vitus Graber, Die Insecten. I. Theil. Der Organismus der Insecten. München 1877. p. 298.

Pflanzen. Zu jedem Tasthaar gehören in der Regel mehrere Sinneszellen, die zu einer länglichen Gruppe vereinigt entweder in oder unter der Hypodermis gelegen sind. Dieselben senden lange feine Fortsätze, die sich zu einem Bündel, dem Terminalstrang oder Achsenfaden zusammenlegen, in das Haar hinein. Am anderen Ende steht die Sinneszellgruppe mit Nervenfasern in Verbindung.

Um mir von dem Bau solcher Tasthaare eine genauere Vorstellung zu verschaffen, habe ich dieselben auf Längsschnitten durch die Fühlerglieder einer gemeinen Wanzenart (Rhapigaster griseus[1]) selbst beobachtet. Das Untersuchungsmaterial wurde in 96 proc. Alkohol gehärtet und mit Boraxcarmin gefärbt. Die basalen Theile der Fühlerglieder sind fast farblos, der Chitinpanzer ist vollkommen durchsichtig, so dass die Beobachtung keinen Schwierigkeiten begegnet. Die Tasthärchen sind schräg inserirt, meist vollkommen gerade, dickwandig (Taf. VI, Fig. 23); das zarte Chitinhäutchen, das als Hautgelenk die Haarbasis mit dem Rande des oben trichterförmig erweiterten Porencanals verbindet, setzt sich nicht unmittelbar am unteren Rande des Haarkörpers an, sondern um ein weniges weiter oben, so dass die Haarbasis in die trichterförmige Erweiterung des Porencanals hineinragt. Der Drehungspunkt des Haares liegt also etwas über seiner Basis, so dass beim Niederbiegen des Haares der in sein Lumen hineinragende Terminalstrang gezogen wird. Die Reizung könnte aber auch noch auf eine andere Weise erfolgen, nämlich durch Deformation des zwischen der Haarbasis und dem Hautgelenk befindlichen Protoplasmas, das so wie das Plasma des Porencanals einer Hypodermiszelle angehört. Dass an dieser Stelle bei einer Biegung des Haares starke Deformationen eintreten müssen, ist klar. Der Reiz würde dann auf den Terminalstrang übertragen und von diesem weitergeleitet werden. Die eigentliche Sinneszelle wäre dann die betreffende Hypodermiszelle, und die Sinneszellgruppe (im Sinne vom Rath's) wäre ein Ganglion, wofür sie die früheren Autoren auch gehalten haben. Es kommt mir nicht zu, mich für die eine oder andere Auffassung zu entscheiden; ich wollte bloss andeuten, dass auch bei thierischen Tastorganen ein genaues histologisches Studium nothwendig ist, um den Reizvorgang mechanisch präcisiren zu können.

Mit den Meissner'schen Tastkörperchen in der menschlichen Haut, die unzweifelhaft als die Perceptionsorgane für Druckreize anzu-

1) Die Bestimmung verdanke ich Herrn Collegen Dr. L. Böhmig.

sprechen sind[1]), haben die reizpercipirenden Zellpolster der Fühlhaare von Biophytum sensitivum insofern eine gewisse Aehnlichkeit, als die Sinneszellen in beiden Fällen abgeflacht sind und in einer Reihe etagenförmig übereinander liegen. Ob diese Aehnlichkeit eine bloss äusserliche ist, oder ob ihr eine functionelle Bedeutung zukommt, lasse ich dahingestellt.

Aus der vorstehenden Vergleichung geht jedenfalls hervor, dass die Identität der Bauprincipien eine oft weitgehende Aehnlichkeit der thierischen und pflanzlichen Sinnesorgane für mechanische Reize zur Folge hat. Dabei stehen die vollkommener gebauten Sinnesorgane der Pflanzen denjenigen, die man im Thierreich findet, kaum nach; es darf sogar die Frage aufgeworfen werden, ob es im Thierreich ein so vollkommen gebautes Tastorgan giebt, wie es die Fühlborste von Dionaea muscipula ist.

---

1) Vgl. M. von Frey, Untersuchungen über die Sinnesfunctionen der menschl. Haut. Abhandl. der math.-phys. Classe der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 23. Bd. Leipzig 1896. p. 253 ff.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—12: Opuntia vulgaris.

Fig. 1. Epidermiszelle aus dem oberen Theil eines Staubblattes mit einer Fühlpapille; radialer Längsschnitt; Vergr. ca. 380.

Fig. 2. Epidermiszelle aus dem unteren Theil eines äusseren Staubblattes; Fühlpapille zu einem Fühltüpfel reducirt. Vergr. ca. 380.

Fig. 3. Epidermis des Staubfadens in der Oberflächenansicht; die kleinen Kreise entsprechen den Fühlpapillen. Vergr. 200.

Fig. 4 u. 5. Fühlpapillen am oberen Theil eines Staubfadens. Vergr. ca. 1000.

Fig. 6. Fühlpapille am unteren Theil eines äusseren Staubfadens. Vergr. ca. 1000.

Fig. 7. Theil einer Epidermiszelle mit Fühlpapille vom unteren Theil eines Staubfadens in der Oberflächenansicht; die Aussenwand an ihrer Innenseite mit einem feinmaschigen Rillennetz versehen. Vergr. ca. 700.

Fig. 8a—d. Fühlpapillen älterer Staubfäden.

Fig. 9. Theil eines Querschnittes durch den Staubfaden. Vergr. ca. 170.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Epidermiszelle mit Fühlpapille. Vergr. ca. 1000.

Fig. 11. Epidermiszelle mit endständiger Fühlpapille. Vergr. ca. 380.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Epidermiszelle des Griffels.

Fig. 13—15: Cereus speciosissimus.

Fig. 13. Grössere Fühlpapille des Staubfadens; Längsschnitt. Vergr. ca. 1000.

Fig. 14a u. b. Kleinere Fühlpapillen. Vergr. ca. 1000.

Fig. 15. Querschnitt durch eine Epidermiszelle mit der Fühlpapille.

Fig. 16—18: Portulaca grandiflora.

Fig. 16. Querschnitt durch eine Epidermiszelle des Staubfadens mit der Fühlpapille.

Fig. 17. Fühlpapille im turgorlosen Zustand der betreffenden Epidermiszelle.

Fig. 18. Epidermiszelle mit der Fühlpapille im lebenden turgescirenden Zustand.

Tafel II.

Fig. 1—8: Berberis vulgaris.

Fig. 1. Isolirtes Blumenblatt mit dem ihm opponirten Staubblatt; *n n* Nektarien. Vergr. 12.

Fig. 2. Epidermale Sinneszelle der Filamentoberseite; Querschnitt. An der Papillenbasis ist die Zellwand verdünnt. Vergr. ca. 1300.

Fig. 3. Desgleichen, nach schwacher Quellung mit verdünnter Schwefelsäure; das Hautgelenk an der Papillenbasis tritt noch deutlicher hervor. Vergr. ca. 1300.

Fig. 4a u. b. Tüpfelartige Membranverdünnung der Papillenwand in den Zellecken. Nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure und Färbung mit Pikrin-Anilinblau.

Fig. 5a u. b. Protoplasten zweier Sinneszellen in der Oberflächenansicht, nach Verquellung der Membran mittels Schwefelsäure; an den Zellecken sind die in die Fühltüpfel hineinragenden Plasmapapillen sichtbar. Färbung mit Pikrinanilinblau. Vergr. 900.

Fig. 6a u. b. Basaler Theil zweier Sinneszellen; Querschnitt. An den verdickten Innenwänden treten in den Schliesshäuten ganz seichter Tüpfel Plasmaverbindungen auf.

Fig. 7. Sinnesepithel der Filamentoberseite in der Flächenansicht. Vergr. 320.

Fig. 8. Hautgelenk an der Papillenbasis.

Fig. 9—11: Abutilon striatum.

Fig. 9. Epidermale Sinneszelle des Staubfadens; Längsschnitt. Links das akroskope, rechts das basiskope Zellende. Cuticula grau. Das Hautgelenk an beiden Zellenden nicht verbogen. Vergr. ca. 1000.

Fig. 10. Desgleichen; das beiderseitige Hautgelenk ist infolge eines Druckes auf die Aussenwand verbogen. Vergr. ca. 1000.

Fig. 11. Theil eines Querschnittes durch zwei benachbarte Sinneszellen. Die sehr dicke, gefältelte Cuticula wird an den Rändern der Aussenwände sehr zart.

Fig. 12—15: Centaurea jacea.

Fig. 12. Unterer Theil eines Fühlhaares des Filamentes; Querschnitt durch das Filament. Vergr. ca. 400.

Fig. 13. Desgleichen; Längsschnitt durch das Filament. Vergr. 400.

Fig. 14. Querschnitt durch ein Fühlhaar. Vergr. 440.

Fig. 15. Fühlpapille eines Filamentes; Längsschnitt. Vergr. 420.

Fig. 16. Kurzes Fühlhaar eines Filamentes von Centaurea montana.

Fig. 17—19: Centaurea Cyanus.

Fig. 17. Kurzes Fühlhaar eines Filamentes. Vergr. 450.

Fig. 18 u. 19. Fühlpapillen eines Filamentes. Vergr. 430.

Fig. 20. Kurzes Fühlhaar eines Filamentes von Centaurea orientalis; Hautgelenk einseitig entwickelt. Vergr. 500.

Fig. 21. Stark reducirtes Fühlhaar eines Filamentes von C. orientalis mit beiderseitigem Hautgelenk. Vergr. 500.

Fig. 22. Fühlpapillen eines Filamentes von Echenais carlinoides.

Tafel III.

Fig. 1—7: Catasetum Darwinianum.

Fig. 1. Männliche Blüte von vorn; *s* Säule, *aa* Antennen, *l* Labellum, *g* Grube im Labellum. Vergr. 1,5.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch die Säule und das Labellum; *sb* Staubblatt, *st* Stielchen (Stipes), *k* Klebscheibe, *a* Antenne, *h* Höcker des Labellums, *g* Grube des Labellums. Vergr. 2,7.

Fig. 3. Epidermiszellen und subepidermale Zelle von dem höckerigen Theil der Oberseite des Labellums. Vergr. 400.

Fig. 4. Endstück einer Antenne mit Fühlpapillen. Vergr. 230.

Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte einer Antenne. Vergr. 75.

Fig. 6. Querschnitt durch den Rand des Antennenbandes aus der Mitte desselben. Vergr. ca. 370.

Fig. 7. Epidermale Sinneszelle der Antenne mit der Fühlpapille (radialer Längsschnitt). Vergr. 430.

Fig. 8. Säule von Catasetum macrocarpum von vorn.

Fig. 9—14: Catasetum sp. (unbestimmte Art).

Fig. 9. Längsschnitt durch die Blüte; *l* Labellum, *s* Säule, *a* Antennen. Vergr. 2,3.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Antenne ca. 3 mm unter der Spitze; mechanisches Gewebe dunkel. Vergr. ca. 100.

Fig. 11. Theil eines solchen Querschnittes mit mechanischem Gewebe; stärker vergrössert.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Antenne ca. 1 mm unter der Spitze; mechanisches Gewebe dunkel. Vergr. 70.

Fig. 13. Querschnitt durch die Säule in der Insertionshöhe der Antenne; *a* Antennenband quer durchschnitten, *g* Gelenk der Antennenbasis.

Fig. 14. Spitze einer Antenne. Vergr. ca. 200.

Fig. 15—18: Mormodes Buccinator.

Fig. 15. Seitenansicht der Blüte; *s* gedrehte Säule, *l* Labellum. Vergr. 1,4.

Fig. 16. Spitze der Säule mit dem keulenförmigen Anhängsel (*k*); bei *i* die Insertionsstelle des abgerissenen Filamentes; *ff* Fühlhaare. Vergr. 20.

Fig. 17. Fühlhaar mit basalem Hautgelenk. Vergr. 280.

Fig. 18. Unterer Theil eines Fühlhaares. Vergr. 420.

Tafel IV.

Fig. 1—6: Biophytum sensitivum (Graz).

Fig. 1. Blattspindelstück mit einem Fiederblattpaar; die grösseren Haare sind die Fühlhaare.

Fig. 2. Fühlhaar einer Blättchenspreite von der Seite gesehen. Vergr. 250.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch ein Fühlhaar der Blattspindel. Vergr. 250.

Fig. 4 u. 5. Mediane Längsschnitte durch Fühlhaare der Blättchenspreite. Vergr. 280 u. 130.

Fig. 6. Gewöhnliches kleines Haar der Blattspindel; Längsschnitt. Vergr. 300.

Fig. 7. Fühlhaar auf dem Gelenk eines Fiederblättchens von Biophytum sensitivum (Buitenzorg). Längsschnitt durch das Gelenk. Vergr. 220.

Fig. 8—13: Mimosa pudica.

Fig. 8. Zweigstück mit einem primären Blattstielgelenk und den beiden Nebenblättern; die sensible Unterseite des Gelenkpolsters mit den Fühlborsten ist dem Beschauer zugekehrt. Schwach vergrössert.

Fig. 9 u. 10. Mediane Längsschnitte durch zwei Fühlborsten mit sensiblem Zellpolster an der Basis (3. Typus). Vergr. 300 u. 360.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch die Basis einer Borste am Rande eines Nebenblattes. Vergr. 300.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine einfacher gebaute Fühlborste (2. Typus). Vergr. 300.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch die Basis eines primären Blattstielgelenkes; *rr* Ringfurche an der Gelenkbasis; *f* Fühlborste (?) mit Gelenk auf dem an die Ringfurche angrenzenden Walle.

Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch eine als Stimulator fungirende Borste auf der Unterseite eines primären Blattstielgelenkes von Mimosa Spegazinii.

Tafel V.

Fig. 1—5: Sparmannia africana.

Fig. 1. Inneres Staubblatt; Filament mit kurzen, zahnartigen Vorsprüngen. Vergr. ca. 20.

Fig. 2 u. 3. Aeussere Staubblätter; die zahnartigen Vorsprünge sind grösser. Vergr. ca. 20.

Fig. 4. Staminodium. Vergr. ca. 20.

Fig. 5. Zahnartiger Vorsprung eines Filamentes im Längsschnitt. Vergr. 200.

Fig. 6. Blüte von Stylidium adnatum vor Auslösung der Schnellbewegung der Columna; *l* Labellum.

Fig. 7. Desgleichen nach erfolgter Schnellbewegung. Vergr. 7,5.

Fig. 8. Oberflächenansicht einiger Epidermiszellen der Columna von Stylidium graminifolium mit Fühlpapillen.

Fig. 9. Einzelne Fühlpapille; Längsschnitt.
Fig. 10. Oberer Theil einer Epidermiszelle an einer Flanke des Narbenlappens von Goldfussia anisophylla; Längsschnitt.

Fig. 11—14: Bryonia alba.

Fig. 11a, b, c. Epidermiszellen der sensiblen Seite einer Ranke mit Fühltüpfeln (Haupt- und Nebentüpfel). Vergr. 640.
Fig. 12a u. b. Epidermiszellen der nicht sensiblen Seite einer Ranke. Vergr. 640.
Fig. 13a u. b. Haupttüpfel der sensiblen Rankenseite im Längsschnitt.
Fig. 14. Tüpfel in der Aussenwand einer Epidermiszelle auf der nicht sensiblen Rankenseite; Längsschnitt.
Fig. 15. Fühltüpfel einer Ranke von Cyclanthera explodens; Längsschnitt.

Fig. 16—18: Cucurbita Pepo.

Fig. 16. Oberflächenansicht einiger Epidermiszellen auf der sensiblen Rankenseite mit Fühltüpfeln.
Fig. 17. Querschnitt durch eine solche Epidermiszelle nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure.
Fig. 18a—d. Fühltüpfel mit Kalkoxalatkryställchen; Längsschnitt.
Fig. 19. Fühltüpfel von Lagenaria vulgaris; Längsschnitt.
Fig. 20. Desgleichen. Oberflächenansicht.
Fig. 21. Querschnitt durch eine Epidermiszelle der sensiblen Rankenseite von Urvillea ferruginea.
Fig. 22a u. b. Oberflächenansicht zweier Epidermiszellen der sensiblen Rankenseite von Urvillea ferruginea. Die verdünnten Membranpartien (Fühltüpfel und Fühlspalten) sind grau gehalten. Nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge. Vergr. 800.
Fig. 23. Epidermiszellen eines rankenden Zweiges von Hippocratea paniculata. Die mittlere Zelle mit dünner Aussenwand enthält einen Kalkoxalatkrystall. Querschnitt.
Fig. 24. Epidermiszellen einer Ranke von Entada scandens. Querschnitt.

Tafel VI.

Fig. 1—9: Aldrovandia vesiculosa.

Fig. 1. Querschnitt durch die Mittelrippe des Blattes mit einer Fühlborste. Vergr. 140.
Fig. 2. Reizpercipirendes Gelenk einer Fühlborste im lebenden Zustande. Vergr. 840.
Fig. 3. Desgleichen nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge; die zarten Aussenwände der Gelenkzellen sind stark gequollen.
Fig. 4. Desgleichen nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung. Die verschiedene Intensität der Violettfärbung ist durch die verschiedenen grauen Töne angedeutet. Die gequollenen Aussenwände der Gelenkzellen sind farblos geblieben.

Fig. 5—7. Plasmaverbindungen zwischen den Gelenkzellen und den basalwärts angrenzenden mechanischen Zellen der Fühlborste. Nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure und Färbung mit Pikrinanilinblau. Vergr. ca. 1200.

Fig. 8. Desgleichen, bei nur ganz schwacher Quellung der Querwand.

Fig. 9. Basis einer Fühlborste. Vergr. 530.

Fig. 10—11: Dionaea muscipula.

Fig. 10. Längsschnitt durch den basalen Theil einer Fühlborste. Vergr. 440.

Fig. 11. Oberflächenansicht des Gelenkes der Fühlborste. Die Cuticula der reizpercipirenden Zellen ist an ihrer Innenseite mit sehr kleinen Zähnchen versehen.

Fig. 12—14: Drosophyllum lusitanicum.

Fig. 12. Querschnitt durch zwei Zellen der epidermalen Drüsenschicht einer gestielten Drüse. Die Cuticula ist fein porös. Nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge. Vergr. ca. 600.

Fig. 13. Oberflächenansicht zweier Zellen der epidermalen Drüsenschicht einer gestielten Drüse. Nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge.

Fig. 14. Desgleichen von einer sitzenden Drüse.

Fig. 15—18: Drosera rotundifolia.

Fig. 15a u. b. Isolirte Protoplasten der seitenständigen Drüsenzellen eines flächenständigen Tentakels in der Seitenansicht. Auf der Oberseite eine Reihe von Plasmafortsätzen, die in die randständigen Tüpfel hineinragten. Nach Verquellung der Membranen mit verdünnter Schwefelsäure. Vergr. ca. 900.

Fig. 16. Desgleichen; die betreffene Zelle war mehr scheitelwärts gelegen. Vergr. ca. 900.

Fig. 17. Isolirter Protoplast einer scheitelständigen Drüsenzelle. Vergr. ca. 900.

Fig. 18. Oberflächenansicht einiger seitenständiger Drüsenzellen. Vergr. ca. 900.

Fig. 19—20: Drosera longifolia.

Fig. 19. Isolirte Protoplasten zweier seitenständiger Drüsenzellen. Nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure und Färbung mit Pikrinanilinblau. Vergr. ca. 1000.

Fig. 20. Isolirter Protoplast einer scheitelständigen Drüsenzelle. Behandlung wie vorhin. Vergr. ca. 1000.

Fig. 21—22: Drosera dichotoma.

Fig. 21. Oberflächenansicht zweier seitlicher Drüsenzellen des Köpfchens. Behandlung mit Javelle'scher Lauge.

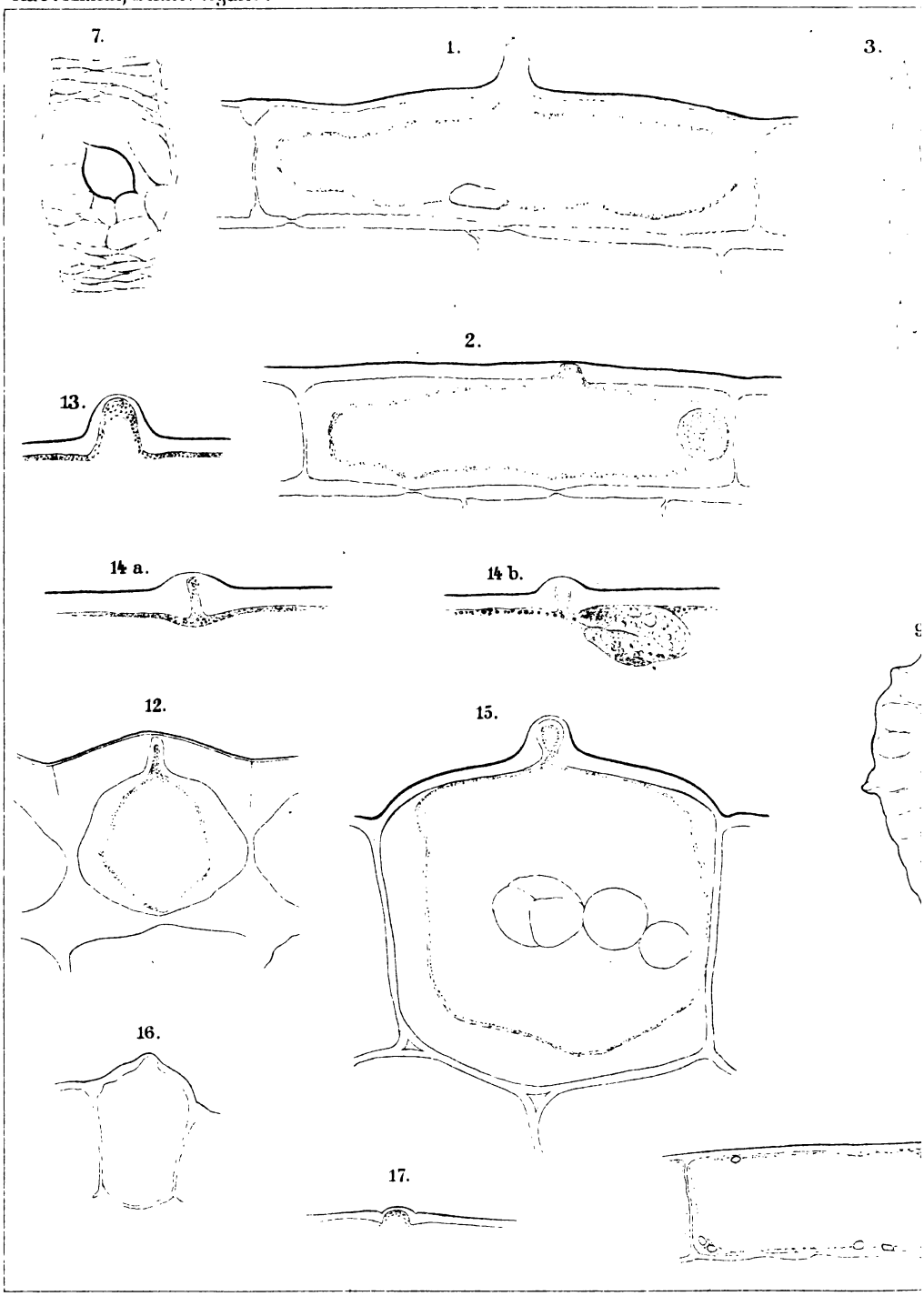
Fig. 22. Oberflächenansicht einiger scheitelständiger Drüsenzellen.

Fig. 23. Tasthaar eines Fühlers von Rhapigaster griseus (Wanze); *h* Haarkörper, *g* das von einem dünnen Chitinhäutchen gebildete Hautgelenk, *ch* Chitinpanzer, *hyp* Hypodermiszellen, *t* Terminalstrang. Vergr. 640.

Namensverzeichniss der untersuchten Pflanzen.

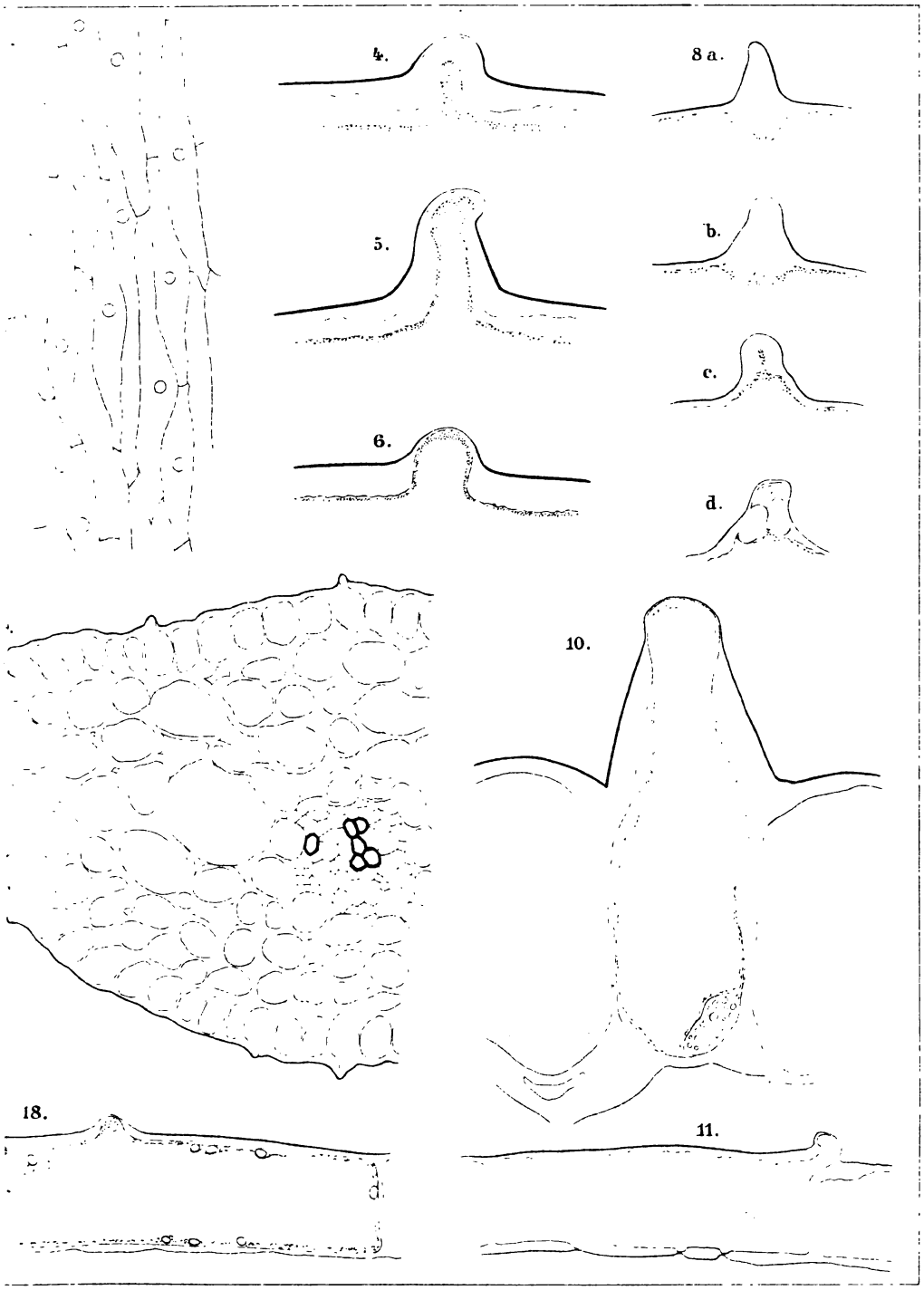
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Haberlandt, Sinnesorgane.



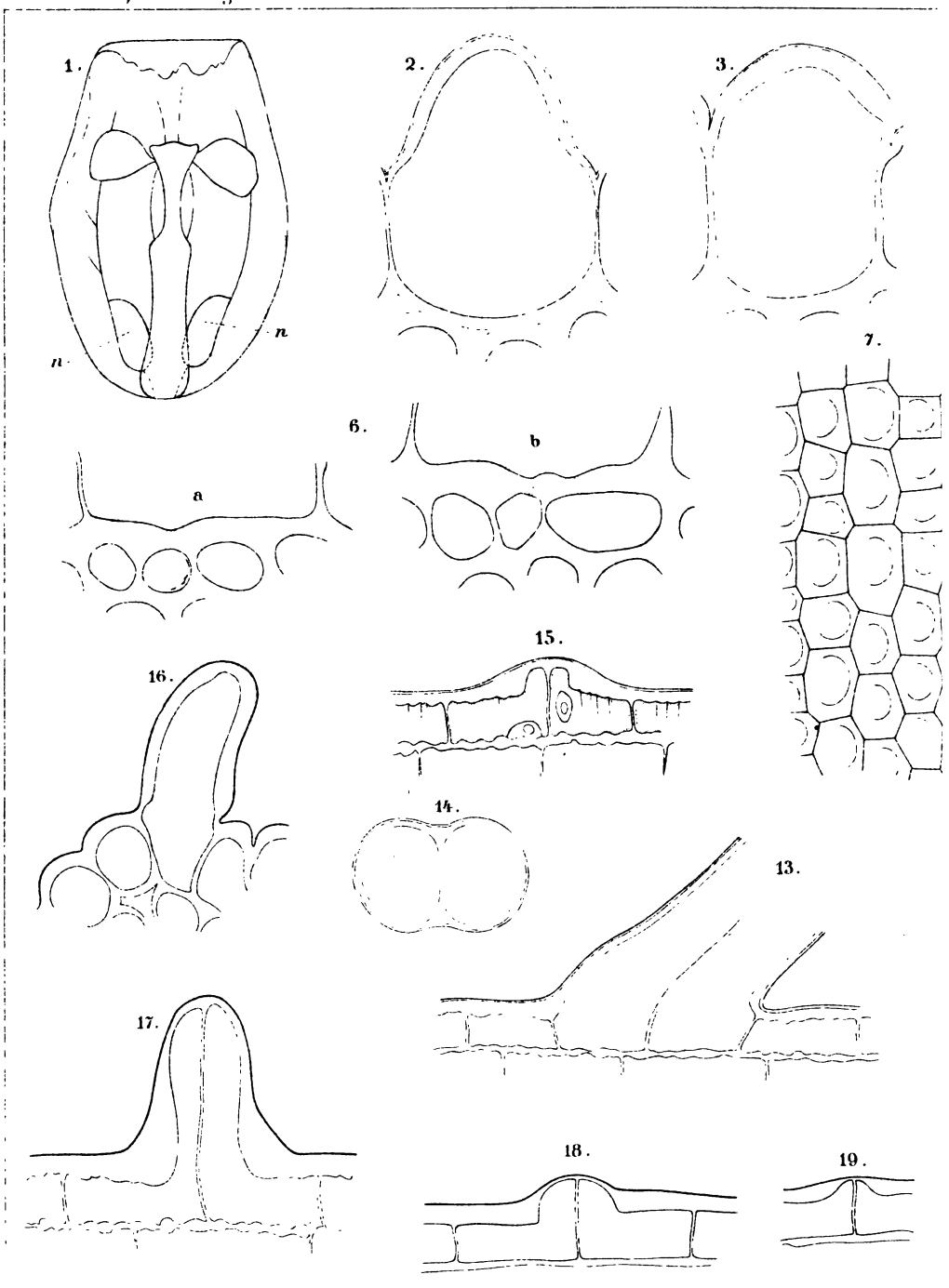
Haberlandt del.

Verlag von Wilhelm E

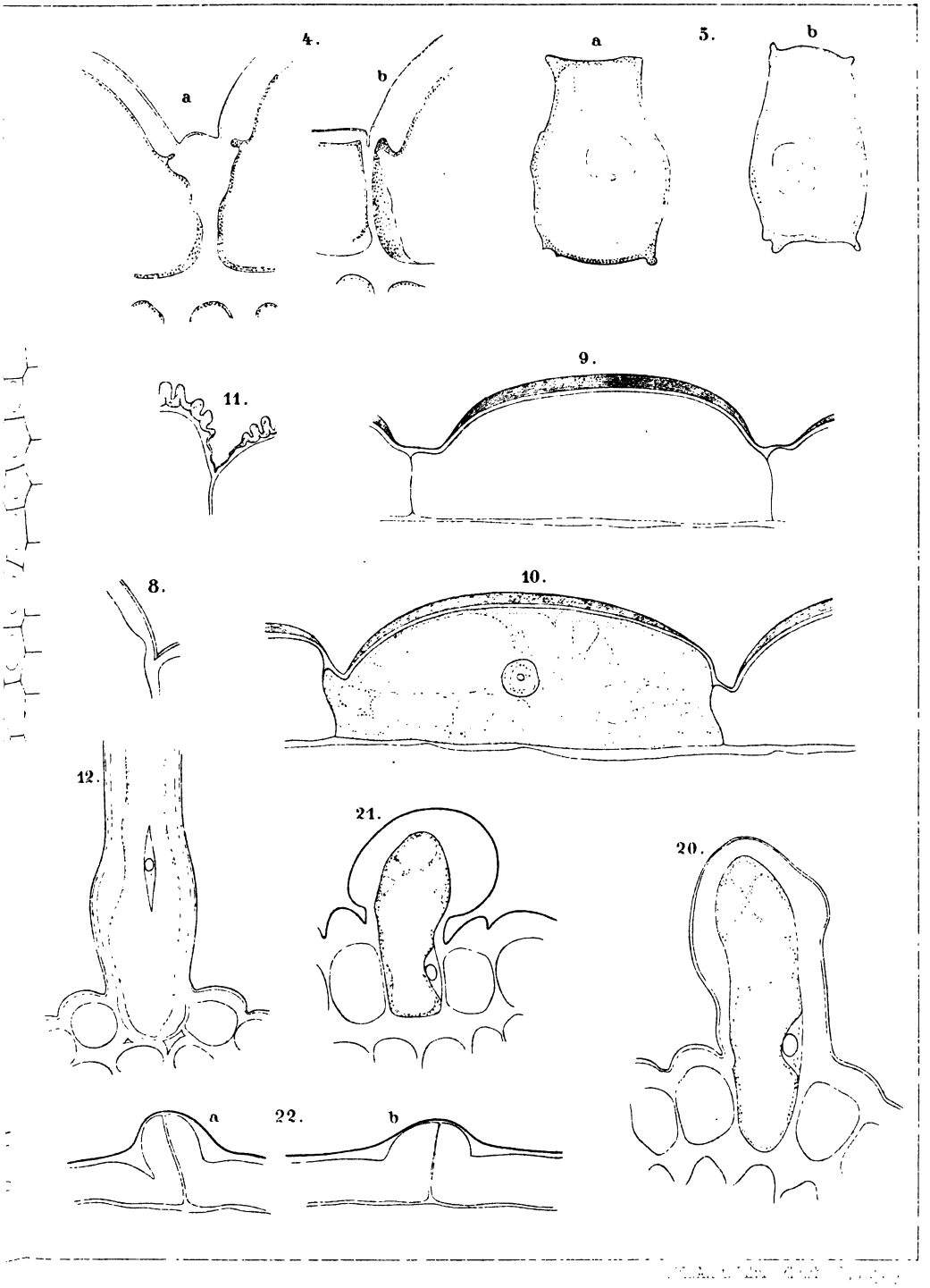


ngelmann in Leipzig.

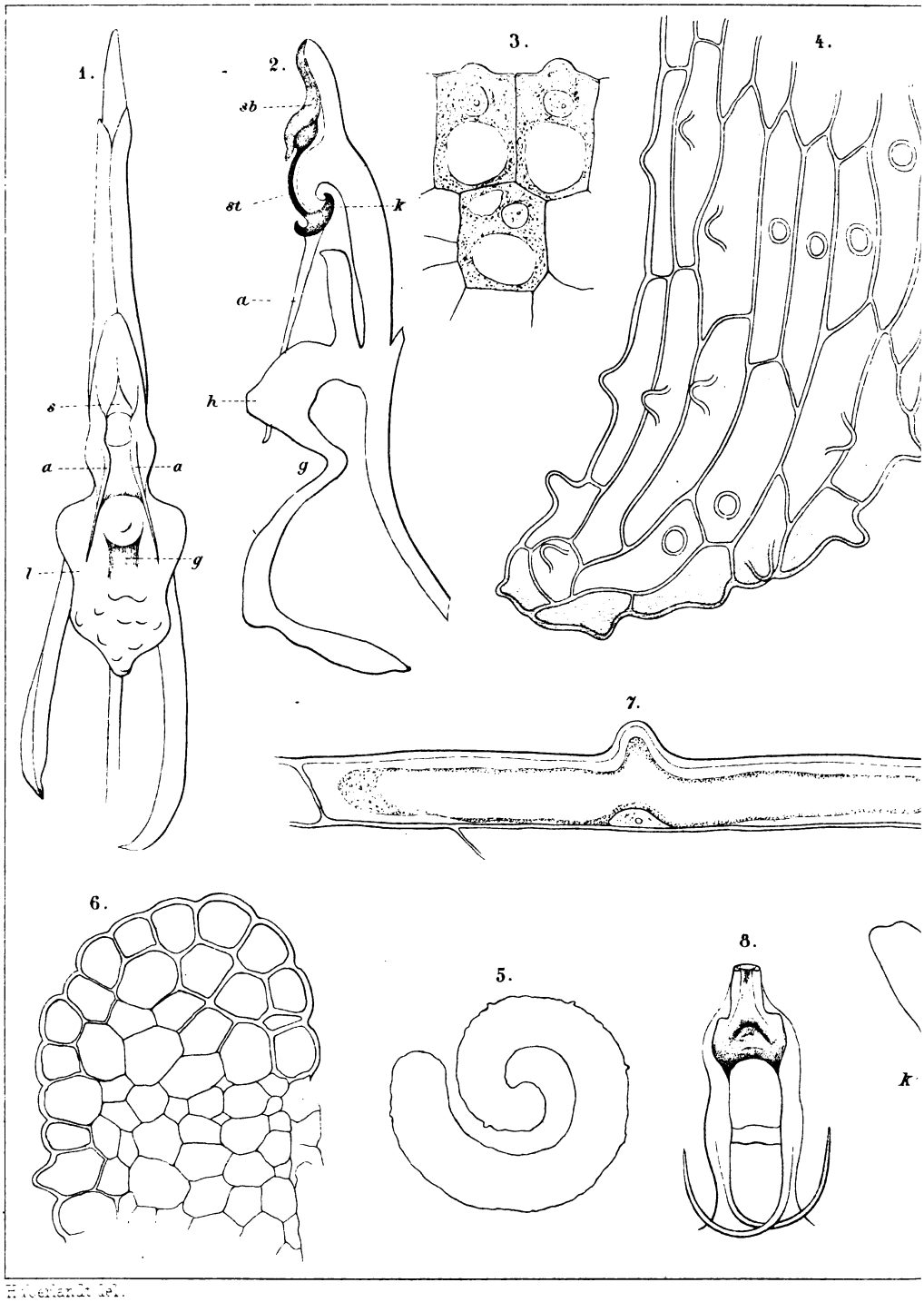
Haberlandt, Sinnesorgane.



Wilhelm E

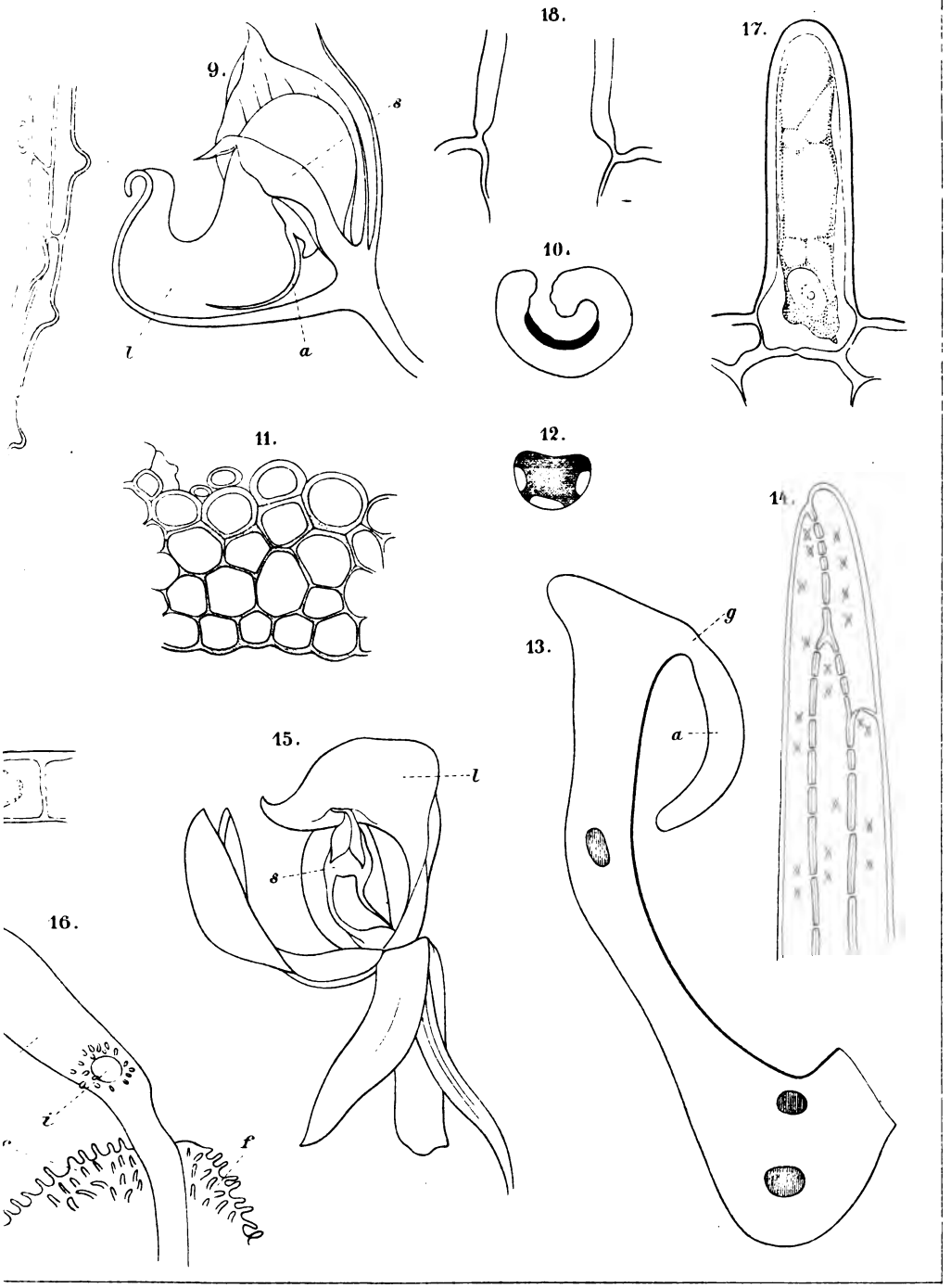

4.
a
b
5.
a
b
9.
11.
8.
10.
12.
21.
20.
22.
a
b

Haberlandt, Sinnesorgane.



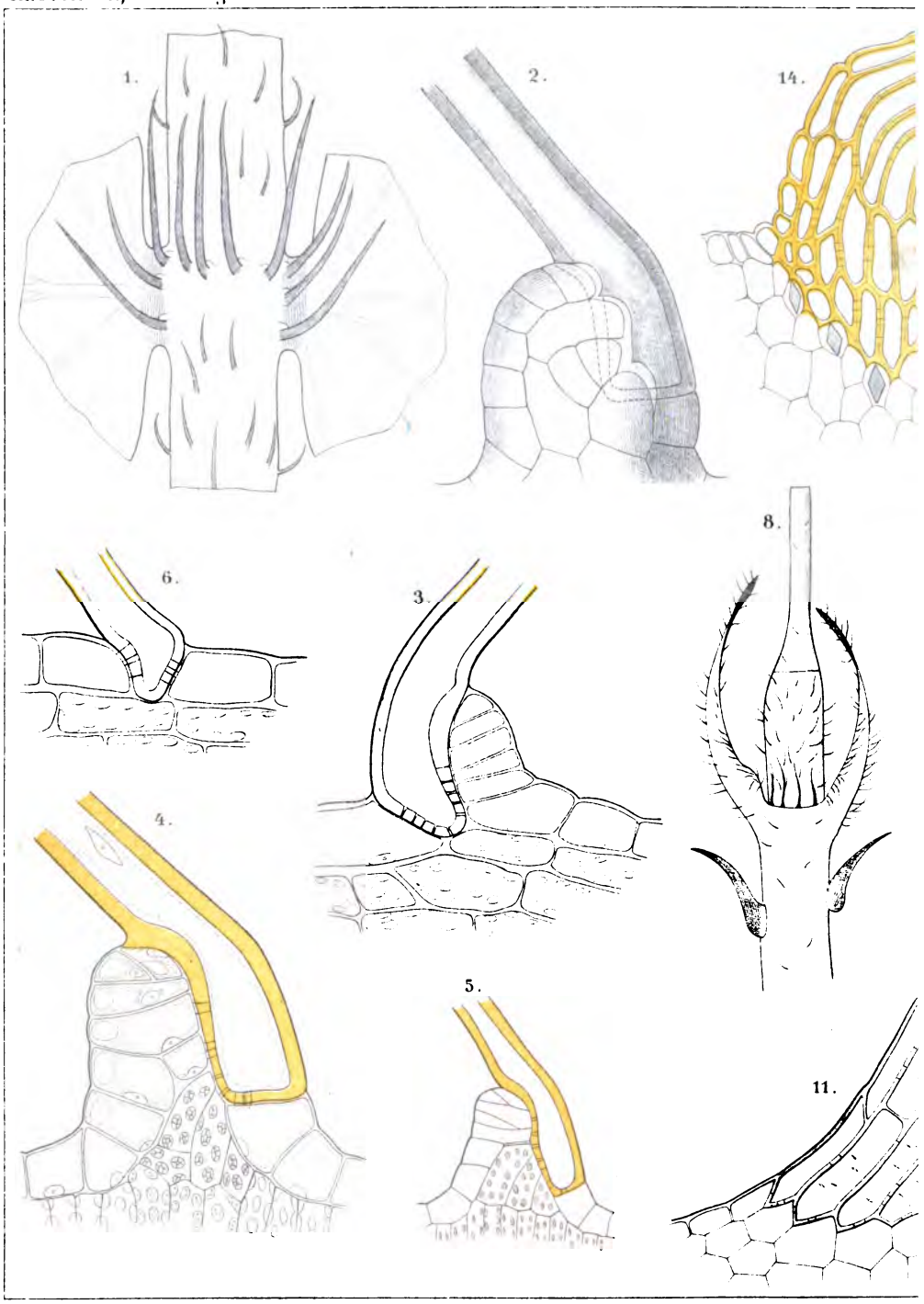
H. Weirlandt lith.

Verlag v. Wilhelm E.



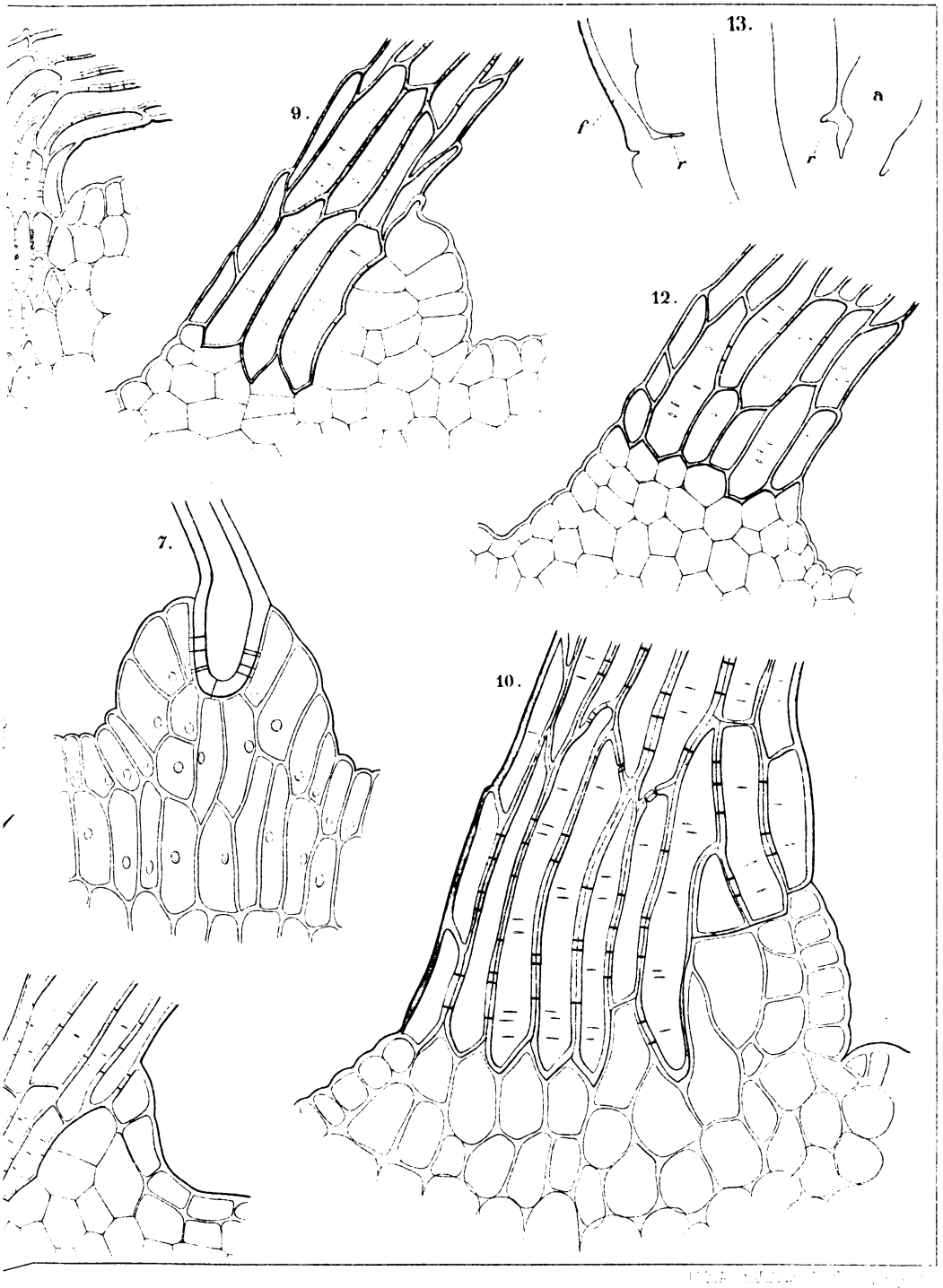
elmann in Leipzig.

Haberlandt, Sinnesorgane.



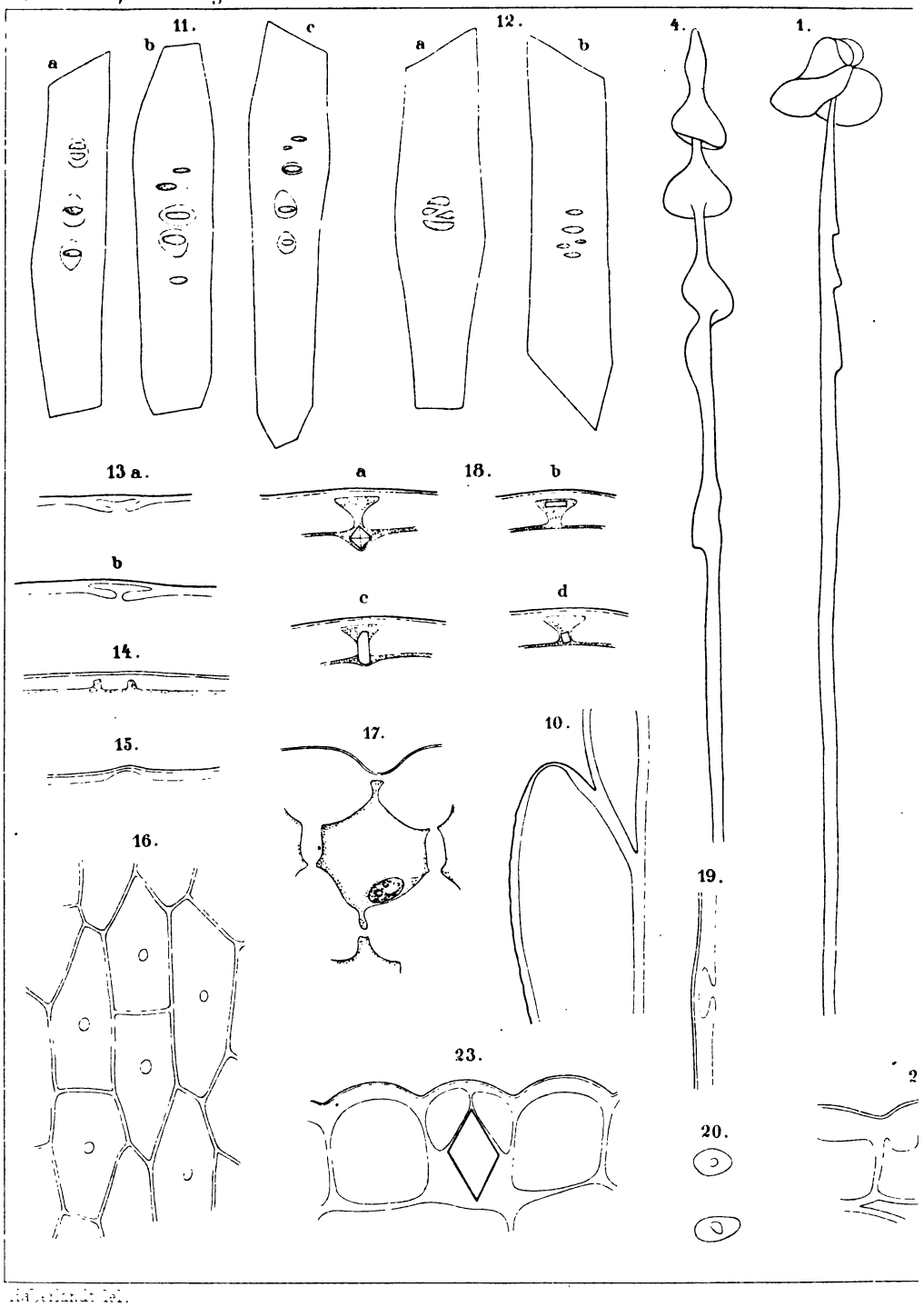
Haberlandt del.

Verlag von Wilhelm En



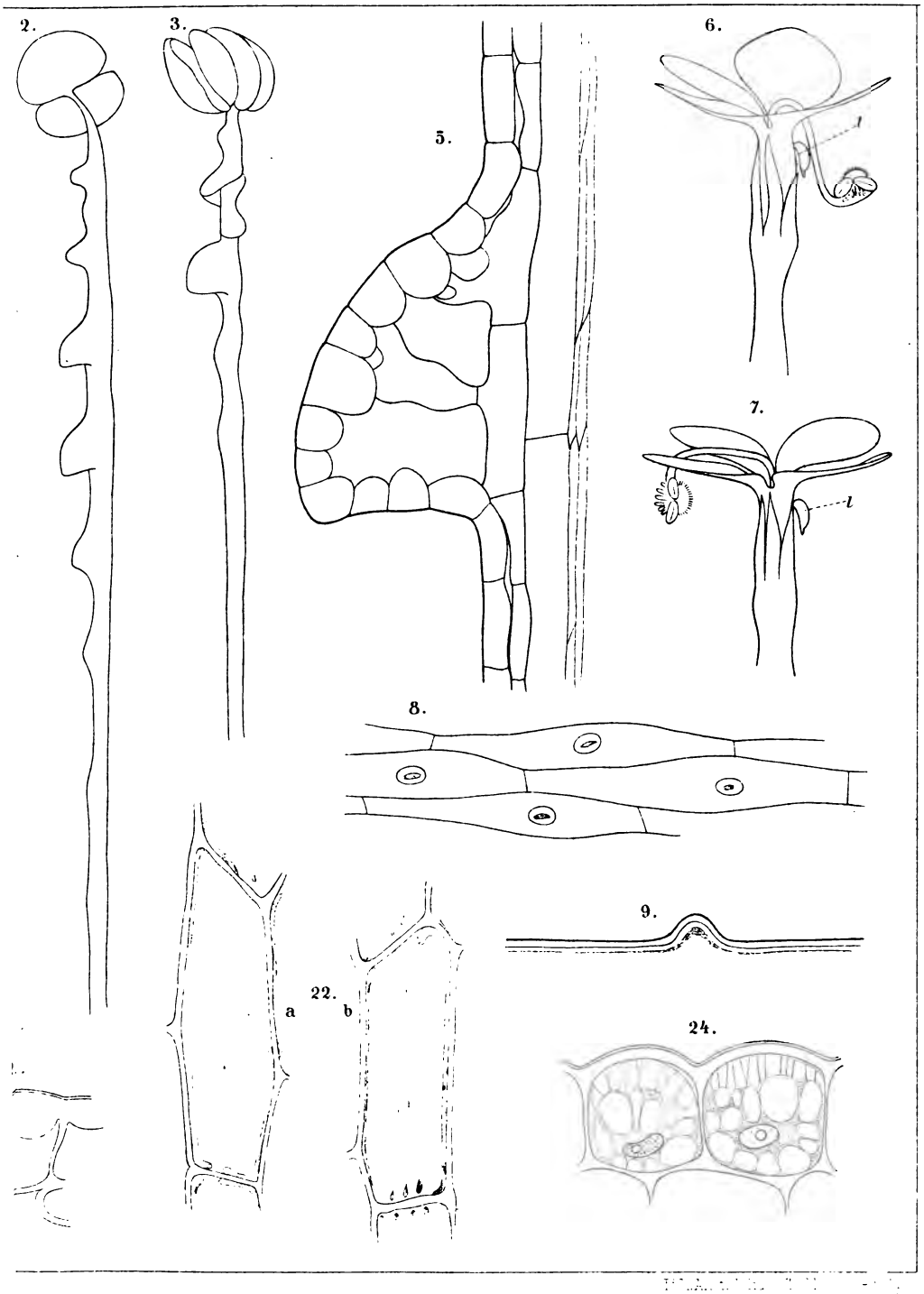
n Eurlmann in Leipzig.

Haberlandt, Sinnesorgane.



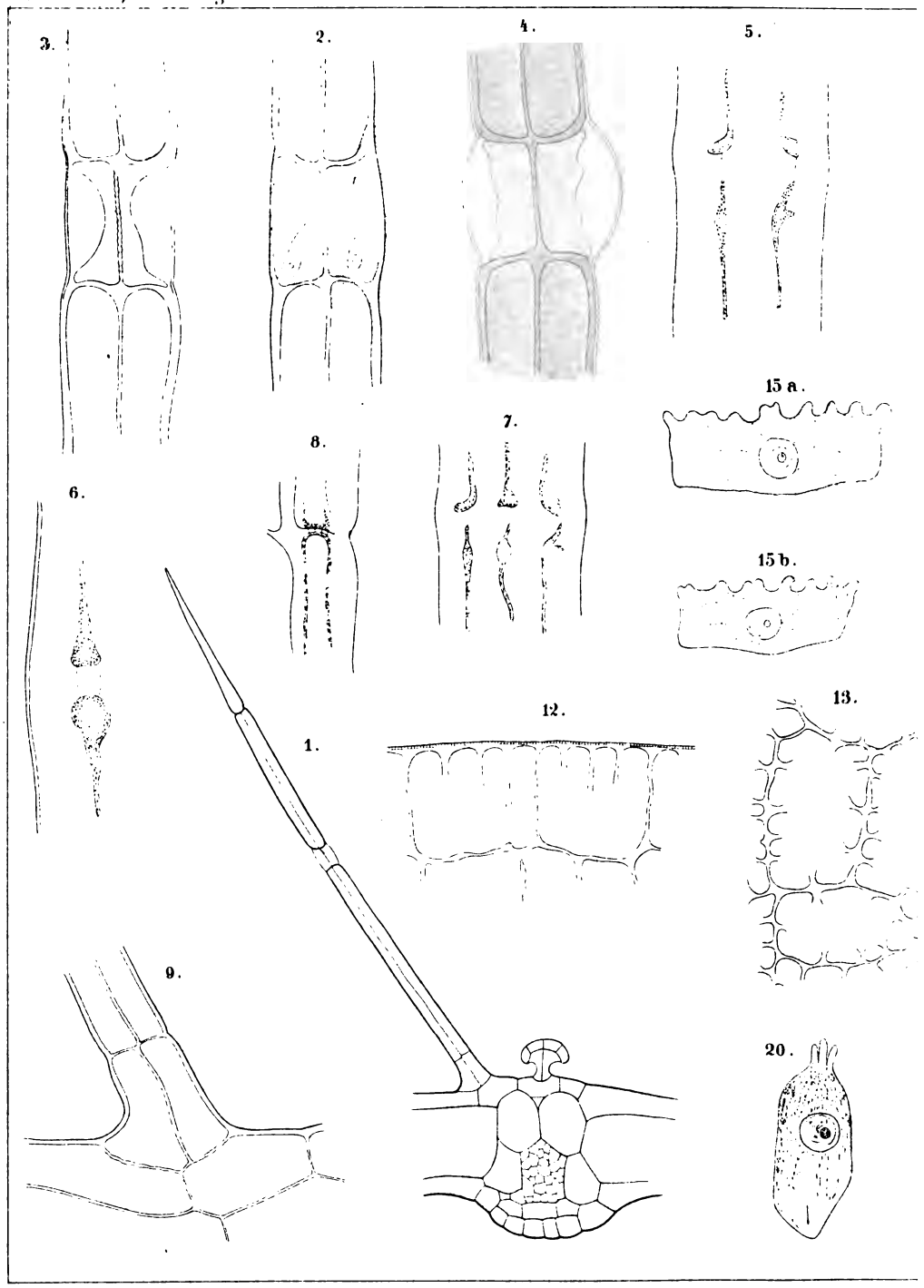
Haberlandt del.

Verlag v. Wilhelm Er



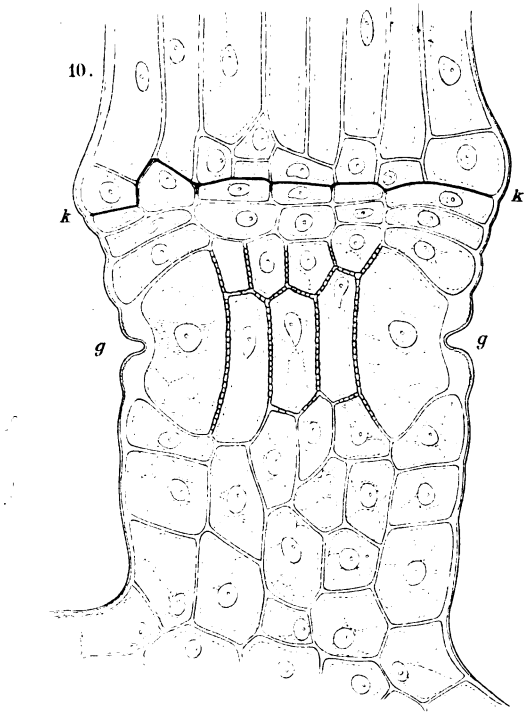
ehnauu

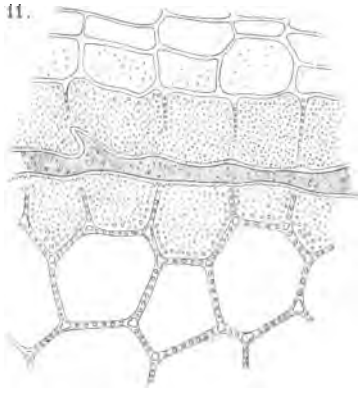
Haberlandt, Sinnesorgane.

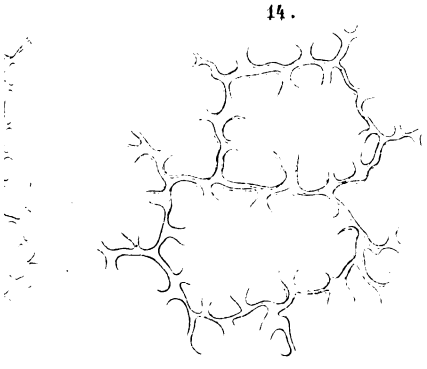


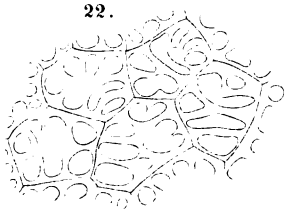
Haberlandt del.

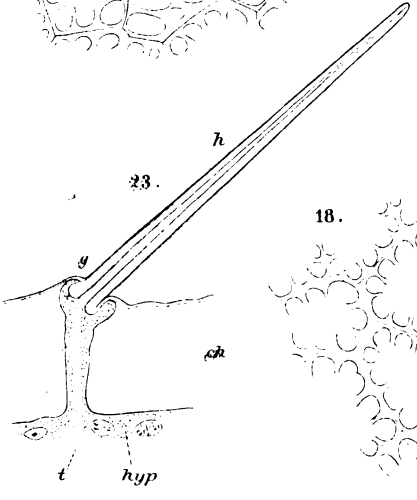
Verlag von Wilhelm En

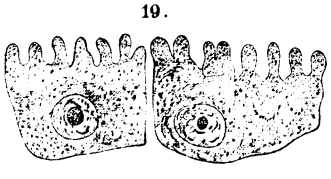


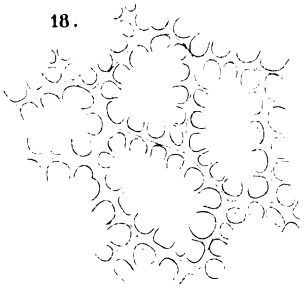












Engelmann in Leipzig