

# Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

40. Band.

Oktober 1920.

Nr. 10.

ausgegeben am 1. Oktober 1920

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, Alte Akademie, alle übrigen (nach vorheriger Anfrage) an Herrn Prof. Dr. K. Goebel, München, Menzingerstr 15, einzusenden zu wollen.

Inhalt: H. Sierp, Untersuchungen über die große Wachstumsperiode. S. 433.

W. Goetsch, Neue Beobachtungen und Versuche an *Hydra*. S. 458.

F. Alverdes, Über das Manifestwerden der ererbten Anlage einer Abnormität. S. 473.

## Untersuchungen über die große Wachstumsperiode.

Von Hermann Sierp, Tübingen.

### A. Über die Beziehungen zwischen der großen Wachstumsperiode und der Endlänge.

Wenn wir das gleiche ausgewachsene Pflanzenorgan bei einer größeren Anzahl von Pflanzen messen, so werden wir feststellen, daß es in der Größe sehr verschieden ist. Säen wir beispielsweise eine größere Anzahl Haferkörner aus, so wird die sich zunächst entwickelnde Koleoptile, wenn sie ausgewachsen, bei den verschiedenen Pflanzen ganz verschieden lang sein. Würden wir auf der Abszissenachse eines Koordinatensystems diese gemessenen Längen auftragen und auf den zugehörigen Ordinaten, die für jede Länge festgestellte Anzahl, so bekämen wir die bekannte Zufallskurve, die bis zu den mittleren Größen ansteigt und von da an wieder fällt.

Fragen wir uns nach den Ursachen, durch welche diese verschiedene Endlänge zustande kommt, so können sie recht verschieden sein. Johannsen (4) hat gezeigt, daß die Zufallskurve sich sofort in eine Anzahl anderer Kurven auflöst, sobald wir nicht von einer gewöhnlichen Aussaat, einer Population, ausgehen, sondern von reinen Linien. Aber auch die Kurve, welche bei Aussaat einer solchen entsteht, ist unter gewöhnlichen Umständen eine ganz gleichsinnige Kurve, die also auch bis zu einem Maximum ansteigt, um dann wieder zu fallen. Wir wissen nun aber, daß diese Kurve durchaus nichts Konstantes ist, denn wir können ihre maximalen Punkte jederzeit durch Änderung der äußeren Bedingung verschieben. Hätten wir dafür ge-

sorgt, daß die Bedingungen, unter denen sich die Koleoptilen entwickeln, bei allen Pflanzen genau die gleichen wären, so hätten alle die gleiche Länge erhalten müssen und es wäre die Zufalls- oder Modifikationskurve in eine parallel zur Abszissenachse verlaufende gerade Linie, deren Abstand von jener die Länge wiedergegeben hätte, umgewandelt.

Aus solchen Überlegungen geht hervor, wie wichtig die äußeren Faktoren für die Beurteilung der Endlänge sind und daß es angebracht erscheint, besser wie bisher zu versuchen, die Endlänge physiologisch zu zergliedern.

Ein unter konstanten Bedingungen wachsendes Organ, bleiben wir der Einfachheit halber bei der oben als Beispiel gewählten Koleoptile von *Avena sativa*, zeigt in seinen einzelnen Entwicklungsphasen kein gleichmäßiges Wachstum. Wenn wir sie etwa mit einem Horizontalmikroskop von Anfang bis zu Ende messend verfolgen, so sind die Zuwachsgrößen zuerst ganz gering, sie werden größer und größer, erreichen ein Maximum, um dann wieder abzunehmen, wie das nächste Beispiel deutlich erkennen läßt, wo die halbtäglich festgestellten Zuwachsgrößen einer im Dunkeln bei 22° C. aufgezogenen Koleoptile verzeichnet sind.

1	2	3	4	5	6	7 Halbtage
3,7	14,3	22,3	24,0	12,7	4,7	0,8 mm

Graphisch dargestellt sieht das Bild dieser von Sachs (9) als großer Periode des Wachstums bezeichneten Wachstumsart folgendermaßen aus.

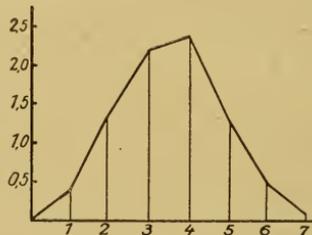


Abb. 1.

Diese große Periode ist nicht nur für pflanzliche, sondern auch für tierische Organismen gefunden, deren Wachstum genauer untersucht worden ist, und darf als eine charakteristische Erscheinungsweise wachsender Organismenanteile überhaupt angesehen werden. Wir haben es hier mit einer autonomen Periodizität zu tun, deren Ursachen in der Pflanze selbst gesucht werden müssen. Die Endlänge setzt sich aus den verschiedenen partiellen Zuwachsgrößen zusammen. Wenn nun äußere Faktoren auf diese, wie wir oben sahen, einen so großen Einfluß haben, so müssen diese auch wesentlich die große Periode verändern können und wir wollen im folgenden zunächst einmal den Zusammenhang zwischen dieser und der Endlänge bei den verschiedenen in Betracht kommenden äußeren Bedingungen studieren.

Natürlich kann es meine Aufgabe nicht sein, die Endlänge nach jeder Richtung hin zu analysieren, d. h. alle in Betracht kommenden Faktoren zu berücksichtigen. Die Anzahl dieser ist oft recht beträchtlich und zum Teil lassen sie sich nur sehr schwer oder auch gar nicht fassen. Ich beschränke meine Untersuchung nur auf zwei dieser das Licht und die Temperatur, weil die Wirkung dieser beiden von allen am besten untersucht ist. Als Untersuchungsobjekt muß zumeist die oben bereits als Beispiel benutzte Koleoptile von *Avena sativa* in den Vordergrund gestellt werden, weil diese am meisten zur Untersuchung verwandt wurde und sich für unsere Zwecke am besten eignen dürfte.

Will man die Wirkung eines Faktors bestimmen, so muß man bei der Untersuchung dafür sorgen, daß die anderen, welche ebenfalls Einfluß auf das Wachstum haben, konstant bleiben. Von einer gewissen Bedeutung dürfte nach dem oben Gesagten das benützte Material sein. Am besten wäre es, den Ausführungen Untersuchungen zugrunde zu legen, die von reinen Linien ausgehen. Solche liegen nun aber nicht vor. Man kann aber auch genügend brauchbare Resultate mit einer gewöhnlichen Aussaat bekommen, wenn man von einer größeren Zahl ausgeht und eine gewisse Auslese der Keimlinge vornimmt, so daß bei verschiedenen aber gleichen äußeren Bedingungen aufgezogenen Kulturen der in Betracht kommende Mittelwert keine allzugroßen Differenzen zeigt. So ging ich in den an anderer Stelle (11) veröffentlichten Untersuchungen vor, die den nächsten Ausführungen zugrunde gelegt sind, die zunächst den Einfluß des Lichts behandeln sollen.

### I. Licht.

Die Hafersamen wurden in einem Kellerraum, der genügend konstante Temperatur und Feuchtigkeit zeigte, zur Entwicklung gebracht. Das Ergebnis von Messungen bei verschiedener Beleuchtungsstärke ist in der nächsten Tabelle wiedergegeben.

Bei allen Beleuchtungsstärken ist die große Periode zu erkennen. Diese wird, wie wir sehen, durch das Licht in ganz charakteristischer Weise abgeändert. Die fettgedruckten Zahlen in den einzelnen Vertikalreihen zeigen uns das Maximum dieser. Wir sehen, daß es um so früher eintritt und im Werte um so niedriger ist, je höher die Beleuchtungsstärke war, der Abschluß des Gesamtwachstums findet ebenfalls um so früher ein Ende, je höher die Stärke der angewandten Beleuchtung war. In der Dunkelheit konnte das Wachstum nur vier Halbtage verfolgt werden, weil hier sehr bald Nutationen ein weiteres Messen mit dem Horizontalmikroskop unmöglich machten. Bei ganz schwachem rotem Licht ist das Wachstum erst nach 8 Halbtagen vollendet, während es bei einer Beleuchtungsstärke von 4000 M.-K.<sup>1)</sup>

1) Die Pflanzen wurden von oben beleuchtet. Die Lichtmenge, die die Pflanzen so bekommen, ist natürlich bei dieser Versuchsanordnung verhältnismäßig gering.

bereits nach 3 Halbtagen ganz abgeschlossen ist. Außerdem können die Zahlen aber auch noch etwas weiteres feststellen. Wenn wir die der Horizontalreihen verfolgen, so sehen wir sie in den beiden ersten, abgesehen von der Unregelmäßigkeit in der ersten bei der Beleuchtungsstärke bei 16 M.-K. von links nach rechts größer werden. Die Maxima der Horizontalreihen sind in der Tabelle durch Unterstreichen kennt-

Tabelle 1.

	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3	Versuch 4	Versuch 5
Beleuchtungsstärke	dunkel	schwaches rotes Licht	16 M.-K.	500 M.-K.	4000 M.-K.
Temperatur	15,2—15,6	16,2—16,5	16,5—16,7	17,45—17,7	15,3—15,7
Feuchtigkeit	37—39	51—56	54—56,5	50—53,5	27—28,2
1. Halbtag	4,2	5,6	5,4	6,6	<u>7,7</u>
2. „ (Nacht)	6,1	7,8	8,1	8,7	<u>9,3</u>
3. „	8,0	9,7	9,9	<u>10,6</u>	5,2
4. „ (Nacht)	9,3	10,5	<u>12,7</u>	9,1	
5. „	nicht weiter beobachtet	<u>14,3</u>	12,8	7,9	
6. „ (Nacht)		14,4	10,0	2,6	
7. „		6,7	4,9	0,8	
8. „ (Nacht)		1,4	1,8		
Summe	—	70,4	64,6	46,3	22,2

lich gemacht. Es ist anfänglich das Wachstum größer, umso größer, je höher die Beleuchtung ist, unter der die Koleoptilen sich entwickeln. Mit dem dritten Halbtag ist die Sache insofern etwas anders geworden, als hier das Ansteigen der Werte nur bis zur Beleuchtungsstärke von 500 M.-K. anhält, während sie darüberhinaus wieder abnimmt. Bei der höchsten hat sich zu dieser Zeit bereits die später einsetzende hemmende Wirkung durch das Licht bemerkbar gemacht. Diese zeigt sich dann bei den folgenden Halbtagen früher und früher.

Wenn wir dieses Ergebnis in Kurven darstellen wollen, so bekommen wir folgendes Bild der „Lichtkurven“ (Abb. 2a).

Die Buchstaben in den einzelnen Kurven entsprechen den verschiedenen Beleuchtungsstärken und zwar so, daß die Kurve a den Wachstumsverlauf der im Dunkeln aufgewachsenen Koleoptile, Kurve b den bei der geringsten zur Anwendung kommenden Beleuchtung, Kurve c, bei der nächst höheren u. s. f. wiedergibt.

Wir müssen bei Beurteilung dieser Lichtkurven das eine bedenken, daß die Zahlen, welche uns diese lieferten, für einen verhältnismäßig sehr geringen Spielraum der Beleuchtungsstärken gelten. Wie bei höheren Beleuchtungen die Kurven aussehen, ist noch nicht geklärt. Zudem gelten sie nur für die Koleoptile von *Avena sativa*. Für die Keimwurzeln von *Pisum sativum* fand beispielsweise v. Wolkofs<sup>2)</sup> im Licht und im Dunkeln folgende Zuwächse:

Tabelle 2.

	Im Finstern	Im diffusen Licht
am 1. Tag	195 mm	161 mm
„ 2. „	239 „	153 „
„ 3. „	250 „	210 „
„ 4. „	126 „	113 „
„ 5. „	113 „	78 „
in 5 Tagen	923 mm	715 mm

Diese Untersuchungen sind nicht sehr genau. Immerhin wäre es auch möglich, daß die obigen Kurven für andere Organe und für die höheren Beleuchtungsstärken auch für die Koleoptile von *Avena sativa* etwa das folgende Aussehen bekämen, wie dies Abb. 2b zeigt, wobei natürlich die Größenmaße je nach den vorliegenden Verhältnissen entsprechend zu korrigieren sind.

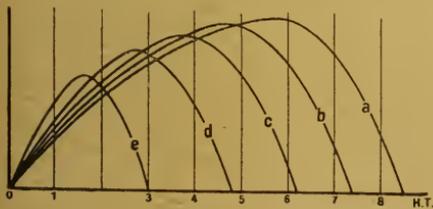


Abb. 2a.

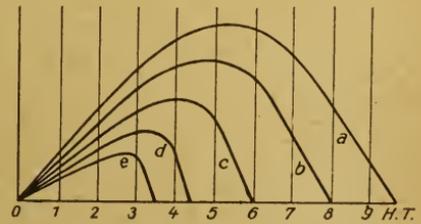


Abb. 2b.

Fragen wir uns nun, welche Endlänge muß aus diesen Lichtkurven resultieren. Im letzten Fall (Abb. 2b) sind die Verhältnisse ja ganz klar. Hier hat immer die Kurve des Organs die größte Endlänge,

2) v. Wolkofs, mitgeteilt in Pfeffer's Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. 2. S. 111.

welche unter der geringsten Beleuchtung stand. Bei den Lichtkurven 2 a haben wir zunächst einen fördernden Faktor, auf den ein hemmender folgt. Die Endlänge ergibt sich aus der jeweiligen Größe dieser beiden Faktoren. Die Entscheidung, wie aus ihnen die Endlänge sich aufbaut, ist auch hier deshalb sehr einfach, weil es keine Frage sein kann, daß der fördernde gegenüber dem hemmenden ganz zurücktritt. Dies geht deutlich aus den Zahlen der letzten Horizontalreihe, der Tabelle 1 hervor, die die Summe der einzelnen Zuwachsgrößen bei verschiedenen Koleoptilen wiedergibt. Wir können also sicherlich allgemein sagen, daß die Endlänge um so größer ist, je geringer die Beleuchtungsstärke ist, unter der sich die Koleoptile entwickelte.

Die Beleuchtungsstärken, die bis jetzt untersucht sind, sind wie gesagt, nur verhältnismäßig wenige, ich glaube, man geht aber nicht fehl, wenn man folgendes Bild von der Endlänge der Koleoptilen, die bei verschieden starken Beleuchtungen aufwuchs, entwirft, wie dies durch die Kurve (Abbildung 3) deutlich gemacht ist, wo auf der Abszissenachse die Beleuchtungsstärke und auf der zugehörigen Ordinate die Endlänge aufgezeichnet sind.

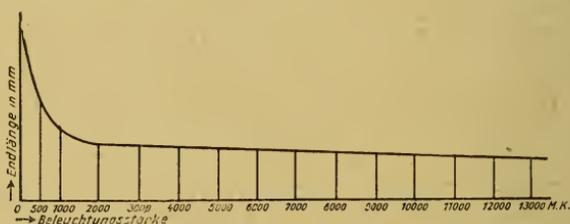


Abb. 3.

Die Kurve zeigt uns, daß der Zusammenhang zwischen diesem äußeren Faktor und der Endlänge ein recht einfacher ist. Die größte Endlänge hat die Koleoptile, die in Dunkelheit aufwuchs, d. h. unter den Beleuchtungsverhältnissen, bei denen die Lichtkurve, den größten Ausschlag und die größte Ausdehnung hat. Von da nimmt sie und zwar nicht gleichmäßig, sondern erst schnell und dann immer langsamer ab, sicherlich bis zu einer höchsten Intensität, wo keine oder fast keine Abnahme mehr möglich ist, denn unter ein gewisses Maß kann natürlich die Größe nicht herabgehen (vgl. die Ausführungen von Sachs (10) über die Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanze zur Organisation).

Komplizierter liegen nun die gleichen Dinge bei dem zweiten hierzu erörternden Faktor, der Temperatur.

## II. Temperatur.

Wie wir bei der Betrachtung des Lichtes die „Lichtkurven“ zunächst konstruierten und daraus die Endlänge ableiteten, so müssen wir entsprechend hier die „Temperaturkurven“ feststellen, d. h.

den Wachstumsverlauf bei den verschiedenen Temperaturen graphisch aufzeichnen. Eine ausführliche Abhandlung über diese, so wie sie über das Licht vorliegt, fehlt bei der Koleoptile von *Avena sativa* noch. Immerhin haben wir manche Daten in der Literatur, die uns gestatten, den Verlauf der „Temperaturkurven“, wenigstens ungefähr festzustellen.

Die ausführlichsten Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa* liegen von Vogt (13) vor. Leider waren seine Untersuchungen hierüber nur orientierende Beobachtungen und sind deshalb nicht so ausführlich ausgefallen, wie wir es hier wünschen möchten. Er beobachtet den genauen Wachstumsverlauf nur bei zwei Temperaturen. Diese beiden Beobachtungen seien hier wiedergegeben. Auf seine weiteren Untersuchungen über die Endlänge komme ich später zu sprechen.

Wachstumsverlauf von *Avena*-Koleoptilen in verschiedener Temperatur. Beide Kulturen A und B wurden zu gleicher Zeit angepflanzt; A kam in einen Thermostaten von 32,3° C., B in einen Raum von 15,3 C°. Die Zahlen sind Mittelwerte aus 18—20 Exemplaren.

Anfangslänge	A = 4,3	B = 8,5
Zuwachsgrößen		
in je 12 Std.	A = 12,1 16,3 10,5 6,4 1,1	
	B =	8,1 8,8 9,3 10,4, 11,7, 10,6 8,3 8,1, 6,8 6,5 3,2 2,8 1,4
Endlänge	A = 50,7	B = 104,5.

Aus diesen beiden Beobachtungen geht nun aber eines mit Sicherheit hervor, was Vogt mit folgenden Worten ausdrückt: „Wie unter der Wirkung des Lichtes das Koleoptilwachstum eher zum Abschluß kommt als im Dunkeln, so hat auch höhere Temperatur den Erfolg, daß die Koleoptile früher ihr Wachstum einstellt und eine geringere Länge erreicht, als in niedriger, wo die Wachstumsgeschwindigkeit zwar vermindert wird, die Wachstumsdauer aber eine sehr viel längere sein kann“ (S. 201). Dies Ergebnis läßt sich ja aus den obigen Zahlen mühelos herauslesen. Bei den höheren Temperaturen haben wir gleich anfangs ein höheres Wachstum, das seinen größten Wert schon am 2. Halbtage mit 16,3 erreicht hat. An diesem Tage hat bei der Temperatur von 15° ein lebhaftes Wachstum noch nicht begonnen, es setzt erst am nächsten Halbtage ein. Das Maximum bei 32,3° hat eine Größe von 16,3°, bei 15,3° nur eine solche von 11,7. Weiter ist das Wachstum bei den hohen Temperaturen 5 Halbtage und bei den niedrigeren erst 13 Halbtage nach Beginn der Beobachtung abgeschlossen. Es ist also bei niedrigen Temperaturen die Zuwachskurve viel flacher, aber dafür um so länger ausgedehnt.

Daß eine Erhöhung der Temperatur wenigstens in gewissen Grenzen eine Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit mitbringt, ist immer beobachtet worden (Sachs (9), Askenasy) (1) und durch exakte Untersuchungen der letzten Jahre immer wieder bestätigt worden. Ich erinnere hier nur an zwei jüngst erschienene Arbeiten, die von Talma (12) und Graser (3). Talma untersucht den Einfluß der Temperatur auf das Längenwachstum der Wurzeln von *Lepidium sativum*. Sie gibt ihre Ergebnisse mit folgender Abbildung wieder.

In diesen Kurven gibt die ausgezogene Linie (Kurve A) den Wachstumszuwachs bei einer Beobachtungszeit von  $3\frac{1}{2}$  Stunden, die gestrichelte (Kurve B) bei einer von 7 Stunden und die Kreuzchenlinie (Kurve C) bei einer von 14 Stunden Dauer an.

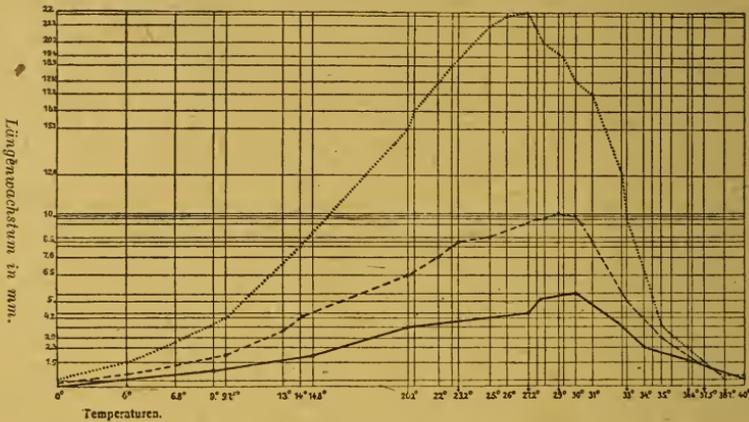


Abb. 4.

Bei diesen Versuchen wurde also nicht der Wachstumsverlauf des gesamten Organs studiert, sondern so verfahren, daß die Pflanzen bei einer bestimmten Temperatur aufgezogen und nun in einem gewissen Zeitpunkt in die zu untersuchende Temperatur gebracht wurden und zwar die oben angegebenen Zeiten. Die Kurve C (Kreuzchenlinie), die den Zuwachs bei der längsten Versuchszeit zeigt, steigt nur bis zu einer Temperatur von  $27^{\circ}$  an, während bei den beiden anderen Versuchen mit geringerer Versuchszeit dieses Ansteigen bis  $29^{\circ}$  resp.  $30^{\circ}$  anhält, um dann erst steil abzufallen. Es macht sich die oben festgestellte Hemmung um so früher bemerkbar, je länger die Pflanzen in der höheren Temperatur standen.

Zu ganz ähnlichem Ergebnis ist auch Graser (3) bei ihren Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum von *Phycomyces* gekommen. Sie legte eine achtstündige Zuwachszeit zugrunde. Ihre Kurve stieg bis zu  $29,4^{\circ}$  an um von da sehr steil abzufallen, bereits bei  $34,2^{\circ}$  konnte gar kein Zuwachs mehr beobachtet werden.

Aus den beiden Beobachtungen von Vogt über den Gesamtwachstumsverlauf der Koleoptile von *Avena sativa*, die wir oben anführten, dürfen wir weiter entnehmen, daß mit steigender Temperatur gleichzeitig auch die Maxima größer werden. Dies Ansteigen kann nun aber nicht beliebig weit gehen, denn wir stellten ja in der Kurve von Talma (Abb. 4) und in den Beobachtungen von Graser fest, daß von einer bestimmten Temperatur an die Kurven wieder fallen. Wir sehen und werden besonders aus weiter unten anzuführenden Beobachtungen Vogt's sehen, daß je größer die anfängliche Beschleunigung

ist, um so früher und stärker die dieser folgende Hemmung sein muß. Diese letztere wird schließlich auch das Maximum herabdrücken. Es wäre also von einer bestimmten Temperatur an anzunehmen, daß das Maximum wieder sinkt. Wo dies Sinken nun einsetzt, ist aus den Beobachtungen nicht zu entnehmen. In den zwei Messungen von Vogt, die den Wachstumsverlauf bei  $15,3^{\circ}$  und  $32,3^{\circ}$  angeben, liegt das Maximum bei der höheren Temperatur höher. Das sagt nun aber keineswegs aus, daß dieses von den niederen bis zu den höheren kontinuierlich gestiegen ist. An anderer Stelle seiner Ausführungen gibt Vogt einen Versuch, wo das Wachstum im Dunkeln bei einer Temperatur von  $22,4$  bis  $22,8^{\circ}$  verfolgt wurde. Bei dieser Temperatur finden wir, wenn wir aus allen Zahlen den Durchschnitt berechnen, für die einzelnen Halbtage, die in der folgenden Tabelle angegebenen Werte. Wir fügen diesen die beiden früher angegebenen der Übersichtlichkeit halber bei.

Tabelle 3.

Halbtage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
$15,3^{\circ}$	—	—	8,1	8,8	9,3	10,4	11,7	10,6	8,3	8,1	6,8	6,5	3,2	2,8	1,4
$22,4^{\circ}$ — $22,8^{\circ}$	4,5	6,5	15,6	18,3	12,1	4,4	1,4								
$32,3^{\circ}$	12,1	16,3	10,5	6,4	1,1										

Ich hatte im Sinn, und die Vorbereitungen dazu waren bereits getroffen, den Wachstumsverlauf bei möglichster Konstanz der äußeren Verhältnisse bei den verschiedenen Temperaturen, genauer wie dies bisher der Fall war, zu verfolgen. Diese Versuche konnten aber wegen der ungünstigen Gas- und Elektrizitätsverhältnisse nicht durchgeführt werden. Da die Aussicht, diese Versuche durchzuführen, sehr schlecht sind, begnüge ich mich damit, hier einige früher zur Orientierung gemachte Versuche wiederzugeben, die immerhin das, was wir hier zu sagen haben, deutlich machen können.

Die folgenden Versuche unterscheiden sich von denen von Vogt (13) in einem wesentlichen Punkte. Sie wurden nicht in Dunkelheit ausgeführt, sondern bei einer senkrecht von oben gegebenen Beleuchtung von 16 M.K. Ich wählte die Beobachtung im Licht, weil nach meinen Erfahrungen die Koleoptilen im Licht gerader wachsen. Die Beobachtung wurde, mit Ausnahme des letzten Versuchs, wiederum in einem Keller-raum vorgenommen, in dem sich diese Temperaturen im Laufe des Jahres einstellen. Leider war dabei die Feuchtigkeit nicht immer die gleiche. Der letzte Versuch wurde in einem Dunkelzimmer des hiesigen Instituts durchgeführt. Die Samen wurden, so wie ich dies an anderer Stelle (11) beschrieben habe, ausgesät und bei Zimmertemperatur zur

Keimung gebracht und dann im Kellerraum an Ort und Stelle beobachtet. Es wurden gleichzeitig 10 Pflanzen, die im Kreise auf der horizontalen Scheibe eines Klinostaten aufgestellt waren, mit dem Horizontalmikroskop messend verfolgt. Jede der folgenden Zahlen gibt also den Durchschnitt aus je 10 Beobachtungen.

Tabelle 4.

H a l b t a g	8—9°	10—11°	13—14°	16—17°	22—23°
1	—	—	1,90	2,02	3,12
2	—	0,84	2,20	3,25	6,25
3	—	1,20	2,98	4,36	11,52
4	0,94	1,48	3,50	5,90	12,20
5	1,03	1,95	5,01	9,22	6,36
6	1,03	1,98	5,79	7,85	3,27
7	1,21	2,18	5,68	5,02	0,30
8	1,55	2,42	5,24	2,70	
9	2,01	2,50	3,65	0,52	
10	2,03	2,65	1,96		
11	2,45	3,09	0,70		
12	2,67	3,28	0,10		
13	2,80	3,80			
14	3,06	3,28			
15	3,22	2,44			
16	3,09	1,98			
17	2,54	0,88			
18	1,90	0,53			
19	1,40	0,30			
20	1,07	0,10			
21	0,87	0,05			
22	0,53				
23	0,58				
24	0,45				
25	0,07				
Endlänge	36,50 mm	37,93 mm	38,71 mm	43,19 mm	33,02 mm

Wir bekommen aus diesen Zahlen in Verbindung mit den vorher besprochenen Ergebnissen für den Wachstumsverlauf der Koeloptile von *Arena sativa* bei verschiedenen Temperaturen ungefähr das folgende System von „Temperaturkurven“.

Wie beim Licht, so müssen wir uns auch hier fragen, welche Endlänge ergibt sich aus diesen einzelnen Kurven?

Über diese hat zunächst Vogt (13) für uns sehr interessante Beobachtungen gemacht. Er säte eine große Anzahl von Samen etwa 35—50 aus und ließ diese bei verschiedenen Temperaturen von 7° bis 45° sich entwickeln. Die Temperaturen unter 20° stellten sich im Laufe des Jahres in einem dunklen Kellerraum von selbst ein. Zur

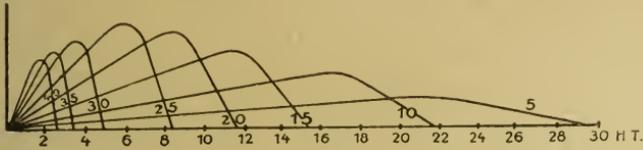


Abb. 5.

Erzielung konstanter Temperaturen über 20° dienten zwei durch Gasflammen geheizte Zinkblechthermostaten mit Wasserfüllung. Nach vollendeter Entwicklung wurden die Koleoptilen auf der Höhe der Samenkornspitze mit einem Skalpell abgeschnitten und ihre Länge bestimmt. Er kam dabei zu folgendem Ergebnis:

Tabelle 5.

Einfluß verschiedener konstanter Temperaturen auf Endlänge und Wachstumsdauer der Koleoptile.									
Temperatur °C	7,5	8,4	10,2	12,8	14,0	20,1	20,2	25,5	29,8
Endlänge in mm	117,1	120,8	131,4	150,3	122,0	99,4	94,6	74,6	59,7
Wachstumsdauer in Tagen	ca. 30	ca. 17	ca. 14	ca. 13	ca. 9	5	5	4	3½
Temperatur °C	33,3	33,4	34,0	35,1	42,0				
Endlänge in mm	45,8	45,1	38,0	35,7	0				
Wachstumsdauer in Tagen	3	3	3	2½	0				

Die Zahlen über die Wachstumsdauer bestätigen das vorher Gesagte vollauf. Sehen wir uns nun aber die Endlänge an. Aus den Lichtkurven bekommen wir für die Endlänge eine einseitig abfallende Kurve. Wenn wir in der entsprechenden Weise auch hier die Temperaturen auf der Abszissenachse und die jeweils bestimmte Endlänge auf der Ordinate abtragen, so hat nunmehr die Kurve, wie dies die Abbildung 6 zeigt, ein Maximum, das allerdings bei der auffallend niederen Temperatur von 13° liegt.

Sehen wir uns dagegen die Zahlen an, die ich bei meinen Versuchen für die Endlänge fand, so finden wir etwas ähnliches. Durch die Summation der an den einzelnen Halbtagen beobachteten Zuwachsgrößen bekommen wir ja ein gutes Bild von dieser<sup>3)</sup>. Würden

3) Es muß diesen Zahlen noch durchschnittlich 8 mm hinzugerechnet werden, da die Keimlinge etwa 5—10 mm lang waren, bevor sie beobachtet wurden.

wir von diesen auch ein entsprechendes Kurvenbild entwerfen, so sehe dieses ganz ähnlich aus, nur liegt, wie schon gesagt, das Maximum etwas höher bei einer Temperatur von 16—17°. Die Tatsache, daß hier die größte Endlänge bei einer so tiefen Temperatur erreicht wird, ist, wie dies Vogt auch hervorhebt, auffallend und sie wirft in der Tat ein eigenes Licht auf den Zusammenhang zwischen Endlänge und großer Periode. Die Kurve (Abb. 5), die jene liefert, ist in dem obigen Kurvensystem, um sie gleich kenntlich zu machen, stark ausgezogen. Sie nimmt, wie wir sehen, gar nicht die bevorzugte Stellung ein, wie dies bei den Lichtkurven der Fall war, wo sie das größte Maximum und den größten Ausschlag hatte, sie liegt als eine ganz

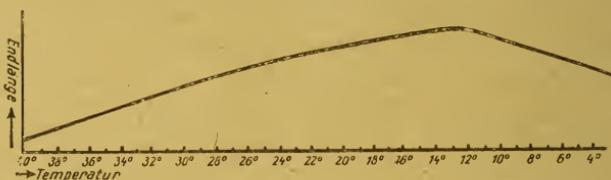


Abb. 6.

gewöhnliche zwischen den andern, sie hat weder das größte Maximum noch den größten Ausschlag von allen in Betracht kommenden.

Diese unauffällige Lage ist sehr beachtenswert und sie dürfte bei der Frage, welches die Ursachen sind, die bei so tiefer Temperatur die größtmögliche Endlänge bringt, sehr mit zu berücksichtigen sein.

Vogt hat sich nach den Ursachen des von ihm bei so außerordentlich tiefer Temperatur gefundenen Maximums der Endlänge, des Temperaturoptimums wie er sagt, gefragt. Für die Erklärung dieser Erscheinung sollen hauptsächlich zwei Gründe in Betracht kommen: „Einmal ist es sehr gut denkbar, daß bei den infraoptimalen Temperaturen, Ernährungseinflüsse von maßgebender Bedeutung sind, etwa derart, daß die Reservestoffe der ja stets etiolierten Keimlinge im Laufe des über 15—30 Tage sich hinziehenden, langsamen Wachstums veratmet werden, ehe sie in normaler Weise zum Aufbau der ersten Blätter verwendet werden können. Andererseits wäre es leicht möglich, daß korrelative Beziehungen zwischen dem primären Laubblatt und der Koleoptile hier eine Rolle spielen, indem das Wachstum des Laubblattes durch niedere Temperatur weniger verlangsamt wird, als das der Koleoptile, und deshalb der Durchbruch des Blattes durch die Koleoptile und damit das Ende des Koleoptilwachstums relativ früh erfolgt“ (S. 204).

Es wäre ja wohl denkbar, daß diese oder ähnliche Ursachen bei der Endlänge mitsprechen, aber sie können niemals diese bei dieser tiefen Temperatur restlos erklären. Wir müßten ja dann bei dieser (13° C. bei Vogt (13), 16—17° C. in meinen Versuchen) das größte Ausmaß der Wirkung annehmen. Dafür liegt aber eigentlich kein Grund vor. Wenn wir beispielsweise finden sollten, daß die Atmung bei 20° eine geringere ist als bei 25° und bei 15° geringer als bei

20°, so sollte nun, nach dem Verlauf der Temperaturkurven zu schließen, auch die Atmung bei 10° eine geringere sein als bei 15° und bei 5° eine geringere als bei 10°. Wir brauchen also m. a. W. bei der Temperatur, die die größte Endlänge liefert, nicht Halt zu machen und hier etwa die kleinste Atmungsgröße annehmen. Würden wir dies trotzdem durch Versuche feststellen, so könnte diese Erscheinung nicht primär wirkend sein, sondern es liegt dann viel näher, sie als eine sekundäre zu deuten.

Die primären Ursachen liegen tiefer, sie sind in den Ursachen zu suchen, welche das ganze System beherrschen. Die Kurven lehren, daß durch gewisse, im einzelnen noch nicht näher ermittelte Ursachen das Maximum von einer bestimmten Temperatur an herabgedrückt und im System nach rechts und damit gleichzeitig die Wachstumsdauer hinausgeschoben ist. Diese Ursachen, also der hemmende und fördernde Faktor, wie wir sie immer genannt haben, sind es nun aber auch, welche die Endlänge beim Sinken der Temperatur bis zu einem bestimmten Grade verlängern und welche mit Notwendigkeit bei einer ganz bestimmten Temperatur es zu einem Maximum dieser bringen. Wenn wir also bei so auffallend tiefer Temperatur die größte Endlänge finden, so liegt dies in genau den gleichen Gesetzmäßigkeiten begründet, die das ganze System beherrschen. Wollen wir die Ursache für die größte Endlänge ermitteln, so bleibt uns schon nichts anderes übrig als zunächst nach den Ursachen jener Gesetzmäßigkeiten zu suchen. Wir werden weiter unten sehen, wie wir die beim Wachstum wirksamen Kräfte, die den Wachstumsverlauf bestimmen, in zwei Kräfte zerlegen können. Auf das Studium dieser wird es also im wesentlichen bei dieser Frage ankommen. Die Endlänge erscheint uns in diesem Zusammenhange als etwas ganz Nebensächliches, Untergeordnetes und als solche muß sie aufgefaßt werden. Die ganze Betrachtung lehrt und die weitere wird es noch mehr zeigen, daß es seine Bedenken haben kann auf diese Größe allzu viel Wert zu legen, wenigstens wenn es sich um den Begriff des Temperaturoptimums, den man für sie wohl gebraucht (z. B. Vogt (13) S. 204), handelt.

Wir haben in den Temperatur- und Lichtkurven ein System von Kurven, das, wie wir sehen, von ganz bestimmten Gesetzen beherrscht wird. Ein solches System muß sich natürlich auch jederzeit aus Zahlen konstruieren lassen, da durch ein solches Zahlenbeispiel, vielleicht das zuletzt von den verschiedenen Temperaturen Gesagte am besten erläutert wird, soll im folgenden eines mitgeteilt werden. Es handelt sich bei diesem Beispiel nur um eine Möglichkeit, die uns zu einem solchen System führt, es gibt natürlich deren viele. Bei der Konstruktion müssen wir von einer Kurve ausgehen und dann die bei den Temperaturkurven festgestellten Gesetzmäßigkeiten zur Anwendung bringen. Wir stellten dort fest, daß durch Erhöhung der Temperatur das Wachstum gesteigert und gleichzeitig damit abgekürzt wird. Die Verschiebung der Maxima ist damit ja bereits gegeben.

Wir wollen unsere Betrachtung der Einfachheit halber nur auf den aufsteigenden Ast beschränken und konstruieren diesen der Ausgangskurve nach folgenden Regeln. Anfänglich sind die Zuwachswerte klein und werden dann größer und größer. Dabei verhalten sich die Zunahmen dieser Zuwachswerte an den einzelnen Halbtagen umgekehrt. Sie sind zunächst groß und nehmen mit andauernder Entwicklung ab. Natürlich kommen im einzelnen bei den verschiedenen Pflanzen ganz verschiedene Verhältnisse vor. Ich will in unserem Beispiel etwa mit eins beginnend zunächst fünfmal jedesmal zu der vorhergehenden Zahl immer eins addieren, so daß also die Zuwachswerte an den ersten fünf Halbtagen sind 1, 2, 3, 4, 5; dann addiere ich nicht 5 mal 1, sondern da die Zunahme der Zuwachsgrößen geringer wird, 5 mal hintereinander  $\frac{1}{2}$ , dann 5 mal  $\frac{1}{4}$ , dann 5 mal  $\frac{1}{8}$  und schließlich 5 mal  $\frac{1}{16}$ . Ich lasse also der Einfachheit halber die Zuwachsgrößen immer in einem Intervall von 5 Einheiten gleich sein und lasse den Anstieg sich aus 5 mal 5 = 25 Zahlen, d. h. so viel Intervallen sich zusammensetzen, als jedes einzelne Intervall Zahlen hat. Danach hat die Kurve folgende Ordinaten:

$$1, 2, 3, 4, 5, \quad 5^{1/2}, 6, 6^{1/2}, 7, 7^{1/2}, \quad 7^{3/4}, 8, 8^{1/4}, 8^{2/4}, 8^{3/4}, \quad 8^{7/8}, \\ 9, 9^{1/8}, 9^{2/8}, 9^{3/8}, \quad 9^{7/16}, 9^{8/16}, 9^{9/16}, 9^{10/16}, 9^{11/16}.$$

Ein Bild der Endlänge gibt uns die Summe all dieser Zahlen. Sie beträgt  $182^{1/8}$ . Das Maximum ist  $9^{11/16}$ . Es ist immer die letzte Zahl und ist durch Fettdruck besonders hervorgehoben.

Aus dieser Kurve bekommen wir nun eine bei niedrigerer Temperatur gelegene, wenn wir einerseits das Intervall vergrößern und die zu addierende Zahl verringern. Ich will auch hier die Sache wieder ganz einfach machen und vergrößere jedes Intervall um eine Einheit und damit auch die Summe der Intervalle um ein weiteres, so daß also jedes Intervall nun 6 Zahlen hat und wir im ganzen 6 mal 6 Zahlen bekommen. Statt wie in der vorigen Kurve von 1 auszugehen, gehe ich nun von  $\frac{1}{2}$  aus und lasse diese Zahl in jedem Intervall sich um die Hälfte verringern. Die Kurve hat danach die folgenden Ordinaten:

$$\frac{1}{2}, 1, 1^{1/2}, 2, 2^{1/2}, 3, \quad 3^{1/4}, 3^{2/4}, 3^{3/4}, 4, 4^{1/4}, 4^{2/4}, \quad 4^{5/8}, 4^{6/8}, 4^{7/8}, \\ 5, 5^{1/8}, 5^{2/8}, \quad 5^{5/16}, 5^{6/16}, 5^{7/16}, 5^{8/16}, 5^{9/16}, 5^{10/16}, \quad 5^{21/32}, 5^{22/32}, 5^{23/32}, \\ 5^{24/32}, 5^{25/32}, 5^{26/32}, \quad 5^{53/64}, 5^{54/64}, 5^{55/64}, 5^{56/64}, 5^{57/64}, 5^{58/64}.$$

Die Endlänge ist hier  $165^{51/64}$ .

Durch Verkürzung der Intervalle und gleichzeitiger Vergrößerung der zu addierenden Zahlen lassen sich in gleicher Weise die Kurven, die höheren Temperaturen entsprechen, konstruieren. Sie haben folgendes Aussehen:

$$2, 4, 6, 8, \quad 9, 10, 11, 12, \quad 12^{1/2}, 13, 13^{1/2}, 14, \quad 14^{1/4}, 14^{2/4}, 14^{3/4}, 15. \\ 4 \times 4 = 16 \text{ Halbtage, Endlänge} = 166^{1/2}.$$

4, 8, 12, 14, 16, 18, 19, 20, 21.  $3 \times 3 = 9$  Halbtage, Endlänge = 132.

8, 16, 20, 24.  $2 \times 2 = 4$  Halbtage, Endlänge = 68.

16. 1 Halbtage, Endlänge = 16.

Wenn wir uns diese Kurven ansehen, so erkennen wir, daß ein gleiches System vorliegt wie bei den Temperaturkurven, wenn jede Zahl etwa den Zuwachs an einem Halbtage gleichgesetzt wird und wir die einzelnen Kurven je nach der Endlänge einer entsprechenden Temperatur zuordnen.

Wir müssen uns bei allen diesen Überlegungen darüber klar sein, daß wir durch solche Erörterungen uns nur ein ungefähres Bild der Verhältnisse verschaffen. Genau werden wir mit rein mathematischen Überlegungen, geschweige denn mit solch rohen die Dinge bei lebenden Objekten schon deshalb nicht treffen, weil bei den höheren und niederen Temperaturen noch andere Faktoren hinzukommen, welche, worauf schon Jost (5) hingewiesen hat, für den Physiologen ein weit größeres Interesse haben können. Am deutlichsten erkennen wir ja dies daran, daß die van t'Hoff'sche Regel nur innerhalb bestimmter Temperaturen volle Gültigkeit hat, für die höchsten und niedersten trifft sie sicherlich nicht zu (vgl. Kanitz (7)).

Daß die gleiche Gesetzmäßigkeit auch bestehen bleibt, wenn wir etwa annehmen, daß die Pflanzen, deren Wachstumsverlauf durch das obige System von Kurven veranschaulicht werden soll, bei einer bestimmten Beleuchtungsstärke gestanden haben, das kann die folgende Ableitung zeigen.

Durch eine Beleuchtung kommt in das Kurvensystem eine neue Tendenz hinein. Das Wachstum wird hauptsächlich gehemmt und zwar zeigt sich die Hemmung in einer Herabdrückung der Zuwachswerte und einer ständig größer werdenden Verkürzung der Wachstumszeit. Wir können dies in den Kurven dadurch ausdrücken, daß wir die Zuwachswerte um einen bestimmten Betrag verringern, etwa mit  $\frac{1}{2}$  statt 1 anfangen und die Anzahl der Zahlen in jedem folgenden Intervall gegenüber dem vorhergehenden um 1 verkürzen. Wir bekommen so aus der obigen Ausgangskurve die folgenden Ordinaten:

$$\frac{1}{2}, 1, 1\frac{1}{2}, 2, 2\frac{1}{2}, 2\frac{3}{4}, 3, 3\frac{1}{4}, 3\frac{2}{4}, 3\frac{5}{8}, 3\frac{6}{8}, 3\frac{7}{8}, 3\frac{15}{16}, 4, 4\frac{1}{32}.$$

$$5 + 4 + 3 + 2 + 1 = 15 \text{ Halbtage.}$$

Wir sehen das Maximum ist geringer und früher eingetreten. Die Endlänge beträgt hier  $43\frac{7}{32}$ . Sie ist natürlich durch die Lichtwirkung wesentlich kleiner. Von der anfänglichen von mir festgestellten Wachstumsförderung, wurde bei diesen Überlegungen abgesehen, da diese gegenüber der Hemmung ganz zurücktritt, wie wir dies schon gezeigt und später noch einmal zeigen werden.

Die entsprechenden anderen Kurven sind die folgenden:

a) für niedrigere Temperaturen

$$\frac{1}{4}, \frac{2}{4}, \frac{3}{4}, 1, 1\frac{1}{4}, 1\frac{2}{4}, 1\frac{5}{8}, 1\frac{6}{8}, 1\frac{7}{8}, 2, 2\frac{1}{8}, 2\frac{3}{16}, 2\frac{4}{16}, 2\frac{5}{16}, 2\frac{6}{16}, 2\frac{13}{32}, 2\frac{14}{32}, 2\frac{15}{32}, 2\frac{31}{64}, 2\frac{32}{64}, 2\frac{65}{128}$$

$$6 + 5 + 4 + 3 + 2 + 1 = 21 \text{ Halbtage, Endlänge} = 38\frac{7}{64}$$

b) für höhere Temperaturen

$$1, 2, 3, 4, 4\frac{1}{2}, 5, 5\frac{1}{2}, 5\frac{3}{4}, 6, 6\frac{1}{8}$$

$$4 + 3 + 2 + 1 = 10 \text{ Halbtage, Endlänge} = 43\frac{1}{8}$$

$$2, 4, 6, 7, 8, 8\frac{1}{2}, 3 + 2 + 1 = 6 \text{ Halbtage, Endlänge} = 35\frac{1}{2}$$

$$4, 8, 10, 2 + 1 = 3 \text{ Halbtage, Endlänge} = 22$$

$$8, 1 \text{ Halbtage, Endlänge} = 8$$

Wir stellen in der nächsten Tabelle einige wichtige sich aus diesen beiden Beispielen ergebenden Zahlen um sie besser übersehen zu können, zusammen. Dabei haben wir diesen gewisse, ungefähr zu ihnen gehörende Temperaturen in der ersten vertikalen Reihe zugeordnet.

Tabelle 6.

Temperatur	D u n k e l h e i t			L i c h t		
	Maximum	Zahl der Halbtage bis zum Eintritt des Maximum	Endlänge	Maximum	Zahl der Halbtage bis zum Eintritt des Maximum	Endlänge
5°	6 <sup>26</sup> / <sub>64</sub>	36	176 <sup>56</sup> / <sub>64</sub>	2 <sup>65</sup> / <sub>128</sub>	21	38 <sup>7</sup> / <sub>64</sub>
12°	9 <sup>11</sup> / <sub>16</sub>	25	182 <sup>1</sup> / <sub>8</sub>	4 <sup>1</sup> / <sub>32</sub>	15	43 <sup>1</sup> / <sub>32</sub>
19°	14	16	166 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	6 <sup>3</sup> / <sub>8</sub>	10	43 <sup>12</sup> / <sub>32</sub>
26°	21	9	132	8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	6	35 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>
33°	24	4	68	10	3	22
40°	16	1	16	8	1	8

Wir sehen, daß es sich in beiden Fällen um ein ausgesprochenes Temperaturkurvensystem handelt und daß alles das, was oben von den wirklich beobachteten „Temperaturkurven“ gesagt, hier in gleicher Weise Gültigkeit hat.

In den Versuchen die ich anstellte, standen die Keimlinge auch im Licht, während Vogt seine Versuche in Dunkelheit machte. Wir sahen das Maximum nach oben verschoben. Meine Versuche waren nicht sehr zahlreich und vielleicht auch nicht exakt genug um weitgehende Schlüsse aus ihnen zu ziehen. Immerhin ist es auffallend, daß auch im obigen willkürlich gewählten Beispiel bei Anwendung der obwaltenden gleichen Gesetzmäßigkeiten eine Verschiebung in den Maxima der Endlänge eingetreten ist. Es liegt bei den belichtet gedachten Kurven bei einer Temperatur, die wir etwa nach den oben ermittelten Temperaturkurven =  $19^{\circ}$  C. setzen können, während sie bei den dunkel gedachten Kurven bei der zweiten Temperatur, die wir =  $12^{\circ}$  C. setzen können, zu finden ist. Ich bin hier der weiteren mathematischen Analyse nicht nachgegangen. Das hat keinen Zweck weil die obigen Grundlagen noch nicht ausreichend genug sind. Es wäre aber immerhin möglich, daß es hier etwas gebe, was mit dem Wien'schen Verschiebungsgesetz in der Physik eine gewisse Ähnlichkeit hat.

Sicherlich werden die Verhältnisse bei den einzelnen Pflanzen recht verschieden liegen. Ich könnte mir z. B. sogar den Fall vorstellen, daß in der Kurve, die uns die Endlänge der Koleoptilen bei verschiedenen Temperaturen vorstellt, so wie wir sie oben (Abb. 6) konstruierten, bei anderen pflanzlichen Organismen zwei oder auch mehrere Gipfel auftreten, daß wir also etwa bei ganz verschiedenen Temperaturen ganz gleiche Endlänge bekommen, oder sogar, daß die Ausschläge dieser Kurve gleich sind, daß wir also bei zwei verschiedenen Temperaturen zwei gleiche größte Endlängen erhalten. Warum sollte nicht auch die Kurve in eine gerade Linie übergehen können, so daß wir also bei allen Temperaturen eine ungefähr gleiche Endlänge bekämen. Es würde sich hier um ganz bestimmte Beziehungen handeln, die in dem obigen Beispiele zwischen den einzelnen Zahlen beständen. Sehr interessant nach dieser Richtung ist eine Angabe von Graser (3) über den Einfluß der Temperatur auf die Endlänge von *Phycomyces nitens*: „Träger, welche bei hohen Temperaturen gewachsen sind, zeigen hinsichtlich ihrer definitiven Länge keinen Unterschied gegenüber solchen, die bei niedrigen Temperaturen gezogen sind. Nur die Entwicklung ist in der höheren Temperatur eine beschleunigte. Die Wachstumsdauer wird infolgedessen verkürzt.“

Was hier vom Wachstum gesagt ist, gilt auch von anderen Lebensvorgängen, die ähnlich verlaufen, wofür uns die übersichtliche Darstellung von Kanitz über Temperatur und Lebensvorgänge reiche Beispiele liefert, also auch beispielsweise für die Kohlendioxydmenge, die bei der  $\text{CO}_2$ -Assimilation verwendet wird, und in den bekannten Versuchen von Mathaei (6) untersucht wurde, würden wir beispielsweise die Gesamtgröße der von der Pflanze in ihrer ganzen Entwicklung verbrauchten Menge feststellen, so muß diese ebenso notwendig bei irgendeiner Temperatur zu einem Maximum führen. Es wäre

ein sehr wichtiges Ergebnis, wenn etwa festgestellt würde, daß die genauer entwickelten Kurven mit den Wachstumskurven übereinstimmen. In diesem Falle hingen, was ja naheliegt anzunehmen, die Vorgänge eng zusammen. Es könnte aber auch sehr gut sein, daß andere Gesetzmäßigkeiten sich zeigten, die dann natürlich für die weitere Analyse sehr wertvoll wären. Eine bessere Herauslösung aller dieser Gesetzmäßigkeiten wird eine dankbare Aufgabe der Zukunft sein und läßt sicherlich manchen interessanten Aufschluß über das Wachstum erwarten.

Noch ein Begriff muß in diesem Zusammenhang des weiteren besprochen werden: „das Temperatur- resp. Lichtoptimum“. Die Frage ist am eingehendsten für die Temperatur behandelt worden. Der erste, der diesen Begriff einführte, war Sachs (9). Dieser Forscher bezeichnet mit ihm das Optimum der Wachstumsgeschwindigkeit, das zwischen einer Temperatur von 20 und 30° liegt. Nun hat aber dieser Begriff nach den Ausführungen von Blackman (2) einen ganz anderen Inhalt bekommen. Jost (5) hat über diese Arbeiten bereits in dieser Zeitschrift ausführliche Mitteilungen gemacht und die Ergebnisse kritisch behandelt. Es sei hier nur zum Verständnis das wichtigste noch einmal herausgeholt.

Blackman ging aus von den bereits erwähnten Untersuchungen von Mathaei (6), die exakte Messungen über die  $\text{CO}_2$ -Assimilation bei verschiedener Temperatur gemacht hat. Sie hatte für jede Beobachtungszeit ein Maximum der Kohlendioxydmenge gefunden. Wenn auf der Abszissenachse die Temperaturen aufgetragen und auf den zugehörigen Ordinaten die gefundenen Mengen, so bekommen wir die in Figur 7 dargestellte ausgezogene Kurve I. Bei dieser handelt es sich um die in einer Stunde abgeschiedene  $\text{CO}_2$ -Menge. Wird diese nicht für eine Stunde, sondern für eine längere Zeit (2, 3 u. s. w. Stunden) ausgeführt, so bekommen wir die in der gleichen Abbildung dargestellten Kurven II, III, IV. Wir sehen, daß durch die Zeit die sogenannte Optimumskurve verändert wird, daß also mit anderen Worten das Optimum keine feste Lage hat. Wie dies zu erklären ist, hat Blackman weiter auseinandergesetzt. Wir müssen uns nämlich jede Kurve aus zwei Komponenten zusammengesetzt denken, aus einem fördernden und einem die Förderung hemmenden Faktor. In der nebenstehenden Figur 8 würde die Linie OA die fördernde Komponente geben und die Linie DB die hemmende. Diese beiden setzen sich nun zu der tatsächlich beobachteten Kurve OMC zusammen, die bei M ein Optimum zeigt. Daß bei dieser Lage der Dinge das Optimum kein fester Punkt sein kann, sondern von den verschiedensten Bedingungen, vor allem auch von der Vorbehandlung des Systems abhängt, liegt auf der Hand. Wäre der hemmende Faktor (Zeitfaktor) nicht vorhanden, so hätte die Kurve überhaupt kein Optimum, sondern müßte durch die verschiedenen Temperaturen geradlinig

ansteigen und erst bei der höchsten, die aber dann der Pflanze den Tod bringt, enden.

Durch die neueren Untersuchungen von Talma (12) und Graser (3) ist sehr wahrscheinlich gemacht, daß die gleichen Verhältnisse auch für das Wachstum Gültigkeit haben. Ich verweise nur auf die auf S. 440 angeführte Kurve von Talma, wo wir deutlich erkennen, wie bei längerer Beobachtungszeit das Optimum mehr nach niederen

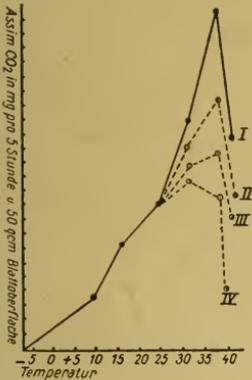


Abb. 7.

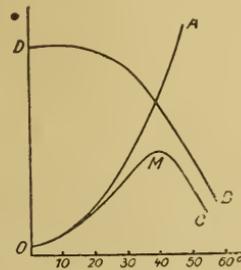


Abb. 8.

Temperaturen verschoben wird. Bei  $3\frac{1}{2}$ stündiger Beobachtung (ausgezogene Linie, Kurve A) liegt dieses bei  $30^\circ$ , bei 7stündiger (gestrichelte Linie, Kurve B) finden wir es bei  $29^\circ$  und bei 14stündiger (Kreuzchenlinie, Kurve C) bei  $27^\circ$ . Wenn wir in diesen Zahlen den Temperaturquotienten  $Q_{10}$  bilden, so bekommen wir folgende Tabelle (s. Talma S. 391 f.).

In dieser sind die Koeffizienten für die Kurve C bis zum Quotienten  $27^\circ/17^\circ$  größer als die für die Kurve B und diese größer als die für die Kurve A. Nach diesem wird es umgekehrt. Die Ursache für das verschiedene Verhalten vor und nach dem Quotienten  $27^\circ/17^\circ$  sieht Talma in dem Einfluß der großen Periode: „The cause of the changing relation between the three coefficients at  $27^\circ/17^\circ$  is probably the influence of the great period of the growth, which will be the greatest at the optimal and infraoptimal temperatures which the roots endure without the rate of growth being harmed“ (S. 392).

Daß die große Periode bei der Bestimmung dieses Optimums sehr mitreden kann, das liegt nach dem vorher festgestellten auf der Hand. Es muß immer bei solchen Untersuchungen gefragt werden, wo in der großen Periode die Änderung der Temperatur vorgenommen wurde, da ja diese durch die verschiedenen Temperaturen sehr verändert wird. Die zu Anfangs über die Endlänge gemachten Ausführungen gelten natürlich auch für die einzelnen Zeitabschnitte. Es können auch hier, wie Talma dies in der Tat für verschiedene Beobachtungszeiten fand, die Endlänge einer mittleren Beobachtungs-

zeit in ihrem größten Wert zwischen zwei solchen liegen, von denen der eine einem kürzeren, der andere einem größeren Intervall zukommt. Es gilt aber auch das gleiche für gleichgroße Beobachtungsintervalle, bei diesen besonders, wenn sie nahe dem Maximum der großen Periode liegen. Aus solchen Überlegungen zeigt sich, wie wichtig die große Periode bei allen Größenbestimmungen ist und wie unzuverlässig alle Optimaangaben sind.

Tabelle 7.

Temperatur	Koeff. für Kurve A	Koeff. für Kurve B	Koeff. für Kurve C
$\frac{10^{\circ}}{0^{\circ}}$ C.			7,9
$\frac{15^{\circ}}{5^{\circ}}$ "	3,6	4,7	5,2
$\frac{20^{\circ}}{10^{\circ}}$ "	3,4	3,43	3,45
$\frac{25^{\circ}}{15^{\circ}}$ "	2,25	1,9	2,27
$\frac{26^{\circ}}{16^{\circ}}$ "	1,86	1,88	2,1
$\frac{27^{\circ}}{17^{\circ}}$ "	1,81	1,83	1,9
$\frac{28^{\circ}}{18^{\circ}}$ "	1,86	1,79	1,64
$\frac{29^{\circ}}{19^{\circ}}$ "	1,71	1,68	1,43
$\frac{30^{\circ}}{20^{\circ}}$ "	1,59	1,57	1,2
$\frac{35^{\circ}}{25^{\circ}}$ "	0,49	0,33	0,13
$\frac{37^{\circ}}{27^{\circ}}$ "	0,32	0,16	0,9
$\frac{40^{\circ}}{30^{\circ}}$ "	0,07	0,04	

Hier muß vor allem nochmals darauf hingewiesen werden wie sehr bedenklich es ist, in der Temperatur, die die größte Endlänge liefert, ein Temperaturoptimum zu sehen. So benennt, wie dies schon gesagt wurde, beispielsweise auch Vogt die bei  $13^{\circ}$  festgestellte größte Endlänge. Das Temperaturoptimum liegt bei der Koleoptile von *Avena sativa*, wenn dieser Begriff überhaupt noch einen Sinn haben soll, ebenso wie bei anderen Pflanzen oberhalb  $25^{\circ}$

und zeigt alle die gleichen Verhältnisse, wie sie bisher immer beobachtet worden sind. Nehmen wir die Endlänge als Maß der Wirkung der Temperatur, so ist nunmehr der so lästige Zeitfaktor zu allem Unheil, den er anstiftet, auch noch ungleich.

Eine eigene Beleuchtung erhält in diesem Zusammenhang das Lichtoptimum. Hier geht das Anwachsen der Endlänge mit der Verringerung der Beleuchtung Hand in Hand. Hier liegt es nahe die Endlänge als Maß für das Optimum zu wählen und das geschieht in der Tat auch ständig. Dies führt uns nun aber dazu in den ungünstigsten ökologischen Verhältnissen ein Optimum zu erblicken und zu dem müssen wir uns klar sein, daß wir hier dann den Begriff des Optimums nun ganz anders definieren als bei der Temperatur. Dort können wir die Endlänge nicht gebrauchen und wählen statt dessen die Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit in dem aufsteigenden Ast der großen Periode innerhalb eines bestimmten Zeitabschnitts, hier können wir letztere nicht gebrauchen und wählen statt dessen die Endlänge.

Wir sehen eben immer mehr ein, was andere (z. B. Blackman (2), Pantanelli (8), Jost (5), und andere) auch betont haben, daß der Begriff des Optimums sehr variabel und unbestimmt ist und daß er vielleicht ganz fallen zu lassen ist. Hier denke ich natürlich einzig und allein an das physiologische Optimum, das ökologische lasse ich ganz aus dem Spiele. Statt nach dem Optimum zu suchen, erscheint es mir eine viel wichtigere Frage, wie derartige Kurven in ihre beiden Komponenten in den fördernden und hemmenden Teil zu zerlegen sind, die ja das ganze Kurvensystem beherrschen:

## B. Über die Zerlegung der großen Wachstumsperiode.

Wir müssen auch daran denken, die große Periode, wo ja auch das variable Optimum (Maximum) auftritt, in zwei solche Faktoren zu zerlegen. Wenn wir uns den Gesamtwachstumsverlauf, die große Periode also, ansehen, so sind die Übereinstimmungen mit den übrigen Kurven, die uns Lebensprozesse darstellen, ganz auffallend. Auch hier haben wir immer zwei Faktoren, eine Förderung und eine Hemmung gefunden. Was liegt also näher als hier die gleichen Überlegungen anzustellen und die beiden obigen Kurvensysteme weiter zu analysieren. Da diese bei verschiedenen Beleuchtungsstärken anders ausfallen als bei verschiedenen Temperaturen, so müssen uns diese bereits schon etwas weiteres sagen können, es müssen dort dann zwischen Hemmung und Förderung gewisse Beziehungen bestehen. Es ist nicht schwer diese herauszuholen.

### a) Temperaturkurven.

Wir gehen etwa in der Abbildung 9 von den beiden Kurven I, der ansteigenden und der absteigenden aus. Diese beiden geben die gestrichelte Kurve I. Es fragt sich nun, wie bekomme ich aus dieser Kurve durch Veränderung der beiden Komponenten I eine solche,

deren Maximum früher eintritt und höher liegt und dessen Wachstumsdauer geringer ist. Wir wissen, daß eine Temperaturerhöhung das Wachstum anregt, mithin haben wir sicherlich die aufsteigende Linie I steiler zu zeichnen (Linie II Abbildung 9). Ließen wir dabei die Hemmungslinie (absteigende Linie I) gleich, so kämen wir zu einer gestrichelten Kurve II. Ein Kurvensystem, das aus solchen sich zusammensetzt, hat aber ein anderes Aussehen wie die Temperaturkurven. Anders wird die Sache, wenn wir mit einer Steigerung der aufsteigenden Linie gleichzeitig eine stärkere Wirkung der Hemmung annehmen, also den absteigenden Ast gleichzeitig stärker fallen

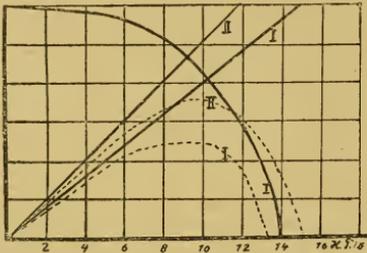


Abb. 9.

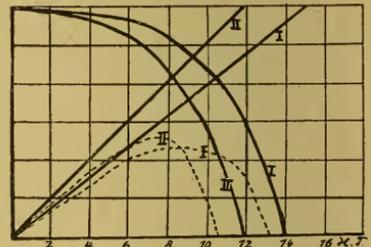


Abb. 10.

lassen. In der Abb. 10 ist in den beiden Ästen II das geforderte ausgeführt. Die gestrichelte Kurve II, die sich aus diesen beiden Komponenten II ergibt, ist nun in der Tat eine solche, welche den gewünschten Ansprüchen genügt. Wir können daraus entnehmen, daß eine Veränderung der Temperatur eine gleich starke Veränderung beider Faktoren zur Folge hat, eine entsprechende Erhöhung wirkt fördernd und hemmend in gleicher Weise. Es zeigt sich also für die Temperatur, daß bei einer Erhöhung dieser ungefähr die Formel gilt:

Zunahme der Förderung = Zunahme der Hemmung.

Anders müssen die Verhältnisse beim Licht liegen.

#### b) Lichtkurven.

Die Kurven der Abb. 9 könnten auf den ersten Blick als Lichtkurven, wie sie etwa die Abb. 2b zeigt, angesehen werden. Sie kommen aber hier deshalb nicht in Frage, weil ja so eine Steigerung der Beleuchtung eine Kurve mit größerem Ausschlag ergebe. Die Verhältnisse liegen hier gerade umgekehrt. Lassen wir hier die fördernde Komponente nicht stärker werden, sondern im Gegenteil diese gleich, dafür aber den absteigenden Ast (hemmende Komponente) größer, steiler nach unten abfallen lassen, so bekommen wir nun ein Kurvensystem (Abb. 11), das dem wahren Sachverhalt schon viel näher kommt. Diese Lichtkurven lassen sich, wenn wir sie mit den Temperaturkurven vergleichen, nur durch die Annahme erklären, daß das Licht weit stärker auf den hemmenden Faktor wirkt, als auf den fördernden. Wir können hieraus allerdings nicht schließen, daß das Licht nicht auf den fördernden Ast auch einwirke. Oben

haben wir den Gedanken ausgesprochen, daß die beiden Lichtkurvensysteme 2a und 2b vielleicht in Verbindung zu setzen sind, in der Weise, daß die Kurven der ersten Abbildung für niedrigere, und die letzteren für höhere Beleuchtungsstärken Geltung haben.

Fragen wir uns zunächst einmal, wie die beiden Komponenten gesteigert resp. gehemmt werden müssen, wenn wir ein Kurvensystem erhalten wollen, das den Lichtkurven 2a entspricht, also ein solches, dessen Kurven sich immer im aufsteigenden Ast der großen Periode schneiden. Hierin unterscheiden sich die Lichtkurven ja von den Temperaturkurven, wo wir auch ein Sichschneiden der Kurven

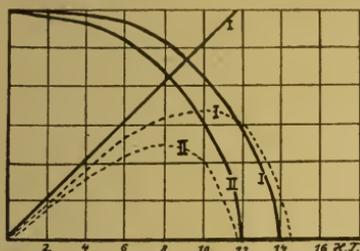


Abb. 11.

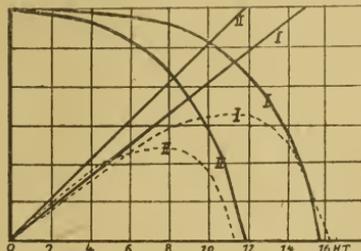


Abb. 12.

finden. Damit hängt es zusammen, daß das Maximum bei ersteren bei der Kurve, die anfänglich höher liegt, niedriger ist, während es bei letzteren wenigstens von der Kurve an, die das größte Maximum hat, gerade umgekehrt ist. Ein solches Kurvensystem erhalten wir, wenn wir den fördernden Ast heben und gleichzeitig damit den hemmenden nicht in der gleichen Stärke wie bei den Temperaturkurven (Abb. 10), sondern etwa doppelt so stark nach unten fallen lassen. In der Fig. 12 ist dies geschehen und wir sehen, daß in der Tat ein Kurvensystem, das den Lichtkurven in der Abb. 2a entspricht, entsteht. Wir erkennen hieraus deutlich den Unterschied gegenüber den Temperaturkurven, während dort die Hemmung in dem gleichen Maße wie die Förderung zunimmt, ist bei dem Licht die Hemmung gegenüber der Förderung eine größere. Hier würde als entsprechende Formel gelten:

Zunahme der Förderung < Zunahme der Hemmung.

Wenn die Zunahme der Förderung geringer ist als die Zunahme der Hemmung, so können dabei die absoluten Werte dieser Größen natürlich ganz verschieden sein. Ein Wachstumsverlauf, wie ihn die Lichtkurven 2a darstellen, sagt sogar direkt aus, daß der absolute Wert der Hemmung bei geringen Beleuchtungsstärken kleiner sein kann als der der Förderung. Ein Beispiel wird dies gleich klar machen. Ich will für einen Punkt des aufsteigenden Astes der Kurve, etwa dem am Ende des ersten Halbtages, die Veränderung studieren. Eine Erhöhung resp. Erniedrigung der Beleuchtung soll für die in dem Beispiel gewählten Stärken so sein, daß die Förderung etwa für

jede folgende Beleuchtungsstärke immer verdoppelt, die Hemmung aber verdreifacht wird, resp. um diesen Faktor abnimmt. Der Kurvenpunkt setzt sich dann aus der Differenz dieser Zahlen zusammen. Wir kommen diese Gesetzmäßigkeiten zugrunde legend etwa zu folgenden Zahlen:

Beleuchtungsstärke	Förderung	Hemmung	Kurvenpunkt
1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{9}$	+ $\frac{7}{18}$
2	1	$\frac{1}{3}$	+ $\frac{12}{18}$
3	2	1	+ 1
4	4	3	+ 1
5	8	9	— 1
6	16	27	— 11

Diese Zahlen lassen sich nach oben und unten natürlich in beliebiger Weise fortsetzen. Sie lassen sich auch in verschiedenster Weise variieren. Immer wird aber die Gesetzmäßigkeit die gleiche bleiben, so lange die Hemmung in stärkerer Weise zunimmt als die Förderung. Immer steigt so bei einer Erhöhung der Beleuchtungsstärke der Kurvenpunkt bis zu einem Maximum an, um von da an wieder zu fallen. In irgendeinem Punkt wird die Hemmung gleich der Förderung sein. Bei noch stärkerer Erhöhung liegen die Kurvenpunkte dann alle unter der Kurve, die bei der geringsten Beleuchtungsstärke aufwuchs.

Nach diesen Überlegungen sollte also eigentlich das Kurvensystem sich nicht, wie wir es oben (S. 437) vermuteten, in zwei Teile auflösen, sondern in drei. Bei geringen Beleuchtungsstärken wird mit der Steigerung dieser der aufsteigende Kurvenast ebenfalls steigen. Dieses hält bis zu einer bestimmten Stärke an. Diesen Teil würde die Abb. 2a geben. Nach diesen folgen nun aber solche, wo der Ast wieder bis zu der Kurve, die den Wachstumsverlauf in Dunkelheit gibt, herabsinkt. In dem dritten Teil schließlich liegen die Kurvenpunkte alle unter der letzteren. Dieser letzte ist durch die Abbildung 2b veranschaulicht. Wie nach diesen Überlegungen die wahren Lichtkurven in ihrer Gesamtheit aussehen, kann man sich leicht selbst zurechtlegen.

Alle diese Überlegungen leiden an dem Übelstand, daß sie sich auf zu wenig Tatsachematerial stützen. Es wird die Aufgabe der Zukunft sein, hier immer korrigierend einzugreifen. Ein besonderes Interesse werden die Kurven haben, die nahe den Kardinalpunkten liegen, also an den Punkten, wo überhaupt noch eine Entwicklung möglich ist. Beim Licht sind diese Punkte nicht so leicht zu fassen und vielleicht eignen sich die Lichtkurven gerade aus diesem Grunde besonders zu einer mathematischen Analyse. Anders liegen aber die Verhältnisse bei der Temperatur. Hier lassen sich solche Ableitungen nur für einen bestimmten Temperaturbereich machen. Daß in der Nähe des Maximums und Minimums solche rohen mathematischen Überlegungen nicht ausreichen, folgt ja einmal schon aus der Tatsache,

daß die van t'Hoff'sche Regel nur innerhalb bestimmter Temperaturen Gültigkeit hat. Sodann können wir dies auch direkt aus den obigen Überlegungen entnehmen. Wir kamen ja zu Temperaturkurven durch die Annahme, daß die Hemmung um das gleiche Maß zunimmt wie die Förderung. So können wir aber nur die Kurven bis hinauf zu etwa 25°, also zu der Kurve, die das größte Maximum hat, erklären. Für höhere muß zum mindesten auch die Zunahme der Hemmung wieder eine größere sein, sonst könnten diese Kurven nicht ein gleiches Aussehen haben wie die Lichtkurven. Es kommt also bei diesen hohen Temperaturen noch etwas, und zwar etwas Hemmendes hinzu, welches den mittleren Temperaturen abgeht.

Es hat keinen großen Zweck hier auf weitere spekulative Untersuchungen weiter einzugehen. Wir müßten, wollten wir dieses tun, uns immer sagen, daß hierzu alle Grundlagen fehlen. Das, was wir abwarten müssen, sind exakt durchgeführte einwandfreie Messungen. Nur diese vermögen uns hier weiterzubringen und werden vielleicht ungeahnte Ergebnisse zeitigen.

Tübingen, Anfang Februar 1920.

### Literatur.

1. Askenasy, Über einige Beziehungen zwischen Wachstum und Temperatur. Berichte D. bot. Ges. 8. 1890.
2. Blackman, Optima und limiting Factors. Ann. of Bot. XIX. 1905.
3. Graser, M., Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von *Phygomycetes nitens*. Beihefte Bot. Zentralbl. 1919.
4. Johannsen, Über Erblichkeit in Population und in reinen Linien. Jena 1913.
5. Jost, L., Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Zentralbl. XXVI. 1906.
6. Mathaei, G. L. C., Experimental resarches on vegetable assimilation and respiration III. On the effect of temperature on carbon dioxyd assimilation. Transact. Roy. Soc. 197. 1904.
7. Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin 1915.
8. Pantanelli, E., Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 39. 1904.
9. Sachs, J., Über den Einfluß der Lufttemperatur und das Tageslicht auf die stündlichen und täglichen Änderungen des Längenwachstums (Streckung) der Internodien. Arb. Würzb. Inst. 1872. I.
10. Sachs, J., Über die Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanze zur Organisation. Flora 77. 1893.
11. Sierp, H., Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. X. 1918.
12. Talma, E. G. C., The Relation between Temperature and Growth in the Roots of *Lepidium Sativum*. Rec. trav. bot. néerl. XV. 1918.
13. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Sierp Hermann

Artikel/Article: [Untersuchungen u<sup>u</sup>ber die gro<sup>o</sup>Be Wachstumsperiode.  
433-457](#)