

Druckfiltration vor sich, so werden die Salze gleichsam von dem Wasserstrom mitgerissen und es kann dann aus der Nährsalzlösung wohl gleichviel oder weniger, niemals aber verhältnismäßig mehr Salz als Wasser aufgenommen werden. Nun geht aber aus Versuchen Wolf's¹⁾ hervor, dass unter einer gewissen, für verschiedene Salze verschiedenen Konzentration aus der Nährlösung relativ mehr Salz als Wasser absorbiert wird, so dass unter Umständen eine Lösung mit der Hälfte des Wasservolumens schon die ganze Salzmenge an die Pflanze abgegeben hat. Eine Bewegung durch Diffusion erfolgt um so rascher, je größer das Gefälle ist, da die Diffusionsgeschwindigkeit dem Unterschied der Konzentrationen proportional ist. Somit sollte, so lange die Lösung nicht schädigend einwirkt, die Salzaufnahme mit der Konzentration der Lösung wachsen. Wolf¹⁾ hat dagegen experimentell gefunden, dass eine Pflanze aus einer Nährlösung relativ um so mehr Salz aufnimmt, je verdünnter die Lösung ist. Ferner ist a priori klar, dass, wenn die Wanderung des Wassers durch Diffusion viel zu langsam erfolgt, eine noch raschere Salzbewegung schwerlich auf demselben Wege wird erklärt werden können.

(Fortsetzung folgt.)

Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt.

Von Aristides Kanitz.

I.

Das Erwärmen ist ein altes Hilfsmittel der Chemie, träge miteinander reagierende Stoffe zu Umsetzungen zu bringen. Einen tieferen Einblick in die dabei maßgebenden Verhältnisse hat jedoch erst das Studium des quantitativen Verlaufs chemischer Vorgänge gebracht, die Erkenntnis zu Tage fördernd, dass die Reaktionsgeschwindigkeit — unter welcher das Verhältnis zwischen der Änderung der Konzentration (Molen in Liter) und der dazu erforderlichen Zeit verstanden wird — durch Temperaturerhöhung ausnahmslos vergrößert wird.

Es ist dann wohl zuerst J. H. van't Hoff gewesen, der darauf hinwies, dass die Erscheinungen eine allgemeinere numerische Regelmäßigkeit aufweisen und an der Hand des vorhandenen Versuchsmaterials zeigte, dass, wenn man mit k_t und k_{t+10} die bei zwei voneinander um 10^0 entfernten Temperaturen ermittelten Reaktionsgeschwindigkeiten bezeichnet, der Quotient $\frac{k_{t+10}}{k_t} = Q_{10}$

1) Ad. Mayer, Agrikulturchemie Bd. I, p. 392.

im allgemeinen sich zu rund 2 bis 3 ergibt; in Worten ausgedrückt: durch eine Temperaturerhöhung von 10° wird die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt bis verdreifacht. Die seitherige Forschung zeigte, dass die Regel in dieser Weise für das Temperaturgebiet bis zu etwa 300° gilt, während zwischen 300° und 600° , Q_{10} nur noch ca. 1.5 beträgt und bei noch höheren Temperaturen wahrscheinlich noch kleiner wird; wie anderseits bei sehr tiefen Temperaturen (-80° bis -100°) nach einer Arbeit von Joh. Plotnikow¹⁾ auf 6 ansteigt. Eine größere Zahl die RGT-Regel bestätigenden, teilweise der jüngsten Literatur entnommenen Messungen hat ebenfalls Plotnikow zusammengestellt²⁾. (Ich werde von jetzt ab für die fragliche Regel die Bezeichnung *RGT-Regel* = Reaktionsgeschwindigkeit-Temperaturregel gebrauchen.)

Es ist hervorzuheben, dass die RGT-Regel eine empirische, vorläufig nicht theoretisch begründbare ist³⁾ und somit auch Abweichungen von ihr bekannt sind. So ist der Temperaturquotient photochemischer Reaktionen klein und auch durch die Gegenwart gewisser, die Reaktionsgeschwindigkeit ändernder Stoffe (Katalysatoren) können von der Norm abweichende Werte gefunden werden⁴⁾. Die weitere Prüfung wird denn auch als eine wesentliche Aufgabe der chemischen Kinetik betrachtet.

In der letzten Zeit hat es sich ergeben, dass die RGT-Regel auch für verschiedene biologische Vorgänge zutrifft, indem bei diesen, als bei mittleren Temperaturen verlaufenden Vorgängen innerhalb weiteren oder engeren Temperaturgrenzen $Q_{10} = 2-3$ ist. Über die hierauf bezüglichen Arbeiten ist von L. Jost⁵⁾ in diesem Centralblatt ein Bericht erstattet worden, auf welchen ich noch zurückkommen werde. Außer den dort erwähnten Arbeiten hat noch C. Snyder auf Veranlassung Jacques Loeb's durch, an Streifen des Ventrikels der kalifornischen Schildkröte gemachten Beobachtungen festgestellt, dass auch für die Frequenz des Herzschlages zwischen 5° und 35° Q_{10} rund 2 ist⁶⁾.

1) Reaktionsgeschwindigkeit bei tiefen Temperaturen. Zeitschr. f. physikal. Chem. **53**, 605—633, 1905.

2) Über eine Gesetzmäßigkeit in der chemischen Dynamik. Zeitschr. f. physikal. Chem. **51**, 603—608, 1905.

3) Außer der Reaktionsgeschwindigkeit wird nur noch der Dampfdruck so erheblich von der Temperatur beeinflusst. W. Ostwald hat auf diese Ähnlichkeit hingewiesen und auch die Möglichkeit eines Zusammenhanges erörtert (Grundriss der allgem. Chem. III. Aufl. 1899, S. 302, Fußnote).

4) Arthur Sinator, Chemische Dynamik der Einwirkung von Chlor auf Benzol unter dem Einfluss verschiedener Katalysatoren und des Lichtes. Zeitschr. f. physikal. Chem. **45**, 513—556, 1903.

5) Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Dies Centralbl. **25**, 225, 1906.

6) Vergleiche Jacques Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906, S. 159 ff. — Nach dem eben erschienenen Referat

II.

Als ein weiterer derartiger Vorgang ergibt sich die rhythmische Größenveränderung der sogen. pulsierenden oder kontraktile Vakuolen der Infusorien. Das zu zeigen bietet eine ältere, ausgedehnte Arbeit von M. J. Rossbach¹⁾ und eine unlängst erschienene Veröffentlichung von Albert Degen²⁾ unausgenütztes Beobachtungsmaterial. Rossbach hatte die Abhängigkeit der Pulsfrequenz von der Temperatur an *Euplotes Charon*, *Stylonychia pastulata* und *Chilodon Cucullulus* beobachtet, Degen an *Glaucoma colpidium*. Bis auf *Chilodon* besitzen die untersuchten, sämtlich zu der Gruppe der Ciliaten gehörenden Infusorien nur je eine große, bezw. mittelgroße pulsierende Vakuole, *Chilodon* hat deren 3 bis 5 kleine.

Beide Untersucher bedienten sich als Zeitmesser eines Metronomes, dessen Schläge Sekunden anzeigten. Rossbach beobachtete die Erreichung des gleichen Stadiums (Systole) der Vakuole meistens an ein und demselben Infusor, wobei er die erstaunliche Konstanz der Pulsfrequenz unter gleichen Bedingungen hervorhebt (l. c. S. 213); Degen nahm die Beobachtung gleichzeitig an verschiedenen Individuen vor. Über die Temperaturbestimmung äußerte sich Rossbach dahin, dass er für sie nur eine relative Richtigkeit beanspruchen darf, in dem Sinne, dass die tatsächliche Temperatur in der feuchten Kammer meistens etwas niedriger als die abgelesene gewesen sein wird (l. c. S. 192). Bei Degen wird diese Frage ausführlicher nicht erörtert; es ist jedoch anzunehmen, dass die von ihm erzielte Temperaturgenauigkeit in Anbetracht der inzwischen vervollkommenen Messtechnik die Rossbach's erreicht haben wird. Diese erheblichere Unsicherheit der Temperaturangaben und der Umstand, dass die Dauer der „Perioden“ (die Pulszahl) nur auf Sekunden bestimmt werden konnte, bringt es mit sich, dass obzwar die Messungen für ein- bzw. zweigradig fortschreitenden Temperaturen mitgeteilt sind, doch nur Beobachtungsdaten, welche zu entfernteren Temperaturen gehören für die Berechnung von Q_{10} herangezogen werden können. Ich hebe jedoch ausdrücklich hervor, dass ich dazu aus dem Beobachtungsmaterial, nicht etwa besonders günstige Werte herausgesucht habe, und die Verwendung anderer, zu entsprechend voneinander entfernten Temperaturen gehörenden Werte zu ganz gleichartigen Ergebnissen führt.

Nr. 28 im Biophysikal. Centralbl. 2, Heft I, hat T. B. Robertson ebenfalls in J. Loeb's Laboratorium die gleiche Regelmäßigkeit auch für den Herzschlag von *Ceriodaphnia* (einer Crustacee) festgestellt.

1) Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Verhandl. d. physikal. mediz. Gesellsch. Würzburg. N.F. 2, 179—242, 1872.

2) Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Zeit. 63, Abt. 1, 163ff., 1905.

Diese Ergebnisse enthält die nachfolgende Tabelle, zu welcher nur bemerkt sein möge, dass ich, um zu zeigen, welche erhebliche Geschwindigkeitsunterschiede dieselbe Regel zusammenfasst, unter Pulsationsgeschwindigkeit die Werte anführe, welche sich ergeben, wenn man die beobachteten Pulszahlen auf die Pulszahl von 60 Sekunden als willkürliche Einheit bezieht.

Temperatur Grad	Pulszahl Sekunden	Pulsations- geschwindigkeit	Quotient f. 10 ⁰ Erhöhung (Q ₁₀)
<i>Euplotes Charon.</i>			
5	61.5	0.98	1.65
10	48	1.25	1.7
20	28	2.15	1.6
24	23.5	2.55	
30	23	2.60	
<i>Stylonychia pustulata.</i>			
5	18	3.3	1.65
10	14	4.3	2.15
20	6	10.0	1.8
27	4	15.0	
30	4	15.0	
<i>Chilodon Cucullulus.</i>			
5	9	6.7	1.9
9	7	8.6	1.7
20	4	15.0	
25	4	15.0	
<i>Glaucoma colpidium.</i>			
3	110	0.55	7
7	50	1.2	13
9	30	2.0	3.0
19	10	6.0	1.7
27	6.5	9.2	
30	5.5	10.9	

Wie man sieht, schwanken die Q₁₀-Werte bei den untersuchten Infusorien in der Tat für ein etwa 20⁰iges Temperaturintervall, um die geforderte Zahl 2 bzw. 3 herum (und zwar ist dieses der Fall: bei *Euplotes* von 5—24⁰, bei *Stylonychia* von 5—27⁰, bei *Chilodon* von 5—20⁰ und bei *Glaucoma* von 9—27⁰). Das für biologische Vorgänge bezeichnende Ansteigen von Q₁₀ unterhalb der Temperatur,

bei welcher die Regel für den betreffenden biologischen Vorgang zutreffen beginnt, tritt in der Tabelle allein bei *Glaucoma* in Erscheinung; was seinen Grund darin haben dürfte, dass bei den übrigen Untersuchungsobjekten dieser plötzliche Abfall der Pulsationsgeschwindigkeit bei tieferen als den zur Beobachtung gelangten Temperaturen eintritt. Nicht sehr entfernt höher, als die Temperaturen, bei welchen die Pulsationsgeschwindigkeit ihr Maximum erreicht, liegt die Tötungstemperatur der Organismen, jedoch schon etwas früher ist eine Schädigung durch die Wärme an veränderten Flimmer- und charakteristischen „Drehbewegungen“ erkennbar.

Es ist sehr bemerkenswert, dass auch periodische Erscheinungen, wie beispielsweise die vorliegende keinesfalls etwas für die belebte Natur besonders kennzeichnendes sind. Vor einigen Jahren fand W. Ostwald, dass die Auflösung gewisser Chromsorten in Säuren, somit die damit verbundene Wasserstoffentwicklung periodisch erfolgt¹⁾ und auch der durch die Gegenwart gewisser Quecksilberflächen bewirkte Zerfall von Hydroperoxyd in Sauerstoff und Wasser, ist als eine derartige Erscheinung erkannt worden²⁾. — Eine vollständige Theorie dieser Erscheinungen haben wir vorläufig nicht! Bredig und Weinmayr weisen in ihren diesbezüglichen Erörterungen darauf hin, dass das Phänomen anscheinend in heterogenen Systemen aufzutreten scheint und schreiben der Oberflächenspannung eine große Rolle zu. Bekanntlich hatte O. Bütschli seine vor längerer Zeit gegebene Theorie der pulsierenden Vakuolen ebenfalls auf die Oberflächenspannung basiert³⁾. Ist auch diese Übereinstimmung eine rein äußerliche (was ausführlicher zu begründen hier zu weit führen würde), so wollte ich ihre Erwähnung doch nicht unterlassen.

Ohne den zahlreichen Erklärungsversuchen der pulsierenden Vakuolen eine neue hinzufügen zu wollen, geht meines Erachtens aus der mitgeteilten Tabelle (S. 14) hervor, dass die pulsierende Vakuole mit chemischen Vorgängen im Infusorienorganismus auf das engste verknüpft ist. Beweisend für diese Auffassung scheinen mir in erster Linie die Ergebnisse an *Glaucoma* zu sein, welche das Ansteigen von Q_{10} bei tieferen Temperaturen aufweisen. Die rein physikalischen Erklärungsversuche, wie osmotischer Druck, Oberflächenspannung u. s. w. vermögen kaum die erhebliche Abhängigkeit der Pulsationsgeschwindigkeit von der Temperatur, noch

1) Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Zeitschr. f. physikal. Chem. 35, 33—77 und 204—257, 1900.

2) G. Bredig u. J. Weinmayr. Eine periodische Kontaktkatalyse. Zeitschr. f. physikal. Chem. 42, 600—611, 1903.

3) H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1, O. Bütschli, Protozoa. 3. Abt. Infusoria, S. 1432, 1887—1889.

weniger aber ihre sprunghafte Veränderung befriedigend zu erklären¹⁾; bei einer chemischen Auffassung der Erscheinungen dagegen wird die große Veränderlichkeit mit der Temperatur durch die RGT-Regel direkt gefordert und für die sprunghafte Änderung bietet die Annahme einer „Auslösung“²⁾ keine Schwierigkeiten. Ehe ich auf letztere in Verbindung mit anderen Fragen etwas eingee, möchte ich erwähnen, dass auch die Vermehrungsgeschwindigkeit der Infusorien der RGT-Regel zu entsprechen scheint³⁾ und aus Rossbach's Beobachtungen noch folgende schöne Bestätigung ihrer Gültigkeit im Organismus mitteilen:

In einer Wasserstoffatmosphäre vermögen die Infusorien auf die Dauer nicht zu existieren. Bringt man Infusorien in eine solche Atmosphäre, so stellen sich mit der Zeit die Vorboten des Absterbens, die „Drehbewegungen“ ein. Dazu ist bei 5—7° ein 50 minutenlanges Verweilen in Wasserstoff nötig, bei 16° genügen schon 10 Minuten und bei 23° sogar nur 5. — Q_{10} würde sich hieraus zu ca. 3.7 ergeben. Eine befriedigende Zahl, wenn man bedenkt, dass bei der Anstellung dieser, damals mehr nebensächlichen Beobachtungen sicher nicht mit den entsprechenden Kautelen vorgegangen worden ist, als wie wenn man gedacht hätte, dass sie später einmal noch rechnerische Verwertung finden würden⁴⁾.

1) Man beachte z. B. die Schwierigkeiten, die Degen hat (l. c. 199, um die von ihm beobachtete Verzwanzigfachung der Pulsationsgeschwindigkeit von *Glaucoma* durch Erwärmen, vom Standpunkt seiner, in der Hauptsache osmotischen Theorie zu erklären.

2) Den Ausdruck nicht im Sinne Ostwald's genommen. Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 1, 9, 1897, Fußnote 3. Vgl. auch R. O. Herzog, Zeitschr. f. Elektrochem. 1905, Nr. 46.

3) Dies zeigt z. B. die Tabelle S. 1589 bei Bütschli (l. c.).

4) In einer jüngstens erschienenen (Pflüger's Arch. 113, 317—326, 1906), „Über den Einfluss der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen an Winterschläfern“ betitelten Arbeit, teilt Walter Hausmann u. A. folgende Beobachtungen mit, ohne eine definitive Ansicht über sie zu äußern.

Winterschlafende (zwischen den Doppelfenstern des Laboratoriums gehaltene) Fledermäuse, die Colchicin erhalten haben, leben in der Kälte weiter, verenden jedoch an Colchicinvergiftung, wenn sie in die Wärme (25°) gebracht werden. „Der Tod trat nach einer Inkubationszeit ein, als wäre den Tieren zu der Zeit das Gift gegeben worden, zu der sie in die Wärme kamen.“ — Von Tannin und Saponin werden winterschlafende Fledermäuse (in der Kälte) nur nach „vieltägiger Inkubationszeit, in der Wärme nach ungleich kürzerer Inkubationszeit getötet.“

Die angemessenste Auffassung für diese Erscheinungen wird sich dem Leser nach dem in diesem Aufsatz dargelegten von selbst aufdrängen.

Da, wie gesagt, nur die chemische Reaktionsgeschwindigkeit so sehr erheblich von der Temperatur beeinflusst wird, so ist es unschwer voraus zu sagen, dass mit Hilfe von Versuchsarrangements, welche dieser Erkenntnis Rechnung tragen, noch mancherlei Aufklärung über jetzt als merkwürdig geltenden Beobachtungen zu erlangen sein wird.

III.

Wie bei den betrachteten, so auch bei allen anderen biologischen Vorgängen, für welche die RGT-Regel gilt, ist diese Geltung eine auf ein bestimmtes Temperaturgebiet beschränkte, unterhalb und oberhalb dessen Q_{10} ganz andere Werte annimmt: einerseits sehr groß, anderseits negativ wird. Mit dem letzteren der beiden Fälle hat sich F. F. Blackman¹⁾ eingehender beschäftigt. Seine Betrachtungen sind in dem einleitend genannten Aufsatz Jost's mit kritischen Erörterungen begleitet, ausführlich wiedergegeben. Wir wollen sie in ihrer von Jost gegebenen Form zum Ausgangspunkt unserer nun folgenden Untersuchungen machen.

Die Ausführungen Blackman's handeln über die Abhängigkeit der Kohlendioxydassimilation von der Temperatur und entsprechen vollkommen den Betrachtungen, welche E. Duclaux über das Temperaturoptimum von Fermentreaktionen *in vitro* in seiner vor längerer Zeit (1899) erschienenen, anscheinend wenig verbreiteten „*Traité de Microbiologie*“²⁾ angestellt hat. Duclaux erklärt das Auftreten des Temperaturoptimums bei Fermentreaktionen sachgemäß — aus der Beschleunigung, welche eine jede chemische Reaktion durch Temperaturerhöhung erfährt — folgendermaßen: Die Reaktionsgeschwindigkeit des fermentativen Vorganges ist von zwei verschiedenen Größen, von der Temperatur und von der Fermentmenge abhängig. Die Fermente sind aber zersetzliche, d. h. solche Stoffe, deren Zersetzungsgeschwindigkeit schon bei niedrigen Temperaturen einen messbaren Betrag aufweist, der sich mit steigender Temperatur dementsprechend vergrößert. Steigert man also die Temperatur, so steigt allerdings die Reaktionsgeschwindigkeit des fermentativen Vorganges, gleichzeitig damit vermindert sich jedoch die wirksame Fermentmenge. Das Ergebnis dieser entgegengesetzten Vorgänge stellt, wenn man die Reaktionsgeschwindigkeiten als Ordinaten und die Temperaturen als Abscissen aufträgt, eine Kurve mit einem Maximum³⁾ (das zur Beobachtung gelangte „Opti-

1) Optima and Limiting Factors. *Annals of Botany*, 19, 281—295, 1905.

2) Bd. 2, S. 193, 1899.

3) Als Beispiel eines einfachsten derartigen Falles möchte ich in W. Ostwald's „*Grundlinien der anorganischen Chemie*“ auf nachstehende Stelle (1. Aufl. S. 729 u. 730, 1900) verweisen:

„Außer dem gewöhnlichen weißen Zinn ist noch eine graue Form bekannt, welche eine viel geringere Dichte hat und sich gelegentlich aus dem weißen Zinn bildet. Es hat sich herausgestellt, dass es sich hier um eine enantiotrope Form handelt, deren Beständigkeitsgebiet bei niederen Temperaturen liegt, während das des weißen Zinnes höheren Temperaturen angehört. Die Umwandlungstemperatur ist 20°. Trotzdem daher das gewöhnliche weiße Zinn bei den mittleren Temperaturen sich im metastabilen Gebiet befindet, tritt die Bildung des grauen Zinnes nur selten ein, da in der Nähe des Umwandlungspunktes die Geschwindigkeit der Umwandlung sehr klein ist. Sie nimmt, bei Erniedrigung der

mun“) dar. Man kann Duclaux ergänzend hinzufügen, dass dieses Maximum, gleiche Fermentkonzentrationen vorausgesetzt, um so höher liegen wird, je größer die ursprüngliche Reaktionsgeschwindigkeit der fermentativen Reaktion und ihr Temperaturkoeffizient (Q_{10}) einerseits und je kleiner die anfängliche Reaktionsgeschwindigkeit der Fermentzersetzungreaktion und ihr Temperaturkoeffizient anderseits ist.

Um das Zutreffen entsprechender Überlegungen für die Kohlendioxydassimilation darzutun, stützt sich Blackman auf Beobachtungen von Fr. L. C. Matthaei¹⁾, wonach ein Kirschchlorbeerblatt unter bestimmten, in der Matthaei'schen Arbeit präzisierten Bedingungen bis zu 25° in mehrere nacheinander folgenden Stunden (praktisch) gleiche Kohlendioxydmengen assimiliert, bei höheren Temperaturen (30°, 37°, 40°) dagegen stündlich immer weniger. (Wobei zu bemerken ist, dass mit der ersten jeweiligen Bestimmung anderthalb Stunden, nachdem der Versuch im Gange gesetzt worden ist, begonnen wurde, die erste Bestimmung, also die zwischen 1½ und 2½ Stunden nach Beginn des Versuches assimilierten Kohlendioxydmengen angibt.) Blackman berechnet aus den bei 9° und 19° assimilierten Kohlendioxydmengen Q_{10} zu 2.1, entwirft auf Grund dieser Zahl die Kurve, welche den Assimilationsvorgang darstellte, wenn er diesen Temperaturquotienten ständig behielte, entwirft dann auf einer, in seiner Arbeit nachzulesenden Weise Kurven, welche die stündliche Abnahme der bei höheren Temperaturen beobachteten Kohlendioxydmengen darstellen, und zeigt, dass, wenn man diese Kurven nach rückwärts verlängert, sie die auf Grund von $Q_{10} = 2.1$ konstruierte Assimilationskurve in den erforderlichen Punkten schneiden und damit ergeben, dass, falls der Assimilationsvorgang keine Schädigung durch die Temperaturerhöhung erlitte, bei hohen Temperaturen Kohlendioxydmengen assimiliert werden würden, welche sich unter Annahme von $Q_{10} = 2.1$ für den Assimilationsvorgang berechnen. Die entsprechend konstruierte Figur findet sich S. 231 bei Jost abgebildet.

Wir wollen von dem Bedenken, ob die Matthaei'schen Versuchsunterlagen, bei aller Vortrefflichkeit, für den fraglichen Zweck ausreichen, absehen, auch die Frage nicht diskutieren, ob der Assi-

Temperatur erst zu und dann ab. Die Zunahme rührt daher, dass im allgemeinen die Umwandlung um so schneller erfolgt, je weiter sich der Stoff vom Gleichgewichtspunkt entfernt. Andererseits betätigt sich die allgemeine Verkleinerung der Reaktionsgeschwindigkeit durch Temperaturniedrigung und das Ergebnis ist, dass bei stetiger Erniedrigung der Temperatur die Umwandlungsgeschwindigkeit erst zu und dann abnimmt. Die größte Geschwindigkeit liegt für Zinn etwa bei -48°; darum ist das Auftreten des grauen Zinnes meist bei starker Kälte beobachtet worden.“

1) Experimental researches on vegetable Assimilation and Respiration III. — On the effect of temperature on Carbon-dioxyd assimilation. By Gabrielle L. C. Matthaei. Phil. Transact. of the Royal Society, Ser. B, Vol. 197, 47—105, 1904.

milationsvorgang unter Ausschluss sekundärer Vorgänge notwendigerweise den Temperaturquotienten $Q_{10} = 2.1$ ständig beibehalten müsste, sondern nur prüfen, wie weit die skizzierte Blackman'sche Beweisführung quantitativ zutrifft. Nehmen wir hierzu, wegen der Einfachheit der Ausdrucksweise mit Jost an, dass die Kohlendioxydassimilation von der Gegenwart eines Fermentes herrührt, dessen Inaktivierung (Schädigung) durch Erwärmen, im Sinken der stündlich assimilierten Kohlendioxydmengen sich dartut. Umgekehrt können wir dann die stündlich assimilierten Kohlendioxydmengen als Maß des noch nicht zersetzten Fermentes ansehen; und wenn wir je zwei am Ende nacheinander folgenden Stunden gemachten Kohlendioxydbestimmungen mit c_1 und c_2 bezeichnen und $t_2 - t_1$ die dazwischen verstrichene Zeit, also in unserem Fall, 1 Stunde bedeutet, so besteht die Beziehung¹⁾

$$\log c_1 - \log c_2 = 0.4343 k (t_2 - t_1) \quad (1.),$$

worin k die sogen. Reaktionsgeschwindigkeitskonstante ist und angibt, wie viel Einheiten des fraglichen Fermentes sich in der Zeiteinheit (hier Stunde) zersetzen würden, falls man die Fermentkonzentration während der Zeit konstant Eins hielte.

Führen wir die in der Gleichung (1) vorgezeichneten Berechnungen aus, wobei wir uns der von Blackman verwendeten Beobachtungsdaten, welche auf S. 230 bei Jost angeführt sind, bedienen, so bekommen wir folgende Werte für die konstante k

bei 30.5°	37.5°	40.5°
0.115	0.30	0.31
0.10	0.27	0.37
0.09	0.26	—
im Mittel $k = 0.10$	$\frac{0.28}{0.28}$	0.35 ²⁾

Wenn wir nun in die obige Gleichung (1) für k den für die jeweilige Temperatur gefundenen Wert und für c_2 die bei der jeweiligen Temperatur gemachte erste Kohlendioxydbestimmung einsetzen, so können wir Fermentmengen (c_1), welche zu Zeiten vorhanden waren, auf welche sich die Kohlendioxydbestimmungen noch nicht erstreckt haben, dadurch berechnen, dass wir für $t_2 - t_1$ entsprechende Zeitwerte einsetzen. Wir müssen uns jetzt erinnern, dass sich die ersten Beobachtungen auf die Zeit von $1\frac{1}{2} - 2\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Anfang des jeweiligen Assimilationsversuches beziehen; wenn wir somit für $t_2 - t_1$ die Zahl 1.5 einsetzen, so erhalten wir die Kohlendioxyd-(= Ferment)menge, welche vom ersten Augenblick des Assimilationsvorganges bis zum Ablauf der ersten Stunde assimiliert worden ist und zur Beobachtung gelangt wäre. Diese

1) Vgl. z. B. W. Ostwald, Lehrbuch der allgemeinen Chemie, 2. Aufl., 2, Abt. 2, S. 201 u. 209, 1896.

2) Unter Berücksichtigung, dass die dritte CO₂-Bestimmung von Fr. Matthaei bei 40.5° offenbar falsch ist.

ist aber noch nicht der von uns gesuchte Wert, denn wir suchen die Kohlendioxydmenge, welche im Laufe einer Stunde assimiliert worden wäre, falls die Fermentmenge während der Zeit konstant geblieben wäre. Wir kommen diesem gesuchten Wert für unseren Zweck nahe genug, wenn wir eine zweite Berechnung ausführen und dabei für $t_2 - t_1$ die Zahl 2.5 einsetzen, d. h. eine weitere Stunde zurückrechnen, und dann den Mittelwert der beiden Berechnungen nehmen. Diese Werte sind nachstehend die mit $GefmgCO_2$ bezeichneten, während $BerQ_{10} = 2.1$ die Milligramme Kohlendioxyd angeben, welche nach der Blackman'schen Betrachtungsweise gefunden werden müssten.

	Bei 30.5°	37.5°	40.5°
GefmgCO ₂	19.1	41.4	29.6
BerQ ₁₀ = 2.1	17.8	30.3	35.6
BerQ ₁₀ = 2.4	25.2	49.9	60.5

Eine Übereinstimmung zwischen den von uns berechneten und den nach Blackman zu fordernden CO₂-Werten besteht demnach nur für 30.5°, während wir bei 37° ca. $\frac{1}{3}$ zu viel und bei 40.5° ca. $\frac{1}{6}$ weniger finden als verlangt wird.

In der obigen Tabelle ist noch eine weitere Zahlenreihe unter $BerQ_{10} = 2.4$ angeführt. Das sind die CO₂-Mengen, welche gefunden werden müssten, unter der mit der Blackman'schen vollständig gleichberechtigten Annahme, dass Q₁₀ für den Assimilationsvorgang konstant 2.4 wäre. Das ist nämlich der Wert, welchen man für Q₁₀ aus den von Blackman benutzten Matthaei'schen Versuchsdaten zwischen etwa 0° und 15° erhält, während sich die von Blackmann benutzte Zahl 2.1 von etwa 9 bis 22° ergibt¹⁾. — Zwischen den unter der Annahme von Q₁₀ = 2.4 geforderten und den von uns berechneten Werten ist nicht einmal eine entfernte Annäherung zu konstatieren.

Wir können die gefundenen Inaktivierungskonstanten (k) noch zur Berechnung des Temperaturquotienten des Inaktivierungsvorganges verwenden und finden Q₁₀ für das Temperaturintervall 30.5—37.5° zu 4.1 und für das Temperaturintervall 37.5—40.5° zu 2.1. Also wieder ganz übereinstimmende Werte!

Und das war vorauszusehen, denn bei der Übertragung der für das Temperaturoptimum von Fermentreaktionen in vitro geltenden Überlegungen auf den Assimilationsvorgang haben wir den sehr wichtigen Moment außer acht gelassen, dass bei den für die Fermentreaktionen geltenden Überlegungen die stillschweigende Annahme gemacht worden ist, dass die Gefäße, in welchen die Versuche angestellt werden, bei den in Frage kommenden Tem-

1) Aristides Kanitz. Über den Einfluss der Temperatur auf die Kohlendioxydassimilation. Zeitschr. f. Elektrochemie 1905, Nr. 42.

peraturen unverändert bleiben und die in ihnen stattfindenden Reaktionen unbeeinflusst lassen. Sind aber statt der angenommenen indifferenten Gefäße solche vorhanden, welche sich bei den Versuchstemperaturen ändern und dadurch möglicherweise fremde Stoffe dem Inhalt zuführen — welche dann mit jenem reagieren, indem sie sich entweder mit einem oder anderem der reagierenden Stoffe verbinden oder durch ihre bloße Gegenwart die Reaktionsgeschwindigkeit (katalytisch) ändern —, so können die ohne Berücksichtigung all dessen gemachten Ansätze über das Temperaturoptimum der Fermentreaktionen naturgemäß nicht mehr zutreffen. Noch viel weniger kann das der Fall sein, wenn schon die Oberfläche der Reaktionsgefäße die in ihnen stattfindenden Reaktionen in unkontrollierbarer Weise beeinflusste, oder wenn die Reaktionsgefäße beim Erwärmen für irgendeines der Reaktionsprodukte, für welches sie ehemals undurchlässig waren, durchlässig würden, oder wenn der umgekehrte Fall einträte, oder gar, wenn durch Erwärmen die Zertrümmerung der Reaktionsgefäße stattfände und dadurch ihr Inhalt sich mit dem Inhalt anderer Reaktionsgefäße vermischte. Das und ähnliches ist aber der Fall bei dem Kohlendioxydassimilationsvorgang im lebenden Blatt, wie auch bei allen anderen biologischen Vorgängen, nur in wunderbar verwickelter Weise.

Dieser langen Ausführung kurzer Sinn ist somit, dass das Temperaturoptimum bei biologischen Vorgängen gewiss das Ergebnis der Übereinanderlagerung der verschiedensten chemischen und physikalisch-chemischen Vorgänge ist, dass jedoch eine Voneinandertrennung dieser Vorgänge zur Zeit ganz unmöglich erscheint.

Das ist ein Ergebnis, welches ich schon gelegentlich einer früheren Veröffentlichung¹⁾ (worin ich, unabhängig von Blackman, ebenfalls das Matthaei'sche Versuchsmaterial verwertend die Gültigkeit der RGT-Regel für die CO₂-Assimilation nachgewiesen habe) zwar in aller Kürze, aber nicht weniger deutlich zum Ausdruck gebracht habe. Ich habe damals bei der kritischen Abwägung des Wertes des von mir benutzten Versuchsmaterials ausdrücklich hervorgehoben, dass bei hoher Temperatur die stündlich assimilierte Kohlendioxydmenge abnimmt, und dann bei der Mitteilung des von Frl. Matthaei gefundenen Maximalwertes assimilierten Kohlendioxyds geschrieben: „bei 37° — bei welcher Temperatur in diesem Fall das „Optimum“ der Assimilation erreicht wurde.“ Endlich habe ich als natürliche Konsequenz den bei Jost zitierten (l. c. S. 230) Ausspruch getan, dass der absteigende Ast der Assimilationskurve — also das Temperaturgebiet, wo Q₁₀ negativ ist —

1) Vgl. vorhergehende Fußnote.

sich unseren Betrachtungen, d. h. insoweit man sie zahlenmäßig ausdrücken kann, entzieht. — Ich habe diese Dinge damals darum nicht weiter erörtert, weil ich annahm, dass es genügend bekannt ist, wie das Zustandekommen eines Optimums im allgemeinen erklärt werden kann, um so mehr, da abgesehen vom Werke Duclaux' die allgemein chemische Seite der Frage, wenigstens bezüglich der Fermentreaktionen von sachkundiger Feder¹⁾ speziell für den Physiologen dargestellt worden ist. Andererseits erschienen mir die Einschränkungen, welche bei der Übertragung der einfachen Sätze über das Optimum auf biologische Vorgänge zu machen sind, dermaßen selbstverständlich, dass ich gar nicht daran gedacht habe, dass es eine besondere Darlegung ihrer bedarf.

Wenn wir uns nochmals vergegenwärtigen, welche zahllosen Vorgänge mit dem einfachsten biologischen Vorgang verknüpft sind und bei der Beobachtung des Vorganges somit (indirekt) mitbeobachtet werden, so werden wir Abweichungen von der RGT-Regel auf biologischem Gebiet als Regel erwarten und das Zutreffen, mitunter innerhalb eines erheblicheren Temperaturgebietes bemerkenswert finden. Denn schon ein annäherndes Zutreffen der RGT-Regel besagt nicht nur, dass innerhalb ihres Gültigkeitsbereiches die Reaktionsgeschwindigkeit aller mit dem betrachteten Vorgang zusammenhängend verlaufenden, ihren Ergebnissen nach entgegengesetzten chemischen Vorgänge sehr klein ist; sondern auch dass die diese heterogene Reaktionssysteme wesentlich mitbestimmenden physikalisch-chemischen Bedingungen, wie Verteilung der reagierenden Stoffe, die Durchlässigkeit der Zellwände, der kolloidale Zustand ihres Inhaltes u. s. w. — also all das, was ich hier vorher mit dem Reaktionsgefäß im Gegensatz zum Inhalt verglichen haben — nur innerhalb solcher Grenzen geändert werden, welche unterhalb der Beobachtungsfehler bleiben.

IV.

Im vorhergehenden haben wir uns im wesentlichen mit dem Einfluss beschäftigt, den die Temperatur auf die chemische Reaktionsgeschwindigkeit ausübt und die Umstände erörtert, welche bei der Übertragung der auf chemischen Boden gewonnenen Erkenntnis auf das biologische Gebiet beachtet werden müssen. Es ist jedoch nicht nur die Reaktionsgeschwindigkeit, d. h. die Geschwindigkeit, womit ein gewisser chemischer Zustand erreicht wird, sondern zumeist auch der schließlich erreichte Zustand selbst — das chemische Gleichgewicht — von der Temperatur abhängig.

1) G. Bredig. Die Elemente der chemischen Kinetik mit besonderer Berücksichtigung der Katalyse und der Fermentwirkung. Ergebnisse der Physiologie 1, Abt. 1, 135—212, 1902.

Ausführlichere Angaben über das chemische Gleichgewicht findet man in den einschlägigen Werken über allgemeine Chemie. Hier soll darüber nur so viel gesagt werden, als zur Erlangung einer vollständigen Übersicht über die Frage der Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur erforderlich erscheint.

Nach dem Massenwirkungsgesetz ist die Geschwindigkeit, mit welcher ein Stoff sich unter gegebenen Bedingungen umwandelt, seiner jeweils vorhandenen aktiven Menge proportional. Daraus folgt, dass kein chemischer Vorgang so vollständig verläuft, wie die üblichen Reaktionsgleichungen ihn darstellen, dass nämlich aus molekularen Mengen der links verzeichneten Ausgangsstoffe, molekulare Mengen der rechts verzeichneten Produkte entstehen, sondern dass stets eine gewisse Menge der Ausgangsstoffe neben den entstandenen Produkten unverwandelt bestehen bleiben muss. Denn einerseits wird mit der Mengenabnahme der Ausgangsstoffe ihre Tendenz, sich umzuwandeln, immer kleiner, andererseits wird die Tendenz der entstandenen Produkte, sich in die Ausgangsstoffe zurückzuwandeln, mit ihrer steigenden Menge immer größer, so dass schließlich eine solche Menge der Produkte vorhanden sein wird, dass deren Tendenz, sich unter den gegebenen Bedingungen in die Ausgangsstoffe zurückzuwandeln ebenso groß sein wird, als die Tendenz der noch vorhandenen Menge der Ausgangsstoffe sich umzuwandeln ist. Diesen Zustand bezeichnet man als den eines chemischen Gleichgewichts.

Das Mengenverhältnis, in welchem dann die Ausgangsstoffe und die Produkte nebeneinander vorhanden sind, kann jeden positiven Wert haben, da eben eine Reaktion nur in bezug unserer analytischen Hilfsmittel vollständig verläuft oder gar nicht von statten geht. Es ist auch offenbar, dass unter sonst gleichen Bedingungen das Gleichgewicht sich bei demselben Mengenverhältnis der reagierenden Stoffe einstellen muss, gleichgültig, ob von den in der Reaktionsgleichung links oder rechts verzeichneten Stoffen ausgegangen worden ist.

Wir sagten „unter sonst gleichen Bedingungen“. Denn das chemische Gleichgewicht ist auch noch eine Funktion anderer Veränderlichen, mit deren Größenveränderung das Mengenverhältnis der im Gleichgewicht gewesenen Stoffe sich so lange ändern muss, bis ihre gegenseitige Umwandlungstendenz den neuen Bedingungen entsprechend gleich geworden ist. (Das Gleichgewicht wird „verschoben“.)

Die Anzahl dieser Veränderlichen, durch deren Größenveränderung ein gegebenes Gleichgewicht verschoben werden kann — man nennt sie die „Freiheiten“ des Systems — wird durch das Phasengesetz¹⁾ gegeben; die Richtung, in welcher die Verschiebung erfolgt,

1) Vgl. z. B. Ostwald, Grundriss der allgemeinen Chemie. III. Aufl., 1899, S. 101, 307.

ist durch folgenden Satz bestimmt: Wird auf ein im Gleichgewicht befindliches Gebilde ein Zwang ausgeübt, so wird der Vorgang eintreten, welcher sich diesem Zwang widersetzt, d. h. die Wirkung des Zwanges teilweise aufhebt¹⁾.

Dieser Satz beantwortet auch die uns interessierende Frage des Zusammenhanges zwischen chemisches Gleichgewicht und Temperatur dahin, dass mit steigender Temperatur der Vorgang stattfinden muss, bei welcher Wärme verbraucht wird.

Auf die gewöhnlichen, von links nach rechts gelesenen Reaktionsschemata angewendet, bedeutet das folgendes. Entsteht bei der (vollständig verlaufenden) Reaktion Wärme (die Reaktionswärme ist positiv), so wird mit steigender Temperatur immer weniger von den Ausgangsstoffen sich umwandeln; wird bei der Reaktion Wärme verbraucht (die Reaktionswärme ist negativ), so wird mit steigender Temperatur ein immer größerer Betrag der Ausgangsstoffe sich umwandeln; entsteht bei der Reaktion weder Wärme, noch wird welche aufgenommen (die Reaktionswärme ist Null), so ist das Gleichgewicht von der Temperatur unabhängig.

Diese Sätze sind ausgehend vom zweiten Hauptsatze der Energetik auch in eine quantitative Form gebracht worden und können so zur Berechnung der Reaktionswärme aus der Verschiebung des Gleichgewichts mit der Temperatur dienen. Nur muss man sich erinnern, dass die Reaktionswärme eine mit der Temperatur in bis jetzt nicht bekannter Weise veränderliche Größe ist.

So könnte man z. B. aus der bei zwei verschiedenen Temperaturen bestimmten Dissoziationsspannung des Oxyhämoglobins die Reaktionswärme des Vorganges bestimmen.

Auf die Frage: Inwieweit kommt die eben dargelegte Abhängigkeit des chemischen Gleichgewichts von der Temperatur bei biologischen Vorgängen zur Geltung?, möchte ich vorläufig keine umfassendere Antwort geben. Doch so viel sei gesagt, dass sie gegenüber der sehr erheblichen Änderung der Reaktionsgeschwindigkeit mit der Temperatur im allgemeinen nur eine sekundäre Rolle spielen wird. Freilich, wenn man bedenkt, dass es sich bei den Lebensvorgängen um ganze Systeme ineinandergreifender Reaktionen handelt, bei welchen die Katalysatoren (Fermente), welche die nötigen Geschwindigkeiten aufrecht erhalten, das Ergebnis eben solcher Reaktionssysteme sind; so ist es möglich, dass mitunter auch die Verschiebung des Gleichgewichts das ausschlaggebende wird. So könnte man beispielsweise die am Schluss des

1) Der Satz ist sehr allgemein. Er gilt bekanntlich für mechanische Gleichgewichte. Wenn man seinen zweiten Teil folgendermaßen formuliert: „so wird zunächst der Vorgang eintreten u. s. w.“, dann trifft er zumeist auch für Gedankenoperationen zu.

zweiten Abschnittes erwähnte Auslösung in gewissen Fällen in solchem Sinne zu deuten suchen.

Endlich möchte ich darauf hinweisen, dass auf Grund der in diesem Aufsatz durchgeführten Betrachtungsweise eine prägnante Unterscheidung zwischen poikilothermen und homoiothermen Organismen gegeben werden kann, indem wir in den letzteren solche erblicken, bei welchen ohne Zerstörung des Lebens, sowohl die Geschwindigkeiten, womit die Vorgänge verlaufen, wie auch die Gleichgewichte, zu welchen sie führen, nur innerhalb sehr enger Grenzen verändert werden können.

Leipzig, August—September 1906.

Ältere und neuere Selektionsmethoden.

Erwiderung zu dem Artikel des Herrn Professor
Hugo de Vries.

Von Graf Arnim-Schlagenthin.

Von befreundeter Seite werde ich auf den Aufsatz des Herrn Prof. de Vries im Biol. Centralbl. vom Juli 1906 aufmerksam gemacht und zu einer Erwiderung angeregt.

Ich halte mich für verpflichtet, nachstehend die Missverständnisse aufzuklären, die, wie mir scheint, hier vorliegen.

De Vries wirft mir gewissermaßen vor, dass ich in dem Prospekt der Deutsch-Schwedischen Saatzuchtanstalt aus seinem Werke „Die Mutationstheorie“ folgenden Passus zitierte:

„Die Hauptdifferenz zwischen veredelten Rassen und Arten, auch den kleinsten elementaren Arten, ist die Unbeständigkeit der ersteren und die Beständigkeit der letzteren.

Die durch Züchtung entstandene Rasse wird nur durch Züchtung aufrecht erhalten; es kostet dieselbe Mühe, sie zu erhalten, als sie auszubilden. Hört die Züchtung auf, so hören auch die Rassenmerkmale auf, und zwar etwa innerhalb derselben Zeitdauer, welche für die Entstehung der Rasse erforderlich war, also innerhalb einiger weniger Generationen. Kälte, Fröste, Feuchtigkeit, dichter Stand, zu spätes Reifen u. s. w. züchten auf dem Acker ebenso tüchtig, wie der beste Züchter. Bisweilen wirken sie mit ihm in gleicher Richtung, meist aber in entgegengesetztem Sinne. Bei der methodischen Zuchtwahl der hochveredelten Rassen wirkt die Natur fast ausschließlich dem Züchter entgegen, indem sie stets die kräftigeren, minderwertigen Individuen bevorzugt.“

Er meint, ich hätte als Verkäufer von Saatgut ein lebhaftes Interesse, dass die in obigen Sätzen niedergelegte Theorie anerkannt werde, während nach der Theorie des Prof. Nilsson-Svalöf der Unterschied zwischen Elite und Nachbau verschwinde. Er sagt:

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Kanitz Aristides

Artikel/Article: [Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. 11-25](#)