

INSTITUT FÜR FILM UND BILD IN WISSENSCHAFT UND UNTERRICHT
HOCHSCHULFILM C 564/1949

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel

Reizbewegungen bei *Mimosa pudica*

Von Prof. Dr. **U. Ruge**

(Mit 3 Abbildungen)

Neudruck 1965

Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen

Druck: Hubert & Co., Göttingen

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel

Reizbewegungen bei *Mimosa pudica*

Von Prof. Dr. U. Ruge

(Mit 3 Abbildungen)

In einer Reihe von Versuchen wird die Reaktionsweise von *Mimosa pudica* L. auf Reize verschiedener Art und bei verschiedenen Außenbedingungen vorgeführt. Ferner werden Latenzzeit, Reizleitung und Auslösen der Reaktion durch Erregungssubstanz gezeigt. Die Versuche erläutern den Mechanismus der Reizbewegungen und kennzeichnen ihn als typische Nastie.

Der Film ist für den Hochschulunterricht bestimmt. Die Schmalfilmkopie (16 mm-Stummfilm) hat eine Länge von 105 m entsprechend 10 Minuten Vorfuhrdauer bei einer Vorfuhrgeschwindigkeit von 24/ Bs.

I. Allgemeines

Bei der in Südamerika beheimateten, heute aber über den gesamten Tropengürtel als Unkraut verbreiteten *Mimosa pudica* L., der sog. „Sinnespflanze“, sind die Blätter paarig und zudem doppelt gefiedert: Von den Enden des prim. Blattstieles, der mit einem angeschwollenen, deutlich abgesetzten Blattgelenkpolster an der Sproßachse sitzt, zweigen vier Fiederblättchen I. Ordnung ab. Diese sind wiederum zu den Blättchen II. Ordnung paarig gefiedert.

Im ungereizten Zustande sind die Fiederblättchen nahezu in einer horizontalen Ebene ausgebreitet. Wird die Pflanze aber z. B. durch Erschütterung genügend stark gereizt, so senken sich die primären Blattstiele mit dem Gelenkpolster als Drehpunkt, und die Fieder I. Ordnung verkleinern gleichzeitig den Winkel mit der Blattachse. Die Blättchen II. Ordnung drehen sich dagegen in der Weise, daß sich die Blattoberseiten gegenseitig fast berühren und die Nerven schräg nach oben weisen. Ist der Reiz geringer, so ist auch die Reaktion schwächer. Es legen sich dann nur die einzelnen

Fiederblättchen II. Ordnung paarweise zusammen, wobei das Vorschreiten der Erregung — ausgehend von der Reizquelle — besonders deutlich verfolgt werden kann. Völlig entsprechende Reizbewegungen treten nicht allein nach derartigen Erschütterungen als Seismoreaktion auf. Vielmehr lassen sich die gleichen Bewegungerscheinungen auch nach elektrischen Reizungen, Verwundungen durch Abschneiden einzelner Endblättchen oder ihr Anbrennen und Versengen sowie durch Säuretropfen auslösen.

Unabhängig von der Reizart ist allen Reaktionen gemein, daß nicht allein die direkt gereizten Gewebe eine Reaktion zeigen, sondern daß der örtliche Reiz auch benachbarten Geweben mitgeteilt wird, daß die Reaktion also von dem Ort der Reizung fortschreitet. Die Reizleitungsgeschwindigkeit ist in dem primären Blattstiel besonders groß und wurde im Maximum auf 2,5 cm/sec. bestimmt. Nach der Reizung tritt die Reaktion nicht sofort in Erscheinung. Klopfen wir z. B. auf ein Blättchen, so verstreicht eine geraume Zeit, bis die Blättchen zusammenschlagen. Diese sog. Latenzzeit beträgt bei unserer Mimose unter optimalen Bedingungen 0,08 sec.

Unabhängig von der Art und Richtung des Reizes erfolgt die Bewegung stets gleichartig. Die Reaktionsbewegung wird also nicht durch die Angriffsrichtung des Reizes orientiert, sondern ausschließlich durch den dorsiventralen Aufbau des Organs. Die Reizbewegungen der Mimose stellen also keine Tropismen, sondern typische Nastien dar.

Zur Erklärung der Mechanik der Blattsenkung haben wir zunächst auf die Anatomie des Blattgelenkpolsters näher einzugehen. Die im Blattstiel relativ weit nach außen verlagerten starren Leit- und Bastfaserbündel (Abb. 2) werden in dem Gelenkpolster auf einen dünnen, zentralen Strang vereinigt (Abb. 3). Damit ist überhaupt erst die Möglichkeit gegeben, daß hier im Polster Bewegungen durchgeführt werden. Diese werden dadurch in Gang gesetzt, daß sich das Gewebe auf der Gelenkoberseite nur unwesentlich verlängert, das der Unterseite sich dagegen sehr stark verkürzt. (Beachte dazu auch auf dem in Abb. 1. dargestellten Längsschnitt die Faltenbildung auf der Gelenkunterseite!) Die Volumenverminderung der Zellen erfolgt hier, indem die Zellen nach der Reizung

Vakuolensaft in die Interzellularen ausscheiden und damit ihre Turgeszenz verlieren. Daß von den Zellen nach der Reizung aber tatsächlich Flüssigkeit ausgeschieden wird, können wir einerseits daraus entnehmen, daß das Gewebe dunkelgrün und durchscheinend wird, überzeugender aber dadurch, daß aus der Schnittfläche eines Blattstieles nach der Verwundung sowie nach jeder erneuten Reizung ein Flüssigkeitstropfen hervorquillt.

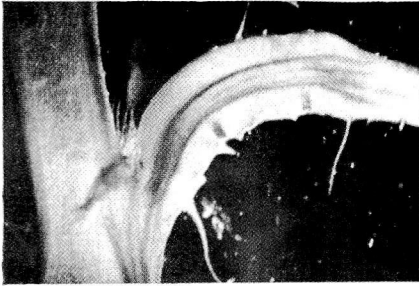


Abb. 1
Längsschnitt durch das Blattgelenk

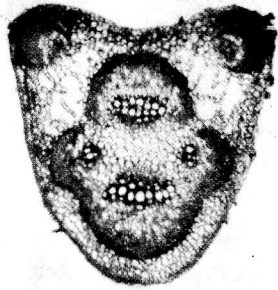


Abb. 2
Querschnitt durch den Blattstiel



Abb. 3
Querschnitt durch das Blattgelenkpolster

Durch diese wie durch viele andere Versuche konnte bewiesen werden, daß die auf die Reizperzeption erfolgende Erregung der Zellen sich aus einem Semipermeabilitätsverlust der Plasmagrenz-

schichten erklärt. Der Erregungsvorgang stellt also einen Zerfallsvorgang in dem submikroskopischen Aufbau der Plasmagrenzschichten dar. Daher muß die Einzelzelle auf einen bestimmten Reiz auch nicht nach dem Reizmengengesetz reagieren, sondern nach dem Alles- oder Nichtsgesetz. Dagegen wird die Reaktionsstärke des Gesamtorganes von der Anzahl der erregten Zellen bestimmt, so daß sich hier wiederum das Reizmengengesetz auswirkt.

Nimmt das Mimosenblatt nach der Reaktion wieder die Ruhestellung ein, was nach mehrmaligem Hin- und Herpendeln um eine Mittelstellung im allgemeinen nach 10—20 Minuten erfolgt, so wird dieser Vorgang erst dadurch ermöglicht, daß die Plasmagrenzschichten wieder in ihrer ursprünglichen Form aufgebaut werden, d. h. nachdem sie wieder ihre Semipermeabilität erhielten. Für diesen Aufbauprozess ist sowohl eine geraume Zeit als auch eine bestimmte Energiemenge erforderlich, also der Verbrauch von Atmungsmaterial. Erst nach Ablauf des sog. Refraktärstadiums kann ein erneuter Reiz zu einer sichtbaren Reaktion führen. Erfolgt aber die Reizung mehrmals nacheinander in kurzen Abständen, so wird mehr Atmungsmaterial für den Wiederaufbau der Plasmagrenzschichten verbraucht, als durch Diffusion zu den erregten Zellen herantransportiert werden kann. Daraus erklärt sich die Tatsache, daß dauergereizte Organe nicht oder nur wesentlich schwächer auf einen bestimmten Reiz reagieren als vordem ungereizte Blätter.

Nach diesen allgemeinen Beschreibungen der Reizbewegungen wollen wir nunmehr versuchen, eine zellphysiologische Erklärung des Reizprozesses nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse zu geben. Diese ist insofern von grundsätzlicher Bedeutung, als die hier aufgefundenen Erscheinungen nicht allein für den Spezialfall unserer Mimose Gültigkeit zu haben scheinen. Es lassen sich vielmehr ganz entsprechende Vorgänge einerseits in den Zellen anderer Pflanzen, die aber im allgemeinen weniger reaktionsempfindlich sind, nachweisen, andererseits auch in den tierischen Nervenzellen.

Wenn wir vordem erkannten, daß der Erregungsvorgang einem Zerfallsprozeß in den Plasmagrenzschichten gleichkommt, so müssen wir den Reizvorgang dadurch allgemein kennzeichnen,

daß durch ihn die Aufrechterhaltung des labilen Systems in den Grenzschichten unterbunden ist. Durch den Reizvorgang wird also der submikroskopische Aufbau der durch besondere Labilität ausgezeichneten, reizempfindlichen Zellen zerstört und damit ein bestehendes Potential ausgeglichen. Es wird also ein Zerfallsprozeß eingeleitet, der den Erregungsprozeß ausmacht. In einer ungeritzten Zelle ist nun die äußere Oberfläche auf Grund einer elektiven Kationenpermeabilität stärker mit Kationen als mit Anionen belegt. Nach dem Zerfall der Plasmagrenzschichten wandern nunmehr aber auch die Anionen in gleicher Menge aus den Zellen heraus wie die Kationen. Die erregten Zellen müssen daher gegenüber den ungeritzten ein negatives Potential aufweisen und somit muß ein Strom, der sog. Aktionsstrom, zu dem Ort der Reizung mit einem Potential von 10 — 100 mV fließen. Der mit der Reizleitung fortschreitende Erregungsvorgang soll nach der einen Theorie durch diesen Aktionsstrom seine Erklärung finden, indem der elektrische Reiz in den ungeritzten Zellen ebenfalls den Erregungsvorgang auslöst.

Neben dieser Theorie wird zur Erklärung der Erregungsleitung mit gleicher Berechtigung die Bildung einer speziellen Erregungssubstanz herangezogen: Nach Aufhebung der Semipermeabilität können nämlich Zellinhaltsstoffe des Zytoplasmas mit denen der Vakuole in Reaktion treten, die vor der Reizung durch die Plasmagrenzschicht getrennt wurden. Die so entstandenen Erregungssubstanzen breiten sich nun auf der Zelloberfläche aus und erregen dann die angrenzenden Zellen.

Daß nach einer Reizung der Mimose tatsächlich derartige Erregungssubstanzen entstehen, konnte RICCA (1916) erstmalig in seinen bekannten Versuchen nachweisen: Es wird dazu ein Mimosensproß quer durchgeschnitten, und die beiden Teile werden sodann mit einer mit Wasser gefüllten Kapillare wieder verbunden. Nach Abklingen der durch die Operation bedingten Erregung wird ein oberes Blatt stark angebrannt. Dann erkennt man bald danach oft einen aus dem Sproß in das obere Ende der Kapillare eintretenden gelb-grünlichen Tropfen, und nach geraumer Zeit senken sich die Blätter auch des unteren Sproßteiles. Die bisher durchgeführte chemische Analyse dieser Erregungssubstanz weist auf eine Oxysäure mit sehr hohem Sauerstoffgehalt hin, die bei der Mimose noch in einer Verdünnung von 1 : 100 000 000 Erregungsvorgänge auszulösen imstande ist. Andererseits konnte aber FITTING (1936) zeigen, daß isolierte Blätter der Mimose auch durch α -Alanin, Serin, Glutaminsäure und Asparagin erregt werden. Allerdings sind von diesen Aminosäuren etwas höhere Konzentrationen erforderlich.

Die dargestellten Reizbewegungen der Mimose lassen sich nicht unter allen Bedingungen demonstrieren. Die maximale Empfindlichkeit zeigen zunächst die voll ausgewachsenen, aber noch maigrünen Blätter. Ältere und jüngere Blätter sind weniger empfindlich. Stärker als von dem Entwicklungsstadium ist das Reaktionsvermögen aber von den Kulturbedingungen der ganzen Pflanze abhängig. Optimal verlaufen die Reizbewegungen in einem hellen, von den Sonnenstrahlen durchleuchteten, nahezu wasserdampfgesättigten Raum bei einer Temperatur von 28—30°C. Sinkt die Temperatur auf +15°C ab, so tritt bereits die sog. „Kältestarre“ ein, bei 40°C dagegen die „Wärmestarre“, d. h. bei diesen Temperaturen sind die auf einen bestimmten Reiz erfolgten Reaktionen zumindest sehr stark gehemmt. Ebenfalls läßt auch die Kultur der Mimose trotz optimaler Temperaturen in einem lufttrockenen Raum nicht mehr die schnelle Reaktion zu. Schließlich wird die Sinnespflanze durch Äther oder Chloroform narkotisiert, d. h. reizungsunempfindlich.

Nach diesen Angaben ist es verständlich, daß die Reizbewegungen der Mimose in einem Hörsaal sich einem größeren Zuhörerkreis kaum vorführen lassen, da hier die Außenbedingungen in Bezug auf Licht, Luftfeuchtigkeit und oft auch Wärme weit außerhalb des jeweiligen Optimums liegen. Daher lag es nahe, einen Film über die Reizbewegungen der Mimose zu schaffen, in dem die verschiedenen Reaktionsprozesse anschaulich gezeigt werden. Aber auch hier waren zahlreiche technische Schwierigkeiten zu überwinden, bevor die erforderlichen Bedingungen für das Gelingen der Versuche gewährleistet waren. Es wurde dafür Sorge getragen, daß in dem Film ausschließlich wissenschaftlich einwandfreie Versuche zur Darstellung kommen, die den unter optimalen Gewächshausbedingungen gewonnenen Ergebnissen (vgl. Bestimmung der Latenzzeit) vollauf entsprechen. Die Aufnahmen wurden 1947 in den Botanischen Anstalten der Universität Göttingen (Direktor: Prof. Dr. R. HARDER) unter der Betreuung von Prof. Dr. H. v. WITSOH und 1948 im Botanischen Institut der Universität Kiel (Direktor: Prof. Dr. G. TISCHLER) durchgeführt.

II. Erläuterungen zum Film

Nach einigen Aufnahmen der Mimose im ganzen mit ihren wesentlichen Organen wird in der ersten Szene gezeigt, wie die Sinnespflanze nach hartem Aufsetzen auf den Tisch „zusammenfällt“, d. h. wie sich die Blattstiele senken und die Fiederblättchen zusammulegen.

*Wiederaufrichten, Zeitraffung: 60-fach *)*

Während die Reaktion der Pflanze mit normaler Geschwindigkeit durchgeführt wird, ist der Erholungsprozeß durch Zeitraffung stark beschleunigt wiedergegeben. In Wirklichkeit wurde die Ausgangsstellung erst nach etwa zwanzig Minuten wieder erreicht. Wir erkennen, daß einzelne Blätter (z. B. das Blatt im Bilde links oben) zunächst über die Ruhelage hinausgehoben werden, bevor sie diese durch Senken des primären Blattstiels endgültig einnehmen.

Reaktion auf verschiedene Reizarten

In mehreren Versuchen wird das Verhalten der Pflanze auf verschiedene Reize durchgeführt. Wir sehen, daß schon eine so geringe Erschütterung, wie sie ein fallender Wassertropfen bewirkt, in den Fiederblättchen die Seismoreaktion auslöst. Eine stärkere Erregung wird durch Verwundungen verschiedener Art — gezeigt wird das Abschneiden eines Fiederblättchens, sowie das Aufbringen eines Säuretropfens — hervorgerufen. Bei dem Säureversuch wird zunächst zur Kontrolle auf ein rechtes Fiederblättchen ein Wassertropfen aufgebracht, der aber keine Reaktion bedingt. Diese setzt jedoch sofort ein, nachdem die konzentrierte Salzsäure (Salzsäuredämpfe!) einige Zellen der Blattfläche zerstört.

Im nächsten Versuch wird bei einigen Pflanzen ein Wasserstrahl erst von oben, dann von unten gegen die Blätter gerichtet. In beiden Fällen ist der Reaktionsverlauf jedoch völlig der gleiche. Das beweist, daß die Reizreaktion bei der Mimose nicht zu den Tropismen (hier wird die Bewegungsrichtung des gereizten Organs durch die Richtung des Reizes bestimmt), sondern zu den Nastien gestellt werden muß, bei denen die Bewegungsrichtung allein durch den dorsiventralen Aufbau des Organs bestimmt wird.

Fühlborsten an der Gelenkunterseite

Diese Aufnahme läßt den morphologischen Aufbau des am Grunde zum Gelenkpolster verdickten Blattstiels mit den auf der Unterseite deutlich sichtbaren sog. Fühlborsten erkennen. (Beachte dazu auch die in Abb. 1 — 3 dargestellten Quer- und Längsschnitte durch den Blattstiel.) In der Achsel des Blattstiels erkennen wir

*) Die Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

weiter eine junge Blütenknospe. Wird dieses Gelenkpolster mit einer Nadel auf der Oberseite berührt, so erfolgt keine Reaktion. Diese wird aber fast momentan ausgelöst, sobald die Borsten der Gelenkunterseite berührt werden.

Abtragen von Gewebestreifen auf der Unter- bzw.

Oberseite des Blattgelenks

Zunächst wird die Durchführung der Operation gezeigt. Bei einem Blatt (links unten) wird mit einem Skalpell die untere Hälfte des Blattgelenks abgehoben, bei einem anderen (rechts oben) die entsprechende Oberhälfte. Nach diesem Eingriff benötigt die Pflanze längere Zeit, um die Ruhestellung wieder zu erreichen. Diese unterscheidet sich jedoch von der gewohnten dadurch, daß der Blattstiel rechts oben (Gelenkoberseite!) über die gewohnte Horizontalstellung gehoben ist, weil hier das Widerlager fehlt. Wird nunmehr die ganze Pflanze durch einen Schlag mit einem Stab erschüttert, so beobachten wir, daß sich alle Fiederblättchen zusammenlegen. Es senken sich auch alle Blattstiele mit Ausnahme des an der Gelenkunterseite operierten (links unten). Durch Fortnahme der unteren Hälfte des Gelenkpolsters wird der Blattstiel also reaktionsunfähig.

Latenzzeit (Reizung — Reaktionsbeginn)

In dieser Szene wird die kurze Zeitspanne zwischen Reizung und Reaktionsbeginn dargestellt. Mit einem Stab wird auf ein Fiederblättchen geschlagen. Der Augenblick der Berührung kann als der Moment der Reizung aufgefaßt werden. Nach 0,10 Sekunden läßt sich der Reaktionsbeginn an dem Zusammenschlagen der Blättchen feststellen. (Einblendung: *Latenzzeit 0,10 s.*) Trotz der Zeitdehnung auf das $3\frac{1}{2}$ fache bleibt die Latenzzeit doch nur bei genauer Beobachtung erkennbar (die Szene wird deshalb wiederholt).

Reizleitung im Blatt

In dem nun folgenden Versuch ist die Latenzzeit wesentlich länger und damit besser zu erfassen: Eine histologische Pinzette kneift in ein Fiederblättchen. Die durch den Wundreiz ausgelöste Reaktion setzt nach etwa 5 Sekunden ein.

In einem weiteren Versuch wird ein Fiederblättchen mit einer Schere abgeschnitten, und es läßt sich nun sehr schön beobachten, wie die Reaktion (Zusammenlegen der Blättchen II. Ordnung) von der Reizstelle aus in dem Fiederblatt I. Ordnung bis zu seinem Ansatzpunkt herunterwandert und von dort zentrifugal in den anderen Fiederblättchen fortschreitet. Schließlich klappt das ganze Blatt herunter.

Die Auswertung dieses Versuches ergab für die Reizleitungs- und Reaktionsgeschwindigkeit folgende Werte: Der Reiz durchläuft das angeschnittene Fiederblatt I. Ordnung in 7 Sekunden. Darauf folgt eine Zeit von 5 Sekunden der scheinbaren völligen Ruhe. Nun schreitet die Reaktion zunächst in dem Schwesterfiederblatt voran und nach 7,5 Sek. ist hier das Endfiederblättchen II. Ordnung erregt. 5 Sek. dauert es also, bis der Reiz aus dem direkt erregten Fiederblatt I. Ordnung in das Schwesterblatt eindringt, 5 bzw. 7 weitere Sekunden aber, also im ganzen 10 bzw. 12 Sek. währt es, bis sich die Reaktion auch in den beiden unteren Fiederblättchen I. Ordnung erkennen läßt, die dann 4,5 bzw. 7,5 Sek. nach Beginn des Zusammenschlagens des basalen Fiederblattpaares II. Ordnung die Endblättchen erreicht. Die gesamte Zeitspanne von der ersten sichtbaren Reaktion nach der Reizung bis zur Erregung des letzten Blattfiederpaares beträgt also 26 Sek.

Reizleitung über die ganze Pflanze

Hier wird ein Fiederblättchen mit einem Streichholz angesengt. Wir beobachten, daß der die Reaktion auslösende Reiz nicht nur in das direkt gereizte Blatt hineinwandert, sondern durch den Sproß zu den oberen wie unteren Blättern.

Dauerreizung

In dieser Szene kommt ein besonders gut gelungener Versuch zur Darstellung. Von zwei nebeneinanderstehenden Pflanzen wird bei der rechten das Blatt rechts oben durch Berühren der Gelenkunterseite mit einer Nadel gereizt. Diese Reizung wird über 20 Minuten in regelmäßigen Abständen von 30 Sek. wiederholt. Währenddessen richtet sich das Gelenk wieder auf. Nunmehr schlägt eine Faust auf den Tisch und erschüttert damit beide Pflanzen gleichstark. Während darauf alle übrigen Blattstiele absinken, verbleibt der dauergereizte in der Normalstellung.

Auslösen der Reaktion bei abgetrennten Blättern durch Mimosen-Extrakt und α -Alanin 0,05 %

Da der RICCAsche Versuch sich vor der Kamera nicht durchführen ließ, ist an dieser Stelle ein eventuell noch überzeugenderer Versuch von FITTING zum Nachweis der Erregungssubstanz bei der Mimose

getreten. Abgeschnittene Blätter werden in kleine Gläser mit Wasser gestellt und nach ihrer Erholung in solche mit dem Extrakt aus zerriebenen Mimosenblättern, 0,05%-Alanin und zur Kontrolle in Wasser vorsichtig überführt. Nach kurzer Zeit stellen wir fest, daß sich die Blätter in dem Versuch mit Mimosen-Extrakt, sodann in dem mit Alanin zusammenlegen, nicht dagegen in dem Kontrollversuch. Daß die durch die Aminosäure hervorgerufene Reaktion bei den Endblättchen einsetzt, kann gelegentlich eintreten, ohne aber für diese Substanz irgendwie typisch zu sein.

Kältestarre und Wärmestarre

Die vorhergehenden Aufnahmen wurden bei der optimalen Raumtemperatur von etwa 28°C gemacht. Beträgt die Temperatur wie hier 14°C bzw. 45°C, so tritt die sog. Kälte- bzw. Wärmestarre ein, bei der die Mimose keine Reizreaktionen mehr zeigt. Beachte bei der „Wärmestarre“ das Zusammenlegen der Fiederblättchen II. Ordnung als Anzeichen der letalen Schädigung.

Äthernarkose

Der den Film beschließende Versuch zeigt, daß die Mimose auch nach einer Narkotisierung vorübergehend reaktionsunfähig wird. Neben eine Mimose wird ein Schälchen gestellt, das einen mit Narkose-Äther getränkten Wattebausch enthält. Über beide Teile wird sodann eine passende Glasglocke gestülpt. Nachdem der Äther 10—15 Minuten auf die Pflanze einwirken konnte (die Glocke ist durch die Dämpfe beschlagen), wird diese mit einer anderen nicht narkotisierten, neben der Versuchspflanze auf dem gleichen Tisch stehenden Kontroll-Mimose gleichstark gereizt. Während darauf die Kontrollpflanze sofort die Reaktion zeigt, bleibt die narkotisierte starr.

(Eingegangen am 26. 3. 1949)

Die Herstellung des Films erfolgte in den Jahren 1947/48
Wissenschaftliche Leitung: Prof. Dr. U. RUGÆ
Hersteller: Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht