Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXIX. **1. Juni 1909.** **№ 11.**

Wachstum und seine analytische Darstellung.

Von Paolo Enriques (Bologna).

I. Einleitung.

Einige Autoren haben gesucht, das individuelle Wachstum der Pflanzen und Tiere mit analytischen Formeln darzustellen; besonders hat Brailsford Robertson[1]) von einer solchen Darstellung viele Folgerungen abgeleitet. Er benutzt dieselbe logarithmische Funktion, die für die chemischen autokatalytischen Reaktionen gilt und erreicht mit einer solchen eine gute Annäherung zwischen beobachteten und berechneten Zahlen. Er schließt daraus, dass das individuelle Wachstum als eine autokatalytische Reaktion aufzufassen ist; so ist der letzte Teil der Gewichtskurve der Organismen, die senile Gewichtsabnahme, als ein sekundäres Phänomen zu betrachten, das sich von neuen Ursachen, ganz verschieden von denen des Wachstums selbst ergibt; es fehlt in der Tat eine solche Senkung voll-

1) Robertson, T. B.: On the normal rate of growth of an individual and its biochemical significance. Arch. Entw.-Mech. V. 25 u. 26, 1908.

ständig, ebensowohl bei autokatalytischen Reaktionen wie bei der benutzten logarithmischen Funktion.

Wäre diese Annahme richtig, könnte man natürlich nicht mehr sagen, dass die Senilität mit ihren mehrfachen Erscheinungen, als die Fortsetzung derselben Prozesse zu betrachten sei, die schon vorher, lange vorher, seit den ersten Stadien der ontogenetischen Entwickelung angefangen haben. Im Gegenteil hatte ich in einem Artikel über den Tod[2]) für eine solche Annahme gekämpft. Ich wollte daher die Frage des Wachstums näher studieren, von ihren biologischen Seiten, und besonders untersuchen, welchen Wert man seinen analytischen Darstellungen geben kann. — So habe ich folgende Fragen studiert und in diesem Artikel auseinandergesetzt:

1. Besitzt die autokatalytische Natur des Wachstums einen echten biologischen Grund? Wenn eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Bedingungen des Wachstums und denjenigen einer autokatalytischen Reaktion existiert, geht sie so weit, dass man sagen kann, dass die Ursachen des Wachstums und der senilen Herabsetzung des Gewichtes nicht dieselben sein können, von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus?

2. Befinden sich die logarithmischen Funktionen, die Robertson benutzt hat, in einer besonderen, privilegierten Stellung, im Verhältnis zu anderen Funktionen, die für denselben Zweck von anderen Autoren benutzt wurden, oder benutzt werden können? Und zwischen denselben logarithmischen Funktionen, die aus der Integration einer ganzen algebraischen Funktion herstammen, befindet sich gerade diejenige, die Robertson benutzt hat, in einer privilegierten Stellung im Verhältnis zu den anderen?

Zuerst betrachte ich die biologische Seite der Frage, wo ich hoffe zeigen zu können, bis zu welchem Grade die Bedingungen des Wachstums von denen einer autokatalytischen Reaktion verschieden sind; dann die mathematische Seite, und mit dieser Kritik will ich beweisen, dass man mit den analytischen Darstellungen des Wachstums keine Gesetze entdeckt, sondern nur eine künstliche Nachahmung gemacht hat.

II. Individuelles Wachstum, vom biologischen Gesichtspunkt aus.

Ich habe, wie gesagt, in meinem vorigen Artikel zu beweisen gesucht, dass die Veränderungen, die im Organismus für das Alter charakteristisch sind, ihren Ursprung in den allerersten Stadien der Ontogenese haben. Was besonders das Wachstum betrifft, habe ich damals fast gar nicht davon geredet. Nun will ich hier die Frage untersuchen, wie es möglich ist, dass zwei verschiedene Perioden bei Ontogenese vorhanden sind, die erste von einer Zu-

2) Enriques, P.: La morte. Riv. di Scienza V. 2, 1907.

nahme des Gewichtes, die andere (das Alter) von einer Abnahme charakterisiert.

Loeb, den Robertson auch zitiert, hat einen Vergleich gemacht, zwischen dem Wachstum der Kernstoffe, bei der Teilung des Eies, und einer autokatalytischen Reaktion. In den ersten Stadien der Ontogenese teilen sich die zwei Kerne, die aus dem Befruchtungskern entstehen, so schnell wie der Befruchtungskern selbst u. s. w.; so dass die Bildung der Kerne mit der Zeit annähernd in geometrischer Progression zunimmt. In den autokatalytischen Reaktionen, nach einer Periode, während der die Geschwindigkeit der Reaktion der schon gebildeten Stoffe proportionell ist, folgt eine andere, mit abnehmender Schnelligkeit. Es nimmt in der Tat das chemische Ungleichgewicht ab und oft erscheint auch eine deprimierende Wirkung dem schon gebildeten Stoff. Wollen wir das Wachstum der Organismen als die Wirkung des Ungleichgewichtes zwischen Kern und Plasma betrachten, wie es oft getan wird, so müssen wir auch bedenken, dass die Geschwindigkeit des Wachstums infolge des abnehmenden Ungleichgewichtes abnimmt. Wir sind hier also in denselben oder ganz ähnlichen Bedingungen wie bei autokatalytischen Reaktionen. Leider ist aber eine solche Auffassung ganz unhaltbar, sobald wir die Tatsache etwas tiefer betrachten. Fangen wir „ab ovo“ an, so haben wir hier, in Übereinstimmung mit den herrschenden Anschauungen eine große Menge Zytoplasma, und wenig Kernstoff. Die Befruchtung verdoppelt den Kernstoff, ohne einen wesentlichen Einfluss auf die Plasmamenge auszuüben; und trotzdem fängt die Teilung der Zelle und das Wachstum gerade nun an, gerade im Augenblicke, wo das vermutete Ungleichgewicht zwischen Kern und Plasma augenscheinlich vermindert wird. Aber sehen wir davon ab und verfolgen den Prozess des Wachstums weiter. Die wiederholte Teilung des Eies macht die Kernmenge größer im Verhältnis zu dem Plasma, so dass man denken könnte, dass ein Gleichgewicht erreicht wird. Das Wachstum hört aber nicht auf. Nach der Verminderung der Kernplasmarelation setzt sich das Wachstum gleicherweise fort, während die Relation selbst wieder zunimmt. Wie kann man solche Tatsachen als die Wirkung des Ungleichgewichtes zwischen Kern und Plasma interpretieren? Tatsächlich haben wir keinen Beweis für ein solches Ungleichgewicht vor uns, das wir nur aus der Tatsache des Wachstums selbst ableiten könnten. Jedenfalls, auch wenn ein solches Ungleichgewicht eine objektive Bedeutung besitzt, haben wir folgendes Dilemma vor uns: entweder entspricht das Gleichgewicht zwischen Kern und Plasma einem bestimmten quantitativen Verhältnis zwischen diesen Teilen, oder es ist veränderlich mit der Zeit und den verschiedenen Entwickelungsbedingungen. Nehmen wir das erste an, dann können wir nicht schließen, dass das Wachstum vom Ungleichgewicht zwischen Plasma und Kern verursacht wird: es fängt in der Tat an, wann, wie gesagt, das quantitative Verhältnis zwischen Kern und Plasma mit der Befruchtung zugenommen hat; und die Teilung des Eies führt zu einer weiteren Zunahme dieses Verhältnisses; außerdem kann die Bildung vieler kleinen Zellen mit großen Kernen nicht als eine Tendenz zum Gleichgewicht interpretiert werden, weil nachher das Wachstum die entgegengesetzte Veränderung verursacht. — So muss man in diesem Falle annehmen, dass das Wachstum von anderen Ursachen bewirkt wird, als von dem Ungleichgewicht zwischen Kern und Plasma. — Wollen wir im Gegenteil den anderen Fall annehmen, so können wir immer sagen, dass das Wachstum vom Ungleichgewicht zwischen Plasma und Kern verursacht wird: es ist nur nötig hinzuzufügen, dass die hypothetische Kernplasmarelation, der das Gleichgewicht entspricht, größer oder minder groß ist als die in jedem Augenblicke tatsächlich beobachtete Relation, je nachdem das Wachstum in dem betrachteten Augenblick zu einer Vergrößerung resp. Verminderung der Kernplasmarelation selbst führt. Was bedeutet denn ein solcher Begriff, das Gleichgewicht in der Kernplasmarelation, wenn nicht die tatsächliche Beobachtung der Veränderungen, denen sie selbst unterworfen ist? Jedenfalls, es ist nötig, auch in diesem Falle anzunehmen, dass hier andere Ursachen, ganz unbekannte Ursachen, die erste Rolle spielen, den Sinn und den Wert des Ungleichgewichtes zwischen Kern und Plasma in jedem Augenblicke bestimmend. Es ist so ein einziger Schluss möglich, dass in jedem Falle, unabhängig von irgendwelcher Hypothese, das Wachstum andere Ursachen besitzt als das Ungleichgewicht zwischen Kern- und Plasmamenge, als die oft falsch in Betracht gezogene Zerstörung der Kernplasmarelation mit der Befruchtung[3]).

Wir haben also, von einer Seite das Wachstum, von einer anderen die unbekannten Ursachen desselben zu erforschen. Mit dem Begriff des Ungleichgewichtes introduzieren wir eine neue

3) Die zytologische Seite der Frage wünsche ich hier nicht zu behandeln; es ist aber viel besser, anzunehmen, dass die Befruchtung — ein wesentlich nukleares Phänomen — in erster Linie das Wachstum des Kernes für sich verursacht, indem das Plasma zuerst passiv bleibt; die Kernplasmarelation kommt also hier gar nicht in Frage. Später wächst das Plasma wieder, nicht weil es zu wenig geblieben war — das ist eine naive Erklärung, warum in der Tat, war es zu wenig geblieben? — sondern weil die Differenzierung beginnt. Wenn man mich übrigens fragen will, welche Ursache die Differenzierung bewirkt, so werde ich antworten, dass die Assimilation und ihre progressive ontogenetische Verminderung (vgl. meinen Artikel über den Tod), die die Differenzierung begleitet, ganz allgemeine Lebenserscheinungen sind, die viele andere Tatsachen erklären können; wenn man sie aber mit anderen Tatsachen erklären will, dann verliert man die Zeit und gibt eine Erklärung, die nur ein Verbalismus ist.

Veränderliche, und das Wachstum und ihre Ursache werden als Funktion desselben dargestellt; es kommt also keine Erklärung heraus, es wird nur ein neuer Begriff hineingeschoben, der besser als ein hier nutzloser Parameter zu eliminieren ist.

Wachstum und Differenzierung.

Also, abgesehen von diesem hier ganz nutzlosen Begriff, wollen wir uns fragen, was für Zytoplasma während des Wachstums nimmt zu? Das ist meiner Ansicht nach besonders bemerkenswert, dass die Zellen, bei denen das Zytoplasma zunimmt, gerade diejenigen sind, die wenig oder gar nicht reproduktionsfähig werden (Ganglienzellen, Muskelzellen u. s. w.); es sind gerade die Zellen, die die funktionelle Assimilation noch ausüben können, nicht aber die morphogenetische. Dieser Gegensatz berechtigt die Annahme, dass das Wachstum des Zytoplasmas nur in den ersten Stadien in einer geometrischen Progression zunimmt, ehe die Differenzierung angefangen hat; nachher wird notwendigerweise das Wachstum langsamer. Das gilt, natürlich, nicht nur für das Zytoplasma, sondern auch für die ganze Masse des Körpers, weil die differenzierten Zellen in toto wenig reproduktionsfähig sind.

So befinden wir uns hier gerade in ähnlichen Bedingungen wie bei autokatalytischen Reaktionen: das Wachstum des Stoffes wird zur einschränkenden Ursache des Wachstums selbst. Der Mechanismus dieser Wirkung ist aber gründlich verschieden und komplizierter, da sich ein Teil des gebildeten Stoffes in einen anderen Stoff umgestaltet, der minder assimilationsfähig ist. Aus diesen allgemeinen Beobachtungen folgt dann, dass das individuelle Wachstum zuerst schnell vor sich gehen muss, dann langsamer; was tatsächlich geschieht, wenn man von den unbedeutenden sekundären Schwingungen absieht.

Wir haben bei einer anderen Gelegenheit fast zufällig erwähnt, dass das Regenerationsvermögen mit dem Alter abnimmt; was die Tatsache selbst betrifft, so ist sie wohl bekannt und man braucht nur an das starke Vermögen zu denken, das das Embryo besitzt, neue Teile zu bilden und auf der anderen Seite an die Schwierigkeit, mit welcher die Wunden, auch wenn aseptisch bleiben, bei alten Tieren heilen. Nun, es ist leicht zu sehen, wie diese Tatsache mit der Differenzierung in Zusammenhang steht. Wir haben gesehen, dass die Differenzierung schon in den ersten Stadien zu der Bildung von Zellen führt, die wenig morphogenetisch assimilieren können. Dies ist aber keine augenblickliche Veränderung der ersten Stadien, sondern eine progressive des ganzen Lebens. Die differenzierten Zellen nehmen immer mehr zu, und diejenigen, die ihr morphogenetisches Vermögen vollständig behalten, immer mehr ab. So kommt man zu einem Punkt, wo die morphogenetisch starken Zellen nur den täglichen Verlust kompensieren können. Dieser Punkt entspricht den Jahren der Virilität. Dann setzt sich dieselbe Veränderung weiter fort: die morphogenetischen Zellen genügen also nicht mehr, den täglichen Verlust zu kompensieren, und das gesamte Gewicht des Organismus nimmt ab. Die Ursache dieser Abnahme ist also gerade dieselbe des Wachstums, ein und dasselbe Phänomen kommt vor und nach der Virilität zum Vorschein, nämlich die progressive Abnahme der morphogenetisch starken Zellen, im Verhältnis zu den differenzierten.

Wir können nicht mit dem Gedanken übereinstimmen, dass das Fettgewebe einen ganz besonderen Platz im Verlauf des Wachstums einnimmt. Robertson sagt, dass man dieses Gewebe, dessen morphologische Assimilation Null ist, nicht mit den anderen vergleichen kann, die im Gegenteil morphologisch assimilieren. Das ist ja richtig; es ist aber noch einmal zu betonen, dass in erwachsenen, und schon in den jungen Tieren und Pflanzen nur spärliche Zellen dieses Vermögen vollständig behalten, und die anderen — gerade wie auch die Fettzellen — wachsen können, nicht aber sich teilen. So spielt das Fettgewebe, in der allgemeinen Bilanz des Organismus, eine ähnliche Rolle wie die anderen. Ihre Haupteigenschaft, Reservestoffe zu behalten, ist nie eine besondere Eigenschaft; die Muskelzellen, die Leberzellen u. s. w., besitzen viele Reservestoffe und können auch, wie die Fettzellen, stark in ihrer Größe abnehmen, wenn die gesamte Bilanz passiv wird. Es ist also Robertson's Annahme ganz falsch, dass es ein allgemeines Gesetz für das gesamte Wachstum geben muss, das Fettgewebe aber ausgeschlossen. Tatsächlich beweisen die Resultate dieses Verfassers nur, dass einige Male die beobachteten und berechneten Zahlen ganz verschieden untereinander sind; der Verfasser erklärt es mit der Anwesenheit von Fett; wir werden aber sehen, dass andere Ursachen eine solche Verschiedenheit bewirken. Die gemachte Korrektion ist übrigens, wie gesagt, von einem biologischen Gesichtspunkt aus ganz unhaltbar.

Mit unserer Annahme, dass das Fettgewebe keinen besonderen Platz im Organismus besitzt, haben wir noch etwas zu erklären, nämlich warum es in besonderen Augenblicken der Ontogenese vorkommt. Wir wissen in der Tat, dass die säugenden Kinder häufig sehr viel Fett besitzen und dass nach der Erreichung der größten Statur — bei Menschen im allgemeinen zwischen 35 und 45 Jahren —, das Fettgewebe stark zunimmt. Erstens ist zu bemerken, dass sich jedes Gewebe in bestimmten Perioden der individuellen Entwickelung differenziert, so dass es nicht wunderbar ist, wenn dasselbe auch für das Fettgewebe gilt. Zweitens, die spezielle Ursache dieser Erscheinung ist leicht zu finden und beweist immer mehr eine progressive Abnahme der morphologischen Assimilation während des Lebens.

Bei Kindern kann man das Dickwerden vermeiden, wenn die Nahrung vermindert wird — was in gewissen Grenzen so möglich ist, dass die Gesundheit nicht darunter leidet; so ist es bewiesen, dass hier das Fettgewebe zunimmt, weil die Nahrung zu reich ist und die Kinder sie ohne Schaden absorbieren und zum Teil assimilieren können.

Im Gegenteil ist in den Jahren der Virilität das Dickwerden oft unvermeidlich; man kann die Nahrung vermindern, der Mensch wird zuerst krank und nur nachher mager. So ist ein gewisser Grad von Dickwerden hier eine biologische normale Eigenschaft.

Die Gewebe im allgemeinen können also nur dann assimilieren, wenn die Nahrung so reichlich ist, dass ein Teil als Fett übrig bleibt. Die Tatsache beweist ganz gut, wie dürftig in diesem Augenblicke das morphogenetische Vermögen ist; es kommt nur bei starkem Überschuss der Bilanz in Frage. Dann wird auch das Fett verbraucht, weil die progressive Abnahme des morphogenetischen Vermögens die Gewebe schlechten Bedingungen unterwirft, so dass ein Überschuss der Bilanz gar nicht mehr existieren kann.

Wollen wir die bis jetzt gemachten Betrachtungen resümieren, so können wir sagen, dass die Bedingungen des Wachstums, während des ganzen Lebens, denen einer autokatalytischen Reaktion zum Teil ähnlich sind: sie sind ihnen ähnlich, insofern das Wachstum zuerst dem schon gebildeten Stoff proportionell ist und dann verlangsamt wird. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber darin, dass die Ursache solcher Verlangsamung in beiden Fällen verschieden ist: bei autokatalytischen Reaktionen nimmt das chemische Ungleichgewicht — nämlich die Ursache selbst der Reaktion — ab, so dass sich höchstens die Reaktion vollziehen, nicht aber eine Wiederabnahme der gebildeten Stoffe stattfinden kann. Im Gegenteil ist die Ursache der Verlangsamung des Wachstums, bei Organismen, solcher Natur, dass sie selbst die nachfolgende Abnahme des Gewichtes erklären kann. In der Tat spielt die Differenzierung der gebildeten Stoffe die Hauptrolle, von denen nur ein Teil sich weiter fortpflanzt, der andere wenig assimilierende Zellen bildet (die differenzierten Gewebe); die progressive Verminderung des ersten Teiles im Verhältnis zu dem zweiten verursacht dann die Unmöglichkeit, dass die stark assimilierenden Substitutions- oder Regenerationszellen, den täglichen Verlust an differenzierten Zellen kompensieren: es folgt daher eine Abnahme des Gewichtes.

Wachstum und chemische Differenzierung bei Pflanzen.

Wir haben bis jetzt Tatsachen betrachtet, die in gleicher Weise den Tieren und Pflanzen angehören, außerdem die spezielle Tatsache des Dickwerdens, die den Tieren eigentümlich ist. Wir wollen nun besonders Tatsachen studieren, die nur den Pflanzen angehören und die uns noch besser gestatten, die Verschiedenheiten zwischen Wachstum und autokatalytischen Reaktionen klarzumachen.

Eine starke Verschiedenheit existiert zwischen den chemischen Verhältnissen der differenzierten Gewebe bei Pflanzen und Tieren. Bei den ersteren besitzen die differenzierten Gewebe einen kleineren Prozentgehalt von Eiweißstoffen — also von Stickstoff — als die morphogenetisch assimilierenden Gewebe. Bei den Tieren existiert ein solcher Gegensatz eigentlich nicht, weil z. B. die Muskelzellen ungefähr dieselbe Menge Stickstoff besitzen wie die Substitutionszellen der Epithelien. Die in Frage stehende Eigenschaft der Pflanzen hängt von der Tatsache ab, dass die differenzierten Gewebe der Pflanzen viele Kohlehydrate bilden. So können wir ganz gut voraussehen, dass der Prozentgehalt des Stickstoffes während des Wachstums der Pflanze abnimmt.

Um diese Tatsache zu verifizieren, habe ich die schönen Untersuchungen geprüft, die im botanischen Institut von R. Chodat gemacht worden sind. Die Tatsache, die ich auf theoretischem Weg vermutet hatte, wurde von diesen Untersuchungen vollständig bewiesen.

Für meinen Zweck war es aber nicht genug: ich wollte entscheiden, ob die gesamte Kurve der Veränderung des Stickstoffes, während des Lebens, derjenigen der anderen Stoffe etwas vorangeht. Wenn dies der Fall ist, dann kann man daraus schließen, dass ebensogut die ontogenetische Zunahme, wie auch die Abnahme des Gewichtes, von dem morphogenetisch assimilierenden Stoffe abhängt, nämlich von ihren Veränderungen. Ich habe die Data der obengenannten Untersuchungen durchgesehen, was den Augenblick betrifft, wo der Stickstoff sein Maximum erreicht, und denjenigen, wo er die größte Geschwindigkeit seines Wachstums erreicht; und diese Data habe ich mit den entsprechenden der gesamten trockenen Stoffe verglichen. Die Ergebnisse sind in den Tafeln 1—2 dargestellt. Sie beweisen ganz gut die Präzedenz des Stickstoffes gegen andere Stoffe.

Die Autoren haben diese Versuche in der Weise unternommen, dass sie mehrere Analysen für jede Pflanzenserie gemacht haben, ungefähr eine pro Woche. Diese Analysen sind in ihren Tabellen mit progressiven Zahlen bezeichnet, und solche Zahlen habe ich in meinen Tabellen wieder angeführt. Es resultiert z. B. aus der ersten Reihe der Tab. I, dass der Stickstoff seinen größten absoluten Wert in dem Augenblick der 8. Analyse erreicht, die trockenen Stoffe in demjenigen der 9. u. s. w. — Was die Geschwindigkeit betrifft, da diese Werte von den Unterschieden zwischen zwei sukzessiven Zahlen abgeleitet sind, kommt natürlich die Zwischen-

Tab. I. Punkte des größten Gewichtes der verschiedenen Stoffe bei Pflanzenwachstum.

Verfasser	Pflanzenart	Gesamte trockene Stoffe	Nicht N-haltige organische Stoffe	N und N-haltige organische Stoffe
Déléano[4]) I	Hafer (1. Reihe)	9	9	8
„	„ (2. „)	8	9	7
„	„ (3. „)	9	9	7
„	„ (4. „)	(11)	(11)	7 und (11)
„	Hafer (gesamte 1—4 Reihen)	9	10	8
„ II	Prunus (Früchte)	12	12	11
„	„ (Blätter)	14	14	14
Monnier[5])	Hafer	14	14	11
Déléano III	Mohrrübe (Wurzeln) 1. Jahr	11	11	(15)
„	„ (über den Boden befindliche Teile)	8	8 und (15)	12 und 14
„	„ (sämtl. Pflanzen)	10	9 und 13	(15)
„	„ (Wurzeln) 2. Jahr	8	3 und 8	1 und 6
„	„ (obere Teile)	7	7	7
„	„ (sämtl. Pflanzen)	7	8	7

Tab. II. Punkte der größten Wachstumsgeschwindigkeit der verschiedenen Pflanzenstoffe.

Verfasser	Pflanzenart	Gesamte trockene Stoffe	Nicht N-haltige organische Stoffe	N und N-haltige organische Stoffe
Déléano I	Hafer (1. Reihe)	6,5	6,5	6,5
„	„ (2. „)	5,5	6,5	5,5
„	„ (3. „)	6,5	6,5	6,5
„	„ (4. „)	6,5	6,5	5,5
„	Hafer (gesamte 1—4 Reihen)	6,5	6,5	5,5
„ II	Prunus (Früchte)	10,5	10,5	7,5
„	„ (Blätter)	8,5 und 11,5	8,5 und 13,5	8,5 und 11,5
„ III	Mohrrübe (Wurzeln) 1. Jahr	7,5	7,5	7,5
„	„ (obere Teile)	5	6,5	5,5
„	„ (sämtl. Pflanzen)	6,5	7	7,5
„	„ (Wurzeln) 2. Jahr	7,5	7,5	5,5
„	„ (obere Teile)	5	6,5	5,5
„	„ (sämtl. Pflanzen)	4,5	6,5	5,5

4) Déléano, N. T.: Étude sur le rôle et la fonction des sels minéraux dans la vie de la plante. I. Université de Génève, Institut de Botanique (7), 9° fasc., 1907; II. plantes bisannuelles. Ibid. (8), 2° fasc., 1908; III. ibid. (8), 3° fasc.

5) Monnier, A.: Les matières minérales et la loi d'accroissement des végétaux. Univ. Génève, Inst. Botanique (7), 3° fasc.

zahl vor; so z. B. für die vier Reihen von Analysen, die Déléano mit dem Hafer gemacht hat, liegt die größte Geschwindigkeit des Wachstums des Stickstoffes zwischen der 5. und 6. der Analysen, und für die nicht stickstoffhaltigen organischen Stoffe, und die getrockneten Stoffe, zwischen der 6. und der 7. — Wenn einmal eine gerade Zahl für die Geschwindigkeit vorkommt, so bedeutet es, dass zwei sukzessive Unterschiede gleich sind. — Übrigens, wenn der Zeitunterschied zwischen den Analysen nicht konstant ist, ist die Rechnung der Unterschiede der Werte auf die täglichen Inkremente reduziert. Außerdem ist auch zu bemerken, dass manchmal mehr als ein Maximum vorkommt; endlich, in der Tabelle der Gewichte habe ich einige Zahlen zwischen Klammern geschrieben, wenn sie den letztgemachten Analysen entsprechen; das bedeutet, dass die Werte der Gewichte zugenommen haben, bis dann Analysen gemacht worden sind, ohne Abnahmen sehen zu lassen; das ist z. B. für die Mohrrüben des ersten Jahres geschehen.

Die Tatsache, dass die Analysen nicht jeden Tag gemacht worden sind, kann natürlich verhindern, dass ein kleiner Zeitunterschied zwischen den Maxima zweier Stoffe wahrgenommen wird. Das Ergebnis ist aber klar und bestimmt, wenn die größten Werte des Stickstoffes immer vor oder gleichzeitig mit denjenigen der gesamten Stoffe gefunden sind; und das ist der Fall. So können wir daraus schließen, dass die Kurve des Stickstoffes etwas verfrüht ist, im Verhältnis zu dem nicht stickstoffhaltigen organischen Stoffe und mit den gesamten getrockneten Stoffen.

Die Ausnahme der Mohrrüben während des ersten Jahres ihres Lebens, ist keine wirkliche Ausnahme. In der Tat veralten sie nicht im ersten Jahr, sondern trocknen ein und bleiben in einem Zustande von latentem Leben. Hier ist also nicht die Assimilation abnehmend, sondern sie wird nur unterbrochen, bis dann mit der neuen Jahreszeit ein neuer aktiver Zustand erscheint. So ist der Verlauf des Stickstoffes, der bis zum letzten Tag zunimmt, ganz gut verständlich.

Mit einem synthetischen Überblick sehen wir aus allen obengenannten Tatsachen, wie ähnlich die chemische Differenzierung der morphologischen ist, was die Frage des Wachstums betrifft. Hier ergibt sich — genau wie zuerst in bezug auf die verschiedenen Zellarten —, dass das Wachstum die wachstumsfähigen Stoffe zunehmen lässt, und gleichzeitig die wachstumsunfähigen; und diese Differenzierung geschieht in der Weise, dass der assimilatorische Stoff (für welchen wir annähernd als Index den Stickstoffgehalt annehmen können) im Verhältnis zu dem nicht assimilatorischen, abnimmt; er wird also verdünnt; die Verlangsamung des Wachstums geschieht gleichzeitig mit der Verdünnung des assimilatorischen Stoffes; — im Gegenteil bei den autokatalytischen Reaktionen wird die Verlangsamung der Reaktion von der zunehmenden Konzentration der wachsenden und assimilatorischen Stoffe verursacht.

Dieser gründliche Unterschied, der sowohl im Pflanzen- wie im Tierreich besteht, und immer zur Erscheinung kommt, von welcher Seite auch — entweder von einer morphologischen oder von einer chemischen — die Frage betrachtet wird, ist die Ursache des verschiedenen Verlaufes der Kurve, je nachdem das Wachstum der Organismen oder die autokatalytische Reaktion betrachtet wird. Das senile Sinken der organischen Wachstumskurven wird gerade von dem Wesen der Beschränkung des Wachstums verursacht; dieselbe graduelle Veränderung, die zuerst den Verlauf des Wachstums reguliert, mit der steigenden Verdünnung der morphogenetischen Zellen und Stoffe, bringt unvermeidlich die Abnahme des Gewichtes hervor.

Wachstum und Veränderungen der Körperform.

Außerdem, noch eine Ursache existiert, die als eine Grenze des Wachstums zu betrachten ist. Die Form ist eine Funktion der Größe: diese Frage habe ich schon bei anderen Gelegenheiten[6]) behandelt, ich will aber hier die Bedeutung derselben klar machen, was die Wachstumskurve betrifft. Die absorbierenden Organe im allgemeinen müssen größer im Verhältnis mit dem Körpergewicht werden, wenn das Tier oder die Pflanze wächst; sonst kann nicht ihre Tätigkeit, die eine oberflächliche Tätigkeit ist, für die ganze Masse des Körpers genügen; sie werden daher auch komplizierter, und von dieser Tatsache habe ich schon Beispiele gebracht, was die Nervenzentren der Evertebraten betrifft. Wenn sie nicht komplizierter werden können, so wird das Wachstum verhindert; jedenfalls wird es verhindert, wenn auch etwas später, da die Komplexität der Organe selbstverständlich eine Grenze besitzt. Es handelt sich nicht nur um absorbierende Organe; bestimmte Verhältnisse des Körpers von Volumen und Oberfläche existieren bei allen Organen, so dass das Wachstum die Form verändern muss — im allgemeinen sie komplizierter machen — und dann verhindert wird.

Nun, diese Grenzen besitzen eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der autokatalytischen Reaktionen; sie gestatten nicht ein Zurücklaufen der Veränderungen, die mit dem Wachstum geschehen; wären also diese die einzigen Ursachen, die das Wachstum aufhören lassen, so würde die Wachstumskurve nach einer endlichen Grenze streben. Die Differenzierung besitzt, wie gesagt, einen ganz

6) Enriques, P: La forma come funzione della grandezza. Prima memoria: L'economia di sostanza nelle ossa cave. Seconda memoria: Ricerche sui gangli nervosi degli Invertebrati. Arch. f. Entw.-Mech., V. 20 u. 25, 1906, 1908.

verschiedenen Einfluss; es ist genug, dass einige Ursachen ein Zurücklaufen der Kurve bewirken, um es tatsächlich beobachten zu können.

III. Die analytische Darstellung des Wachstums und der biologischen Tatsachen im allgemeinen.

Betrachten wir nun die mathematische Seite der Frage von einem allgemeinen Gesichtspunkt aus. Betrachten wir zuerst die Art und Weise, mit welcher die logarithmischen Funktionen, die aus der Integration einer differentiellen algebraischen Funktion entstehen, eine gegebene Kurve annähernd nachahmen können. Solches ist der Fall auch für die Berechnung von Brailsford Robertson; er hat nämlich die differentielle Gleichung:

$$1. \qquad \frac{dx}{dt} = x(A - x)$$

eingeführt, nämlich eine algebraische Funktion des zweiten Grades nach x, ohne das bekannte Glied (den praktischen Einfluss dieses Mangels werden wir nachher besprechen). Wir wollen im allgemeinen die Gleichung

$$2. \qquad v = a + bx + cx^2 + dx^3 \ldots$$

betrachten, wo v die Geschwindigkeit des Phänomens (x) darstellt. Wenn das in Frage stehende Phänomen einige Maxima oder Minima besitzt, so entsprechen diese augenscheinlich dem Wert $v = 0$, nämlich den realen Wurzeln der Gleichung:

$$3. \qquad a + bx + cx^2 + dx^3 \ldots = 0.$$

Nun besitzt, wie bekannt, das Integral

$$4. \qquad \int \frac{dx}{a + bx + cx^2 \ldots} = \int dt = t + C,$$

das von der Gleichung 2 herstammt, eine Summe von Gliedern, von denen einige den realen Wurzeln von Gleichung 3 entsprechen; und diese sind von dem folgenden Typus:

$$5. \qquad \log(x - \alpha) \text{ oder } -\frac{1}{(n-1)(x-\alpha)}$$

wo α eine reale Wurzel der Gleichung darstellt. Diese beiden Ausdrücke werden $= \infty$ für $x = \alpha$. Es wird nämlich die Zeit $t = \infty$, wenn x ein Maximum oder ein Minimum besitzt; mit anderen Worten. man kann überhaupt nicht ein endliches Phänomen, das Maxima oder Minima besitzt, mit solchen Formeln darstellen.

Andererseits, nehmen wir irgendein Phänomen, dessen Geschwindigkeit wir mit einer Funktion von dem Typus 2 nachahmen wollen; wir betrachten natürlich nur einen auf- oder absteigenden Teil des Phänomens, dessen experimentelle Kurve wir mit einer gewünschten und gegebenen Approximation immer mit der theoretischen nachahmen können; der Grad der möglichen Approximation hängt in der Tat sowohl von der Komplexität der gegebenen Kurve, wie von der Zahl der Glieder in der algebraischen Funktion ab; außerdem können wir auch eine solche Zahl von Gliedern wählen, dass nicht nur die experimentelle Kurve der Geschwindigkeit, sondern auch die experimentelle Kurve des Phänomens selbst mit einer irgendwelchen gegebenen Approximation von der theoretischen Integralkurve 4 nachgeahmt sei. Wenn diese Operation in der Nähe eines Maximums oder Minimums des Phänomens gemacht wird, dann folgt die Unmöglichkeit einer Extrapolation: nämlich, wollen wir die theoretische Kurve ein wenig außerhalb der Grenzen der Nachahmung betrachten, so finden wir hier kein Maximum oder Minimum, kein Herab- resp. Aufsteigen der Kurve, wie es in der experimentellen Kurve der Fall ist.

Zum Schluss haben wir hier eine Klasse von Kurven, die sehr bequem zum Gebrauch ist und gute Dienste darbieten kann, so weit man nur auf- oder herabsteigende Teile von gegebenen Kurven nachzuahmen hat; die Unmöglichkeit der Nachahmung von Maxima oder Minima hängt von den Eigenschaften der Kurven selbst ab. Haben wir denn eine Nachahmung gemacht in der Weise, dass wir natürlich nur auf- oder absteigende Teile der gegebenen Kurve betrachtet haben, so können wir in keiner Weise aus der Unmöglichkeit der Extrapolation schließen, dass der gegebenen Kurve, von dem Punkte des Maximums aus, andere Ursache zuzuschreiben ist wie vorher.

Um die oben gemachte Bemerkung zu dokumentieren, habe ich einige Kurven mit denselben logarithmischen Funktionen nachgeahmt.

Zuerst habe ich eine Kurve der Muskelkontraktion benutzt, die ich im Jahre 1903 an der Zoologischen Station zu Neapel vom *Sipunculus nudus* genommen hatte. Es wurde der zurückziehende Muskel des Rüssels benutzt, und die Registrierung wurde so gemacht, dass die Kurve gut für den in Frage stehenden Zweck dienen konnte. Der Zylinder des Apparates drehte sich mit starker Geschwindigkeit, und eine Stimmgabel registrierte die Zeit (1"/400) für einige Drehungen des Zylinders; dann sank die Muskelkurve langsam und die Stimmgabel wurde vom Zylinder entfernt, während ein anderer Apparat die Sekunden registrierte. Nur nach vielen Drehungen erreichte die Muskelkurve die Aszisse wieder. Kein Hebel wurde benutzt: der Muskel lag im Meereswasser, mit der unteren Extremität befestigt; an die obere war ein Faden gebunden, der über eine obere Kurbel glitt und nachher frei endete, ein Gewicht tragend. Ein kleines Papierstück war an den Faden gebunden, zwischen dem Muskel und der Kurbel, und schrieb ziemlich regulär auf den Zylinder, den es leicht berührte. So stellt unsere Kurve genau den Verlauf der Kontraktion dar.

Die Tabelle, die hier folgt, gibt die Werte der Kontraktion in Millimetern als Funktion der Zeit (eine Zeiteinheit = 1″/400). Bei den beobachteten Zahlen sind die berechneten geschrieben.

Tab. III. Nachahmung der Muskelkurve (*Sipunculus*) mittels der Funktion $\log \frac{50{,}3 - x}{x + 42{,}3} = 0{,}008\ (t - 7)$.

t (1 = 1/400 S.)	Kontraktion (x) in mm beobachtete	berechnete	Differenz (berechn. — beobacht.)
0	0	1	+ 1
4	1	2,4	+ 1,4
6	3,2	2,5	— 0,7
8	5,2	4,5	— 0,7
10	7,2	5,3	— 1,9
20	13,7	9,5	— 4,2
30	16,7	13,7	— 3
40	20,6	17,3	— 3,3
50	24	21,5	— 2,5
60	26,7	25	— 1,7
80	31	31,2	+ 0,2
100	33,7	36,2	+ 2,5
140	37,5	42,8	+ 5,3
200	41,8	47,8	+ 6
300	44,8	49,8	+ 5
400	47,3	50,1	+ 2,8
500	49	50,2	+ 1,2
750	50,3		
900	50,3	50,3	0
1000	50,3		
1500	48,8		
2000	45,1		
⋮			

Die theoretischen Werte habe ich mit einer Funktion berechnet, die nur sehr wenig von der Robertson's verschieden ist, nämlich

$$\log \frac{x + B}{A - x} = kt + C,$$

die der differentiellen Gleichung entspricht:

$$\frac{dx}{dt} = a + bx + cx^2.$$

Wie man sieht, der einzige Unterschied von der Formel von Robertson besteht darin, dass hier das bekannte Glied a erscheint, das eine Konstante B im Zähler der logarithmischen Glieder einführt. Der Zweck einer solchen Veränderung ist folgender: mit der Formel der autokatalytischen Reaktionen (wo $B = O$ ist) besitzt die Geschwindigkeit ein Maximum für $x = \frac{1}{2}A$; A stellt den größten Wert dar, den das Phänomen x erreichen kann (für $t = \infty$); da in meiner Kurve das Maximum der Geschwindigkeit der Kontraktion (nämlich der Inflexionspunkt), vor der Hälfte der Kontraktion selbst liegt, war es unmöglich, die autokatalytische Formel ohne weiteres zu benutzen. Es ist übrigens zu bemerken, dass ein solches Verhältnis auch bei Wachstumskurven überhaupt nicht existiert; wir werden später die betreffende Frage behandeln.

Es ist leicht zu sehen, dass in der logarithmischen Funktion die größte Geschwindigkeit dem Wert $x = \frac{A - B}{2}$ entspricht; A ist bekannt, da es den Wert der größten Kontraktion darstellt; so ist auch B sofort berechenbar. Das rechte Glied kann in die Form $K(t - t_1)$ verwandelt werden, wo t_1 die Zeit der größten Geschwindigkeit darstellt. So bleibt nur K zu bestimmen. Setzt man in der Formel wirkliche Werte für x und t, so wird sofort auch K bestimmt; man kommt natürlich zu einigen nicht ganz gleichen Werten, je nachdem wir die verschiedenen x-Werte betrachten; da ich einen Mittelwert gewählt habe, so kommen wir endlich zu der Formel:

$$\log \frac{x + 42{,}3}{50{,}3 - x} = 0{,}006\ (t - 7).$$

Wie aus Tab. III ersichtlich, sind die mit solcher Formel berechneten Werte den beobachteten stark ähnlich, was besonders bemerkenswert ist, da das Maximum der Geschwindigkeit sehr nahe dem Anfang der Kurve ist.

Es ist hier zu bemerken, dass die Ähnlichkeit zwischen der biologischen Kurve und einer theoretischen besteht, welche der der autokatalytischen Reaktionen nicht gleich ist; jedenfalls hängt die Ähnlichkeit nur von der Eigenschaft unserer Formel ab, die ziemlich plastisch ist, um sich verschiedenen Kurven anzupassen.

Die Tab. IV stellt die Nachahmung einer anderen Kurve dar, mit derselben Formel wie oben, bei welcher die Konstanten verschieden sind, nämlich:

$$\log \frac{x + 41{,}1}{321{,}1 - x} = 0{,}3\ (t - 3{,}2).$$

Die Approximation zwischen der gegebenen und der theoretischen Kurve ist noch besser wie vorher; hätten wir diese Ähnlichkeit wie Robertson zu betrachten, so hätten wir auch zu sagen, dass die Ursache des Verlaufes der gegebenen Kurve in dem nachgeahmten Teil in keiner Weise ein Sinken derselben in den folgenden Teilen erklären kann. Tatsächlich sinkt die gegebene Kurve, nach dem nachgeahmten Teil, und sinkt und steigt wieder ins Unendliche; sie ist keine biologische Kurve, sondern diejenige, die der folgenden Formel entspricht:

$$x = e^{-\frac{x}{5 \times 0,434}} \cos x$$ [7]).

Von dieser periodischen Kurve habe ich einen Teil gewählt, der zwischen einem Minimum und Maximum liegt; die Aszisse war dann so verschoben, dass das Minimum mit dem Nullpunkt zusammenfällt.

Tab. IV. Nachahmung der Kurve $x = 260 + e^{-\frac{t}{5 \times 0,434 \ldots}} \cos x$ mittels der Kurve $\log_{10} \frac{x + 41,1}{321,1 - x} = 0,3\,(t - 3,2)$.

Grade	t	x (beobachtete)	x (berechnete)	Berechnete — beobachtete Werte
120		67	$\lim_{t=-\infty} x = -41,1$	
140		12		
160	0	0	— 5,2	
180	1	25	24	— 1
200	2	71	68,8	— 2,2
220	3	128	127,4	— 0,6
240	4	186,8	189	+ 2,2
260	5	237,4	243,8	+ 6,4
280	6	278,3	275,3	— 3
300	7	305,3	290,2	— 15,1
320	8	318,7	305,8	— 12,9
340	9	321,1	314,6	— 16,5
360	10	316,1	$\lim_{t=\infty} x = 321,1$	

Diese Nachahmung, die viel besser ist als viele von denen, die Robertson gemacht hat, beweist, dass die für die Nachahmung gebrauchten Formeln so plastisch sind, dass man fast immer mit ihnen eine nur auf- oder herabsteigende Kurve mit einem einzigen Inflexionspunkt nachahmen kann. Reziprok, mit einer Kurve von dem Typus

$$x = e^{-ax} \cos (b + cx)$$

könnte man ebensogut eine logarithmische Kurve nachahmen, und

7) Die Zahl $0,434 \ldots = \log_{10} e$ habe ich nicht in die Berechnung eingeführt, sondern die Werte $x:5$ berechnet und in den Tafeln die diesen Werten entsprechenden Zahlen (als Logarithmen mit der Basis 10 betrachtet) gesucht; so habe ich nicht genau $e^{\frac{x}{5}}$ berechnet, sondern, wie in der obigen Formel, $e^{\frac{x}{5 \times 0.434}}$.

ebensogut eine biologische Gewichtskurve; ich glaube sogar des Verlaufes dieser Kurven wegen, dass man mit dieser letzten Formel das Ziel noch besser erreichen könnte; nur ist sie natürlich nicht bequem zum Gebrauch wegen der Schwierigkeit, hier die Konstanten zu wählen.

Betrachten wir nun die verschiedenen Kurven des Typus 4 im Verhältnis zu ihrer Anwendbarkeit. Wenn die Differentialgleichung ersten Grades in bezug auf x ist, hat man dann die Integralfunktion $\log(a+bx) = bt + C$, oder $\log(A+Bx) = k(t-t_1)$, die keinen Inflexionspunkt besitzt; die theoretischen mit solcher Formel berechneten Zahlen würden daher gewiss als nicht richtig betrachtet werden. Warum sind aber gerade diejenigen Zahlen als richtig zu betrachten, die aus der Differentialfunktion zweiten Grades in bezug auf x abgeleitet sind, wie es Robertson getan? Es liegt ja hier eine Schätzungsfrage vor; es scheint mir z. B., dass sie nicht richtig sind, wo die realen Werte oft doppelt so groß als die theoretischen sind! Der Verf. erklärt diese Ungleichheit mit der Anwesenheit von Fett, wir haben aber im vorigen Kapitel bewiesen, dass eine solche Erklärung ganz unhaltbar ist. So ist es möglich zu sagen, dass die benutzte Formel in keiner Weise eine privilegierte Stellung in bezug auf die Nachahmung zwischen den anderen von demselben Typus besitzt, sondern nur einen Grad besserer Approximation darstellt im Verhältnis zu den Formeln, die aus einer algebraischen Funktion ersten Grades nach x herstammen. Es wäre aber noch besser, eine algebraische Funktion dritten, vierten u. s. w. Grades zu benutzen, und hätten wir es gemacht, so hätten wir uns in keiner Weise mehr von der richtigen Interpretation der biologischen Tatsachen entfernt; nur hätten wir auch die Möglichkeit vor uns, eine bessere Approximation zu gewinnen und mehrere Inflexionspunkte nachzuahmen.

Hier ist aber ein merkwürdiger Punkt in Robertson's Betrachtung. Er hatte in der Tat zwei Inflexionspunkte nachzuahmen, mit einer Formel, die nur einen solchen besitzt. So hat er die gegebene Kurve in zwei Teile geteilt und jeden Teil mit einer logarithmischen Formel nachgeahmt. Es war aber möglich — und hier liegt der praktische Wert seiner Formel —, beide Formeln zu summieren, weil die Werte der Funktion außerhalb des betrachteten Teiles praktisch konstant bleiben. Mit dieser Methode braucht die Gesamtkurve des Gewichtes der Menschen mindestens drei summierte Kurven, also 9 willkürliche Konstanten. Aber mit einer algebraischen Funktion 8. Grades,

$$x = a + bt + ct^2 + dt^3 + \ldots + it^8,$$

die 9 Konstanten besitzt, konnte man ebensogut und noch viel besser die gesamte Kurve des Wachstums vom Embryo an bis zum Tod darstellen! Es ist die hohe Zahl der Konstanten, die eine gewisse Approximation zu erreichen erlaubt, nicht die besondere Art der Funktion. Wo der Verf. eine einzige Funktion benutzt hat, für die Maus und die *Cucurbita pepo*, und in den Fällen der zweiten Abhandlung, sind die theoretischen Werte sehr verschieden von den beobachteten. Für die Maus denkt der Verf. an das Fett, wie oben gesagt; was, wie auch gesagt, die Bedeutung der Ungleichheit nicht vermindern kann; um so mehr, als es ganz unwahrscheinlich ist, dass die Mäuse während der ersten 120 Tage ihres Lebens 196 g Gewicht, ohne Fett, erreicht haben, und daher in den 600 folgenden Tagen 112 g Fett — nur Fett — gewonnen haben. Ein einziger Schluss ist möglich, dass die Formel zu einer guten Approximation zwischen beobachteten und berechneten Zahlen führt, wenn sie mehrere Male wiederholt wird — also mit vielen willkürlichen Konstanten —, sonst nicht.

So wird auch bewiesen, dass die Zyklen des Wachstums keine andere oder bestimmtere Bedeutung besitzen, als die wohl bekannte, dass z. B. bei Menschen die Geschwindigkeit des Wachstums mindestens drei Maxima besitzt, eins im fötalen Leben, die anderen nachher. Der Verf. spricht von einer wichtigen Eigenschaft dieser Zyklen, nämlich der Tatsache, dass für jeden von diesen die größte Geschwindigkeit dem Augenblick entspricht, wo das infolge des Zyklus selbst gewonnene Gewicht genau die Hälfte desjenigen ist, das mit dem ganzen Zyklus erreicht wird, nämlich wenn $v = A/2$. Diese Eigenschaft folgt sofort aus der Formel; was aber die reale Kurve betrifft, so ist wieder zu bemerken, dass in den Fällen, wo eine einzige Formel benutzt worden ist, wo ein einziger Zyklus (nämlich ein Inflexionspunkt) existiert, die Werte des letzten Teiles des Wachstums ganz verschieden von denen der Formel sind, nämlich die Hypothese, dass die größte Geschwindigkeit des Wachstums der Hälfte des Gewichtes entspricht, ist ganz irrig; mit anderen Worten, will man die logarithmischen oben betrachteten Funktionen benutzen, so ist es nicht gestattet, $a = 0$ in die Formel 2 zu setzen. Wenn die Gewichtskurve in mehrere Teile geteilt wird, von denen jeder einem Zyklus entspricht, dann nähert sich die theoretische Kurve sehr der realen; die Determination des Augenblickes, wo ein Zyklus beginnt oder endigt, hängt von den Formeln selbst ab, und von der Hypothese, dass die Zyklen die oben erwähnte Eigenschaft besitzen ($a = 0$); diese folgt also in keiner Weise und in keinem Fall aus den Tatsachen selbst, sondern entweder folgt sie überhaupt nicht, oder sie gilt für die künstlich bestimmten Zyklen.

Eine ganz ähnliche Kritik ist für andere Nachahmungen der Wachstumskurve anwendbar, die von anderen Autoren gemacht worden sind. Th. Hedlung[9]) hat die Funktion

9) Hedlung, Th.: Über den Zuwachsverlauf bei kugeligen Algen während des Wachstums. Särtryck ur Botanika Studier, Upsala 1900.

$$691 \log \frac{x}{x} = b\,(x - x)$$

für eine monozellulare Alge benutzt, die natürlich in der folgenden Form ausgesprochen werden kann:

$$\log x - Ax = Bt + C$$

(A, B, C, x_0, K sind Konstanten, x stellt den Diameter der Alge dar.)

Der Differentialquotient lautet also:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{x}{a + bx}$$

nämlich, wir haben hier für die Geschwindigkeit eine gebrochene algebraische Funktion ersten Grades. Die Möglichkeit, eine so einfache Funktion zu benutzen, ist interessant und muss gewiss der Tatsache zugeschrieben werden, dass es sich hier um einen Organismus handelt, der keiner Differenzierung unterworfen wird. So scheint es, dass auch vom mathematischen Gesichtspunkt aus die biologische Differenzierung als eine Ursache betrachtet werden muss, die den Verlauf des Wachstums komplizierter macht. Die Frage ist aber noch immer sub judice und ich hoffe sie experimentell lösen zu können.

Von einigen Autoren sind Hyperbolen benutzt worden, um das Wachstum nachzuahmen. Nur Teile sind von diesen Hyperbolen benutzt worden in der Weise, dass die einzelnen Teile eine kontinuierliche Kurve bilden. Man kann die Arbeiten von Fräulein Stefanowska[10]), Ch. Henry et L. Bastien[11]), A. Monnier[12]) lesen. Die Versuche sind besonders im Pflanzenreich gemacht worden. Die einzelnen Teile endigen in den Punkten der experimentellen Kurve, wo Inflexionspunkte liegen. Die Autoren haben im allgemeinen nur den ersten, aufsteigenden Teil der Kurve nachgeahmt. Henry et Bastien haben das Menschenwachstum dargestellt (Gewicht und Statur), von dem ersten Monat des intrauterinen Lebens bis zum Tod. Sie haben die experimentelle Kurve in 4 Teile gebrochen, so dass jeder Teil einen ganz einfachen Verlauf besitzt und natürlich ganz leicht mit einer Kurve 2. Grades nachgeahmt werden kann. Da die willkürlichen Konstanten der 4 Hyperbolen 9 sind (nicht 12, weil 3 Punkte gemeinsam zweien verschiedenen Hyperbolen sind), entspricht die gemachte Nachahmung, was die Möglichkeit betrifft, eine gute Approximation zwischen beobachteten und berechneten Werten zu gewinnen, der Benutzung

---

10) Stefanowska, Micheline: Sur la croissance en poids de la souris blanche. C. R. Acad. Sc. 1903; id. des vegetaux ibid. 1904.

11) Henry, Chr. et L. Bastien: Recherches sur la croissance de l'homme etc. C. R. Ass. Franç. Avanc. Sc. 1904.

12) l. cit.

einer Funktion 8. Grades, was noch einmal die nur technische Bedeutung solcher analytischen Darstellung beweist.

Quetelet hat den Verlauf der Statur des Menschen mit einer algebraischen Funktion dritten Grades dargestellt:

$$x + \frac{x}{1000\,(A - x)} = at + \frac{B + t}{1 + \frac{4}{3}t}$$ (zitiert von Ch. Henry)

(x die Statur, t die Zeit, A der größte Wert der Statur, — die Buchstaben sind von der originellen Formel verändert, um die hier schon gebrauchten zu benutzen).

Da die Statur einen Verlauf besitzt, der gewiss nicht komplizierter, vielleicht einfacher ist als der des Gewichtes, so ist ganz leicht zu verstehen, wie es möglich ist, ihr Wachstum von der Geburt an bis zu ihrem größten Wert mit einer Funktion nachzuahmen, die 4 Konstanten besitzt. Sie sind schon genügend, um die wichtigen Punkte der Kurve festzustellen. Es liegt denn hier nur ein technischer Wert in dem Versuche.

Kövessi[13]) (zitiert von Déléano I) hat gefunden, dass das Volumen der Bäume wie der Cubus der Zeit wächst. Ich kenne die originale Arbeit nicht, so kann ich nicht wissen, mit welcher Approximation und zwischen welchen Grenzen die Beobachtung gemacht worden ist; es handelt sich gewiss um eine kurze Periode des Wachstums, weil die erwachsenen Bäume sehr wenig oder gar nicht mehr wachsen, also gewiss nicht nach diesem Gesetze.

Nun wollen wir eine Vergleichung mit den analytischen Darstellungen in der Physik machen. Die Physiker stellen zuerst eine Hypothese auf, die erlaubt, eine Funktion zu konstruieren. Sie beobachten dann, ob die aus dieser berechneten Zahlen den experimentellen entsprechen. Ganz dieselbe Methode wie sie z. B. Robertson benutzt. Kein prinzipieller Unterschied besteht also zwischen der Darstellung des Fallens der Körper mit der Parabel, und der Darstellung des Wachstums mit der logarithmischen Funktion von den autokatalytischen Reaktionen, solange man nur das psychische Verfahren des Verfassers in Betracht zieht. Es bestehen aber einige wichtige Unterschiede zwischen beiden Fällen: erstens, dass die Approximation zwischen den beobachteten und berechneten Zahlen, im Fall des Fallens der Körper, viel größer ist als wenn eine andere Funktion, mit wenigen willkürlichen Konstanten, benutzt würde; das ist im Gegenteil für das Wachstum nicht der Fall: eine ähnliche Approximation kann erreicht werden, wenn andere Funktionen mit gleicher Zahl von willkürlichen Konstanten gebraucht werden. Zweitens, die Zahl selbst der Konstanten ist

13) Ad. Erdezzeti Kiserletese V. 8.

für das Wachstum erheblich groß, und keine Extrapolation möglich — was natürlich mit der hohen Zahl der Konstanten zusammenhängt. Es fehlen bei der Darstellung des Wachstums die Bedingungen, die erlauben, der analytischen Darstellung eine wesentliche Bedeutung zuzuschreiben, nämlich: eine kleine Zahl von willkürlichen Konstanten, die Unmöglichkeit, mit anderen Funktionen, die nicht noch mehr Konstanten enthalten, eine bessere oder ähnliche Approximation zu erreichen, die Möglichkeit der Extrapolation. Es handelt sich also um eine nur künstliche Darstellung, wie es übrigens auch der Fall ist bei vielen physikalischen Theorien. Es bleibt dann nur der technische Wert der Darstellung übrig.

Was aber ein besonderes Interesse besitzt, ist die Analyse der wesentlichen Bedeutung der wichtigsten analytischen Darstellung von biologischen Tatsachen, nämlich der mit der Galton's Kurve. Kann man hier eine ähnliche Kritik anwenden, wie für die obigen Fälle? Es ist leicht zu sehen, dass diese Darstellung eine ganz besondere Stellung zwischen allen anderen besetzt.

Mit einem Beispiel werden wir die Sache leichter erklären. Haben wir die Länge eines Tieres zu messen, dann können wir, ehe wir wissen, ob es einige Mikron oder viele Meter lang ist, bestimmen, dass wir 1000 Individuen messen wollen, und die beobachteten Zahlen in 10 Klassen verteilen. Diese zwei Zahlen sind also ganz aprioristisch, sie sind nicht von den Ergebnissen der Messungen abgeleitet. Die Kurve ist von denselben schon vollständig bestimmt; es ist in der Tat möglich, die Vergleichung zwischen berechneten und beobachteten Zahlen in der Weise zu vollziehen, dass man die Koeffizienten der neunten Potenz des Binoms nimmt und sie mit einer solchen Zahl multipliziert, dass ihre Summe gleich 1000 wird. Die Serie der theoretischen Werte, die so bestimmt werden, muss den beobachteten Zahlen gleich sein. Beide willkürliche Konstanten, die man benutzt hat, waren also vor der Beobachtung schon bestimmbar. Die Ähnlichkeit zwischen berechneten und beobachteten Werten, wenn vorhanden, erreicht also eine merkwürdige Bedeutung und Wichtigkeit.

Zusammenfassung.

Mit unserer Darstellung haben wir die Bedingungen des Wachstums studiert und seine Verhältnisse zu der chemischen und morphologischen Differenzierung; so dass wir klar gemacht haben, wie es von den autokatalytischen Reaktionen verschieden ist, besonders weil die Grenze der Fortsetzung des Prozesses in beiden Fällen ganz verschieden ist; bei den autokatalytischen Reaktionen ist die Existenz einer Grenze ohne ein Zurücklaufen von sich selbst augenscheinlich; bei den Organismen sehen wir im Gegenteil während des Wachstums einige Veränderungen immer mehr zunehmen, die nach einem gewissen Grad von Zunahme dann fähig werden, eine Abnahme des Gewichtes zu bewirken.

Andererseits kann man bei der analytischen Darstellung des Wachstums in gleicher Weise Funktionen benutzen, die nach einer Grenze streben, oder andere, die ein Maximum besitzen und wieder abnehmen; die erste Klasse von Funktionen befindet sich in keiner privilegierten Stellung, was die in Frage stehende Darstellung betrifft, so dass die Möglichkeit der Nachahmung der Wachstumskurve mit der nach einer endlichen Grenze strebenden Funktion, die die autokatalytischen Reaktionen darstellt, in keiner Weise zu schließen erlaubt, dass die Ursache der Abnahme des Gewichtes im Alter von denen des Wachstums selbst verschieden ist.

Also wird die Annahme, dass die Senilität das notwendige Ende derjenigen progressiven Veränderungen darstellt, die die zunehmende Entwickelung der Organismen verursacht haben, in keiner Weise von dem analytischen Studium der Gewichtsveränderungen beeinträchtigt; und sie wird im Gegenteil von dem Studium der biologischen Bedingungen, unter welchen sich das Wachstum selbst entwickelt, verstärkt.

Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen.

Von Prof. C. Emery (Bologna)[1]).

Wasmann[2]) hat eine geistreiche Theorie ersonnen, um zu erklären, wie gewisse *Formica*-Weibchen anstatt ein Nest einzeln nach üblicher Weise zu gründen, der Hilfe der Arbeiterinnen gewisser verschiedener Arten bedürfen. Er vermutet, dass die im Wald lebenden, zumeist in gewaltigen Kolonien aus einer Anzahl von in regem Verkehr stehender Nester zusammengesetzten *Formicae acervicolae* einen Raum von vielen hundert Quadratmetern in ihrer Gewalt hatten; dass es infolgedessen schwierig wurde, für die Weibchen nach dem Paarungsfluge eine unbesetzte Stelle zu finden; immer und immer begegneten sie Arbeiterinnen des eigenen Volkes oder feindlicher Völker im Besitz des Grundes; sie setzten sich nieder, wo sie günstigen Empfang fanden und gründeten mit Hilfe der Arbeiterinnen des eigenen Volkes neue Ansiedelungen entweder in Abhängigkeit von der Gesamtkolonie oder frei.

---

1) Übersetzung einer in der Sitzung vom 17. Januar d. J. der Accad. d. Scienze di Bologna vorgelegten Abhandlung.

2) Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie, 3. Aufl., 1906, p. 397 ff. — Ursprung und Entwickelung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl., Vol. 25, pp. 117—291, 1905.