24. Otto Schüepp: Über Form und Darstellung der Wachstumskurven.

(Eingegangen am 13. Mai 1920.)

In einer früheren Mitteilung[1]) stellte ich als Grundform der Wachstumskurven die Exponentialkurve auf.

$$y = y_0 \cdot c^t \qquad (1)$$

y: Größe zur Zeit t, y_0: Größe zur Zeit 0, c: konstanter Wachstumsfaktor, t: Zeit.

Der Formel liegt die Anschauung zugrunde, daß die Größe des Zuwachses in erster Linie bestimmt sei durch die Größe des wachsenden Körpers; daß das Wachstum als eine Leistung des wachsenden Körpers seiner Menge proportional sein müsse.

Für einen Zuwachs von 5 % in der Zeiteinheit ergibt sich

Größe zur Zeit $t_0 = y_0$

„ „ „ $t_1 = y_1 = y_0 + 0{,}05\, y_0 = 1{,}05\, y_0$

„ „ „ $t_2 = y_2 = 1{,}05\, y_1 = 1{,}05^2 y_0$

— — — — — — —

„ „ „ $t = y_t = 1{,}05^t \cdot y_0$

Der Faktor c ist charakteristisch für die Wachstumsintensität, hängt aber auch von der Größe der Zeiteinheit ab.

In einer neueren Veröffentlichung gibt BLACKMAN[2]) die Formel

$$W_1 = W_0 \cdot e^{rt} \qquad (2)$$

W_1: Gewicht zur Zeit t, W_0: Anfanfangsgewicht, e = 2,718, r: Intensitätsfaktor, t: Zeit.

Die Formel ist inhaltlich identisch mit Formel (1); anstelle meines Intensitätsfaktors c steht die Konstante e^r; r ist, wie sich weiter unten zeigen wird, von der Wahl der Zeiteinheit nicht mehr abhängig.

Aus der Form der Schneckenschalen leitete PETERSEN[3]) das folgende Fundamentalgesetz ab:

$$y = e^{a + bx + cx^2} \qquad (3)$$

y: Länge; e = 2,718; a, b, c: Konstante; x: Zeit.

---

1) O. SCHÜEPP, Diese Berichte, XXXII (1914), p. 328—339.

2) BLACKMAN, V. H., Annals of Botany, XXXIII (1919), p. 353—360.

3) PETERSEN, CHR., Une loi fondamentale de l'accroissement des organismes. Copenhague 1919, 36 p.

Die Konstante c ist sehr klein, oft gleich 0. Dadurch vereinfacht sich die Formel

$$y = e^{a+bx} = e^a \cdot e^{bx}$$

Da e^a konstant ist, gelangen wir zu unserer Formel (2) zurück.

Als Wachstumsgeschwindigkeit [absolute W. g] ist zu definieren der Zuwachs in der Zeiteinheit, oder:

$$v_{abs.} = \frac{y_2 - y_1}{t_2 - t_1}$$

Zur Berechnung ersetze ich in meiner Formel (1) die Konstante c durch e^r.

$$y = y_0 \cdot e^{rt}. \tag{4}$$

Dann ist $v_{abs.} = \frac{dy}{dt} = y_0 \cdot e^{rt} \cdot \log.\ \text{nat.}\ e^r$

$$v_{abs.} = y \cdot r \tag{5}$$

Das heißt: Für unsere Normalkurve ist die absolute Wachstumsgeschwindigkeit das Produkt aus der Größe im betrachteten Zeitpunkt und aus dem BLACKMANschen Intensitätsfaktor r.

Als relative Wachstumsgeschwindigkeit ist zu definieren der Zuwachs der Längen-(Gewichts-)einheit in der Zeiteinheit, oder:

$$v_{rel} = \frac{y_2 - y_1}{y_1 \, (t_2 - t_1)} = \frac{v_{abs.}}{y}$$

Aus Formel (5) berechnet sich

$$v_{rel} = r \tag{6}$$

Die relative Wachstumsgeschwindigkeit ist mit dem Intensitätsfaktor r von BLACKMAN identisch.

Für eine beliebige empirisch festgestellte Wachstumskurve berechnen wir die relative Wachstumsgeschwindigkeit unter der Annahme, daß wir für das Zeitintervall zwischen zwei Messungen die Wachstumskurve durch eine Exponentialkurve ersetzen dürfen. Messen wir zur Zeit t_1 die Größe y_1, zur Zeit t_2 die Größe y_2, so ist

$$y_2 = y_0 \cdot e^{rt_2}$$
$$y_1 = y_0 \cdot e^{rt_1}$$

durch Division $\frac{y_2}{y_1} = \frac{e^{rt_2}}{e^{rt_1}} = e^{r\,(t_2 - t_1)}$

durch Logarithmieren $\log.\ \text{nat.}\ y_2 - \log.\ \text{nat.}\ y_1 = r\,(t_2 - t_1) \cdot \log.\ \text{nat.}\ e$

$$v_{rel} = r = \frac{\log.\ \text{nat.}\ y_2 - \log.\ \text{nat.}\ y_1}{t_2 - t_1} \tag{7}$$

Setzen wir das Intervall t_1 t_2 gleich der Zeiteinheit, so erhalten wir die Formel, nach welcher ASKENASY[1]) schon im Jahre 1880 die Wachstumsgeschwindigkeit berechnete

$$v = \text{log. nat. } l_2 - \text{log. nat. } l_1 \qquad (8)$$

Wollen wir mit BRIGGschen Logarithmen rechnen, so ist

$$v_{rel} = \frac{\log y_2 - \log y_1}{(t_2 - t_1) \cdot \log e} \qquad (9)$$

ROBERTSON[2]) setzt für die Berechnung seiner Fundamentalkurve den Zuwachs nicht nur proportional der Menge der wachsenden Substanz (x bei ROBERTSON), sondern zugleich auch dem Abstand zwischen der Größe x und der im betreffenden Wachstumszyklus erreichten Endgröße A, also proportional der Differenz (A—x). Seine Formel lautet

$$\log \frac{x}{A-x} = K\ (t-t_1) \qquad (10)$$

K: Konstante, t: Zeit, t_1: Zeitpunkt in welchem die Größe $\frac{A}{2}$ erreicht wird.

Eine einfache Umformung ergibt:

$$\log x - \log (A-x) = Kt - Kt_1$$
$$\log x = [\log (A-x) - Kt_1] + Kt$$

Für Werte von x, die im Vergleich zu A sehr klein sind, darf man log (A—x) durch log A ersetzen, wodurch der Inhalt der eckigen Klammer konstant wird.

$$\log x = C + Kt.$$

Aus unserer Formel (1) erhalten wir

$$\log y = \log y_0 + t \cdot \log c = C + Kt.$$

Für den aufsteigenden Teil der Wachstumskurve, etwa bis gegen den Wendepunkt in der S-förmigen Krümmung, fällt die Kurve ROBERTSONs mit derjenigen des Verfassers und BLACKMANs zusammen: ROBERTSON nimmt das Ausklingen des Wachstums mit in seine Gleichung hinein, während wir auf die theoretische Darstellung dieses Kurvenabschnittes verzichten.

1) ASKENASY, E, Verh. d. naturhist. med. Vereins z. Heidelberg. N. F. II, 1880, S. 70

2) ROBERTSON, T. Br., Archiv f. Entwicklungsmechanik, XXV, 1908, p. 581—614.

MITSCHERLICH[1]) leitet aus seinem Gesetz der physiologischen Beziehungen folgendes Wachstumsgesetz ab:

$$y = A\ (1-e^{-cx})^n \qquad (11)$$

y = Ertrag zur Zeit x, A: Höchstertrag, $e = 2{,}718$, c: Wirkungsgrad der Wachstumsfaktoren, x: Zeit, n: Anzahl der Wachstumsfaktoren.

Bei der Ableitung der Formel wird ein Gesetz, das für die Beziehungen zwischen Nährsalzkonzentration und Ernteertrag sich als gültig erwies, übertragen auf die Beziehungen zwischen Größe zur Zeit x und den Mengen der Wachstumsfaktoren, welche den Pflanzen nach und nach in bestimmten Intervallen zufließen. Charakteristisch ist, daß die Anfangsgröße, die Menge der wachsenden Substanz, gar nicht in Betracht gezogen wird; es muß sogar vom gemessenen Gewicht das Gewicht der Aussaat abgezogen werden, um das y der Formel zu erhalten. So steht auch die Formel in keinem theoretischen Zusammenhang mit unseren Formeln (1) oder (2); es ist nicht möglich durch Umrechnung eine Verwandtschaft nachzuweisen.

Mit ROBERTSONs Formel gemeinsam ist die Beziehung des Wachstums auf die Endgröße A, welche bei MITSCHERLICH mit einer Reihe von Faktoren multipliziert sind, welche alle die Form $\left(1 - \frac{1}{e^{cx}}\right)$ aufweisen, sich also erst rasch, dann immer langsamer dem Werte 1 annähern.

RIPPEL[2]) verglich für verschiedenes Beobachtungsmaterial die Leistungsfähigkeit der Formeln von ROBERTSON und MITSCHERLICH; er entscheidet sich zugunsten ROBERTSONs. MITSCHERLICH[3]) gelangt in einer Nachprüfung zu dem Resultate, daß beide Formeln sich den Beobachtungen gut anpassen lassen, so daß eine experimentelle Entscheidung schwerlich gelingen wird. Das ist auch nach den Ausführungen von ENRIQUES[4]) nicht zu verwundern, da auch andere Gleichungen mit einer genügenden Anzahl von Konstanten dasselbe leisten werden.

Was für eine mathematische Kurve wir der Betrachtung der Wachstumsvorgänge zugrunde legen wollen, muß somit durch biologische Betrachtungen entschieden werden.

---

1) MITSCHERLICH, E. A., Landwirtschaftliche Jahrbücher LIII (1919), p. 167—182.

2) RIPPEL, A., Diese Berichte XXXVII (1919), p. 169—175.

3) MITSCHERLICH, E. A., FÜHLINGs landwirtschaftliche Zeitung LXVIII (1919), p. 419—426.

4) ENRIQUES, P., Biologisches Centralbl. XXIX (1909), p. 331—352.

Die Forderung, daß die Größe des Zuwachses zur Größe der wachsenden Pflanze oder des wachsenden Pflanzenteiles in Beziehung gesetzt werden müsse, scheint mir notwendig; dabei sind zwei Fälle auseinanderzuhalten.

Bei der Gewichtszunahme einjähriger Pflanzen können wir mit BLACKMAN voraussetzen, daß sie abhängig sei von der Größe der Assimilationsfläche. Ein bestimmter Anteil der assimilierten Substanz wandert in die Knospen und wird dort zur Bildung neuer Assimilationsflächen verwendet. Die Proportionalität zwischen Gewicht und Gewichtszunahme ist das Resultat einer ganzen Reihe ineinandergreifender Vorgänge. Die Ernährung, bestimmt durch die begrenzte Leistungsfähigkeit des Absorptions- und Assimilationsapparates ist im Minimum vorhandener Wachstumsfaktor. Ein Vergleich mit einer Antokatalyse ist hier, wie BLACKMAN hervorhebt, nicht möglich.

Bei der Betrachtung eines einzelnen wachsenden Pflanzenteiles, z. B. eines Blattes oder Stengelgliedes innerhalb einer unbegrenzt fortwachsenden Knospe darf für viele Fälle die Ernährung als dauernd optimal betrachtet werden. Begrenzender Faktor ist hier die Menge der wachsenden Substanz. Die Synthese von Protoplasma ist gebunden an das Vorhandensein von artgleichem Protoplasma; die sich vermehrende Substanz wirkt bei der Synthese wesentlich mit; die Wachstumsleistung ist also der wachsenden Masse proportional zu setzen. Derselbe Gesichtspunkt kann geltend gemacht werden für das Intussuszeptionswachstum der Zellwand, das man andererseits auch der Oberfläche des Zellwandstoffe ausscheidenden Protoplasten proportional setzen kann.

Wir dürfen mit WO. OSTWALD[1]) solche Vorgänge als „autokatakinetisch" charakterisieren, haben aber kritisch zu prüfen, ob wir sie mit der dem Chemiker bekannten „Autokatalyse" gleichsetzen dürfen. Es fehlt dazu das Kennzeichen, das WI. OSTWALD[2]) für alle katalytischen Vorgänge aufgestellt hat: „Die Vorgänge, welche in solcher Weise beeinflußt werden, müssen immer solche sein, die auch ohnedies freiwillig verlaufen könnten." Für das Wachstum organischer Körper ist aber gerade charakteristisch, daß sie nicht freiwillig verlaufen, sondern nur unter Mitwirkung des praeexistierenden Wachstumsproduktes.

Gegenüber dem speziellen Vergleich, den ROBERTSON zwischen Autokatalyse und Wachstum durchführt, ist noch hervorzuheben,

1) OSTWALD, WO., Vorträge u. A. üb. Entwicklungsmechanik d. Org. V (1908), 71 p.

2) OSTWALD, WI., Grundriß d. allg. Chemie. 3. Aufl. Leipzig 1899, p. 518.

daß zum Wachstum eine Konzentrationsänderung der reagierenden Stoffe (Nährstoffe), und des Reaktionsproduktes (wachsen der Körper), nicht notwendig gehört. Die Nährstoffe können ständig zufließen und der wachsende Körper nimmt vor allem an Volumen zu.

Zur Ableitung von ROBERTSONs Formel genügt aber, wie MITSCHERLICH[1]) zeigt, die Annahme, daß neben der Wachstumsförderung durch die Zunahme wachsender oder ernährender Substanz, eine Wachstumshemmung wirkt, welche sich mit der Annäherung an den Höchstertrag verstärkt und dadurch berücksichtigt wird, daß man die absolute Wachstumsgeschwindigkeit nicht nur der Größe y, sondern auch der Differenz (A—y) proportional setzt.

Die Formel von MITSCHERLICH (Formel 11), ruht auf einer ganz anderen theoretischen Grundlage. Sein Gesetz der physiologischen Beziehungen stellte ursprünglich den Zusammenhang dar zwischen Ernteertrag und Nährsalzkonzentration im Boden. Bei Variation bloß einer Salzkonzentration gilt:

$$y = A\left(1 - e^{-c_1 x_1}\right)$$

das heißt, die Steigerung der Ernte mit der Nährsalzgabe ist am stärksten bei geringer Salzkonzentration, sie nimmt ab bei höherer Konzentration, so daß ein bestimmter Grenzwert A nicht überschritten wird. Bei der gleichzeitigen Variation der Konzentrationen verschiedener Salze erhält man dann Kurven von S-Form, welche den typischen Wachstumskurven gleichen.

Es handelt sich bei MITSCHERLICH zunächst um das Verhältnis zwischen Wachstumsertrag und äußeren Wachstumsfaktoren. Auch wenn man es ablehnt, ein hier gefundenes Gesetz auf das Verhältnis zwischen Wachstum und inneren Wachstumsfaktoren und das Verhältnis von Wachstum und Zeit zu übertragen, so bleibt die Frage, wie die äußeren Faktoren in der Wachstumsformel zu berücksichtigen sind.

Die Intensität des Wachstums ganzer Pflanzen oder einzelner Pflanzenteile haben wir charakterisiert durch den BLACKMANschen Faktor r oder die relative Wachstumsgeschwindigkeit. Diese ist sicher keine konstante Größe, sondern eine komplizierte Funktion innerer und äußerer Faktoren. Neben dem Einfluß der „spezifischen

1) MITSCHERLICH, E. A., FÜHLINGs landwirt. Ztg. LXVIII (1919), p. 419.

Struktur" kommen sämtliche „inneren Bedingungen" in Betracht. Wir kennen eine Differenz zwischen dem wachstumstätigen und dem ruhenden Zustand einer Knospe. Weiter kommen die äußeren Faktoren in Betracht, für welche möglicherweise MITSCHERLICHs Formel gilt:

$$r = r_{\text{Maximum}} \left(1 - e^{-c_1 x_1}\right)$$

Von den Wachstumsbedingungen hängt aber auch die Wachstumsdauer ab. Diese kann unter optimaler Nährsalzversorgung unbegrenzt sein für ganze Sproßspitzen (KLEBS); sie ist immer begrenzt für einzelne Blätter oder Stengelglieder. Dabei ergeben die allgemeinen Erfahrungen, daß die hemmenden inneren Faktoren um so später zur Wirkung gelangen, je günstiger die äußeren Wachstumsbedingungen sind.

Aus der Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit und der Wachstumsdauer zusammengenommen, ergibt sich dann die Steigerung des Gesamtertrages, wie ihn MITSCHERLICH durch sein Gesetz der physiologischen Beziehungen aus den äußeren Bedingungen ableitet.

---

25. Walther Gleisberg: Beitrag zur Algenflora des Proskauer Teichgebietes.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 25. Mai 1920.)

Das Proskauer Teichgebiet, von dessen Kormophyten-Gesellschaften an anderer Stelle im Hinblick auf einen besonderen Abschnitt, das Neuhammerteich-Gebiet, berichtet werden wird[1]), stellt in algologischer Hinsicht ein einheitliches Florengebiet dar, nicht nur, weil die Teiche[2]) durch den Proskau-Fluß und Gräben in direkter Verbindung zueinander stehen und die Algenübertragung vom Oberlauf in alle Teiche wahrscheinlich ist, sondern weil Uferzonen aller Teiche (mit Ausnahme des kleinen Mühl- und Czech-

1) Jahresbericht der Lehranstalt für Obst- und Gartenbau in Proskau, 1920, siehe auch Auffallende Typenbildung bei *Vacc. oxycoccus* L. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1919, Bd. XXXVII, Heft 10.

2) Ellguth-, Przyschetz-, Nadimatz-, Möhl-, Czech-, Rudnitz- und Neuhammer-Teich.

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Schüepp (Schuepp) Otto

Artikel/Article: Über Form und Darstellung der Wachstumskurven. 193-199