Über den Fleischleffekt bei Pflanzen.

Von
Kurt Stern.

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

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 15. Oktober 1921.)

Schließt oder öffnet man den primären Kreis eines Induktionsapparates, so entstehen bekanntlich in der sekundären Spule elektromotorische Kräfte, die proportional der Steilheit der Intensitätsänderung des primären Stromes sind. In der nebenstehenden Abb. 1a sei der Stromverlauf des primären Stromes bei Schließung (A) und Öffnung (B) dargestellt, und zwar als Abszisse die Zeit, als Ordinate die Stromintensität. Der bei der Schließung des primären Stromes in der primären Spule selbst entstehende Induktionsstrom wird, da er dem primären Strom entgegengerichtet ist, dessen Ansteigen verzögern und demgemäß wird die Kurve nicht steil sondern flach ansteigen. Beim Öffnen kann der entstehende, dem primären Strom

Abb. 1 a u. b.
Nach Garten. Erklärung im Text.

gleichgerichtete, Öffnungsextrastrom das Verschwinden des primären Stromes nur hemmen während der kurzen Zeit der Trennung der Kontaktflächen, die bei starken Strömen ein wenig durch den auftretenden Öffnungsfunken verlängert werden kann. Der Stromabfall ist also erheblich rascher als der Stromanstieg. In Abb. 1b ist der entsprechende Verlauf im sekundären Kreis dargestellt, wenn die sekundäre Spule metallisch geschlossen ist. Infolge des langsamen Anstieges des primären Stromes entsteht ein langsam an- und absteigender Schließungsinduktionsschlag mit verhältnismäßig niedrigem Maximum der Stromintensität, dagegen infolge der größeren Steilheit der Änderung des primären Stromes beim Öffnen ein steil an- und absteigender Öffnungsinduktionsschlag mit verhältnismäßig hoher maximaler elektromotorischer Kraft bzw. Intensität. Die von der Abszissenachse und der Intensitätskurve eingeschlossenen Flächen, die die Elektrizitätsmengen

des S- bzw. Ö-Schlages darstellen, sind gleich, und man erhält infolgedessen an einem in den sekundären Kreis eingeschalteten ballistischen Galvanometer für S- und Ö-Schläge gleiche Ausschläge, da dessen Ausschläge unabhängig von der zeitlichen Intensitätsverteilung den durchgehenden Elektrizitätsmengen proportional sind.

Fleischl¹⁾ hat nun den sekundären Kreis nicht metallisch, sondern durch lebende Gewebe, Nerven, geschlossen und gefunden, daß nunmehr die Galvanometerausschläge nicht mehr gleich sind, sondern daß bei Einzelschlägen der Ausschlag des Galvanometers beim Ö-Schlag größer ist als beim S-Schlag, und daß bei rascher Aufeinanderfolge von S- und Ö-Schlägen (Einschalten eines Wagnerschen Hammers in den primären Kreis) ein Ausschlag im Sinne der Richtung des Ö-Schlages auftritt. Dieser „Fleischleffekt“ ist erst von einer gewissen Stromstärke an merklich und wächst mit steigender Stromstärke. Er tritt, wenn auch viel schwächer, an toten tierischen Geweben, ja sogar an mit Flüssigkeit gefüllten Capillaren auf [Cremer²⁾]. An pflanzlichen Objekten sind Untersuchungen über den Fleischleffekt, soweit mir bekannt, noch nicht angestellt, nur Cremer gibt an, daß er den Effekt auch an Pflanzen gefunden hat. Bei Gelegenheit einer Untersuchung über die Reizwirkung von Ö- und S-Schlag auf Berberisstaubfäden, bei denen gleichzeitig auch die durchgehenden relativen Elektrizitätsmengen gemessen wurden, beobachtete ich³⁾, daß ganz entsprechend dem Nerven auch dieses pflanzliche Gewebe eine stärkere Reizwirkung des Ö-Schlages zeigt und, in den sekundären Kreis eingeschaltet, Ungleichheit der Ausschläge für Ö und S bewirkt, so daß auch hier die beim Ö-Schlage durchgehende Elektrizitätsmenge größer ist als die beim S-Schlage hindurchgehende. Diese Erscheinung wurde näher untersucht, sowohl bei reizbaren wie bei nicht reizbaren Geweben.

Versuchsanordnung.

In den primären Kreis eines Funkeninduktors (Boas' „Intensiv-Funkeninduktor“ mit 15 cm Schlagweite bei maximaler Belastung) waren drei parallel geschaltete Akkumulatoren von 2,1 V, ein Amperemeter, ein Regulierwiderstand und ein Quecksilberschlüssel hintereinander geschaltet (Abb. 2). In den sekundären Kreis waren die mittleren Klemmen einer Wippe mit den Polen der sekundären Spirale verbunden, zwei seitliche Klemmen führten zu einem Quecksilberschlüssel, der als Kurzschlußschlüssel diente und das Abblenden von Ö- bzw. S-Schlag nach Wunsch gestattete. Von den zwei anderen Klemmen der Wippe war die eine mit einer Elektrode verbunden, während die andere zu einer Klemme eines regulierbaren Widerstandes (shunt) führte. Von der anderen Elektrode führte ein Draht zu einer zweiten Klemme des Shunt. Zwei weitere Drähte führten von

¹⁾ Fleischl v. Marxow, Ges. Abhandl. S. 290. 1893.

²⁾ Cremer, Zeitschr. f. Biol. **45**, 298 u. 511. 1904; **46**, 77. 1905 und Nagels Handbuch IV, 919. 1904.

³⁾ K. Stern, Zeitschr. f. Botan. **14**. 1922. Erscheint demnächst.

zwei weiteren Klemmen des Shunt zum Galvanometer (Spiegelgalvanometer von Hartmann & Braun mit objektiver Skalenablesung). Wurden also bei geöffnetem Kurzschlußschlüssel die Elektroden direkt miteinander verbunden, so ging der Induktionsschlag vom positiven Pol der sekundären Spule aus durch die Wippe, die Elektroden, den Shunt, das Galvanometer zur Wippe und zum negativen Pol zurück. Durch Veränderung des Widerstandes des shunts konnten fünf verschiedene Empfindlichkeiten des Galvanometers erhalten werden. Die Elektrizitätsmengen, die bei diesen 5 Empfindlichkeiten durch gleiche Skalenausschläge angezeigt wurden, verhielten sich wie 1:10:100:1000:10 000. Wenn bei zu großer Elektrizitätsmenge und Empfindlichkeit der Lichtfleck über das Ende der Galvanometerskala hinausgewandert wäre, so würde also auf geringere Empfindlichkeit eingestellt. In den Tabellen sind, anstatt jedesmal Skalenausschlag und Empfindlichkeit anzugeben, alle Skalenausschläge für ein- und dieselbe Empfindlichkeit berechnet angegeben. Die Berechnung erfolgt, je nachdem ob bei höherer oder

Abb. 2. A – Akkumulator, R – Regulierwiderstand, Pr – primäre, Se – sekundäre Spirale, Am – Amperemeter, S = Schlüssel, W = Wippe, N = Nadelelekt., Sh – Shunt, G – Galvanometer.

niedrigerer Empfindlichkeit beobachtet wurde als bei der der Berechnung zugrunde gelegten, durch Dividieren oder Multiplizieren des beobachteten Ausschlags mit 10 oder einer Zehnerpotenz. Durch Umlegen der Wippe im sekundären Kreis wurde es erreicht, daß alle Ausschläge nach derselben Richtung zeigten, so daß eventuelle Verschiedenheiten im Galvanometerausschlag nach beiden Richtungen nicht berücksichtigt zu werden brauchten. Der sekundäre Kreis war durch Glasplatten und Führung der Drähte über Glasröhren isoliert.

Benutzt wurden bei den folgenden Versuchen drei Arten von Elektroden:

1. polarisierbare Nadelelektroden;
2. unpolarisierbare Fadenelektroden;
3. unpolarisierbare Flüssigkeitselektroden.

Die Nadelelektroden bestanden aus Nähnadeln, an die die Zuleitungsdrähte angelötet waren, und die bis auf die etwa 2 cm hinausragenden Spitzen in Glasröhrchen eingeschmolzen waren. Als Fadenelektroden erwiesen sich die von Bose¹⁾ und mir²⁾ früher benutzten für längere Versuche als nicht recht geeignet. Da dieselben aus einem Zinkstab bestehen, der in ein mit Bolus alba verschlossenes

¹⁾ Ch. J. Bose, Comparative Electrophysiology. London 1907.

²⁾ K. Stern, Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 34, 1. 1921.

mit Zinksulfat gefülltes Röhrchen taucht und der mit Knopscher Lösung oder Leitungswasser befeuchtete Faden direkt in den Boluspfropfen eingeknetet ist, so trocknen diese Fäden sehr leicht aus, was ihren Widerstand erheblich verändert und saugen leicht Zinksulfat nach. Ich habe deshalb doppelwandige Elektroden benutzt, die folgendermaßen gebaut sind (Abb. 3). Ein etwa 6 cm langes Glasröhrchen von 3 mm lichter Weite ist unten mit aufgebundener Schweinsblase

Abb. 3. B = Bindfaden,
Gl = Glas, Gu = Gummi,
K = Korkplättchen,
Sch = Schweinsblase,
Z = Zinkstäbchen.

verschlossen und mit konzentrierter Zinksulfatlösung gefüllt, in die ein amalgamierter Zinkstab taucht, der mittels eines Korkplättchens am oberen Ende des Röhrchens gehalten wird und eine Messingklemmschraube zur Aufnahme der Zuleitungsdrähte trägt. Über das obere Ende dieses Röhrchens ist ein Stück Gummischlauch von etwa 1 cm Länge gezogen. Ein zweites Röhrchen von etwa 10 mm lichter Weite und 6 cm Länge ist an seinem unteren Ende in ein kurzes capillares Stück ausgezogen, durch das ein Baumwollfaden gezogen ist, den ich meist durch einen lockeren Knoten innerhalb des Glasröhrchens befestige. Über das Ende des Röhrchens ist ebenfalls ein Gummischlauch gezogen. Nunmehr wird das weite Glasröhrchen etwa zu einem Drittel mit Knopscher Lösung gefüllt und durch Eintauchen in ein mit dieser Lösung gefülltes Becherglas so erhalten. Dann wird das enge Röhrchen hineingeschoben, und zwar so, daß der Gummiring an seinem oberen Ende sich halb über, halb unter dem oberen Ende des weiten Röhrchens befindet. Schließlich wird rasch der Gummischlauch des äußeren Röhrchens um einige Millimeter nach oben gedrückt, wobei er sich fest an den Gummiring des inneren Röhrchens anlegt und dadurch das Innere des weiten Röhrchens vor dem Eindringen von Luft schützt. Jetzt kann man das Ganze aus dem Becherglas herausnehmen, ohne befürchten zu müssen, daß die Knopsche Lösung ausfließt, da, sowie einige Tropfen abgetropft sind, die Luft in dem oberen Teil des Röhrchens verdünnt wird und infolgedessen der Überdruck der Außenluft ein weiteres Austropfen verhindert. Die Saugkraft des Fadens dagegen reicht hin, um den Faden stundenlang feucht zu erhalten. Die Elektroden werden in Korkplättchen gesteckt und diese an Stativen befestigt. Die beiden Gummischläuche werden zweckmäßig mit Fett gegeneinander gedichtet. Indessen haben sich auch diese Elektroden als nicht völlig geeignet erwiesen. Vor allem ist bei allen Faden-

völlig gleichbleibend und dadurch kommen oft erhebliche Schwankungen des Übergangswiderstandes zwischen Gewebe und Elektrode zustande.

Bei weitem die besten Resultate erhielt ich mit Flüssigkeits Elektroden. Solche sind in der tierischen Physiologie zum erstenmal von Munk, später von Bethe¹⁾ angewendet worden. Ich bediente mich einer von Bethe konstruierten Form (Abb. 4), die durch Abklemmen bzw. Öffnen von Hähnen es gestattet, den Strom bald durch das Gewebe, bald durch eine Flüssigkeitsröhre zu schicken und dadurch die Elektroden während eines Versuches auf Unpolarisierbarkeit zu prüfen und

¹⁾ cf. Schwarz, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **138**, 494. 1911.

die Verschiedenheit oder Gleichheit im Verhalten von Gewebe und Salzlösung bei der gerade zu untersuchenden Anordnung jederzeit feststellen zu können. Diese Elektroden bestehen aus zwei reagensglasähnlichen Röhren, an deren unterem Teil nach vorn zwei T-Stücke in gleicher Höhe angeschmolzen sind. Die unteren Enden der T-Stücke können durch U-förmig gebogene Capillaren verschiedener Länge und Weite mittels Gummischläuchen verbunden werden. Jedes T-Stück trägt einen Hahn, und zwar das eine in seinem unteren Teil, das andere im oberen Teil. Auf den beiden nach oben zeigenden Armen der T-Stücke sind Glasröhrchen mittels Gummistrümpfen aufgesetzt, deren obere Enden im gleichen Niveau liegen und eine schlitzförmige Einbuchtung haben, um bequem Pflanzenstengel aufnehmen zu können. In das untere Ende der reagensglasförmigen Teile sind Platindrähte eingeschmolzen, die außen eine Öse zum Aufnehmen der Zuleitungsdrähte bilden. Diese Platindrähte werden innen durch eine eingefüllte Hg-Schicht von etwa 5 mm überschichtet. Darüber wird mit einer Pipette eine Schicht von etwa 1 cm mit Knopscher Lösung gut durchgeschüttelten Kalomels eingefüllt und der ganze Apparat luftblasenfrei mit Knopscher Lösung gefüllt. Verbindet man nun durch einen Pflanzenteil die oberen Enden und schließt den unteren Hahn, so wird damit die leitende Verbindung der beiden Elektroden durch die verbindende Capillare abgesperrt und der Strom muß durch den Pflanzenteil gehen. Schließt man dagegen den oberen Hahn und öffnet den unteren, so wird die leitende Verbindung der Elektroden durch den Pflanzenteil abgesperrt und der Strom fließt durch die verbindende Capillare. In beiden Fällen ist der Widerstand des abgeklammten Teils so groß, daß der durch denselben fließende Strombruchteil für die meisten Messungen vernachlässigt werden kann. Die Schlauchverbindungen werden durch Fett und angezogene Drähte gedichtet.

Abb. 4. G – Gummischlauch, K – Capillare, Ka – Kalomel, Q – Quecksilber, P – Plathöse.

Versuchsergebnisse.

A. Versuche an Pflanzenteilen ohne Gelenke.

Zunächst wurden die Elektroden auf das Auftreten oder Nichtauftreten von Fleischleffekt geprüft. Dazu wurden je zwei Elektroden einer Art durch gegenseitige Berührung kurz geschlossen und bei vier wachsenden Stromstärken im primären Kreis je ein S- und Ö-Schlag in Zwischenräumen von 2 Minuten hindurchgeschickt, und zwar abwechselnd gleich und entgegengesetzt gerichtete S- und Ö-Schläge. Die Ergebnisse sind in der Tabelle I zusammengestellt; in derselben bedeuten: Amp. = Stromstärke im primären Kreis in Ampere, S = Schließungsschlag, Ö = Öffnungsschlag, die darunter stehenden Zahlen die Skalenausschläge.

Tabelle I.

Amp.	Nadelelektroden		Fadenelektroden		Flüssigkeitselektroden	
	s.	ö.	s.	ö.	s.	ö.
0,2	200	200	50	50	5	5
0,4	500	500	110	110	12	12
0,7	900	900	185	185	20,5	20,5
1,5	2050	2050	435	435	45	46

Wie man sieht, geben also die drei Elektrodenarten bei dem auch in den späteren Versuchen benutzten Stromstärkenintervall von 0,2—1,5 Amp. im primären Kreis bei Einzelschlägen praktisch gleiche Ausschläge für S- und Ö-Schlag¹⁾, und ein bei Einschalten von Geweben auftretender Fleischleffekt beruht sicher auf der Wirkung der Einschaltung dieses Gewebes. In der Tat trat bei Einschalten von beliebigen lebenden pflanzlichen Geweben stets der Fleischleffekt auf. Die Stärke des Effektes erwies sich von einer Reihe von Faktoren abhängig. In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse einer Reihe von Versuchen an einem Blattstielstück der Bohne (*Phaseolus vulgaris*) von etwa 5 cm Länge dargestellt. Es wurden stets gleichgerichtete S- und Ö-Schläge angewendet, indem zwischen zwei Schlägen stets die Wippe im sekundären Kreis umgelegt wurde. Die einzelnen Schläge folgten in einem Zeitraum von je 1 Minute. Die Fadenelektroden wurden 5 Minuten vor Beginn des Versuches angelegt, um einen eventuellen Einfluß der Quellung der Cuticula möglichst zu verringern. Unter „aufsteigend“ verstehe ich die Richtung von der Basis zur Spitze des Blattes, unter „absteigend“ die umgekehrte. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Versuche war a, b, c, d. Die Ergebnisse bringt Tabelle II.

Aus dieser Versuchsreihe, die nur ein Beispiel von zahlreichen ist ergibt sich folgendes.

1. Der Fleischleffekt tritt sowohl bei auf- wie absteigender Richtung der Induktionsschläge auf, und zwar in annähernd gleichem Maße²⁾.

2. Der Fleischleffekt wächst mit steigender durch die Pflanze hindurchgehender Elektrizitätsmenge.

3. Der Fleischleffekt ist verschieden stark je nach der Art der Elektroden. Da diese selbst keinen Effekt geben und die Pflanze in den ausgeführten Versuchen im wesentlichen unverändert bleibt, so ist der Fleischleffekt verschieden stark je nach der Art des Kontaktes

¹⁾ Auch Fleischl (l. c) fand bei seinen unpolarisierbaren Elektroden keinen Fleischl-Effekt, doch kann nach Lohnstein (Ann. d. Phys. **51**, 219. 1894) beim Tetanisieren auch bei unpolarisierbaren Elektroden Fleischl-Effekt auftreten.

²⁾ Ein gewisser Unterschied ist wahrscheinlich doch vorhanden und dürfte vor allem bei kürzeren Intervallen zwischen S- und Ö-Schlag deutlich werden.

Tabelle II.

Amp.	a) Fadenelektroden seitlich anliegend		b) Nadelelektroden seitlich anliegend		c) Nadelelektroden durch die obere Cuti- cula durchgestoßen		d) Nadelelektroden seitlich anliegend	
	s	ö	s	ö	s	ö	s	ö
I. Aufsteigend.								
0,3	5	6	0	1,5	29	29	0	1
0,5	7	12	0	5	65	68	0	2
0,8	18	25	0	16	130	140	0	12
1	24	34	0	21	170	200	0	17
0,8	21	26	0	16	130	140	0	11
0,5	12	14	0	5	65	68	0	3
0,3	6	7	0	1,5	30	30	0	1
II. Absteigend.								
0,5	9	12	0	4	24	36	2	11
0,8	17	24	0	11	50	70	2,5	21
1	22	31	0	17	80	110	12	38

Bei II d war das Blattstielstück auf die Nadeln aufgelegt.

zwischen Elektroden und Pflanzen. Im besonderen zeigte sich der Fleischleffekt bei unverletzter Cuticula bei Nadelelektroden sehr viel stärker als bei Fadenelektroden, bei durchstoßener Cuticula sehr viel schwächer als bei unverletzter, allgemein bei schlechterem Kontakt (Versuch II b) stärker als bei gutem (Versuch II d).

Eine andere Versuchsreihe diente zur Untersuchung der Frage, ob und inwieweit der Fleischleffekt an den lebenden Zustand der Pflanzengewebe gebunden sei. Verwendet wurden zwei 5cm lange Hieraciumstengelstücke, durch die in Intervallen von 1 Minute gleichgerichtete S- und Ö-Schläge geschickt wurden. Lagen dieselben den Flüssigkeits Elektroden auf, so wurde erst 5 Minuten nach dem Auflegen mit dem Versuch begonnen, um etwaige Wirkungen von Quellungserscheinungen der Cuticula nach Möglichkeit zu verringern. Die zeitliche Aufeinanderfolge der Versuche ist a, b, c usw. Wie man aus den Versuchsprotokollen ersieht, wurde in der ersten Versuchsreihe das Stengelstück zuerst lebend, dann abgetötet auf Flüssigkeits- und Nadelelektroden untersucht, zuletzt noch einmal auf Flüssigkeits Elektroden, in der zweiten Versuchsreihe war nur die Reihenfolge der Verwendung von Nadel- und Flüssigkeits Elektroden umgekehrt. Das Abtöten wurde durch 10 Minuten langen Aufenthalt in kochendem Wasser bewirkt. Jede Versuchsanordnung wurde bei von 0,2 über 0,4 und 0,7 bis 1,5 Amp. steigender und symmetrisch fallender Stromstärke im primären Kreis untersucht. Siehe Tabelle III.

Das Hauptergebnis der Versuche ist folgendes: Während die lebenden Pflanzenteile sowohl auf Nadel- wie auf Flüssigkeits Elektroden deutlichen Fleischleffekt zeigen, weisen die abgetöteten denselben nur

Tabelle III.
I. Versuchsreihe.

Am- pere	a) Lebend auf Flüssigkeitsselek- troden		b) Lebend auf Nadelelektroden		c) Abgetötet auf Flüssigkeitsselek- troden		d) Abgetötet auf Nadelelektroden		e) Abgetötet auf Flüssigkeitsselek- troden	
	s	ö	s	ö	s	ö	s	ö	s	ö
0,2	10,5	11	4	4	27	27	8	6	24	24
0,4	22	25	3	5	50	50	12	16	50	50
0,7	40	50	5	20	90	90	25	35	90	90
1,5	100	140	15	80	200	200	65	70	190	190
0,7	40	50	16	32	90	90	29	36	90	90
0,4	24	27	7	12	50	50	9	10	50	50
0,2	11	11,5	4	4	27	27	4	4	22	22

II. Versuchsreihe.

Am- pere	a) Lebend auf Nadelelektroden		b) Lebend auf Flüssigkeitsselek- troden		c) Abgetötet auf Nadelelektroden		d) Abgetötet auf Flüssigkeitsselek- troden		e) Abgetötet auf Nadelelektroden	
	s	ö	s	ö	s	ö	s	ö	s	ö
0,2	0	0,5	11	11	1,5	6	26	26	3	6
0,4	0,5	5,5	24	26	8,5	17	50	50	5	7
0,7	2	22	40	50	24	43	90	90	13	17
1,5	15	100	110	140	50	120	220	220	20	60
0,7	22	36	45	50	30	44	95	95	18	21
0,4	11	15	26	29	12	17	50	50	5	7
0,2	5	6	12	12	4	5,5	27,5	27,5	1,5	2,5

noch auf Nadelelektroden auf, dagegen nicht mehr auf Flüssigkeits-
elektroden. Man ersieht ferner auch aus diesen Versuchen die bereits
aus dem Mitgeteilten bekannte Zunahme des Fleischleffektes mit der
Zunahme der Stromstärke im primären Kreis also mit der durchgehen-
den Elektrizitätsmenge und die Abhängigkeit der Stärke des Fleisch-
leffektes von der Art der Elektroden; denn der Effekt ist bei den Nadel-
elektroden viel stärker als bei den Flüssigkeitselektroden. Man ersieht
schließlich — und dies ist ein Resultat, das besonders für reizphysio-
logische Untersuchungen von Bedeutung ist —, wie ungleichmäßig die
Ergebnisse symmetrischer Versuche bei Nadelelektroden sind im Ver-
hältnis zu der außerordentlich guten Übereinstimmung der Zahlen-
werte symmetrischer Versuche bei Flüssigkeitselektroden. Offenbar
ändern sich bei Nadelelektroden die Übergangsbedingungen des Stromes
bei aufeinanderfolgenden Stößen sehr leicht, sei es daß der Kontakt
sich direkt durch geringste Erschütterungen ändert, sei es indirekt
durch die Wirkung chemischer Produkte an den Elektroden.

B. Versuche an Pflanzenteilen mit Gelenken.

Daß die Wirkung des S-Schlages bei der elektrischen Reizung von
Gelenken kleiner ist als die des Ö-Schlages ist bereits mehrfach in der

Literatur erwähnt so von Brunn¹⁾ und Bose²⁾. Aber diese Angaben enthalten keine zahlenmäßigen Belege. Auch ist in ihnen die Wirkung der Richtung von S- und Ö-Schlag nicht berücksichtigt, sondern sie beziehen sich offenbar auf entgegengesetzt gerichtete S- und Ö-Schläge. Da nach den Erfahrungen der Elektrophysiologie besonders über die tonischen Wirkungen von Gleichströmen damit gerechnet werden muß, daß der vorangehende S-Schlag die Erregbarkeit für einen entgegengesetzt gerichteten Ö-Schlag erhöht, so mußte untersucht werden, ob die beobachtete stärkere Wirksamkeit des Ö-Schlages etwa auf einer derartigen Erregbarkeitserhöhung durch den vorangegangenen S-Schlag beruht. Es mußte ferner gleichzeitig mit der Beobachtung des Reizerfolges von S- und Ö-Schlag die Messung der in beiden Fällen durch

Abb. 5 a—c. a) Elektroden an Spitze und Basis einer Fieder; b) eine Elektrode am Blattstiel, eine an der Sproßachse; c) beide Elektroden am Blattstiel.

den Pflanzenteil hindurchgehenden Elektrizitätsmengen erfolgen, um zu sehen, ob auch hier Fleischleffekt auftritt und ob und welche Beziehungen zwischen Fleischleffekt und verschiedener Reizwirkung von S- und Ö-Schlag bestehen. Die Versuche wurden mit Fadenelektroden ausgeführt, und zwar an Mimosen. In den Versuchsprotokollen sind angegeben die Stromstärken des primären Stromes, die Skalenausschläge des ballistischen Galvanometers, das ohne Shunt benutzt wurde, um höchste Empfindlichkeit zu erzielen und die Reaktion für S- und Ö-Schlag. Dabei bedeutet *R* das Ausbleiben, *Z* das Eintreten einer Reaktion, *Bl* Blatt. Die Versuchsanordnung entsprach genau den Versuchen mit Pflanzenteilen ohne Gelenke, nur wurde zwischen jedem S- und Ö-Schlag 2 Minuten gewartet (Abb. 5, Tabelle IV).

¹⁾ J. Brunn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen v. F. Cohn 9, 307. 1909

²⁾ Ch. J. Bose, Researches on Irritability. London 1912.

Tabelle IV.

I. Versuche an Blättchengelenken. Die Fäden der Elektroden liegen an Spitze und Basis einer Blattfieder.

A. Gleichgerichtete S- und Ö-Schläge.

a) Aufsteigender Strom.

Amp.	Blatt Nr.	Skalenteile		Reaktion	
		s	ö	s	ö
0,4	1.	0	1,5	R	Z alle Bl.
0,4	2.	0	0,5	R	Z einige Bl.
0,6	n. 5 Min. 2.	0	1,5	R	Z alle Bl.
0,5	3.	0	3	R	Z alle Bl.
0,5	4.	0	3	R	Z alle Bl.
0,5	5.	0	0,5	R	Z $\frac{1}{2}$ der Bl.

b) Absteigender Strom.

0,5	1.	0	2	R	Z alle Bl.
0,5	2.	0	2	R	Z alle Bl.
0,5	3.	0	2	R	Z alle Bl.

B. Entgegengesetzt gerichtete S- und Ö-Schläge.

a) S absteigend. Ö aufsteigend.

0,5	1.	0	0	R	R
0,7	1.	0	1	R	Z alle Bl.
0,5	2.	0	1	Z einige Bl.	Z alle übrigen Bl.

b) S absteigend, Ö aufsteigend.

0,4	1.	0	0,5	R	Z alle Bl.
0,4	1.	0	0	R	Z alle Bl.

II. Versuche an Blattgelenken.

1. Direkte Reizung. Eine Elektrode am Blattstiel, eine an der Sproßachse.

A. Gleichgerichtete S- und Ö-Schläge.

Amp.	Blatt Nr.	Skalenteile		Reaktion	
		s	ö	s	ö

a) Aufsteigender Strom.

0,45	1.	0	1,5	R	R
0,35	2.	0	3	R	Z

b) Absteigender Strom.

0,35	1.	3	3,5	R	R
0,4	1.	3	4,5	R	Z
0,25	2.	0	1	R	Z
0,25	3.	0	1	R	Z
0,2	4.	2	—	Z	—
0,2	5.	1	1,5	R	Z

B. Entgegengesetzt gerichtete S- und Ö-Schläge.

a) S absteigend, Ö aufsteigend.

0,5	1.	0	1	R	Z
-----	----	---	---	---	---

b) S aufsteigend, Ö absteigend.

0,2	2.	0	0	R	Z
-----	----	---	---	---	---

Tabelle IV (Fortsetzung).

2. Indirekte Reizung. Beide Elektroden liegen am Blattstiel in 2 cm Entfernung voneinander

A. Gleichgerichtete S- und Ö-Schläge.

a) Aufsteigender Strom.

Amp.	Blatt Nr.	Skalenteile		Reaktion	
		S	Ö	S	Ö
0,18	1.	1	2	R	Z
0,08	2.	1	2	R	R
0,12	2.	2	3	R	Z

b) Absteigender Strom.

0,16	1.	0,5	3	R	Z
0,09	2.	1	1,5	R	R
0,12	2.	1,5	4	R	Z
0,07	3.	1	—	Z	—
0,27	4.	1	2	R	Z
0,05	5.	0	1,5	R	Z

B. Entgegengesetzt gerichtete S- und Ö-Schläge.

a) S absteigend, Ö aufsteigend.

0,4	1.	0	1	R	Z
-----	----	---	---	---	---

b) S aufsteigend, Ö absteigend.

0,2	2.	0	0	R	Z
-----	----	---	---	---	---

Aus den angeführten Versuchen ergibt sich nun zunächst, was ja nach den vorangegangenen Untersuchungen als selbstverständlich vorauszusetzen war, daß auch bei den Gelenkpflanzen der Fleischleffekt auftritt, und zwar tritt er im wesentlichen in gleichem Maße auf bei Verwendung von gleichgerichteten und entgegengesetzt gerichteten S- und Ö-Schlägen, jedenfalls bei dem verhältnismäßig langen Intervall von 2 Minuten zwischen zwei Schlägen. Die stärkere Wirkung des Ö-Schlages ist also nicht auf eine tonische Wirkung des S-Schlages zurückzuführen, womit natürlich nicht gesagt ist, daß bei geeigneter Versuchsanordnung eine tonische Wirkung eines vorangegangenen Induktionsschlages sich überhaupt nicht nachweisen lassen würde. Es besteht ferner eine Beziehung zwischen Fleischleffekt und Reizwirkung von S- und Ö-Schlag, nämlich die, daß der stärkeren Reizwirkung bei gleicher Stärke im primären Strom auch eine größere durch die Pflanze hindurchgehende Elektrizitätsmenge entspricht. Man ersieht aus den Versuchsprotokollen — in denen auch einige Versuche angeführt sind, bei denen weder S- noch Ö-Zuckung eintrat —, daß der Fleischleffekt auch deutlich zutage tritt, wenn keine Reaktion eintritt, daß er also nicht etwa Folge einer bei einer Reaktion auftretenden Widerstandsabnahme des Gewebes ist, wenngleich eine solche infolge des Austrittes von Zellsaft in die Interzellularen bei der Reaktion sicher auftritt. Zu

denselben Ergebnissen hatten mich¹⁾ übrigens bereits Versuche an Berberisblüten geführt; außerdem war dabei noch festgestellt worden, daß, je ausgeprägter die Verschiedenheit in der Reizwirkung von S- und Ö-Schlag, um so ausgeprägter auch der Fleischleffekt ist. Umgekehrt wird man also um möglichst ausgeprägte Verschiedenheit von S- und Ö-Zuckung zu erhalten, Versuchsbedingungen wählen müssen, die einen möglichst deutlichen Fleischleffekt geben.

C. Schlußfolgerungen aus den Versuchsergebnissen.

Versteht man unter „Fleischleffekt“ ganz allgemein das Auftreten eines größeren Galvanometerauschlages beim Durchsenden des Ö-Schlages als bei dem des S-Schlages durch irgendeinen Widerstand, sei es nun bei Einzelschlägen, sei es bei nicht sinusförmigem Wechselstrom, und ohne daß etwas über die Art der Kontakte und die Stärke der Schläge vorgeschrieben sei, so geht sowohl aus früheren Versuchen verschiedener Forscher wie aus den meinen mit aller Deutlichkeit hervor, daß ein so allgemein definierter Fleischleffekt nicht auf eine Ursache zurückgeführt werden, sondern auf den verschiedensten Ursachen beruhen kann. Je nach den speziellen Versuchsbedingungen werden bald die einen bald die anderen Ursachen wesentlich für den unter diesen Bedingungen beobachteten Effekt verantwortlich zu machen sein. Man vergleiche z. B. die Ergebnisse, die mit Nadel- und Flüssigkeits Elektroden bei lebenden und abgetöteten Pflanzenteilen erzielt wurden: Der Fleischleffekt war mit Flüssigkeits Elektroden bei lebenden stark, bei abgetöteten gleich Null, mit Nadelelektroden bei lebenden sehr stark bei abgetöteten schwächer, aber oft noch stärker als bei lebenden mit Flüssigkeits Elektroden. Aus den Versuchen mit Flüssigkeits Elektroden ergibt sich also, daß der Fleischleffekt wenigstens teilweise ein Effekt der lebenden Substanz ist und insoweit mit dem Abtöten verschwindet. Dasselbe Ergebnis fand Fleischl²⁾ für die Nerven. Aus den Versuchen mit den Nadelelektroden folgt aber, daß man unter bestimmten Versuchsbedingungen wie eben z. B. bei Verwendung der einen sehr lockeren sogenannten „Schlotterkontakt“ gebenden Nadelelektroden stets auch an toten Geweben Fleischleffekt bekommt, daß es also auch einen solchen als Kontakteffekt gibt. Diese Ergebnisse stehen im übrigen in vollster Übereinstimmung mit früheren von Hoorweg gewonnenen. Hoorweg³⁾ fand, daß ganz allgemein beim Vorhandensein von Schlotterkontakten im sekundären Kreis Fleischleffekt auftritt, sei es, daß er z. B. die Graphitplatten des Engel-

¹⁾ Stern, Zeitschr. f. Botan. **14**. 1922. Erscheint demnächst.

²⁾ Fleischl, l. c.

³⁾ Hoorweg, Dtsch. Arch. f. klin. Med. **52**, 543. 1894; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **99**, 619. 1903.

mannschen Schraubenrheostaten einem nur ganz leichten Drucke aussetzte, sei es, daß er einen Metalldraht ganz lose in eine Klemmschraube einsteckte, so daß diese nur an einzelnen veränderlichen Stellen den Draht berührte. Die physiologische Nutzenanwendung dieses Befundes für elektrophysiologische Versuche mit Induktionsreizen liegt so auf der Hand, daß nicht näher darauf eingegangen zu werden braucht. Damit ist aber die Möglichkeit der Verursachung von Fleischleffekt ohne Mitwirkung des lebenden Gewebes noch lange nicht erschöpft. Die im vorstehenden geschilderten Versuchsergebnisse gelten nämlich nur etwa für den Bereich von Elektrizitätsmengen, der in meinen Versuchen tatsächlich verwendet wurde. Cremer¹⁾ hat aber gezeigt, daß man bei sehr starken Schlägen noch einen anderen Effekt, nämlich den thermischen Effekt berücksichtigen muß. Er geht davon aus, daß der rascher verlaufende Öffnungsschlag auch eine höhere Erwärmung des durchflossenen Widerstandes hervorrufen muß als der langsamere S-Schlag. Da mit der Erwärmung im allgemeinen der elektrolytische Widerstand abnimmt, so kann unter Umständen der stärkere Ausschlag des Ö-Schlages auf eine Widerstandsabnahme infolge Temperaturerhöhung zurückgeführt werden. So benutzt Cremer eine Capillare mit unterphosphoriger Säure zwischen unpolarisierbaren Elektroden. Die unterphosphorige Säure hat ein Optimum der Leitfähigkeit bei etwa 55°, so daß also die Leitfähigkeit unterhalb positive, oberhalb negative Temperaturkoeffizienten hat. Cremer findet nun, daß der Fleischleffekt unterhalb 55° normal, oberhalb invers ist, d. h. daß oberhalb 55° der größere Ausschlag im Sinne der S-Schläge erfolgt. Unter Zuhilfenahme der Hypothese, daß speziell einzelne capillare Räume der lebenden Gewebe besonders stark erwärmt würden, gelingt es Cremer, es wahrscheinlich zu machen, daß bei sehr starken Schlägen auch die thermische Komponente von Bedeutung ist. Für die schwachen Schläge, wie sie von anderen Untersuchern und mir verwendet wurden, dürfte aber diese Komponente nur eine untergeordnete Rolle spielen. Schließlich sei noch erwähnt, daß nach Hoorweg auch Kondensatorwirkung eine Rolle beim Fleischleffekt spielen könnte, da der höher gespannte Ö-Schlag den Kondensator, als den man bis zu einem gewissen Grade das Gewebe auffassen kann, mit einer größeren Elektrizitätsmenge aufladen wird als der niedriggespannte S-Schlag. Als allgemeine Erklärung für den Fleischleffekt wie Hoorweg wollte kommt aber, wie Cremer gezeigt hat, dieses Moment sicher nicht in Betracht. Wenn auch die drei angeführten Momente: Kontakt-, thermische und kondensatorische Wirkung, je nachdem wir es mit lebenden oder toten Geweben zu tun haben, sich in verschiedenem Maße geltend machen werden, so erscheint doch der graduelle Unterschied, der hierbei im

¹⁾ Cremer, l. c.

allgemeinen zwischen lebendem und totem Gewebe bestehen dürfte, gering gegenüber dem Größenordnungsunterschied wie er zwischen toten und lebenden Geweben bei zwei anderen Momenten besteht, die bei der Verursachung des Fleischleffektes durch lebende Gewebe möglicherweise eine beträchtliche Rolle spielen, nämlich der Polarisierung und den Erregungsströmen. Beide sind bereits von Fleischl und Hermann¹⁾ zur Erklärung des Fleischleffektes herangezogen worden. So schreibt Hermann:

„Bewiesen ist, daß ein den Nerven durchfließender Strom einen ihm selbst gleichgerichteten Zuwachs empfängt, wenn der Nerv erregt wird. Bewiesen ist, daß der steilere Induktionsstrom den Nerven stärker erregt. Da nun nicht der mindeste Grund vorliegt, warum nicht der erregende Strom selber den gleichen Zuwachs empfangen soll wie jeder andere, so ist die Erscheinung ohne Künstelei erklärt.“

Auch Bose²⁾ hat sich im Prinzip eine entsprechende Erklärung zu eigen gemacht. Fleischl selbst hat offenbar mehr an polarisatorische Effekte gedacht und auch Gildemeister hat die Bedeutung seiner Versuche über Änderungen der Polarisierbarkeit für die Erklärungsmöglichkeit des Fleischleffektes hervorgehoben. Aber sowohl die Hermannsche wie die Fleischlsche Anschauung von der Natur des Effektes sind noch rein hypothetisch. Ein tieferes Eindringen in seine Ursachen wird erst angebahnt werden können, wenn man nach der von Gildemeister angegebenen Methodik gleichzeitig den Ohmschen Widerstand und die Größe der Polarisierung bei S- und Ö-Schlag mißt.

Es ist nun noch einiges über die Beziehung zwischen Fleischleffekt und Reizwirkung von S- und Ö-Schlag zu bemerken. Nachdem du Bois-Reymond ein Gesetz aufgestellt hatte, demzufolge die Reizwirkung eines elektrischen Stromes mit der Steilheit seines Anstieges wächst, hat man ganz allgemein als Ursache für die ja zuerst an Nerven und Muskel beobachtete starke Reizwirkung des Ö-Schlages dessen schnelleren Geschwindigkeitsanstieg verantwortlich gemacht und auf eine etwaige Beziehung der verschiedenen Reizwirkung von S- und Ö-Schlag zum Fleischleffekt meines Wissens nicht hingewiesen. So schreibt z. B. Biedermann³⁾:

„Eine interessante, hierhergehörige Tatsache, die ebenfalls im wesentlichen auf dem Einfluß der Steilheit einer Stromesschwankung auf deren erregender Wirkung beruht, ist die ungleiche Wirkung der S- und Ö-Schläge eines Induktionsapparates. Ausnahmslos zeigt sich die erregende Wirkung des S-Schlages viel geringer als die des Ö-Schlages. Da nun, wie sich mittels des Galvanometers nachweisen läßt, die Menge der sich abgleichenden Elektrizität in beiden Momenten gleich ist, so

¹⁾ Hermann, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **19**, 416. 1879.

²⁾ Bose, l. c. 1907. S. 278.

³⁾ W. Biedermann, Elektrophysiologie II, S. 546. 1895.

dürfte die Verschiedenheit der physiologischen Wirkung hauptsächlich im Unterschied des zeitlichen Verlaufes der beiden Induktionsströme begründet sein.“

Diese Behauptung Biedermanns stimmt aber nicht, denn es läßt sich ja im Gegenteil nachweisen, daß die Mengen der sich abgleichenden Elektrizität bei Einschalten von Geweben ungleich sind. Allerdings kann man, ohne daß Reizung auftritt, bei langsamem Stromanstieg in den Muskel und Nerven Ströme von einer Stärke sich einschleichen lassen, die beim plötzlichen Stromschluß maximale Reizung ausgelöst hätte. Das zeigt, daß für den Reizerfolg tatsächlich die Schnelligkeit des Stromanstieges von Bedeutung ist. Es ist aber doch fraglich, ob die unterschiedliche Wirkung des Geschwindigkeitsanstieges einer Elektrizitätsmenge nicht vor allen Dingen sehr stark ist beim Vergleich zwischen sehr langsam und schnell ansteigenden Elektrizitätsmengen, dagegen vielleicht zu vernachlässigen ist beim Vergleich des an und für sich schon recht schnell ansteigenden S-Schlages mit dem noch steileren Ö-Schlag. Die bisher nach dieser Richtung hin ausgeführten Versuche sagen darüber nichts; denn in ihnen allen ist lediglich Rücksicht genommen auf die Gleichheit der mit verschiedener Steilheit, wenn ich so sagen darf, zugeführten Elektrizitätsmengen. Wie aber bei gleicher zugeführter Elektrizitätsmenge verschiedener Steilheit die durch das Gewebe hindurchgehenden Elektrizitätsmengen sich verhalten, das ist nicht berücksichtigt worden. Der Fleischleffekt beweist aber gerade, daß bei gleichen zugeführten Elektrizitätsmengen verschiedene Elektrizitätsmengen durch die Gewebe hindurchgehen. Es müßten Versuche ausgeführt werden, bei denen untersucht wird: Wie verhalten sich gleiche durchgehende Elektrizitätsmengen verschiedenen Anstieges? Es wäre leicht möglich, daß sich dann, sofern man nur gleiche durchgehende Elektrizitätsmengen von einer nicht zu geringen Steilheit verwendet, ein Unterschied oder ein wesentlicher Unterschied in der Reizwirkung bei verschiedener Steilheit überhaupt nicht zeigt. Leider eignen sich Mimosenversuche als Versuche an einem Objekte, dessen Erregbarkeit von Blatt zu Blatt und Stunde zu Stunde beträchtlichen Schwankungen unterliegt, nicht zu einer derartigen Untersuchung und ist deshalb auch aus den von mir angeführten Versuchen hierüber nichts zu entnehmen. Sollte aber der als möglich vorausgesagte Effekt sich bei anderen Objekten zeigen, so müßte also die Erklärung der geringeren Wirkung des S-Schlages nicht im wesentlichen auf dessen geringe Steilheit als solche direkt zurückgeführt werden, d. h. auf die langsame Intensitätsveränderung, sondern auf die relative zum Ö-Schlag geringere durchgehende Elektrizitätsmenge, wobei natürlich zunächst offen bleiben muß, ob nicht eine indirekte Wirkung der Steilheit vorliegt, indem das Durchgehen der kleineren Elektrizitätsmenge beim S-Schlag auf dessen langsamerem Anstieg beruht. Ebensogut könnte jedoch z. B. die Größe der durch-

gegangenen Elektrizitätsmenge eine Funktion der maximalen Spannung eines Einzelschlages sein und dann hätte also vielleicht die verschiedene Reizwirkung von S- und Ö-Schlag mit deren Geschwindigkeitsanstieg überhaupt nichts zu tun. Aber selbst bei der Messung gleicher hindurchgehender Elektrizitätsmengen verschiedenen Stromanstieges wäre eine eindeutige Entscheidung über die wahre Ursache der reizphysiologischen Ungleichartigkeit von S- und Ö-Schlag nicht ohne weiteres möglich; denn man braucht sich nur an die Theorie Hermanns zu erinnern, der den Fleischleffekt durch Aktionsströme erklären will, um zu bemerken, daß auch die galvanometrisch gemessene durchgehende Elektrizitätsmenge vielleicht bereits Elektrizitätsmengen enthält, die erst Reizwirkungen darstellen, und daß demnach als gleich hindurchgegangen gemessene Elektrizitätsmengen primär noch gar nicht gleich zu sein brauchen. Der Erklärung der verschiedenen Wirkung von S- und Ö-Schlag muß eben zunächst eine genaue Analyse des Fleischleffektes vorangehen, wie diese aber auch ausfallen mag, auf alle Fälle wird man schon jetzt als Erklärungsmoment für die verschiedene Reizwirkung von S- und Ö-Schlag die Tatsache, daß beide auch verschiedene Elektrizitätsmengen am Galvanometer anzeigen, nicht außer acht lassen dürfen. .

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Fleischleffekt tritt allgemein an pflanzlichen Geweben auf.
2. Er ist bei den vorliegenden Versuchsbedingungen im wesentlichen unabhängig von der Richtung der Schläge und wächst mit steigender Elektrizitätsmenge.
3. Er ist abhängig von der Art des Kontaktes zwischen Elektroden und Gewebe und vom Zustand des Gewebes (lebend oder tot). Dies ist für die Technik von Reizversuchen mit S- und Ö-Schlägen zu beachten.
4. Zwischen Fleischleffekt und Reizwirkung von S- und Ö-Schlägen besteht die Beziehung, daß der stärkeren Reizwirkung des Ö-Schlages eine größere durch die Pflanze gehende Elektrizitätsmenge entspricht. Diese Beziehung ist bei der Erklärung der verschiedenen Reizwirkung von S- und Ö-Schlag zu berücksichtigen.
5. Fleischleffekt kann auf verschiedenen Ursachen beruhen z. B. Kontakt-, thermischen, kondensatorischen, polarisatorischen und Erregungserscheinungen. Ob und welche davon bei einem bestimmten Falle in Wirkung treten, muß durch spezielle Untersuchung unterschieden werden.

Herrn Prof. Bethe und Herrn Privatdozenten Steinhausen spreche ich für ihre Unterstützung meinen besten Dank aus.