

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

**Prof. Dr. Werner Rosenthal**

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

---

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

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, Meuzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.

---

**Bd. XXXVI.**

**10. Juli 1916.**

**N<sup>o</sup> 6 u. 7.**

---

**Inhalt:** Leick, Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen. — Brun, Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. — Bretscher, Vergleichende Untersuchungen über den Frühjahrszug der Vögel. — Lévy, Sur les toxines des araignées et particulièrement des Tégonaïres. — Boveri, Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. — Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere: Anleitung und Repetitorien für Studierende und Ärzte. — Steinmann, Praktikum der Süßwasserbiologie. — Landsberg-Günthart und Schmidt, Streifzüge durch Wald und Flur. — Schlemmer, Untersuchungen über den Mechanismus der Ambozeptor- und Komplementwirkung. — Neuerschienene Bücher.

---

## Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen.

Von Erich Leick, Konstantinopel.

Alles Leben stellt sich als eine fortlaufende Verkettung von Stoff- und Kraftwechselfvorgängen dar<sup>1)</sup>. Die fundamentalen kosmischen Gesetze von der Erhaltung des Stoffes (Lavoisier 1789) und der Erhaltung der Energie (Robert Mayer 1842, Helmholtz 1847) beherrschen auch die Ökonomie der Organismen. Der Lebensprozess bedingt eine ununterbrochene Aktivierung potentieller Energie, wie sie uns vornehmlich in der Wärmeproduktion und in der Leistung mechanischer Arbeit entgegentritt. Die bei diesen Transformationen in der Zelle resultierenden Energieformen sind fernerhin nicht mehr imstande, zur Aufrechterhaltung des Lebensbetriebes zu dienen. Es müssen also in der Zelle fortwährend neue Energie-

---

1) Ich verweise für die nachstehenden Ausführungen hauptsächlich auf W. Pfeffer: Studien zur Energetik der Pflanzen. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 18 (Bd. 31 d. ges. Abhandl.), Leipzig 1892. p. 151—276.

potentiale geschaffen werden. Wenn auch zuzugeben ist, dass derartige Potentiale in recht mannigfacher Weise herbeigeführt werden können (z. B. durch Osmose, molekulare Umlagerungen u. s. w.), so muss doch letztthin stets eine Energiezufuhr von außen her nachweisbar sein. Die von den Tieren durch Nahrungsaufnahme erworbene chemische Energie entstammt in letzter Linie der organischen Substanz des Pflanzenkörpers. Diese Substanz ist ausnahmslos durch den Assimilationsprozess geschaffen worden, dessen Eigenart darin besteht, dass durch ihn die eingestrahelte Sonnenenergie in chemische Energie umgewandelt wird<sup>2)</sup>. Obgleich die Assimilation in ihrem Endstadium einer Synthese (Bildung von Kohlenhydraten) gleichkommt, d. h. also einem Vorgange, bei dem in der Regel Energie in Freiheit gesetzt wird<sup>3)</sup>, so werden doch in der vorausgehenden Spaltung der  $\text{CO}_2$ - und  $\text{H}_2\text{O}$ -Moleküle viel stärkere Affinitäten getrennt als später zur Vereinigung kommen. Als Summe dieser antagonistischen Transformationen muss sich naturgemäß ein beträchtlicher Energieverbrauch — eben der Verbrauch von Sonnenenergie — ergeben<sup>4)</sup>. Während die Erzeugung organischer Substanz und die mit ihr verknüpfte Gewinnung potentieller Energie eine spezifische Eigentümlichkeit der grünen Pflanzen ist<sup>5)</sup>, sind die Stoffwechselforgänge, die auf eine Umwandlung der potentiellen Energie in kinetische durch Zertrümmerung komplizierter Verbindungen<sup>6)</sup> abzielen, als ein notwendiges Attribut aller lebenden Protoplasten zu betrachten. Wir fassen alle hierher gehörigen Umsetzungen, mögen sie mit einem Sauerstoffverbrauch verknüpft sein (aërobe oder oxydative Atmung) oder nicht (anaërobe Atmung, Spaltungsatmung, intramolekulare Atmung), unter dem physiologischen Begriff der Atmung zusammen<sup>7)</sup>. Chemisch sowohl wie energetisch

2) Die Bezeichnung „Assimilation“ wurde von J. Sachs (Experimentalphysiol. 1865, p. 18) nur für die Produktion organischer Substanz im Chlorophyllapparat verwendet. Heute fasst man den Begriff weiter und versteht unter Assimilation alle Vorgänge im Organismus, die der Herstellung plastischer Stoffe dienen. Wir hätten also an dieser Stelle richtiger von einer photosynthetischen Assimilation zu sprechen.

3) Man vergegenwärtige sich als Beispiel die Synthese von  $\text{H}_2\text{O}$  aus H und O, bei der beträchtliche Energiemengen entbunden und in Wärmebewegung transformiert werden.

4) Vgl. Max Verworn: Allgemeine Physiologie. 4. Aufl., Jena 1903, p. 228 ff.

5) Die Purpurbakterien mögen hier unberücksichtigt bleiben.

6) In besonderen Fällen kann es sich auch um die Oxydation chemisch einfacher Körper (z. B.  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ) handeln, wie das Beispiel der Nitrit- und der Schwefelbakterien lehrt. Diese Spezialerscheinungen brauchen hier nicht näher erörtert zu werden.

7) Atmung wird also hier — ebenso wie in der gesamten neueren Literatur — nicht in dem engeren Sinne von Julius Sachs gebraucht, der unter Atmung ausschließlich aërobe Atmung versteht. Vgl. Julius Sachs: Handb. d. Experimentalphysiol. d. Pflanzen. Leipzig 1865, p. 263.

zeigen die Atmungsvorgänge einen entgegengesetzten Verlauf als die entsprechenden, der Energiespeicherung dienenden Umsetzungen, die sich — wenigstens in den chlorophyllführenden Pflanzen — stets in Form von  $\text{CO}_2$ -Assimilation abspielen. Die Sauerstoffatmung ist durch die Zertrümmerung, die Dissimilation (Destruktion) der hochmolekularen Kohlenhydrate charakterisiert, wengleich auch hier das Endstadium in einer Synthese (Bildung von  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$ ) besteht. Es werden aber stärkere Affinitäten gebunden als durch die vorausgegangene Analyse getrennt wurden, so dass ein erheblicher Überschuss an aktueller Energie resultieren muss. Diese in Freiheit gesetzte Energie hat die Aufgabe, das Innengetriebe des Protoplasmakörpers aufrecht zu erhalten. Da wir aber bisher einen recht unvollkommenen Einblick sowohl in die feineren Strukturen der protoplasmatischen Substanz als auch in ihre spezifischen Leistungen bei der Erhaltung des Lebens besitzen, so sind wir nicht annähernd imstande, eine Bilanz für die vielleicht recht mannigfaltigen Energietransformationen aufzustellen. Unsere Sinnesorganisation bedingt es, dass wir nur die Endresultate, die uns als mechanische Arbeit, Wärmeentwicklung, Lichtentwicklung<sup>8)</sup> oder schließlich als neue chemische Verbindungen entgegentreten, wirklich wahrnehmen können. Es muss ferner in vielen Fällen dahingestellt bleiben, ob diese Außenleistungen wirklich unmittelbar auf den Atmungsprozess zurückgehen, oder ob sie anderweitig — man denke nur an den durch die Osmose erzeugten Turgor — zustande gekommen sind<sup>9)</sup>. Weiter muss unentschieden bleiben, ob die entbundene chemische Energie ohne Zwischenglied zu mechanischer Arbeitsleistung verwendet werden kann, oder ob zunächst die ganze Energiesumme in Wärmebewegung verwandelt wird. Nur das Eine lässt sich mit völliger Sicherheit sagen, und das ist für unsere Betrachtungen gerade das Ausschlaggebende: unter allen Umständen muss ein erheblicher Teil der im Atmungsprozess erzeugten chemischen Energie in Form von Wärme in die Erscheinung treten. „Wärme entsteht bei allen Energieumwandlungen innerhalb der lebendigen Substanz als Nebenprodukt, aber während Elektrizität und Licht nur in äußerst geringen Mengen als Nebenprodukte irgendwelcher stofflicher Umwandlungen auftreten, nimmt die Wärme einen sehr bedeutenden Anteil an den gesamten Umwandlungen<sup>10)</sup>.“ Wenn es gestattet

8) Vgl. Hans Molisch: Leuchtende Pflanzen. Jena 1904. — Beijerinck (Mededel. Akad. Amsterdam. Naturk. II, 7, 1890) konnte zeigen, dass die Leuchtbakterien nur bei Sauerstoffgenuss Licht aussenden. — Elektrische Ströme in Pflanzen wurden nachgewiesen durch die Untersuchungen von Kunkel (1878), Munck (1876), Burdon-Sanderson (1888), Haacke (1892) und Potter (1911).

9) „Für bestimmte physiologisch wichtige Vorgänge wird also die Betriebskraft nicht durch chemische Energie (d. h. also nicht durch Atmungsenergie!) geliefert.“ W. Pfeffer: Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892, p. 165.

10) Vgl. August Pütter: Vergleichende Physiologie. Jena 1911, p. 494.

ist, nach Analogie unserer Wärmekraftmaschinen von einem Nutzeffekt der Zelle zu sprechen, so beträgt dieser in der Regel sicherlich weniger als 50 % der aufgewendeten Energie. Eine restlose Umwandlung der Atmungsenergie in Wärme, wie sie sich aus Bonnier's Versuchen<sup>11)</sup> (1893) scheinbar ergibt, würde mit der bisherigen Auffassung von der Bedeutung der physiologischen Verbrennung nicht in Einklang zu bringen sein. Dass die chemische Energie in Wirklichkeit keine vollständige Umwandlung in Wärmebewegung erfährt, geht schon daraus hervor, dass die Atmung niemals durch äußere Wärmezufuhr ersetzt werden kann<sup>12)</sup>.

Wo Sauerstoffatmung vorhanden ist — und das ist bei den weitaus meisten Pflanzen der Fall —, da muss notgedrungen auch eine Wärmeproduktion stattfinden. Damit ist aber noch durchaus nicht gesagt, dass die erzeugte Wärmemenge unter allen Umständen oder auch nur in der Mehrzahl der Fälle wirklich dazu ausreicht, eine für unsere Messinstrumente wahrnehmbare Temperaturerhöhung zustande zu bringen. Bevor wir auf die für die erzielten Resultate maßgebenden physiologischen oder auch rein physikalischen Verhältnisse näher eingehen, müssen wir mit einigen Worten auf die Forschungsergebnisse über die eigentliche Mechanik der oxydativen Atmung zu sprechen kommen. Der Sauerstoffverbrauch grüner Pflanzen während der Nacht wurde von J. Ingenhousz<sup>13)</sup> nachgewiesen. Derselbe Forscher erkannte bereits, dass ein gleichsinniger Gaswechsel auch am Tage vorhanden ist<sup>14)</sup>, dass er wäh-

11) Gaston Bonnier: Recherches sur la chaleur végétale. Ann. d. sc. nat. (7.) Bot. Bd. 18, 1893, p. 1—34, 2 Tafeln. — Vgl. auch: Erich Leick: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Sep. a. d. Mittl. d. naturw. Vereins f. Neuvorpommern und Rügen, Bd. 43, 1911, p. 11.

12) Vgl. L. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl., Jena 1913, p. 329.

13) J. Ingenhousz: Über Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens. Übers. von G. Fischer. Leipzig 1798, p. 57. — Vgl. auch Julius Sachs: Handb. d. Experimentalphysiol. d. Pflanzen. Leipzig 1865, p. 289—290.

14) Dass Assimilation und Dissimilation am Tage nebeneinander verlaufen, lässt sich in der Weise demonstrieren, dass man grüne Pflanzen narkotisiert. Die Assimilation wird dann vorübergehend sistiert, während die Atmung fast ungestört ihren Fortgang nimmt. Vgl. die Untersuchungen von Cl. Bernard (1878), Adolf Mayer (1879), Bonnier und Mangin (1886) und Ewart (1896). — Vgl. ferner: W. Pfeffer: Die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit in Chlorophyllkörpern (Untersuchungen von Ewart). Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Math.-naturw. Klasse, Bd. 48. 1896, p. 311—314. — Auch die während der Assimilation sich ungehindert vollziehenden Protoplasmaströmungen, die nur bei Sauerstoffzufuhr möglich sind, können als Beweis für das Vorhandensein der Atmung neben der Assimilation dienen. W. Pfeffer äußert hierüber: „Aus der Fortdauer des Wachstums und der Protoplasmaströmung geht ferner hervor, dass jede grüne Zelle während der Kohlensäureassimilation unausgesetzt aërobiotisch atmet. Vgl. W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 1, 1897, p. 524. — Erich Leick: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Sep. a. d. Mittl. des naturwiss. Vereins f. Neuvorpommern und Rügen, Bd. 43, 1911, p. 8.



rend dieser Zeit aber durch einen vom Licht bewirkten umgekehrten Stoffwechselfvorgang verdeckt wird. Eine völlige Klarheit der Sachlage wurde erst später durch die Arbeiten von H. J. Dutrochet, H. v. Mohl und Julius Sachs<sup>15)</sup> angebahnt. Heute wissen wir, dass jede aërobe Atmung eine Oxydation darstellt<sup>16)</sup>. Ist auch die chemische Natur des Vorganges sicher erkannt, so ist damit doch noch nichts über das eigentliche Zustandekommen der Atmung ausgesagt. Die von mehreren Forschern experimentell festgestellte Tatsache, dass die Atmungsintensität mit der Steigerung der Außentemperatur ununterbrochen wächst<sup>17)</sup>, scheint zwar einer rein chemischen Auffassung Vorschub zu leisten, es ist aber andererseits schwer verständlich, wie die verhältnismäßig niederen Temperaturen zur Einleitung einer ergiebigen Oxydation ausreichen können<sup>18)</sup>. Der Auffassung der Atmung als eines glatt verlaufenden chemischen Oxydationsprozesses widerstreitet auch die Tatsache, dass die Intensität der physiologischen Verbrennung innerhalb weiter Grenzen von der vorhandenen Sauerstoffmenge und von der Menge des in der Zelle befindlichen Atemmaterials unabhängig ist<sup>19)</sup>. Julius Wiesner äußert sich hierüber wie folgt<sup>20)</sup>: „Es darf nicht übersehen werden, dass die zur Veratmung dienlichen Pflanzenstoffe, die Kohlehydrate, Fette etc., dem atmosphärischen Sauerstoff gegenüber sich völlig oder doch lange indifferent verhalten. Die Oxydation dieser Körper in der lebenden Pflanze (die sogen. „physiologische Oxydation“) ist also nicht so einfach, als es vielleicht auf den ersten Blick erscheinen möchte. Es muss vielmehr angenommen werden, dass noch andere Prozesse in den Atmungsvorgang verflochten sind. Entweder werden durch die Einwirkung von Fermenten (Oxydasen) die zu veratmenden Substanzen in einen Zustand

15) Eine scharfe Scheidung zwischen Assimilation und Atmung finden wir zuerst bei J. Sachs, von dem auch die jetzt gebräuchlichen Bezeichnungen an Stelle der früheren „nächtlichen“ und „täglichen Atmung“ gesetzt wurden. — Vgl. Julius Sachs: l. c. Leipzig 1865, p. 289.

16) H. Möller (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 2, 1884, p. 35 ff.) hat durch seine Versuche endgültig die Behauptung widerlegt, dass an Stelle von O auch N<sub>2</sub>O durch die Pflanzen verarbeitet werden könnte. — Vgl. auch Julius Wiesner: Anatomie u. Physiologie d. Pflanzen. 5. Aufl., Wien 1906, p. 260.

17) Zu einem ganz anderen Resultate gelangten Ziegenbein (1893), Kunstmann (1895) und Stoklasa (1903), die auch für die Atmung ein Optimum annehmen. — Vgl. Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 263.

18) Vgl. W. Pfeffer: Untersuchungen a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1, 1885, p. 677 ff. — W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Leipzig 1897, Bd. 1, p. 551 ff.

19) Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 264.

20) Julius Wiesner: Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 5. Aufl., Wien 1906, p. 264.

versetzt, in welchem sie leichter oxydierbar sind, oder es werden durch den Chemismus des lebenden Protoplasma fortwährend Substanzen erzeugt, welche den Sauerstoff begierig an sich ziehen und denselben, wie bei der intramolekularen Atmung, sauerstoffreichen organischen Substanzen entziehen.“ In ähnlicher Weise kommt Johannes Reinke<sup>21)</sup> auf Grund seiner Untersuchungen zu der Überzeugung, dass in der Zelle Substanzen gebildet werden, die schon bei sehr niedriger Temperatur der Oxydation durch den atmosphärischen Sauerstoff anheimfallen. Solchen autooxydablen Körper glaubt er in dem von ihm aus den Zellen der Zuckerrübe isolierten Rhodogen<sup>22)</sup> vor sich zu haben. Bei der Verbrennung dieser Substanz soll zugleich eine Aktivierung von Sauerstoff erfolgen, wodurch dann die Oxydation der hochmolekularen Kohlenhydrate ermöglicht wird<sup>23)</sup>. Eine wichtige Unterstützung erhält diese Auffassung durch die von G. Brenstein nachgewiesene Tatsache, dass sich auch in abgetöteten Pflanzenteilen Oxydationsvorgänge abspielen, die ebenfalls von der Höhe der Außentemperatur abhängig sind<sup>24)</sup>. Allerdings ist der numerische Wert dieser letztgenannten Oxydationen fast durchweg geringer als bei lebenden Zellen. W. Pfeffer spricht sich mit Entschiedenheit gegen eine Aktivierung des Luft-sauerstoffes aus, da sonst die nicht zur physiologischen Verbrennung bestimmten Substanzen des Zelleibes in Mitleidenschaft gezogen werden müssten<sup>25)</sup>. Jedenfalls haben wir anzunehmen, dass Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe nicht unmittelbar aufeinander folgen, sondern durch eine mehr oder weniger große Zahl von intermediären Reaktionen verbunden sind<sup>26)</sup>. Wenn also in den abgetöteten vegetabilischen Substanzen Oxydationen vor sich

21) Johannes Reinke: Die Autooxydation in der lebenden Pflanzenzelle. Bot. Ztg. 1883, Nr. 5 u. 6.

22) Johannes Reinke: Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 6, p. 263.

23) Johannes Reinke: Zur Kenntnis der Oxydationsvorgänge in der Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 5, 1887, p. 216—220. — Ein ähnlicher Standpunkt wird übrigens in neuerer Zeit von Bach und Chodat (Biochem. Zentralbl. Bd. 1, 1903, p. 417; Botan. Zentralbl. Bd. 96, p. 452; Botan. Ztg. Bd. 63, II, p. 141) vertreten. Nach ihnen soll ein als Oxygenase bezeichnetes Enzym als autooxydabler Körper wirken. — Vgl. auch Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 281.

24) Es muss allerdings noch unentschieden bleiben, ob die hier angeführten Resultate Brenstein's nicht auf Versuchsfehler zurückzuführen sind. W. Pfeffer und andere Forscher gelangten zu gegenteiligen Ergebnissen. — Vgl. W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 1, 1897, p. 554. — Vgl. V. Grafe: Studien über Atmung und tote Oxydation. Sitzungsber. d. K. Wiener Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Bd. 114, Abt. I, 1905, p. 183. — Hans Molisch: Über hochgradige Erwärmung lebender Laubblätter. Bot. Ztg. Bd. 66, Abt. I, 1908, p. 211—233.

25) W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 1, 1897, p. 552.

26) Vgl. Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 257.

gehen, so ist damit noch nicht gesagt, dass die Reihenfolge, Verkettung und Intensität der einzelnen Phasen dieser chemischen Reaktion die gleiche ist wie in der lebenden Zelle. Wir müssen es demnach unentschieden lassen, ob sich der Betriebsstoffwechsel ausschließlich zwischen den Teilchen der protoplasmatischen Substanz vollzieht, oder ob er diese selber unter fortwährender Zertrümmerung und Regeneration mit in seinen Kreislauf hineinzieht<sup>27)</sup>. Da bei Sauerstoffabschluss die Atmung durchaus nicht zum völligen Stillstande kommt, sondern mit starker Intensitätseinschränkung als intramolekulare Atmung fortbesteht, müssen wir annehmen, dass wenigstens vorübergehend das Minimum des notwendigen Sauerstoffes anderen Verbindungen entzogen werden kann<sup>28)</sup>. Dann aber liegt es auf der Hand, dass eine generelle Verknüpfung von intramolekularer Atmung und normaler Sauerstoffatmung in der Weise, dass die erstere die Vorbedingung für das Zustandekommen der letzteren ist, sehr viel für sich hat<sup>29)</sup>. Viele Beobachtungen der neuesten Zeit (z. B. Albert 1901, Buchner 1903, Maximow 1904, Palladin 1905) machen es wahrscheinlich, dass die Atmung auf der Tätigkeit zweier Enzyme, eines spaltenden (Zymase) und eines oxydierenden (Oxydase), beruht. Die Untersuchungen hierüber sind aber noch nicht als abgeschlossen zu betrachten<sup>30)</sup>.

Sehen wir von diesen vorläufig noch ungelösten Fragen ab, so ist als feststehend erwiesen, dass in der lebenden Pflanzenzelle — ebenso wie in der Tierzelle — ohne Unterbrechung chemische Umsetzungen vollzogen werden, bei denen notwendig eine beträchtliche Energiemenge in Wärme verwandelt wird. Inwieweit noch

27) Die Erfahrungen, die Gregor Kraus (Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle. Bd. 16, 1885, p. 322—327) bei den Blütenständen der Araceen gemacht hat, und die dafür sprechen, dass die Eiweißstoffe während der Atmung nicht wesentlich in Mitleidenschaft gezogen werden, haben zunächst nur für das Wärmephänomen bei der normalen genannten Pflanzenfamilie Gültigkeit. Da wir es aber bei den Araceen mit einer Erscheinung ganz spezieller Art zu tun haben, so lassen sich keine allgemeinen Schlüsse auf die Mechanik des Atmungsprozesses ziehen. — Julius Wiesner äußert sich über den strittigen Punkt folgendermaßen (Anat. u. Phys. d. Pflanzen. 5. Aufl., Wien 1906, p. 262): „Indes werden dennoch stickstoffhaltige Körper in den Respirationsprozess hineingezogen, und zwar die Eiweißkörper des Protoplasma und des Aalenon.“

28) Die intramolekulare Atmung zeigt meistens nur  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{3}$  der Intensität der normalen Atmung. Vgl. Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 265.

29) W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 1, Leipzig 1897, p. 555—562. — J. Wortmann: Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Atmung. Arbeiten d. botan. Inst. zu Würzburg. Bd. 2, p. 500ff. — W. Pfeffer: Wesen und Bedeutung der Atmung in der Pflanze. Landwirtschaftl. Jahrb. v. Nathusius u. Thiel. Bd. 7, p. 805ff. — Godlewski: Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 13, p. 524ff.

30) Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 279—282.

andere Energieformen dabei resultieren, muss unentschieden bleiben. Da nun das Experiment lehrt, dass in den meisten Fällen Kohlenhydrate oder nahe verwandte Stoffe veratmet werden, ferner, dass die veratmeten Substanzmengen oft nicht unbeträchtlich sind, und schließlich, dass die Verbrennungswärme des Kohlenstoffes 8000 Kalorien beträgt, so ist als sicher anzunehmen, dass in den Zellkomplexen, in denen eine lebhaft oxydierte erfolgt, nicht unerhebliche Temperatursteigerungen erzielt werden. Ob dadurch aber der Temperaturzustand ganzer Pflanzenteile wesentlich gesteigert wird, das hängt von zahlreichen anderen Faktoren ab, von denen weiter unten die Rede sein soll. Der von Pflüger geäußerten Vermutung, es würden hierbei einzelne Moleküle der lebenden Substanz blitzartig auf mehrere tausend Grad erwärmt<sup>31)</sup>, können wir nicht beipflichten; denn wir haben Wärme als Molekularbewegung aufzufassen, und es ist demzufolge nicht zulässig, von der Temperatur kleinster Massenteilchen zu sprechen. Außerdem kann von einem messbaren Temperaturzustand nur dann die Rede sein, wenn die Möglichkeit besteht, die vorhandene Molekularbewegung dem Messapparat wirklich zu übermitteln. Das setzt aber immer eine Masse voraus, die tatsächlich die Schwingungen ihrer Moleküle ohne erhebliche Einbuße der Eigenbewegung auf die messende Substanz zu übertragen vermag. Schließlich ist auch wohl kaum anzunehmen, dass selbst im kleinsten Zeitintervall ein einzelnes Molekül imstande ist, das der gesamten entbundenen Energiemenge entsprechende Schwingungsmaximum zu erreichen, ohne schon bei der Bewegungssteigerung einen erheblichen Energieverlust an die Nachbarmoleküle zu erleiden.

Die Atmung ist unzweifelhaft die wichtigste Quelle der an Tieren und Pflanzen beobachteten Eigenwärme. Das beweisen uns zahlreiche Experimente, bei denen man die messbare Temperaturerhöhung durch Sauerstoffentziehung zum Schwinden brachte<sup>32)</sup>. Da sich neben dem Atmungsstoffwechsel im Lebensgetriebe der Pflanze auch noch mannigfache andere chemische und physikalische Veränderungen und Umsetzungen vollziehen, ist mit Sicherheit an-

31) Max Verworn: Allgemeine Physiologie. 4. Aufl., Jena 1903, p. 273.

32) Der Zusammenhang zwischen Sauerstoffatmung und Wärmeproduktion der Pflanzen wurde zuerst von Théodore de Saussure, später von L. Garreau nachgewiesen. Th. de Saussure: De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. Ann. de chim. et de phys. Bd. 21, Paris 1822, p. 279ff. — L. Garreau: Mémoires sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par le spadice de l'Arum italicum en état de paroxysme et la chaleur qui se produit. Ann. d. sc. nat. (3.) Bot. Bd. 16, 1851, p. 250—256. — Eingehende Studien über die Bedeutung der intramolekularen Atmung für die Wärmeproduktion verdanken wir J. Eriksson. — J. Eriksson: Über die Wärmebildung durch intramolekulare Atmung der Pflanzen. Untersuchungen a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1, 1881—1885, p. 105—133. — Vgl. auch die Arbeiten von Vrolik und W. H. de Vriese, Huber, G. Kraus u. a.



zunehmen, dass auch hierbei gelegentlich eine positive Wärmetönung zustande kommen kann. Als physikalische Ursachen, die eine Wärmesteigerung bedingen können, seien hervorgehoben die Absorption von Gasen, die Imbibition (Quellungswärme der Stärke!), die Diffusionsströmungen, die diosmotischen Vorgänge, die Flüssigkeitsbewegung in Capillaren<sup>33</sup>), die Gasverdichtung an der Oberfläche und die Taubildung im Holzkörper<sup>34</sup>). Andererseits ist aber ohne weiteres zuzugeben, dass sich im Verlaufe des Stoffwechsels auch Prozesse mit negativer Wärmetönung vollziehen werden. So ist es z. B. eine bekannte Tatsache, dass sich alle von der Pflanze aufgenommenen Salze — eine Ausnahme machen nur die Eisensalze — in ihrer höchsten Oxydationsstufe befinden<sup>35</sup>). Werden diese Salze also im Körper zersetzt, wie das für die Sulfate und Nitrate nachgewiesen ist, so kann nur eine Reduktion, d. h. also ein wärmebindender Prozess, eintreten. Inwieweit die Gesamtenergetik des Individuums durch diese gegensätzlichen Transformationen beeinflusst wird, lässt sich nicht einmal schätzungsweise angeben. Nur so viel steht fest, dass die möglicherweise aus ihnen resultierende Wärmeproduktion gegenüber der Oxydationswärme des Atmungsprozesses sehr gering sein muss<sup>36</sup>). Ziehen wir schließlich in Betracht, dass auch für den Assimilationsvorgang, dessen einzelne Phasen noch nicht aufgeklärt sind, keine sichere Energiebilanz aufgestellt werden kann<sup>37</sup>), so leuchtet wohl zur Ge-

33) Vgl. Jacob Schmitz: Über die Eigenwärme der Pflanzen. Inaug.-Diss. Jena 1870, p. 27.

34) Vgl. W. Schumacher: Die Physik der Pflanze. Ein Beitrag zur Physiologie, Klimatologie und Kulturlehre der Gewächse. Berlin 1867, p. 383 ff. — Auf solche, nicht mit der Atmung genetisch verknüpfte Arbeitsleistungen hat besonders W. Pfeffer (Energetik d. Pflanzen. Leipzig 1892. — Handb. d. Pflanzenphysiol., 2. Aufl., Leipzig 1897—1904) hingewiesen. Ludwig Jost unterscheidet folgende Energieformen, die neben der Atmungsenergie in Betracht kommen: osmotische Energie, Oberflächenenergie, Formenenergie und Kristallisations- oder Ausscheidungsenergie. Vgl. L. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 334.

35) Vgl. Jakob Schmitz: l. c. p. 29.

36) „Der Atmungs Vorgang ist es auch, in welchem der einzige“ — soll heißen: der einzig in Betracht kommende — „Herd der Pflanzenwärme zu suchen ist.“ Jacob Schmitz: l. c. p. 32. — „Die empirischen Erfahrungen lassen aber keinen Zweifel, dass die Wärmeproduktion zumeist in überwiegender Weise dem Betriebsstoffwechsel — der Sauerstoffatmung oder dem anaëroben Umsatz — zufällt.“ W. Pfeffer: Handb. d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, 1904, p. 830. — Nach den Untersuchungen G. Bonnier's (Vergleich zwischen kalorimetrischen Messungen und den aus der eingeatmeten O-Menge und der ausgeatmeten CO<sub>2</sub>-Menge berechneten Kalorien) sollen allerdings manche Samen die doppelte Wärmemenge entbinden als durch die Sauerstoffatmung entstanden sein kann. Gaston Bonnier: Ann. d. sc. nat. (7.) Bd. 18, p. 1 ff. — Es muss aber noch dahingestellt bleiben, ob diese Ergebnisse sich tatsächlich bestätigen.

37) Wird die Lichtenergie direkt in chemische Energie transformiert? — Ist diese Transformation eine restlose? — Erfolgt eine teilweise Umwandlung in Wärme-

nüge ein, wie weit wir vorläufig davon entfernt sind, die Energetik des Stoffwechsels zu spezifizieren. Aus den vorstehenden Erwägungen geht auch hervor, dass selbst durch die genauesten kalorimetrischen Messungen nur komplexe Größen ermittelt werden können, nicht aber numerische Werte für die einzelnen Faktoren, die zur Erreichung des Endresultates zusammenwirkten<sup>38)</sup>.

Wir wenden uns jetzt der Frage zu: welchen Einfluss übt die Wärmeproduktion auf den realen Temperaturzustand des Pflanzenkörpers aus? Im vorstehenden lernten wir die Wärmeproduktion als eine notwendige Begleiterscheinung des Energiewechsels aller aeroben Organismen kennen<sup>39)</sup>. Sprechen wir von Wärmeproduktion schlechthin, so handelt es sich dabei um die tatsächlich entbundenen, in Kalorien auszudrückenden Wärmemengen<sup>40)</sup>. Eine völlig andere Frage ist die: wie verändern unter bestimmten äußeren Bedingungen die entbundenen Wärmemengen den thermometrisch messbaren Temperaturzustand eines bestimmten pflanzlichen Individuums, eines Organes, eines Zellkomplexes? — Kalorimetrische Messungen sind quantitativer Natur und geben ein Bild von den tatsächlich vorhandenen Energieeinheiten. Bei der Angabe von Temperaturen dagegen handelt es sich immer nur um Zustandsmessungen, die zwar auch zahlenmäßig ausgedrückt werden, die aber für die Beurteilung der Wärmeproduktion nur relative Bedeutung haben, da sie sich als Resultanten aus den wirklich erzeugten Wärmemengen und den physikalischen Verhältnissen der Umgebung darstellen. So kommt es, dass man weder aus kalorimetrischen Messungen ohne Berücksichtigung zahlreicher ineinandergreifender physikalischer Faktoren auf den Temperaturzustand eines Objektes schließen kann, noch umgekehrt aus thermometrischen Messungen auf die erzeugten Wärmemengen. Rückschlüsse sind nach beiden Richtungen hin nur dann gestattet, wenn nach Möglichkeit alle physikalischen — und da wir es mit lebenden Wesen zu tun haben, auch physiologischen — Kon-

energie? — Werden die anderweitig erzeugten Wärmebewegungen durch den Assimilationsprozess beeinflusst? u. s. f.

38) Vgl. W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, 1904, p. 832.

39) Die Anaerobionten sind mit Absicht übergangen worden, da ihr Stoffwechsel wesentlich anders verläuft. Dass auch bei der sogen. Spaltungsatmung eine Wärmeentbindung erfolgen kann, ist eine experimentell sichergestellte Tatsache. J. Eriksson fand bei gärender Hefe bis zu 4° Temperaturüberschuss. Bei der größeren Ökonomie dieser Organismen erscheint es aber sehr wahrscheinlich, dass ihre Stoffwechseltätigkeit nicht notwendig mit einer positiven Wärmetönung verknüpft ist. — Die intramolekulare Atmung bringt in zusammengehäuften Pflanzenmassen, die bei Luftzutritt 5—16° Temperaturüberschuss zeigten, noch Erwärmungen von 0,1—0,3° zustande. — Vgl. W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1904, p. 844—847.

40) Das Wort „Wärme“ wird im täglichen Leben manchmal fälschlich im Sinne von „Temperatur“ gebraucht.

stanten und Variablen in Rechnung gesetzt werden<sup>41)</sup>. In Wirklichkeit ist es nun aber nicht möglich, alle Komponenten zahlenmäßig zu fixieren. Infolgedessen kann allen derartigen Schlussfolgerungen nur eine sehr bedingte Gültigkeit zugesprochen werden. Eine wirkliche Klarheit gewinnen wir nur dann, wenn es uns gelingt, die erschlossene Größe durch tatsächliche Messung zu kontrollieren. Während Temperaturmessungen bei einer ausreichend großen Masse leicht durchführbar sind, zeichnen sich die kalorimetrischen Messungen — wenigstens soweit sie sich auf pflanzliche Organismen beziehen — durch sehr große experimentelle Schwierigkeiten aus. Demzufolge sind wir vorläufig in den allermeisten Fällen darauf angewiesen, aus thermometrischen Feststellungen ein ungefähres Bild von den sich vollziehenden Energieumsetzungen zu gewinnen. Die Schwierigkeit und Unsicherheit solcher Kalkulationen liegt damit klar zutage.

Machen wir einmal den Versuch, auf Grund kalorimetrischer Messungen einen Einblick in die Temperaturverhältnisse des gesamten pflanzlichen Individuums zu gewinnen! Alle lebenden Zellen, aus denen der Organismus besteht, weisen Atmung auf. Sie sind also alle Wärmeproduzenten, aber sicherlich nicht alle zu jedem Zeitpunkte in gleich hohem Maße. Dadurch entstehen notgedrungen Temperaturdifferenzen, die einen Ausgleich anstreben. Da im Verlaufe des Lebensprozesses die Atmungsintensität bald an dieser Stelle steigt, bald an jener sinkt, so erfahren diese Differenzen schneller oder langsamer eine Verschiebung. Wir bedenken ferner, dass häufig ein sehr wesentlicher Anteil des Pflanzenkörpers aus toten Zellen besteht, dass außerdem an der Körperoberfläche ununterbrochen eine Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung an das umgebende Medium stattfindet. Dann sehen wir sofort, dass die Schnelligkeit des Temperatenausgleiches und die aus ihm resultierende Gesamttemperatur hauptsächlich abhängig ist von der Höhe der vorhandenen Differenzen, von der Masse der den Körper aufbauenden Substanzen, insonderheit von der Masse des toten Materials, von der physikalischen Beschaffenheit dieser Substanzen, vornehmlich von ihren Aggregatzuständen und ihren Wärmekapazitäten, von der gegenseitigen Anordnung des Materials, von der Größe der Oberfläche, der Beschaffenheit der Oberfläche (ob adiabatisch oder nicht!) und von der Temperatur der Umgebung. Zur Vereinfachung wollen wir annehmen, die äußere Temperatur wäre vollkommen konstant. Trotzdem muss die Körpertemperatur sich als eine variable

41) „Die reale Körpertemperatur ergibt sich natürlich immer aus der Gesamtheit aller physiologischen und physikalischen Vorgänge, die auf Erwärmung und Abkühlung hinarbeiten.“ W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1904, p. 829. — Vgl. auch W. Pfeffer: Studien z. Energetik d. Pflanzen. Leipzig 1892, p. 171 u. 199.

Größe darstellen, da neben der wahrscheinlichen Veränderung der Wärmeproduktion in der Zeiteinheit und neben ihrer wechselnden Lokalisierung noch die durch den Stoffwechsel bedingten Veränderungen in dem Aggregatzustande, in der chemischen Zusammensetzung und damit auch in dem physikalischen Verhalten der einzelnen Stoffe und schließlich die Massenveränderungen durch Assimilation und Dissimilation bestehen bleiben.

Außer den eben kurz skizzierten unmittelbar physikalischen Einflüssen sind vor allem die mit dem Lebensgetriebe aufs engste verknüpften Erscheinungen der Transpiration und Wasserbewegung in Betracht zu ziehen. Von ihnen ist der Temperaturzustand in sehr hohem Grade abhängig. Zunächst die Transpiration! Sie geht ununterbrochen an der gesamten Körperoberfläche und im Innern der Zellularräume von statten und vernichtet dabei unter Umständen sehr erhebliche Wärmemengen. Die Verdunstungsgröße ist einmal von der Beschaffenheit des Pflanzenkörpers abhängig, zum anderen von den Außenbedingungen. Das sehr verschiedenartige Wärmeleitungsvermögen der oberflächlichen Schichten, auf das schon oben hingewiesen wurde, wollen wir ganz aus dem Spiele lassen. Dann bleiben noch immer die Differenzen bestehen, die die stomatäre wie die kutikuläre Transpiration je nach der besonderen Beschaffenheit der Pflanzenart, des Individuums, des Entwicklungsstadiums der einzelnen Organe und ihres anatomischen Baues aufweisen. Zur vollen Geltung gelangen diese Verschiedenheiten allerdings erst durch die in der unmittelbaren Umgebung verwirklichten physikalischen Zustände. Maßgebend sind hier in erster Linie die Temperatur der Atmosphäre, ihr Feuchtigkeitsgehalt und die der Wurzel gespendete Wassermenge, dann aber auch die Belichtung, die Luftzusammensetzung und die Windbewegung. Die Verknüpfung ist etwa folgende: je wärmer die Luft, um so größer ihr möglicher Wasserdampfgehalt, je geringer ihr Sättigungsdefizit, um so geringfügiger die Verdunstungsgröße, je beträchtlicher die der Wurzel zugeführte Wassermenge, um so ansehnlicher der Turgor und die durch ihn bedingte Öffnung der Stomata. Schwanken die Außenbedingungen, so hat das fortwährende Umgestaltungen in der Wirkungsweise und dem Effekt der einzelnen Faktoren zur Folge. Diese Umgestaltungen sind um so bedeutender, je größer die Schwankungen sind, und je schneller sie aufeinander folgen. Die Wasserbewegung schließlich ist bestrebt, den Ausgleich der Temperaturen zu beschleunigen, und verschafft vor allem auch der ganz anderen Bedingungen unterworfenen Bodentemperatur Gelegenheit, auf den Temperaturzustand des Organismus einzuwirken.

Diese summarische Übersicht mag genügen, um eine ungefähre Vorstellung zu geben von der Kompliziertheit der Gesamterscheinung und von der völligen Unmöglichkeit, alle Komponenten auch



nur mit annähernder Sicherheit zahlenmäßig in Rechnung zu setzen. Rückschlüsse von einzelnen Beobachtungen — seien es kalorimetrische oder thermometrische — auf die Temperatur, bzw. auf die Wärmemenge, sind in jedem Falle als völlig unsicher zu bezeichnen. Das einzige, was allenfalls erreichbar ist, ist eine relative Vergleichung von Beobachtungsdaten, die in ununterbrochener Reihenfolge an demselben Objekt unter möglichst konstanten äußeren Bedingungen gewonnen sind. Schon Überlegungen rein physikalischer Natur machen es uns schwer verständlich, wie man so häufig Temperaturkurven, die bei wechselnden Außenverhältnissen gewonnen wurden, zum Ausgangspunkte weitreichender Folgerungen machen konnte. Man misst eine Variable, die mit vielen anderen ungenau bekannten Variablen aufs innigste verknüpft ist, und will dann — unter völliger Vernachlässigung aller anderen — aus der einen numerisch festgestellten Variablen Schlüsse ziehen auf eine uns völlig unbekannte, ebenfalls variable Größe. Nur in den Fällen, wo die zu erschließende Größe ein solches Übergewicht über alle anderen Komponenten der komplexen Erscheinung besitzt, dass die anderen ihr gegenüber nicht schwer ins Gewicht fallen<sup>42)</sup>, kann man zu einigermaßen annehmbaren Resultaten gelangen. Um bei längeren Versuchsreihen brauchbare Vergleichsresultate zu erhalten, müssen wir — soweit irgend möglich — dahin streben, unser ganzes System auf zwei Variable (messbare Temperatur und produzierte Wärmemenge) und auf eine beliebige Anzahl von Konstanten zu bringen. Von einer Ermittlung absolut gültiger Werte kann natürlich auch so nicht die Rede sein.

In keinem Falle ist es bisher gelungen, bei Gewächsen Regulierungsvorrichtungen nachzuweisen, die, infolge einer Reizperzeption von seiten der protoplasmatischen Substanz in Tätigkeit gesetzt, auf die Erhaltung eines gleichmäßigen Temperaturzustandes hinarbeiteten<sup>43)</sup>. Wenn auch nicht zu leugnen ist, dass auf rein physikalischem Wege — z. B. durch Transpirationssteigerung bei erhöhter Außentemperatur, durch schlechtes Wärmeleitungsvermögen epidermaler

42) Das gilt z. B. von der Wärmeezeugung mancher Araceen und der *Victoria regia*. — Vgl. hierüber: E. Leick: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. — Erich Leick: Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände. I. Teil. Mittl. d. naturwiss. Vereins f. Neuvorpommern und Rügen. 45. Jahrg. 1913. — Erich Leick: Studien über Wärmeentwicklung bei Blütenständen und Einzelblüten (mit Ausschluss der Araceenblütenstände). *Bibl. botanica* (im Druck).

43) „Aus der Erfahrung, dass die Temperatur des Pflanzenkörpers im wesentlichen in analoger Weise der Außentemperatur folgt wie die einer toten Masse, ergibt sich ferner, dass in der Pflanze durch die Erhöhung und Erniedrigung der Außentemperatur keine selbstregulatorischen Prozesse ausgelöst werden, die (analog wie bei den warmblütigen Tieren) durch Modifikation der Wärmeproduktion oder der Wärmeabgabe auf die Erhaltung der bisherigen Körpertemperatur hinarbeiten.“ W. Pfeffer: *Handbuch d. Pflanzenphysiol.* 2. Aufl., Bd. 2. 1904, p. 830.

Schichten u. s. w. — innerhalb gewisser Grenzen eine Temperaturbeeinflussung von außen her verzögert werden kann, so bleibt doch die Temperatur der Umgebung der maßgebende Faktor. Dieser Satz wird auch durch die selbsttätige Wärmeproduktion im Innern der Zellen nicht in Frage gestellt, da auch diese zu einem guten Teile eine Funktion der von außen zugeführten Wärme ist. Ja, die Wärmeentbindung durch den Atmungsprozess begünstigt sogar sehr häufig die Temperaturextreme; denn sie erreicht in der Regel ihr Maximum beim höchsten Stande der Außentemperatur, ihr Minimum dagegen beim niedrigsten<sup>44)</sup>. Dass auch die Transpiration durchaus nicht in jedem Falle eine Nivellierung herbeizuführen braucht, geht daraus hervor, dass sie letsztinnig nicht von der Höhe der Außentemperatur, sondern vielmehr von dem Sättigungsdefizit der Luft abhängig ist. Es kann also bei trockener, niedrig temperierter Luft eine für alle Lebensfunktionen ungünstige Temperaturerniedrigung durch sie bewirkt werden, während umgekehrt bei feuchter, heißer Luft die Transpiration auf ein Minimum herabsinkt, obgleich jetzt vielleicht eine Temperaturerniedrigung des Pflanzenkörpers aus physiologischen Gründen wünschenswert erscheinen möchte. Die im Verhältnis zum Volumen meist sehr beträchtliche Oberfläche der pflanzlichen Organismen sowie der oft hohe Wassergehalt der Gewebe werden es in der Mehrzahl der Fälle mit sich bringen, dass der Wärmeverbrauch durch Verdunstung den Wärmegewinn der Atmung überragt. Demnach können wir den Satz aufstellen: die Temperatur des Pflanzenkörpers folgt in der Hauptsache der Temperatur des Außenmediums, sinkt und steigt mit ihr, kann sie in besonderen Fällen bei erheblicher Wärmeproduktion und bei Verhältnissen, die einer Wärmestauung günstig sind, mehr oder weniger übertreffen, wird aber meistens durch das Übergewicht der Transpiration etwas unter die Außentemperatur herabgedrückt<sup>45)</sup>. Eine physiologisch bedeutsame Wärme-

44) Knospen von *Aesculus hippocastanum*, die bei 5–6° Außentemperatur keinen Temperaturüberschuss aufwiesen, erreichten bei ca. 20° Außentemperatur einen solchen von 0,63°. Weizenkeimlinge ergaben bei 11° Lufttemperatur 1,1° Überschuss, bei 15° Lufttemperatur dagegen 1,4°. Nach den Angaben von Oskar Hoppe zeigte *Colocasia odora* bei ca. 20° Lufttemperatur eine Eigenwärme von 2,7°. Als die Pflanze in einen Raum von ca. 12° gebracht wurde, sank die Eigenwärme im Verlaufe von 2 Stunden auf 1,05°. — Vgl. Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 327–328. — Jakob Schmitz: Über die Eigenwärme der Pflanzen. Inaug.-Diss., Jena 1870, p. 20–22. — Oskar Hoppe: Beobachtungen der Wärme in der Blütenscheide einer *Colocasia odora* (*Arum cordifolium*). Nova Acta d. K. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. 41, Teil I, Nr. 4, Halle 1879, p. 199–252.

45) Zutreffend bemerkt Julius Sachs (Handbuch d. Experimentalphysiol. d. Pflanzen. Leipzig 1865, p. 49): „Obwohl in jeder Pflanze beständig durch Aufnahme von Sauerstoff und Bildung von Kohlensäure in den wachsenden Geweben Wärme frei wird und zur Temperaturerhöhung des Gewebes beitragen muss und

regulation findet bei den Gewächsen nach keiner Richtung hin statt<sup>46)</sup>.

Die vorstehenden Erwägungen führen uns notgedrungen auf die Frage, welche Bedeutung dann überhaupt der Wärmeentbindung im Pflanzenkörper zuzuschreiben ist. Nach dem, was wir oben ausgeführt haben, kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass die Wärmeproduktion niemals eine auch nur einigermaßen konstante Temperierung herbeiführen kann, und dass daher der Atmung auf keinen Fall eine wärmeregulatorische Wirkung zuzuschreiben ist. Besonders scharf tritt das in dem Verhalten der physiologischen Oxydation gegenüber einer gleichsinnigen Steigerung der Außentemperatur zutage. Würde die Wärmeproduktion völlig wegfallen, so bedeutete das für den gesamten vegetativen Pflanzenkörper durchschnittlich nur eine Temperaturerniedrigung von ungefähr  $0,1-0,2^{\circ}$ <sup>47)</sup>. Es ist demnach völlig abwegig, die Wärmeentbindung etwa als ein Schutzmittel gegen die Frostwirkung des Winters auffassen zu wollen, wie das in früheren Zeiten hier und da geschehen ist<sup>48)</sup>. Wir können wohl kaum umhin, das ganze Phänomen als etwas physiologisch Nebensächliches zu betrachten, das nicht als Selbstzweck auftritt, sondern als eine Begleiterscheinung der oxydativen Stoffwechselforgänge<sup>49)</sup>. Entweder haben wir uns vorzustellen, dass die

in manchen Fällen wirklich in auffallendem Grade beiträgt, so ist doch im allgemeinen die Ausgiebigkeit dieser Wärmequelle so überaus gering, dass sie gegenüber den anderen Ursachen, welche die Temperatur im Innern der Pflanze bestimmen, ganz übersehen werden darf.“

46) Vgl. Erich Leick: Über den Temperaturzustand verholzter Achsenorgane. Mittl. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. 44. Jahrg. 1912. — Erich Leick: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Mittl. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. 43. Jahrg. 1911.

47) In dampfgesättigter Atmosphäre zeigen grüne Sprosse eine um etwa  $0,3^{\circ}$  höhere Körpertemperatur. — Vgl. H. J. Dutrochet: Recherches sur la température propre des végétaux. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. 12, 1839, p. 77—82. — H. J. Dutrochet: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. 13, 1840, p. 1—49 und 65—85.

48) Vgl. Erich Leick: Über den Temperaturzustand verholzter Achsenorgane. Mittl. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. 44. Jahrg. 1912. — Die in vielen Büchern (z. B. Kerner v. Marilaun: Pflanzenleben. 3. Aufl., Bd. 1, 1913, p. 433; R. Kolkwitz: Pflanzenphysiologie. Jena 1914, p. 45) mitgeteilte Tatsache, dass die Blüten der Soldanellen eine dünne Eisdecke zu durchschmelzen vermögen, hat — wie neuere Untersuchungen gezeigt haben — mit ihrer Wärmeproduktion nichts zu schaffen.

49) „Die Wärmeproduktion ist also bei den Pflanzen nicht Selbstzweck, sondern nur eine Begleiterscheinung der Zertrümmerungen im Betriebsstoffwechsel, die derart sind und auch wohl derart sein müssen, dass bei ihrer Realisierung chemische Energie in Wärme transformiert wird.“ W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, 1904, p. 831. — „Die Wärme kann nur Nebenprodukt sein — ja sie muss geradezu als ein Verlust an verwendbarer Energie bezeichnet werden.“ — Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Jena 1908, p. 291. — „Bei der Mehrzahl der Organismen ist die Produktion von Wärme eine funktionell



bei dem Atmungsprozess frei werdende chemische Energie zunächst restlos in Wärme umgewandelt wird, um dann teilweise in mechanische Arbeit transformiert zu werden, oder aber, dass die chemische Energie zum Teil unmittelbar zur Arbeitsleistung herangezogen wird, während ein anderer Teil notwendig als Wärme in die Erscheinung tritt. Wie der Vorgang auch verlaufen mag, sein Endresultat ist auf jeden Fall ein „Wärmegewinn“. Wir haben uns vorzustellen, dass die Eigenart der vorliegenden Energietransformationen es mit sich bringt, dass jedesmal ein Teil der disponiblen Energie als Wärmebewegung verloren geht. So überflüssig die nicht zu umgehende Wärmeproduktion in der Regel sein mag, so kann man sich doch nicht verhehlen, dass ihr unter Umständen auch ein gewisser Wert zugesprochen werden kann. Das feucht-heiße Tropenklima bringt die Gefahr mit sich, dass die Transpiration ins Stocken kommt. Es wäre nun sehr wohl denkbar, dass die geringfügige Eigenwärme ausreicht, um wenigstens noch etwas Wasserdampf in die Atmosphäre zu pressen und die Pflanze so vor einer schädlichen Injektion ihrer Interzellularen zu bewahren<sup>50</sup>). Wie aber steht es mit den überraschend hohen Temperaturen bei Cycadeen und Palmen<sup>51</sup>), bei *Victoria regia*<sup>52</sup>) und bei vielen Araceen<sup>53</sup>)? Es hieße den Tatsachen Gewalt antun, wollten wir auch hier, wo in wenigen Stunden bis zu 75 %<sup>54</sup>) der Trockensubstanz veratmet werden, von einer völlig nebensächlichen, für die Lebenserhaltung der Pflanze bedeutungslosen Erscheinung sprechen. Gregor Kraus und Federico Delpino<sup>55</sup>) haben zuerst den Versuch unternommen,

---

bedeutungslose Erscheinung, die im allgemeinen nur durch besondere Methoden nachweisbar ist, da meist die rasche Wärmeabgabe an das Medium eine wirkliche Erwärmung der Tiere oder Pflanzen über die Temperatur ihrer Umgebung verhindert.“ August Pütter: Vergleich. Physiol. Jena 1911, p. 494.

50) W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1904, p. 831—832.

51) Gregor Kraus: Physiologisches aus den Tropen. III. Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Bd. 13, 1896, p. 217—275.

52) Eduard Knosch: Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Bibliotheca botanica. H. 47, Bd. 9, Stuttgart 1899.

53) Gregor Kraus: Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 16, 1883—1886, 1. Teil, p. 37—76; 2. Teil, p. 259—358. — Erich Leick: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. — Erich Leick: Beiträge zum Wärmephänomen d. Araceenblütenstände. 1. Teil. Mittl. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. Bd. 45, 1913.

54) Vgl. Gregor Kraus: l. c.

55) Federico Delpino: Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della società italiana di scienze naturali. Bd. 11 u. 12, 1869. — Federico Delpino: Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante autocarpee (Fanerogame). l. c.: Bd. 16 u. 17. — Referat über die Unter-



die hohen Eigenwärmegrade bei *Arum italicum* als eine blütenbiologische Anpassung zu deuten. Die gleiche Erklärung für die Wärmeproduktion in den Blüten von *Victoria regia* wurde 1899 von Eduard Knoch<sup>56)</sup> glaubhaft gemacht. Ich selber habe in einer Reihe von Arbeiten den Beweis zu erbringen versucht, dass bei den Araceen das Wärmephänomen eine schrittweis entwickelte Sonderanpassung darstellt, die die engste Beziehung zu dem Blütenbau und dem Bestäubungsmechanismus der betreffenden Pflanzen zeigt<sup>57)</sup>.

Die Atmung gehört zu den Elementarfunktionen der protoplasmatischen Substanz. Da diese Elementarfunktionen in der tierischen Zelle die gleichen sind wie in der pflanzlichen, so müssen auch die aus ihrem Zusammenwirken resultierenden Erscheinungen in beiden Reichen manche Übereinstimmung aufweisen. Es sei hier gestattet, mit wenigen Worten die wesentlichen Analogien zwischen Tier und Pflanze klarzulegen. Durchweg ist der Tierkörper für eine Anhäufung der Atmungswärme geeigneter als der Pflanzenkörper; denn er besitzt — von wenigen Ausnahmen abgesehen — ein viel günstigeres Verhältnis zwischen Volumen und Oberfläche. Ferner kommt dem Tierkörper in den allermeisten Fällen eine bedeutend geringere Transpiration zu, die hier in keiner wichtigen Beziehung zur Ernährung steht. Wenn wir schließlich bedenken, dass wir bei den Tieren sehr viel häufiger adiabatische Umhüllungen als bei den Pflanzen antreffen, dass die Flüssigkeitsbewegungen im Innern ihres Körpers in keiner unmittelbaren Beziehung zur Außenwelt stehen, und dass in der Regel ihre Atmungsintensität eine größere ist als bei der Pflanze — schon weil sie infolge der Ortsveränderung mehr mechanische Arbeit zu leisten haben —, so ist ohne weiteres verständlich, dass das Wärmephänomen im Tierreiche meist deutlicher hervortritt. Es ist übrigens durchaus nicht gesagt,

---

suchungen Delpino's an *Arum italicum*: F. Hildebrand: F. Delpino's weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich (mit Zusätzen und Illustrationen). Bot. Ztg. Bd. 28, Leipzig 1870, p. 589—591. — Vgl. ferner F. Ludwig: Lehrb. d. Biologie d. Pflanzen 1896, p. 261. — Hermann Müller: Befruchtung der Blumen p. 72. — W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1904, p. 831. — Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 330.

56) Eduard Knoch: Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von *Victoria regia*. Bibl. botanica, H. 47, Bd. 9, Stuttgart 1899. — Erich Leick: Studien über Wärmeentwicklung bei Blütenständen und Einzelblüten (mit Ausschluss der Araceenblütenstände). Bibl. botanica (im Druck).

57) Erich Leick: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. — Erich Leick: Die Temperatursteigerung der Araceen als blütenbiol. Anpassung. Greifswald 1911. — Erich Leick: Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände. 1. Teil. Mittl. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. Bd. 45, 1913. — Erich Leick: Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 33, 1915, p. 518—536.

dass die physiologische Verbrennung unter allen Umständen bei den animalischen Wesen lebhafter verlaufen muss als bei den vegetabilischen, ja, man hat sogar festgestellt, dass bei einigen pflanzlichen Organismen — es handelt sich namentlich um Bakterien und Schimmelpilze — die auf die Einheit des Körpergewichtes bezogene Sauerstoffatmung 4—100mal so erheblich sein kann als bei höheren Tieren<sup>58)</sup>.

Trotz der für den Wärmehaushalt günstigen körperlichen Organisation der Tiere reicht die Wärmeproduktion bei den meisten von ihnen ebenfalls nicht aus, um die Körpertemperatur unter normalen Verhältnissen wesentlich über die Temperatur des umgebenden Mediums hinauszuhoben. Die Außentemperatur ist also auch bei ihnen maßgebend für die Körpertemperatur. Nur bei Zusammenhäufung, Verringerung der Verdunstungsgröße und adiabatischer Umhüllung lässt sich eine erhebliche Temperatursteigerung nachweisen<sup>59)</sup>. Im Gegensatz zu diesen poikilothermen Organismen, zu denen — wie wir oben sahen — auch die Pflanzen zu rechnen sind, stehen die homoiothermen, die ihre Körpertemperatur auf einer konstanten Höhe zu erhalten vermögen. Homoiotherm sind ausschließlich die höchsten Wirbeltiere, nämlich Vögel und Säuger. Die Konstanz der Temperatur wird bei ihnen durch komplizierte Regulierungsvorrichtungen ermöglicht. So kommt es, dass sich die Homoiothermen durch ein scheinbar paradoxes Verhalten gegen-

58) W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Leipzig 1897—1904, Bd. 1, p. 526; Bd. 2, p. 829. — W. Pfeffer: Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. 1889, p. 475. Der Mensch produziert in 24 Stunden etwa 1,2 % seines Körpergewichtes an Kohlensäure, Schimmelpilze dagegen 6 %. — Vignal: Revue générale d. Bot. Bd. 2, 1890, p. 510. Der Sauerstoffverbrauch, bezogen auf das eigene Körpergewicht als Einheit, ist bei virulenten Bakterien bis 200mal so groß als beim Menschen. — Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 3. Aufl., Jena 1913, p. 249. Ein Pilz kann im günstigsten Falle aus 1 g Rohrzucker 2 g Trockensubstanz gewinnen. Wenn wir statt dessen nur ca. 0,4 g Trockensubstanz finden, so muss die übrige verbrauchte Zuckermenge der Atmung anheimgefallen

sein. Der ökonomische Koeffizient  $\frac{\text{Verbrauchter Zucker}}{\text{Gebildete Pilzmasse}}$ , der normal 0,5 betragen sollte, wird häufig zu 1,13—6,1 ermittelt. — W. Pfeffer (l. c. Bd. 1, p. 527) gibt an, dass das Trockengewicht der Pilzernte meist nur  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{10}$  der verbrauchten Substanz beträgt. Wird durch hohe Außentemperatur die Atmungsintensität der Kultur emporgeschraubt, so fällt die Produktion der Trockensubstanz noch viel geringer aus. — Vgl. über diesen Gegenstand: Kunstmann: Über das Verhältnis zwischen Pilzernte und verbrauchter Nahrung. Inaug.-Diss., Leipzig 1895. — W. Pfeffer: Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 28, p. 257. — Flüggé: Mikroorganismen. 3. Aufl., 1896, Bd. 1, p. 152.

59) So vermag z. B. ein Bienenschwarm die Temperatur im Innern des Korbes auf 30—40° zu steigern. Vgl. Max Verworn: Allgemeine Physiol. 4. Aufl., Jena 1903, p. 274. — August Pütter: Vergleichende Physiol. Jena 1911, p. 495. — H. R. Göppert (Über Wärmetwicklung in der lebenden Pflanze. Vortrag. Wien 1832, p. 26): „Bei einzelnen Mollusken und Insekten beobachten wir keine freie Wärme, wohl aber, wenn sie in Haufen vereint sind.“

über den äußeren Temperaturschwankungen auszeichnen. Eine Steigerung der Außentemperatur hat eine Verringerung der Verbrennungsintensität in ihrem Innern zur Folge, ein Sinken der Außentemperatur dagegen eine Erhöhung der Verbrennungsintensität. Diese auffällige Erscheinung stellt sich als eine Wirkung des Nervensystems dar, das infolge veränderter Reizzustände wechselnde Dispositionen schafft, die die physikalischen Faktoren zu modifizieren imstande sind<sup>60</sup>). So kommt es, dass die homoiothermen Organismen innerhalb weiter Grenzen die Temperaturschwankungen des Außenmediums paralisieren und infolgedessen die mannigfachen Umsetzungen stets mit gleicher Intensität bewerkstelligen. Das bedeutet ohne Zweifel einen großen Vorzug, der allerdings nur durch einen großen Aufwand an Atemmaterial erkauft wird<sup>61</sup>). Die sparsamer arbeitenden Poikilothermen sind dem gegenüber ein „Spielball der Umgebung“. Allerdings bedarf dieser Satz, wie die wertvollen Untersuchungen von L. Krehl und F. Soetbeer gezeigt haben<sup>62</sup>), einer beträchtlichen Einschränkung. Zunächst ist die Intensität der physiologischen Zertrümmerung keine ausschließliche Funktion des thermischen Zustandes der Zelle, sondern hängt ebensosehr von der spezifischen Protoplasmastruktur ab<sup>63</sup>). Nur so ist es zu erklären, dass nicht nur unter gleichen äußeren Bedingungen und bei gleicher Temperierung der Umgebung die Atmungsgröße je nach der Spezies erheblich differiert, sondern dass auch die Wärmeproduktion „bei gleichem Anwachsen der Temperatur in ganz verschiedenem Grade steigt“<sup>64</sup>). Von den beiden genannten Forschern wurde nachgewiesen, dass die tierischen Lebewesen gewissermaßen auf eine ihrem Standorte entsprechende Maximaltemperatur eingestellt sind. Bringt man z. B. *Lacerta viridis* in eine Umgebung von mehr als 30°, so tritt ein derartig schnelles Anwachsen der Atmungskurve ein, dass der Organismus dadurch schwer geschädigt wird. Tropictiere dagegen zeigen bei gleicher Temperatur eine durchaus normale Dissimilation. Die letzteren haben eben, ihren Lebensbedingungen entsprechend, ihre vitale Tätigkeit auf höhere

60) Wird das Nervensystem durch Zerstörung des Rückenmarks oder durch Giftwirkung ausgeschaltet, so ist damit auch die chemische Wärmeregulation (Rubner) vernichtet. Vgl. L. Krehl und F. Soetbeer: Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Archiv f. d. gesamte Physiol. Bd. 77, 1899, p. 615.

61) Vgl. W. Pfeffer: Handbuch der Pflanzenphysiol. 2. Aufl., Bd. 2, Leipzig 1904, p. 831.

62) L. Krehl und F. Soetbeer: l. c. p. 611—638. — Vgl. auch Bohr: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 17, 1903, p. 526.

63) „Vielmehr ist die Zelltemperatur nur der eine für die Intensität des Verbrennungsprozesses maßgebende Faktor, die Eigenart des individuellen Protoplasmas aber der zweite.“ L. Krehl und F. Soetbeer: l. c. p. 616.

64) L. Krehl und F. Soetbeer: l. c. p. 619.

Temperaturgrade eingerichtet<sup>65</sup>). „Das Protoplasma der Tropicntiere hat sich der Umgebungstemperatur angepasst, es arbeitet auch bei den höchsten für die vitalen Funktionen günstigen Temperaturen äußerst sparsam<sup>66</sup>).“ Schließlich haben Krehl und Soetbeer noch dargetan, dass wenigstens die poikilothermen Wirbeltiere auch sonst nicht vollkommen der Außentemperatur preisgegeben sind, sondern ihr durch Farbenwechsel, Hautbeschaffenheit und Wasserverdunstung entgegenarbeiten können. Wir hätten uns demnach vorzustellen, dass die Kluft zwischen Homiothermen und Poikilothermen durch Übergänge ausgefüllt wird.

Wir widmeten den vorstehenden Betrachtungen einen so breiten Raum, weil sie sich bis zu einem gewissen Grade auch auf die Pflanzenwelt anwenden lassen. Die Beobachtung lehrt nämlich, dass auch hier zahlreiche Anpassungen an bestimmte klimatische Zustände vorliegen. *Bacillus calfactor* fühlt sich wohl in Heumassen, die er bis auf 70° erhitzt hat, *Bacterium phosphoreum* dagegen zeigt Wachstum und ungeminderte Leuchtkraft bei 0,0°<sup>67</sup>). Die *Lyngbya thermalis* hat ihren Wohnsitz in heißen Quellen aufgeschlagen, während *Sphaerella nivalis* auf den arktischen Schneemassen vegetiert<sup>68</sup>). *Tumboa Bainesii* erträgt den Glutbrand der Wüste, während *Cochlearia fenestrata* der nordischen Kälte trotzt. Wie ist es möglich, dass so verschiedenartige Temperaturen ertragen werden? Muss die Atmungsintensität bei 70° nicht eine lebenvernichtende Höhe erreichen, bei 0° aber auf ein kaum noch merkliches Minimum herabsinken? Beides ist nicht der Fall. Die vitalen Funktionen, unter ihnen auch die Dissimilation und die durch sie bedingte Wärmeproduktion, hängen eben nicht nur von den Außenbedingungen ab, sondern ebenso sehr von der Eigenart des protoplasmatischen Substrates, an das sie geknüpft sind. Wir kommen also zu dem Schlusse, dass sich die Pflanzen durchaus analog den poikilothermen Tieren verhalten, dass sie jeder spezifischen Selbstregulation entbehren, dass sie aber trotzdem nicht ausschließlich ein „Spielball ihrer Umgebung“ sind, sondern durch Anpassung ihrer protoplas-

65) Für 1° Temperatursteigerung zwischen 25 und 30° wächst die Wärmeproduktion für das Kilo:

- } Lacerta um 0,6 Kal.,
- } Frosch um 0,5 Kal.,
- } Alligator um 0,18 Kal.,
- } Uromastix um 0,14 Kal.

Vgl. L. Krehl und F. Soetbeer: l. c. p. 619.

66) L. Krehl und F. Soetbeer: l. c. p. 618.

67) Vgl. H. Mische: Die Selbsterhitzung des Heus. Jena 1907. — Hans Molisch: Leuchtende Pflanzen. Jena 1904. — Ludwig Jost: Vorlesungen über Pflanzenphys. 3. Aufl., Jena 1913, p. 327.

68) Vgl. Körner v. Marilaun: Pflanzenleben. 3. Aufl., Leipzig 1913, Bd. 1, p. 31.



matischen Individualität an bestimmte Außenbedingungen erst die Konstellation ergeben, innerhalb derer sich die physikalischen Kräfte frei betätigen können.

## Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen.

Von Dr. med. Rud. Brun  
in Zürich.

Inhalt: I. Kritische und experimentelle Untersuchungen über den topochemischen Fühlersinn (Kontaktgeruchssinn) und die topochemische Orientierung im Sinne Forel's. — II. Versuche über Registrierung kinästhetischer Richtungszeichen (sogen. „Winkelsinn“). — III. Über topographische Orientierung. — IV. Komplizierte polygonale Einzelwanderungen.

Die folgenden Untersuchungen bilden die Fortsetzung und den vorläufigen Abschluss einer Reihe experimenteller und kritischer Studien, die ich im Jahre 1913 begann und deren bisherige Ergebnisse ich in einer 1914 erschienenen Monographie<sup>1)</sup> im Zusammenhang niedergelegt habe. Eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Versuchsanordnungen und Resultate habe ich auch in diesem Centralblatte<sup>2)</sup> gegeben. Indem ich diese Ergebnisse zum Ausgangspunkte neuer Fragestellungen machte und die betreffenden Versuchsanordnungen entsprechend ausbaute, habe ich mich im folgenden bemüht, eine Reihe weiterer unaufgeklärter Einzelfragen, auf deren exakte experimentelle Prüfung ich damals nicht mehr eingehen konnte, einer vorläufigen Beantwortung näher zu bringen. — Einige weitere Beobachtungen von mehr kasuistischem Wert seien am Schlusse beigefügt.

### I.

#### Kritische und experimentelle Untersuchungen über den topochemischen Fühlersinn (Kontaktgeruchssinn) und die topochemische Orientierung im Sinne Forel's.

##### 1. Kritische Vorbemerkungen.

Zum Verständnis der folgenden Versuchsreihen ist eine kurze Darstellung der Forel'schen Theorie, ihrer Voraussetzungen und bisherigen Grundlagen erforderlich.

Der Geruchssinn der Insekten ist bekanntlich vor dem der Wirbeltiere dadurch ausgezeichnet, dass seine Endapparate oberflächlich an nach außen gekehrten und meist sehr beweglichen

1) Brun, R., Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. — Gustav Fischer, Jena 1914.

2) Brun, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — Biolog. Centralbl. Bd. XXXV, 1915, S. 190 u. 225.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Leick Erich

Artikel/Article: [Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen. 241-261](#)