

27. PACE, L., Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gazette, Bd 44, 1907.
28. DAHLGREN, K. V. O., Der Embryosack von *Plumbagella*, ein neuer Typus unter den Angiospermen. Ev. Vet. Ak. Art. f. Bot., Bd. 14, 1915.
29. SMITH, R. W., The tetranucleate embryo sac of *Clintonia*. Bot. Gazette, Bd. 52, 1911.
30. CHODAT, R. et BERNARD, CH., Sur le sac embryonnaire d'*Helosis guyanensis*. Journ. de Bot., Bd. 14, 1900.
31. WERNER, EL., Zur Oekologie atypischer Samenanlagen. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 32, 1914.
32. HUTCHINSON, A. H., Fertilization in *Abies balsamea*. Bot. Gazette, Bd. 60.
33. DERSCHAU, M. v., Über disperme Befruchtung der Antipoden bei *Nigella arvensis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 36, 1918.
34. KUSANO, S., Experimental Studies on the embryonal development in an Angiosperm. Journ. Coll. Agric. Imp. Tokyo, Bd. 6, 1915.
35. ERNST, A. und BERNARD, CH., Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Dow. Ann. jard. bot. Buitenzorg, Bd. 26.
36. HÄUSER, R., Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. Beitr. z. allg. Bot., Bd. I, 1916.
37. SAMUELS, J. A., Etudes sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gumera macrophylla* Bl. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, 1912.

## 21. August Rippel: Die Wachstumskurve.

(Mit 1 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 12. März 1919.)

Bekanntlich geht das Wachstum einzelner Pflanzenorgane ebenso wie dasjenige der ganzen Pflanze dergestalt vor sich, daß sich entweder während des ganzen Entwicklungsverlaufes oder wenigstens während eines oder mehrerer Teile desselben ein Abschnitt findet, in dem die Vergrößerung langsam eingeleitet wird, dann immer intensiver wird bis zu einem Höhepunkt, von dem aus dieser Vorgang dann in umgekehrter Weise vor sich geht, das Wachstum also langsam bis zu völligem Stillstand abklingt. Das ist die Große Periode des Wachstums nach SACHS<sup>1)</sup> (S. 731). PFEFFER<sup>2)</sup> weist auch darauf hin, daß diese große Periode nicht nur für das Pflanzenwachstum charakteristisch ist, sondern allgemein im Organismenreiche verbreitet ist; er sagt z. B. (II, S. 8): „Es gilt dieses übrigens ebenso für die Entwicklung der Pflanzen

1) SACHS, J., Lehrbuch der Botanik. III. Aufl. Leipzig. W. ENGELMANN. 1873.

2) PFEFFER, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig. W. ENGELMANN. 2. Aufl. 1904.

wie für die Entwicklung des Menschen, dessen geistige und körperliche Fähigkeiten mit der allmählichen Ausbildung in irgend einer Periode des Lebens zu dem Höhepunkt gelangen.“

Man hat sich denn auch in der Tierphysiologie ebenfalls mit dieser Frage beschäftigt und gefunden, daß ganz allgemein die Zunahme des Körpergewichtes der Tiere ebenso vor sich geht (vergl. RHUMBLER<sup>1</sup>). Die graphische Darstellung dieses Vorganges wird jedoch in beiden Disziplinen verschieden gehandhabt, indem in der botanischen Literatur, nach dem Vorgange von SACHS, ausschließlich auf der Abszisse die Zeit, auf der Ordinate die jeweils zwischen zwei einzelnen Zeitabschnitten gemessene Größenzunahme, woraus sich eine Kurve mit einem aufsteigenden und einem absteigenden Ast ergibt, in der Tierphysiologie dagegen die jeweils zu einem bestimmten Zeitabschnitt erreichte Summe der bis dahin festgestellten Größen zunahmen, aufgetragen wird, was zu einer S-förmig geschwungenen Kurve führt. Man vergleiche darüber die ausführliche Darstellung von OSTWALD<sup>2</sup>), der auch zahlreiche Beispiele aus botanischem Gebiet bringt.

Die Abbildung erklärt dies genauer; in ihr sind für zwei Fälle, I für den Verlauf der alkoholischen Gärung (Tab. II, 1), II für das Wachstum einer 1 mm großen Querscheibe aus der Streckungszone der Keimwurzel von *Vicia Faba* (Tab. I, 1) einmal gestrichelt der erste, sodann, ausgezogene Linie, der zweite Auftragsmodus angewendet. Es ergibt sich also für diesen die für alle lebenden Vorgänge charakteristische S-Kurve.

Diese S-Kurve hat schon vor einiger Zeit ROBERTSON<sup>3</sup>) versucht mathematisch zu formulieren und am Wachstum (Gewichtszunahme) von Tieren, z. B. weißen Ratten, aber auch an der Gewichtszunahme der Kürbisfrucht zu beweisen versucht. Sodann hat MITSCHERLICH<sup>4</sup>) ohne Kenntnis der ROBERTSONschen Formel ebenfalls diese Kurve, gemessen an der Substanzzunahme verschiedener Pflanzen während der Vegetationszeit, mathematisch zu fassen gesucht. Die MITSCHERLICHsche Formel lautet:

$$\log (\sqrt{A} - \sqrt{y}) = \log \sqrt{A} - c \cdot x,$$

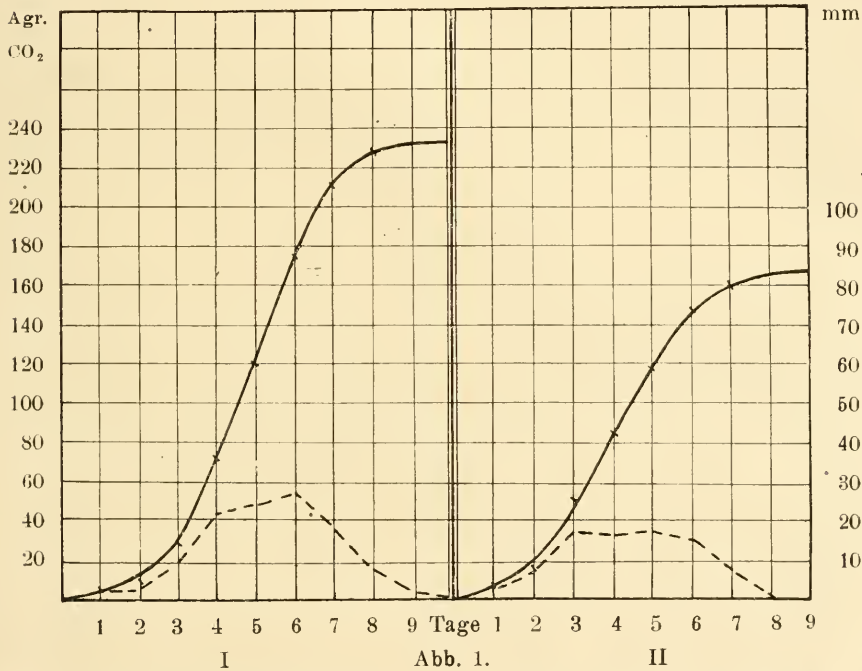
1) RHUMBLER, L., Wachstum tierischer Körper. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 10, S. 364. Jena. G. FISCHER. 1915.

2) OSTWALD, WO., Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von W. ROUX. Heft 5. Leipzig. W. ENGELMANN. 1908.

3) ROBERTSON, T. BR., On the normal rate of growth of an individual, and its biochemical significance. Archiv f. Entwicklungsmechanik. XXV. S. 581. 1907.

4) MITSCHERLICH, E. A., Das Gesetz des Pflanzenwachstums. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. LXVII, S. 167. 1919.

wobei A den überhaupt erreichten Höchstwert, y den auf der Ordinate aufgetragenen jeweils zur Zeit x, bzw. bestimmter Zeitabschnitte, die so gewählt sind, daß in ihnen die Produktion gleich ist (auf der Abszisse), erreichten Wert bedeutet. Es soll dies jedoch nur eine Grundform sein, die jeweils durch Einführung höherer Wurzeln oder auch durch Potenzen von x modifiziert werden muß. Abgeleitet wurde diese Formel aus der logarithmischen Funktion,



Verlauf der alkoholischen Gärung.

Wachstum einer 1 mm breiten Querscheibe aus der Streckungszone der Wurzel von *Vicia Faba*.

als welche sich die Ertragssteigerung einer Pflanze bei verschiedener Staffelung eines Vegetationsfaktors, bei Konstanz der übrigen, darstellt und die RODEWALD<sup>1)</sup> kürzlich an dieser Stelle kurz besprochen hat.

Die ROBERTSONSche Formel, auf deren Ableitung ich weiter unten noch zurückkommen werde, lautet:

$$\log \frac{y}{A - y} = k (x - x_1).$$

1) RODEWALD, H., „Der Vegetationsversuch.“ Diese Berichte. XXXVI. S. 199. 1918.

Die Bezeichnungen sind die gleichen wie oben<sup>1)</sup>;  $x_1$  bedeutet den Zeitpunkt, zu dem die Hälfte des Höchstertages  $A$  erreicht ist. Die Konstante  $k$  muß aus dieser Formel durch Einsetzen der verschiedenen empirisch gefundenen Werte berechnet werden; das Mittel aus allen diesen Werten ergibt  $k$ . Durch Einsetzen der Zeitabschnitte  $x$  wird dann ermittelt, wie sich die so zu berechnenden  $y$ -Werte den gefundenen anpassen, wofür weiter unten einige Beispiele angeführt sind.

Welcher dieser beiden Formeln passen sich nun die bei den Pflanzen beobachteten Wachstumsvorgänge am besten an? Ich werde an anderer Stelle<sup>2)</sup> ausführlicher zeigen, daß nicht mit der MITSCHERLICHschen, wohl aber bei der ROBERTSONschen Formel eine weitgehende Anpassung der empirisch gefundenen Tatsachen zu beobachten ist, wofür nachstehend, für die ROBERTSONsche Formel, einige Belege angeführt seien:

Tabelle I.

1.			2.		
1 mm starke Querscheibe aus der Streckungszone der Keimwurzel von <i>Vicia Faba</i> (SACHS <sup>3)</sup> , S. 790)			Koleoptile von <i>Avena</i> , konstante äußere Bedingungen, Beleuchtung von 500 M. K. (SIERP <sup>4)</sup> , S. 660)		
Zeit in Tagen	gefunden mm	berechnet mm	Zeit in 10 Stunden	gefunden mm	berechnet mm
1	—	—	1	—	—
2	3,8	4,3	2	2,2	2,9
3	7,5	10,6	3	6,6	5,9
4	25,0	23,2	4	11,8	11,1
5	41,5	42,0	5	18,1	17,3
6	58,5	60,8	6	23,8	23,9
7	73,0	73,4	7	29,1	28,6
8	80,0	79,6	8	32,1	32,4
			9	33,2	33,2
			10	33,5	33,8

$$\log \frac{y}{84-y} = 0,42 (x-5) \quad \text{Nach der Formel} \quad \log \frac{y}{34,5-y} = 0,3446 (x-5)$$

1) Ich habe diese Bezeichnungen gewählt, da sie den in der landwirtschaftlichen Literatur üblichen entsprechen; bei ROBERTSON lautet die Formel:

$$\log \frac{x}{A-x} = k (t - t_1).$$

2) RIPPEL, A., Die Wachstumskurve der Pflanzen und ihre mathematische Behandlung durch ROBERTSON und MITSCHERLICH. FÜHLINGS landw. Ztg. LXVIII. 1919.

3) SACHS, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig. W. ENGELMANN. 1874.

4) SIERP, H., Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Botan. X, S. 641. 1918. Die Größenmessungen sind auf mm umgerechnet, die Zeiten zu je 10 Stunden zusammengefaßt.

Tabelle II.

1.			2.		
Kohlensäureabgabe bei der alkoholischen Gärung (RIPPEL) <sup>1)</sup>			Wasserverbrauch von Hafer während der Vegetationsperiode (BÜNGER, nach MITSCHERLICH) <sup>2)</sup>		
Zeit in Tagen	gefunden Centigramm CO <sub>2</sub>	berechnet	Zeit in Tagen	gefunden in % des Gesamtverbrauchs	berechnet
1	5	4,7	8	0,8	2,7
2	10	11,9	16	4,5	5,5
3	39	29,2	23	7,9	10,1
4	73	62,2	31	19,9	18,9
5	120	118,0	38	37,0	30,5
6	175	171,4	46	50,9	50,0
7	212	206,8	53	62,7	63,4
8	229	224,7	61	72,7	77,8
9	234	231,4	68	86,4	87,2
			78	97,3	95,0
			94	100,0	

$$\log \frac{y}{236-y} = 0,4256 (x-5) \quad \text{Nach der Formel} \quad \log \frac{y}{100-y} = 0,0397 (x-47)$$

Ich will hier daher nicht weiter darauf eingehen und nur hervorheben, daß vor allem die MITSCHERLICHsche Formel stets, je nach dem vorliegenden Fall, verändert werden muß, auch weit andere Ergebnisse liefert, wenn man sie beispielsweise bei einer Beobachtungsreihe auf die von den täglichen Beobachtungen konstruierte Kurve anwendet, oder wenn man letztere zu größeren Perioden, etwa von je 3 Tagen, zusammenfaßt. Die ROBERTSONsche Formel dagegen lautet für jeden Fall gleich. Ihre Forderung, daß die maximale Zunahme dann stattfindet, wenn der Zyklus halb vollendet ist, findet sich, soweit sich das überblicken läßt, beim Pflanzenwachstum unter konstanten Verhältnissen verwirklicht. Bei der M.schen Formel liegt dagegen dieses Maximum stets viel tiefer. Auf weitere Einzelheiten will ich hier nicht eingehen.

Was die ROBERTSONsche Formel betrifft, so ersieht man aus den Tabellen, daß die Übereinstimmung mit den empirisch gefundenen Werten ganz außerordentlich groß ist. Bedeutendere Abweichungen finden sich eigentlich nur bei der ersten oder zweiten

1) RIPPEL, A., Über den Einfluß des wechselnden Barometerstandes auf den Verlauf der alkoholischen Gärung. Centralbl. f. Bakter. Abt. 2. XLVII, S. 225. 1916. Es ist die punktierte Kurve der Kurven-Tabelle I. Es ist auf S. 228 versehentlich angegeben mgr, es muß natürlich heißen ctgr.

2) MITSCHERLICH, E. A., l. c. S. 179.

Beobachtung. Ich möchte aber darauf kein allzu großes Gewicht legen; es hat das seinen Grund wohl lediglich darin, daß der Ausgangspunkt nicht genau bestimmt ist, da nicht von einer unendlich kleinen Größe, sondern von einer bereits beträchtlichen ausgegangen wurde, im Falle der Wurzel (Tab. I, 1) von einer 1 mm breiten Querscheibe. Weitere Untersuchungen, die zur Prüfung dieser Frage angestellt werden, würden auch zweifellos, bei Berücksichtigung dieses Punktes, völlige Übereinstimmung mit der Theorie erweisen. Daß bei den höheren Gliedern der gleiche Übelstand nicht zu einer Verschlechterung der Anpassung führt, liegt daran, daß dort, bei der bereits erreichten Größe, die im Verhältnis hierzu geringe Größe der Anfangsbeobachtung nicht mehr erheblich ins Gewicht fällt.

Es wäre schließlich noch zu fragen: Worauf beruht diese Einheitlichkeit im Verlaufe der verschiedensten mit dem Wachstum zusammenhängenden Vorgänge innerhalb des Organismenreiches? Wenn hierauf auch naturgemäß eine erschöpfende Antwort noch ausgeschlossen ist, so gibt es doch in der physikalischen Chemie Beobachtungen, die ein gewisses Verständnis für die Auffassung dieser Vorgänge bringen: Es sind das die sogenannten autokatalytischen Reaktionen, oder wie OSTWALD sie (l. c. S. 36) in Hinsicht auf Entwicklungsvorgänge genannt hat, autokatalinetischen Reaktionen, die ebenfalls diese S-Kurve zeigen; sie sind typisch für diejenigen katalytischen Vorgänge, bei denen im Verlaufe des Prozesses ein den Vorgang selbst beschleunigendes Produkt gebildet wird. ROBERTSON hat seine Formel denn auch von der Formel dieser Reaktionen abgeleitet. Die kritischen Bemerkungen von ENRIQUES<sup>1)</sup> scheinen mir nicht recht zuzutreffen; dieser Autor weist hauptsächlich auf die senile Abnahme des Gewichtes hin. Darin liegt aber gerade wohl der Hinweis, daß es sich dabei um spezifische Vorgänge handelt, nicht um die große Periode. Beim Längenwachstum der Pflanzen tritt ja auch kein seniler Rückgang auf:

Man kann sich demnach vorstellen, daß das wachsende Protoplasma eine organell und individuell spezifische Aktivitätsperiode durchläuft, deren Verlauf gänzlich von physiko-chemischen Gesetzen bestimmt wird, nach Art der autokatalytischen Reaktionen, die einmal eingeleitet in den vorgeschriebenen Bahnen ablaufen

1) ENRIQUES, P., Wachstum und seine analytische Darstellung. Biol. Ctrbl. XXIX, S. 331. 1909.

müssen, von äußeren Faktoren also nicht mehr prinzipiell, sondern nur zeitlich und quantitativ beeinflußt werden können; deren Wirkung eben für das aktive Protoplasma charakteristisch ist im Vergleich zum ruhenden und als deren Produkt die gekennzeichnete Wachstumskurve resultiert, die dergestalt als von inneren Ursachen abhängig erscheint.

Agrikulturchemisches und Bakteriologisches Institut der Universität Breslau.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Rippel-Baldes August

Artikel/Article: [Die Wachstumskurve. 169-175](#)